



Museum of Natural History, Vienna

PALAEOVEGETATIONAL DEVELOPMENT IN EUROPE AND REGIONS RELEVANT TO ITS PALAEOFLORESTIC EVOLUTION

Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference,
Vienna, 19 - 23 September 1991

Johanna KOVAR-EDER (Editor)



PEPC
1991

**PALAEOVEGETATIONAL DEVELOPMENT IN EUROPE
AND REGIONS RELEVANT TO ITS PALAEOFLORESTIC
EVOLUTION**

Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference
Vienna, 19 - 23 September 1991

PEPC 1991

Edited by

Johanna KOVAR - EDER

Museum of Natural History, Department of Geology and Palaeontology,
Vienna

MUSEUM OF NATURAL HISTORY VIENNA

Published by the Museum of Natural History Vienna
Burgring 7, A-1014 Vienna, Austria

First published 1992

Printed by Verlag Styria, Graz

ISBN 3-900 275-44-0

(C) Copyright by the Museum of Natural History Vienna 1992

All rights reserved. Printed in Austria. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior written permission of the publisher.

Contents

CENOZOIC

QUATERNARY

Die Waldgrenze im Postglazial S. BORTENSCHLAGER	9
Die Interglazialflora von Pianico (Prov. Bergamo, Italien) E. EMMERT-STRAUBINGER	15
Unbekannte Objekte in Pollenpräparaten - Tardigrada V. JANKOVSKA	19
Mediaeval agriculture in Southwestern Poland R. KOSINA	25
Comparison of mediaeval and recent vegetation in Jihlava, Moravia F. KÜHN	33
Lusatian stronghold in Wicina: geological and pollen analytical data B. NOWACZYK & I. OKUNIEWSKA-NOWACZYK	39
Zur Besiedlung des mittleren Alpenraumes während der Bronze- und Eisenzeit: Die Vegetationsverhältnisse K. OEGGL	47
Holocene forest history in the Warta valley and the adjacent plateau south of Poznan I. OKUNIEWSKA-NOWACZYK	59
The early evidence for food plants in Ukraine G.A. PASHKEVICH	65
Palaeoethnobotanical study of the Yunatsite-Bronze Age settlement - Pazardzik area, South Bulgaria T. POPOVA	69
The environment of the Pavlovian - palaeoecological results from Bulhary, South Moravia E. RYBNICKOVA & K. RYBNICEK	73
Palaeobotanical evidence on the Late Glacial in the Moravian Karst H. SVOBODOVA	81
The taxonomy of the genus <i>Brasenia</i> (Cabombaceae/Nymphaeaceae s.l.) from Pleistocene deposits of Eastern Europe F. VELICHKEVICH	87
TERTIARY	
Palynologische Untersuchungen im Neogen der Niederrheinischen Bucht A.R. ASHRAF, V. MOSBRUGGER & T. UTESCHER	91
Die nichttorfbildende Vegetation im Neogen der Niederrheinischen Bucht - eine paläoökologische - sedimentologische Modellstudie G. BELZ, A.R. ASHRAF, D. HILGER & V. MOSBRUGGER	101
Biostratigraphical correlations between European charophytes and mammals from the Palaeocene to Middle Miocene: first results GEC (Group of European Charophytologists), coordinator J.-P. BERGER	107
Fossil woods from the Tertiary deposits of Iceland N.I. BLOKHINA	111
Fossile Hölzer aus tertiären und quartären Sedimenten des Mühl-, Wald-, Weinviertels und der Molasse O. CICHOCKI	117

The Late Cretaceous and Palaeocene history of salvinialean water ferns M.E. COLLINSON	121
Seeds of the Melastomataceae from the Miocene of Central Europe M.E. COLLINSON & M. PINGEN	129
Zur Pollenmorphologie von <i>Tricolporopollenites cingulum</i> und <i>Tricolpopollenites liblarensis</i> M. ESCHIG	141
Les forêts marécageuses du Miocène supérieur de Roumanie: un paléobiotope d'exception et sa végétation dans le Miocène supérieur de l'ouest de la Roumanie R. GIVULESCU	147
A palaeoflora of zonal vegetation from the Egerian (Upper Oligocene) of Pomaz, Hungary L. HABLY	153
Palynological investigations in the Swiss Molasse Basin: first results from the USM (Lower Freshwater Molasse, Oligocene to Early Miocene) M. KONZALOVA & J.-P. BERGER	159
History of <i>Fagus</i> in Central Europe - an attempt of new interpretation of <i>Fagus</i> evolution Z. KVACEK & H. WALTHER	169
Die paläogene Flora und klimatische Veränderungen in Kasachstan und der Mongolei N. MAKULBEKOV	173
Samen und Früchte aus dem Köflach - Voitsberger Braunkohlenrevier - erste Ergebnisse B. MELLER	181
Xerophytic plant forms in Palaeogene floras of the western Balkan-peninsula D. MIHAJLOVIC	189
Diatom biostratigraphy and comparative core correlation within the Sofia Basin, Bulgaria N. OGNJANOVA & E.D. POPOVA	197
Über die vergessenen sarmatischen Floren Radoboj und Sused, ihre paläophytogeographische und biostratigraphische Bedeutung N.K. PANTIC	205
Problem of the Miocene/Pliocene boundary as arising from palyno- stratigraphic studies from Gnojna (Southwestern Poland) A. SADOWSKA	211
Koniferen-Cuticulae der miozänen Flöze der Niederlausitz W. SCHNEIDER	219
Landscape-forming oaks of the Tertiary floras of Colchis A. SHAKRYL	227
Vegetation and volcanism in the Neogene of the Transcarpathians S. SYABRYAJ	231
Zur Faziesentwicklung im Neogen der Niederrheinischen Bucht T. UTESCHER, A.R. ASHRAF & V. MOSBRUGGER	235
Untersuchungen an Pollenkorn-tetraden der Gattung <i>Erica</i> aus miozänen Fundstellen Österreichs R. ZETTER	245
Lower Miocene succession of plant communities in Turow (Poland) M. ZIEMBINSKA-TWORZYDLO	251

MESOZOIC

- The Liassic seed ferns of the Mecsek Mountains (S-Hungary)
M. BARBACKA 257
- On the angiosperm genera *Credneria*, *Arthollia* and *Populites* from the
Upper Cretaceous of the North Pacific region
A.B. HERMAN 265
- The Mid-Cretaceous flora of the Anadyr river basin (Tchukotka, NE Siberia)
A.B. HERMAN & V. SHCZEPETOV 273
- Some aspects on the classification of *Salpingoporella pygmaea* (Calcareous
Algae) from Ernstbrunn Limestone (Tithonian) of Lower Austria
T. HOFMANN 281
- Der dreidimensionale Bau der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus*
(Equisetopsida, Equisetales) aus dem Unteren Keuper (Trias, Ladin)
K.-P. KELBER 289
- Leaf and fruit compressions from the Bohemian Cenomanian
J. KVACEK 301
- Two conifers from the Liassic flora of Odrowaz in Poland
M. REYMANOWNA 307
- Earliest Upper Cretaceous palynomorphs of basal (transgressive) strata
in the Blansko Graben (Moravia, Czechoslovakia)
M. SVOBODOVA 313
- Developpement des flores dans le Jurassique moyen de l'Ukraine et de
la Sibérie: un aspect comparatif
Y.V. TESLENKO 323
- Early Cretaceous palynoflora of the Ukraine
M. VORONOVA 327
- Flora from Odrowaz in Poland - a typical Lower Liassic European flora
E. WCISLO-LURANIEC 331
- The Lower Liassic microflora from Odrowaz in Poland
J. ZIAJA 337
- Komplex-thallöse, fossile Organismen mit blattflechtenartigem Bau aus
dem mittleren Keuper (Trias, Karn) Unterfrankens
R. ZIEGLER 341

PALAEOZOIC

- The Late Carboniferous cupulate seed *Gnetopsis elliptica* RENAULT
J. GALTIER 351
- Proposition for correlation between marine Hungarian and fluviolacustric
Slovakian Upper Permian sequences
F.GOCZAN & E.PLANDEROVA 359
- On the exine of *Sublagenicula nuda* (NOWAK & ZERNDT) DYBOVA-
JACHOWICZ et al.
A.R. HEMSLEY & J. GALTIER 363
- Jungkarbonische Floren der Balkanhalbinsel und ihre paläobio-
geographische Bedeutung
N.K. PANTIC & I.A. DULIC 371
- The very last phase of the Permian from the microfloral point of view
E.PLANDEROVA 377
- New plant remains from the Lower Devonian of Roeragen, Norway
H.-J. SCHWEITZER & G. HEUMANN 383

TAPHONOMY, BIOMECHANICS, BIOCHEMISTRY

Plant taphonomic character of the Late Carboniferous Hamilton Quarry, Kansas, USA: Preservational modes of Walchian conifers and implied relationships for residency time in aquatic environments R.A. GASTALDO	393
Die relative Leitfläche einiger Landpflanzen aus dem Unterdevon T. SPECK	401
Biomechanics and maximum height of some Devonian land plants T. SPECK & D. VOGELLEHNER	413
Chemofossils from "Baltic Amber" - a contribution to the biochemistry of the "amber tree" ? N. VAVRA	423
General data on the Pan-European Palaeobotanical Conference 1991 - PEPC 1991	429

CENOZOIC QUATERNARY

Die Waldgrenze im Postglazial

Sigmar BORTENSCHLAGER

Institut für Botanik, Sternwartestr. 15, 6020 - Innsbruck, Österreich

mit 1 Figur

Einleitung

Die Abhängigkeit der Vegetation vom Klima ist evident und kann jederzeit deutlich vor Augen geführt werden, denken wir nur an die Vegetationszonen - tropisch bis arktisch oder von montan bis alpin. Schwieriger wird jedoch die Ursachenanalyse und meist sind es multivariable Abhängigkeiten von Temperatur, Boden, Wasser, Luftfeuchte, Wind u.a.m. Lineare Abhängigkeiten hingegen oder besser quasilineare Abhängigkeiten sind eher selten. Solche treten in den Trockengebieten einerseits durch die Feuchtigkeit oder bei uns in den Alpen an der Waldgrenze als Temperaturabhängigkeit auf. Und gerade diese Temperaturabhängigkeit hat in den letzten Jahren große Bedeutung erreicht, weil man hier, in der Paläobotanik einen Schlüssel hat, um frühere Temperaturänderungen nach Ausmaß, Zeit und Wirkung abzuschätzen und eventuell auf künftige Zeiträume extrapolieren kann.

Abhängigkeit der Waldgrenze von der Temperatursumme während der Vegetationsperiode

Die Temperaturabhängigkeit der Waldgrenze wurde erstmals dezidiert von MICHAELIS (1934 a/b) ausgesprochen und durch neue Untersuchungen von BAIG et al. (1974) und TRANQUILLINI (1967, 1979) an der Waldgrenze bestätigt und genauer definiert. Die Temperatur wirkt über das Phänomen der Frosttrocknis limitierend auf das Leben der Bäume an der Waldgrenze. In einem zu kühlen Sommer - die Temperatursumme ist zu niedrig, nicht die Extremwerte sind ausschlaggebend - können die Nadeln nicht voll ausreifen, es können die Gefäße nicht richtig ausgebildet werden, vor allem aber sind die Epidermis und die Kutikula zu dünn und der Verdunstungsschutz ist nicht mehr gegeben. Im nächsten Winter vertrocknen die Nadeln und sterben ab. Ein einzelnes solches Jahr spielt für einen Baum keine Rolle, mehrere aufeinanderfolgende Jahre aber bringen den Baum in eine negative Stoffbilanz und er stirbt ab. Wenn also die Temperatursumme während der Vegetationsperiode um etwa $0,7^{\circ}\text{C}$ niedriger ist, sinkt die Baumgrenze um etwa 100 m ab. Im umgekehrten Fall steigen die Bedingungen für das Wachstum entsprechend an.

Wie Untersuchungen von KRAL (1971), WELTEN (1950 a, b) und eigene ergeben haben, sinkt der Baumpollengehalt in waldfreien Gebieten im Relativdiagramm um etwa 20-30 % und im Konzentrationsdiagramm um etwa 1-2 Zehnerpotenzen ab. Es kann also in Pollenprofilen mit großer Zuverlässigkeit festgestellt werden, ob Wald vorhanden war oder nicht.

Unsere ersten Untersuchungen im Venediger Gebiet (BORTENSCHLAGER & PATZELT 1969) haben ein Profil erbracht, in dem sehr deutlich Schwankungen der BP/NBP Kurve ersichtlich sind, und diese wurden als Waldgrenzschwankungen interpretiert. Diese Erstbefunde wurden durch weitere, sowohl aus dem Venediger Gebiet, als auch dem Ötztal statistisch abgesichert. In Verbindung mit C-14 Daten hat sich eine Abfolge von gün-

stigen und ungünstigen Phasen ergeben, die auch mit Ergebnissen aus den Westalpen parallelisiert werden konnten.

Voraussetzungen für die Parallelisierung von Pollenprofilen

Es hat sich dabei aber herausgestellt, daß in manchen Gebieten die Parallelität sehr gut war, in anderen wieder nicht. Die Voraussetzungen für guten Gleichlauf sind folgende:

Das Profil muß unbedingt innerhalb des Schwankungsbereiches der Waldgrenze oder ganz knapp - weniger als 50 m darüber oder darunter liegen. Weder in Tieflagen noch in Lagen weit über der Waldgrenze sind Auswirkungen festzustellen, es dominieren dort entweder die Lokal-, der Regional- oder der Fernflugpollen.

Der Wald, d.h. die ihn bildenden Arten, müssen schnell reagieren können. Es muß nicht nur die Absenkung rasch erfolgen, das ist ja durch die direkte Temperaturabhängigkeit des Absterbemechanismus gegeben, sondern sie müssen auch ebenso rasch wieder Höhe gewinnen können. Dieses Höhegewinnen, das Hinaufsteigen ist aber von der Samenausbreitungsmöglichkeit abhängig, und die ist z.B. bei der Fichte, wie KUOCH (1965) gezeigt hat, sehr eingeschränkt. Das Ansteigen von Fichtenwäldern dauert sehr lange, mehrere Baumgenerationen, und damit kommen wir in einen Zeitbereich, der die Dauer von Klimaschwankungen teils übersteigt.

Beste Voraussetzungen im Hinblick auf Samenausbreitungsmöglichkeit bietet die Zirbe, deren Zapfen durch den Zirbenhäher in Depots über der Waldgrenze gesammelt werden. Da der Zirbenhäher mehr Depots anlegt, als er benötigt, keimen immer wieder Zirben aus und können überleben, wenn die Bedingungen entsprechend sind. Die Zirbe ist also potentiell überall vorhanden, wo sie Lebensmöglichkeiten hat. Paßt das Klima - wächst die Zirbe. Dieses Faktum war für die Ergebnisse bei den Untersuchungen in den zentralalpinen Zirbengebieten ausschlaggebend.

Auswirkungen der Temperatursumme während der Vegetationsperiode auf die Gletscher

Auf die gleiche Ursache - Temperatursumme während der Vegetationsperiode - aber mit umgekehrtem Effekt, reagieren die Gletscher. Kühle Sommer lassen die Gletscher wachsen, warme Sommer bringen sie zum Abschmelzen. Ein Gletscherhochstand kann somit mit einer tiefen Waldgrenze bzw. umgekehrt gleichgesetzt werden (PATZELT 1976).

In günstigen Fällen konnte sogar ein direkter Zusammenhang zwischen Moräne - Auswaschungen - Bodenbildung und Einwaschung ins Moor festgestellt werden.

Die End- und Seitenmoränen erlauben eine eindeutige Fixierung der Gletschergröße und aus dem Teilungsverhältnis Zehr- zu Nährgebiet kann die Gleichgewichtslinie, das ist die Schneegrenze, rekonstruiert werden.

Dieser dreifache Parallelgang - Waldgrenze - Schneegrenze - Temperatur wurde nun in einem Schema zusammengestellt, das uns die Änderung eines Klimaparameters - Temperatur - und seine Auswirkung auf die Umwelt zeigt (Fig. 1).

Fig. 1: Verlauf der Waldgrenze, der Schneegrenze und der sie verursachende Gang der Sommertemperatur während der letzten 18.000 Jahre im Bereich der Zentralalpen in Österreich.

Einfluß des Niederschlags auf die Waldgrenze

Bisher wurde nur die Temperatur als Faktor berücksichtigt. Wahrscheinlich geht aber bei manchen "Klimaoscillationen" auch noch der Niederschlag mit ein. Sicher muß dies bei den Staulagen in den nördlichen Randalpen mitberücksichtigt werden.

Erste Anhaltspunkte für den Einfluß des Niederschlags haben sich aus den Untersuchungen von PATZELT an den Schwemmkegeln im Inntal und aus der Murentätigkeit im Ötztal ergeben. Aber auch in Sedimentsäulen von Pollenprofilen zeigen sich tonig-schluffige Ablagerungen, die auf erhöhte Niederschläge hinweisen, wie z.B. in einem Profil aus der Schwemm (OEGGL 1988). Hier müssen die Untersuchungen noch fortgesetzt werden.

Die Waldgrenze im Postglazial

Eindeutig aber geht aus den bisherigen Untersuchungen hervor, daß im gesamten Postglazial das Klima und damit die Waldgrenze um einen Mittelwert gependelt hat, der 1-1,5°C während der Vegetationsperiode nicht überschritten und Waldgrenzenschwankungen im Ausmaß von etwa 200 m verursacht hat.

Dramatische Ereignisse mit Temperaturänderungen von 2° bis 4°C, wie sie jetzt vorausgesagt werden, gab es in den letzten 10.000 Jahren nicht. Wollen wir solche Phänomene untersuchen, müssen wir ins Spätglazial gehen, dort fanden solche Sprünge statt, entweder bei der Wiederbewaldung oder am Übergang Jüngere Dryas/Präboreal.

Literatur

- BAIG, M.N., TRANQUILLINI, W. & HAVRANEK, W.M. 1974. Cuticuläre Transpiration von *Picea abies*- und *Pinus cembra*-Zweigen aus verschiedener Seehöhe und ihre Bedeutung für die winterliche Austrocknung an der alpinen Waldgrenze.- Centralbl. ges. Forstwesen, **91**: 195-211.- Wien.
- BORTENSCHLAGER, S. & PATZELT, G. 1969. Wärmezeitliche Klima- und Gletscherschwankungen im Pollenprofil eines hochgelegenen Moores - 2.270 m - der Venedigergruppe.- Eiszeitalter und Gegenwart, **20**: 116-122.- Stuttgart.
- KRAL, F. 1971. Pollenanalytische Untersuchungen zur Waldgeschichte des Dachsteinmassivs. Rekonstruktionsversuch der Waldgrenzendynamik.- Veröff. Inst. f. Waldbau, Hochsch. f. Bodenkultur Wien, 145 pp.- Wien.
- KUOCH, R. 1965. Der Samenfall 1962/63 an der oberen Fichtenwaldgrenze im Sertigtal.- Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen, **41** (3): 65-85.- Birmensdorf.
- MICHAELIS, P. 1934 a. Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes.- Jb. wiss. Bot. **80**: 169-247.- Berlin.
- MICHAELIS, P. 1934 b. Ökologische Studien an der alpinen Baumgruppe V. Osmotischer Wert und Wassergehalt während des Winters in den verschiedenen Höhenlagen.- Jb. wiss. Bot. **80**: 337-362.- Berlin.

- OEGGL, K. 1988. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols VII: Das Hochmoor Schwemm bei Walchsee.- Ber. nat. med. Ver. Innsbruck, **75**: 37-60.- Innsbruck.
- PATZELT, G. 1976. Änderungen der Höhenlage der Gleichgewichtslinie als Indikator für Klimaschwankungen.- Dt. Ges. Polarforsch. 10. Intern. Polartagung Zürich.
- TRANQUILLINI, W. 1967. Über die physiologischen Ursachen von Wald- und Baumgrenze.- Mitt. Forst. Bundesvers.-Anst. Wien, **75**: 457-481.- Wien.
- " - . 1979. Physiological Ecology of the Alpine Timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps.- 137 pp.- Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- WELTEN, N. 1950 a. Beobachtungen über den rezenten Pollenniederschlag in alpiner Vegetation.- Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich, 1949: 48-57.- Zürich.
- " - . 1950 b. Die Alpweiderodung im Pollendiagramm.- Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, 1949: 57-67- Zürich.

Die Interglazialflora von Pianico (Prov. Bergamo, Italien)

Elisabeth EMMERT-STRAUBINGER

Institut für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10/II, D - 8000 München 2, Deutschland

I. Einführung

Die Flora der warmzeitlichen Sedimente von Pianico in der Nähe des Iseosees am Südrand der Alpen zwischen Gardasee und Comer See wurde bereits in der Mitte des letzten Jahrhunderts von Paläobotanikern erwähnt und gehört daher zu den am längsten bekannten Ablagerungen fossiler Pflanzen in Europa.

Die inkohlten Pflanzenreste bieten sich aufgrund der häufigen Erhaltung von Blattsubstanz für die moderne Arbeitsweise der Kutikularanalyse und Anwendung des Rasterelektronenmikroskops geradezu an. Außerdem steht eine fundierte palökologische und pflanzensoziologisch-vegetationsgeographische Interpretation dieser interessanten Warmzeitflora noch aus, für die das Auftreten von *Rhododendron ponticum* und anderen, rezent in der weiteren Fundstellenumgebung nicht mehr vorkommenden, Arten bezeichnend ist. Darüberhinaus wird ein eingehender Vergleich mit z.T. erst in jüngerer Zeit bearbeiteten, makrofloristisch bedeutsamen, circumalpin gelegenen Interglazialen ermöglicht, da aufgrund der Arbeiten von CASATI (1968; Stratigrafie, Sedimentologie) und ALESSIO (1978; ¹⁴C-Datierung) die Einordnung in des Riß-Würm-Interglazial gesichert ist.

II. Geologische Ausgangslage

Nach CASATI stellen sich anhand einer Serie von Aufrissen durch das ehemalige Seebecken entlang des heutigen, bis 70m tief eingeschnittenen Baches die stratigrafischen Grundlagen folgendermaßen dar: das "Standardprofil" mit überlagernder Würm-Moräne, darunter stellenweise kiesig-sandige, terrasierte fluviatile Ablagerungen oder kreuzgeschichtete Sande und Kiese, im Mittelbereich die bis über 60m mächtigen feingeschichteten Seetone und -mergel, unter diesen wiederum Sande und Kiese, die der rißzeitlichen Grundmoräne aufliegen. Gefälleabwärts werden vom Borlezzabach zunehmend tiefere Schichten angeschnitten, so daß sich der für eine paläontologische Auswertung geeignete Bereich mit der "Hauptabbauwand" etwa im Mittelabschnitt befindet.

Die interglazialen Sedimente sind hier im unteren Teil sehr gleichmäßig geschichtet, oberhalb etwa 10 - 15m treten deutliche Faltungen und starke Stauchungen auf. Die meist sehr feine Lamination ist wahrscheinlich jahreszeitlich bedingt und ergibt sich aus der wechselnden Abfolge von sehr diatomeenreichen, dunkleren organogenen Lagen mit solchen fast ausschließlich auftretender, chemisch gefällter Calcit-Kristalle.

III. Material und Methodik

Das im Labor durch Aufspaltung größerer Blöcke gewonnene Blattmaterial wurde in frischem, gereinigtem Zustand durch Aufbringung auf acetongetränkte Folie konserviert und die Sedimentreste lieferten nach dem Schlämmen noch eine beträchtliche Menge an Fruktifikationen und weiteren

Kleinresten (Samen, Nadeln, Schuppen etc.). Neben einer herkömmlichen okularen Auswertung durch Vergleiche mit Herbarmaterial und Heranziehung systematisch-taxonomischer Literatur kamen kutikularanalytische und elektronenoptische Methoden bei der Artbestimmung zur Anwendung. So erweist sich bei der Gattung *Hedera* hinsichtlich der Größe und Verteilung der Stomata eine deutliche Übereinstimmung der fossilen Form mit *H.helix* und weniger mit *H.colchica*, was auch durch lichtmikroskopische Befunde an isolierten Kutikeln bestätigt wird. Diese Artbestimmung wurde zwar durch die geringe Größe der Blätter bereits wahrscheinlich, da jedoch fast ausschließlich ungelappte Formen auftreten, die wiederum bei *H.colchica* häufiger sind, konnte diese erst mit Hilfe der elektronenoptischen und histologisch-zellulären Untersuchungen ausgeschlossen werden.

IV. Untersuchungsergebnisse

Unter Anwendung aller o.a. Bestimmungsmöglichkeiten konnten folgende Taxa nachgewiesen werden:

Bei den Bryophyten wurden bisher 6 der 10 festgestellten Arten (*Antitrichia curtispindula*, *Brachythecium velutinum*, *Calliergonella cuspidata*, *Ctenidium molluscum*, *Drepanocladus revolvens*, *Leucodon sciurioides*, *Neckera crispa*, *Schistidium apocarpum*, *Thamnobryum alopecurum*, *Thuidium philibertii*) für Pianico noch nicht erwähnt. Auffallend ist ein fast völliges Fehlen ausgesprochener Sumpf- und Wassermoose, die in vergleichbaren Interglazialfundstellen häufig, z.T. fast ausschließlich, gefunden wurden. Lediglich *Drepanocladus* und *Calliergonella* sind Vertreter sehr feuchter bis nasser Standorte, in pleistozänen Moosfloren recht häufig, aber auch heute weit verbreitet und lassen daher nur vage und unspezifische Rückschlüsse auf Wassertemperatur und -trophiegrad zu.

Alle anderen Spezies sind ebenfalls noch rezent vorkommend mit sowohl topographisch als auch hinsichtlich der Höhenlage recht großer Amplitude. Bevorzugte Habitate dieser z.T. leicht xerophilen Arten sind Baumstümpfe und/oder Felsen, wobei 5 Vertreter (*Brachythecium*, *Ctenidium*, *Neckera*, *Thamnobryum*, *Thuidium*) kalkhaltiges Substrat bevorzugen. Bezüglich ihres pleistozänen Auftretens gelten sie durchwegs als typisch für warmzeitlich-subatlantische Verhältnisse und wurden meist ausschließlich in der Optimalphase der jeweiligen Interglaziale gefunden.

Von den nachgewiesenen 35 Spermatophyten sowie einem Farn (*Dryopteris*) sind 14 Neufunde.

Als wichtigste Ergebnisse einer vegetationsgeographisch-florensgeschichtlichen sowie palökologischen und pflanzensoziologischen Interpretation dieser Befunde ergeben sich folgende 5 Hauptpunkte, die Pianico kennzeichnen, auch in Relation zu vergleichbaren circumalpinen Interglazialfloren (Re am Nordende des Lago Maggiore, Hötting als inneralpine Station nördlich des Alpenhauptkamms, Güntenstall am Rand des Schweizer Mittellandes und Zeifen am Alpennordrand).

1. Pianico weist einen außerordentlich hohen Anteil von süd-(ost)europäischen und westasiatischen (im Wesentlichen balkanischen und kolchischen), heute dort endemischen Florenelementen auf, deren wichtigste *Acer cappadocicum*, *Picea omorika*, *Pinus peuce*, *Rhododendron ponticum* und *Tilia caucasica* sind. Weitere Hinweise auf Parallelen zu diesen, v.a. von

Rhododendron gekennzeichneten, Pflanzengesellschaften sind der hohe Anteil an Schluchtwaldarten luftfeuchter, schattiger Standorte (*Hedera*, *Rhododendron*, *Taxus baccata*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *T. tomentosa*) sowie vieler Immergrüner. Bei diesen ist, im Gegensatz zu den anderen Fundstellen, in Pianico die Zahl der Laubhölzer (*Buxus sempervirens*, *Rhododendron*, *Hedera*, *Ilex aquifolium*, *Viscum album*) ebenso groß wie die der Gymnospermen.

Bei Einbeziehung von Arten, die in den genannten Gebieten einen eindeutigen Verbreitungsschwerpunkt haben oder dort zumindest unerläßliche und wichtige Vegetationselemente darstellen, wird deren Rolle in allen betrachteten Lokalitäten deutlich, für Pianico ist jedoch auch hier der Kongruenzgrad am größten (53%). Der Grund dafür ist wohl in dessen günstiger Lage zu den zu postulierenden süd(ost)europäischen rißzeitlichen Refugialstandorten zu sehen.

2. Korrespondierend dazu weisen auch die (mit der oben genannten Gruppe häufig identischen) Vertreter atlantisch-ozeanischer Areale mit ausgesprochen humidem, wintermildem Klima auf entsprechende Bedingungen der betrachteten Interglazialphase hin. Daher ist im Vergleich zu den heutigen Verhältnissen im Borlezzabecken eine deutlich höhere thermische und pluviale Ausgeglichenheit mit insgesamt recht hohen Niederschlagsmengen anzunehmen.

Dem widerspricht auch nicht die Häufigkeit der rezent meist in montan-subalpinen Lagen auftretenden Nadelhölzer *Abies alba*, *Picea omorika* und *Pinus peuce*, da deren aktuelle Verbreitung wesentlich mehr von interspezifischen Konkurrenzmechanismen bestimmt wird als von der tatsächlichen, physiologisch bedingten ökologischen und standörtlichen Potenz. Die beiden letzteren, auf relativ extreme Standorte zurückgedrängten "Tertiärrelikte" gedeihen durchaus auch in tieferen Lagen und unter günstigeren Bedingungen, sind dort jedoch heute langfristig den konkurrenzkräftigeren Klimaxbaumarten Fichte, Buche und Tanne unterlegen, von denen die ersten beiden im untersuchten Interglazialabschnitt keine Rolle spielten.

3. Für Pianico ist außerdem ein auffallender Schwerpunkt thermophiler, submediterraner Komponenten (*Acer opalus*, *Amelanchier ovalis*, *Castanea sativa*, *Celtis australis*, *Cytisus purpureus*, *Ostrya carpinifolia*, *Pyracantha coccinea*, *Rhamnus alaternus*, *Vitis sylvestris*) festzustellen. Deren Auftreten in unserer am weitesten nach Süden gelegenen Station ist durch entsprechend günstige Klimaverhältnisse und wieder verbreitungsökologische Vorteile bezüglich der Glazialrefugien bedingt.

Ein weiterer, vielleicht noch entscheidenderer, Grund ist in den kleinstandörtlich-edaphischen Verhältnissen der kalksteinreichen Umgebung des fossilen Sees zu sehen mit trockenen, durchlässigen, meist flachgründigen und skelettreichen Böden. Diese werden auch, analog zu den Bryophyten, durch ausgesprochene Carbonatzeiger dokumentiert (*Cornus sanguinea*, *Rhamnus alaternus*, *Picea omorika*, *Amelanchier*, *Acer opalus*, *Cytisus*).

4. Auch bei den höheren Pflanzen bestätigt sich das (bis auf einen einzigen Samen von *Najas marina*) frappante Fehlen von Sumpf- und Wasserpflanzen, die für die Makroflora anderer Fundpunkte geradezu bezeichnend sind.

Eine Erklärungsmöglichkeit für diese qualitative und quantitative Verarmung der Hydroflora könnte eine sehr niedrige Wassertemperatur sein, evtl. durch - zumindest periodisch (Schmelzwasser !) - kalte Zuflüsse bedingt. Außerdem eine daraus folgende Nährstoffarmut, wie sie auch heute für viele anthropogen unbeeinflusste Gebirgsseen typisch ist.

Da man sich aufgrund der großen Häufigkeit von Besiedlern flachgründiger, zum großen Teil aber auch schluchtartiger Hangstandorte die unmittelbar Seeumgebung stark orographisch gegliedert vorstellen muß, existierten wohl entlang der steil in den See abfallenden, felsigen Ufer mit gering entwickelten erwärmungsfähigen Flachwasserzonen auch nur spärliche Ansiedlungsmöglichkeiten für Wasserpflanzen.

Außerdem befindet sich der Anschnitt der Sedimente durch die Borlezza im zentralen Bereich des seinerzeitigen Sees, der von den potentiellen Wachstumszonen der ufernahen Vegetation am weitesten entfernt lag.

Ebenso klafft für Pianico eine eklatante Lücke im Vegetationsmosaik hinsichtlich feuchter Alluvionen und anderer tiefgründiger, von Grundwasser oder Staunässe beeinflusster, evtl. auch periodisch überschwemmter, Standorte, die im direkten Einzugsbereich der ehemaligen Seen und deren Zuflüsse lagen, und deren beträchtliche Ausdehnung die Häufigkeit der einschlägigen Arten für die betrachteten anderen Ablagerungen bestätigt.

Hier ist deshalb zu schließen, daß derartige Standorte, deren Bestockung im angrenzenden See ja bevorzugt überliefert sein müßte, im fossilen Borlezzabecken nur sehr kleinflächig entwickelt sein konnten, korrespondierend zu den stark eingeschränkten Flachwasserzonen.

5. Ein letzter Blick gilt den Anteilen der bezeichnenden mitteleuropäischen Vertreter colliner bis submontaner, von Eichen-Mischwaldarten bzw. Buche dominierter Laubwälder, die nahezu alle wieder im gesamten Bereich der betrachteten Fundorte verbreitet sind. Gerade die (von Hötting abgesehen) Übereinstimmung im anteiligen Auftreten dieser ebenfalls für die Optimalphase eines zentraleuropäisch-circumalpinen Interglazials so typischen und unerläßlichen Artengruppe stellt - neben den Bezügen zu den südosteuropäischen Florenregionen - einen deutlichen Zusammenhang zwischen allen verglichenen Fundpunkten her und reiht Pianico auch aus floristischer Sicht chronologisch eindeutig in die Serie der riß-würmzeitlichen Ablagerungen ein.

Literatur

- ALESSIO, M. 1978. I depositi lacustri di Rovagnate, di Pontida e di Pianico in Lombardia. - Geogr. Fis. Dinam. Quart., 1: 131-137. - Turin.
- CASATI, P. 1968. Alcune osservazioni sul bacino lacustre pleistocenico di Pianico (Lombardia). - Rend. Ist. Lomb. Sc. Lett., A, 102, 3: 575-595. - Milano.

Unbekannte Objekte in Pollenpräparaten - Tardigrada

Vlasta JANKOVSKA

Institut für systematische und ökologische Biologie der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Kounicova 42, Brno, CFSR

mit 1 Figur

Einleitung

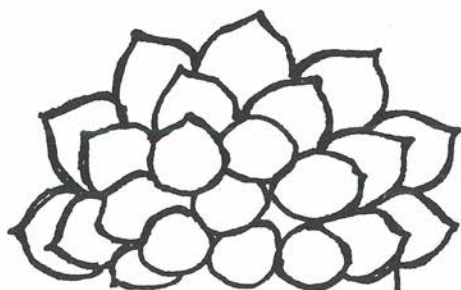
In Sedimenten verschiedenen Ursprungs und Alters kommen bei der Pollenanalyse nicht nur Pollenkörner und Sporen zum Vorschein, sondern auch noch weitere Objekte. In den meisten Fällen handelt es sich um pflanzliche und tierische Mikroorganismen, deren Zellwand aus Sporopolleninen, Cutinen und Chitinen zusammengesetzt ist. Aus der Pflanzenwelt werden z.B. Algen- und Pilzreste gefunden und aus der Tierwelt z.B. einige Reste von Cladocera, Rhizopoda, Vermes, u.s.w. Ein Teil dieser Funde konnte schon determiniert werden. Bei der Pollenanalyse begegnen wir jedoch noch immer einer Reihe von auffallenden Objekten, die regelmäßig vorkommen, und oft kann der Pollenanalytiker selbst sie näher in das botanische oder zoologische System einreihen. Trotzdem wird ihnen aber von Seiten der Spezialisten noch immer nicht genügend Aufmerksamkeit gewidmet. Obwohl also in den Pollenpräparaten viele Objekte vorhanden sind, die näher bestimmt werden konnten, werden sie meistens bei der Pollenanalyse absichtlich übersehen. Dies dürfte einerseits den zeitlichen Ansprüchen der Pollenanalysen als solchen zugeschrieben werden, andererseits aber auch der Unkenntnis dieser Funde. Dabei wurden schon viele ursprünglich unbekannte Objekte aus den Pollenpräparaten eindeutig bestimmt oder zumindest näher in biologische Systeme eingereiht (B. van GEEL 1978).

Der determinierten Objekte aus dem Pflanzen- wie aus dem Tierreich bedient man sich mit Erfolg bei der Präzisierung der paläobotanischen Rekonstruktion, vor allem für die Charakteristik der ökologische Standortverhältnisse. Aus diesem Grund halte ich es für notwendig, den Pollenanalytikern Informationen über Objekte, die neu determiniert werden konnten, vorzulegen. Es handelt sich um Vertreter des zoologischen Stammes Tardigrada (Bärentierchen, Tardigrades).

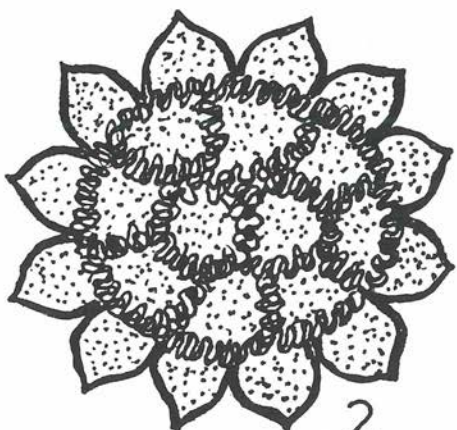
Tardigrada

Tardigrada sind mikroskopisch - kleine Organismen (50-1200 μm , ϕ 200-300 μm), deren Körperoberfläche mit chitinfreier Cuticula gedeckt ist. Sie leben in Moosen, Flechten, Algen, zwischen den Wasserpflanzen und auch im Boden. Tardigrada ernähren sich vom Inhalt der Mooszellen und vermehren sich durch Eier. Sie bevorzugen feuchtes und vor allem reines Milieu und sind daher mehr in den Gebirgen und in höheren geographischen Breiten auf nicht verunreinigtem Boden vorhanden. Aus diesem Grund sind Bärentierchen bedeutende Bewohner der Moore.

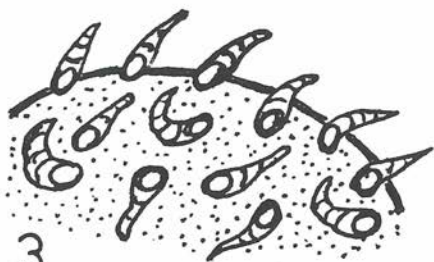
In den Pollenpräparaten begegnen wir vor allem den Tardigrada-Eiern, die eine resistente Zellwand haben. Die Oberfläche der runden Eier ist mit verschiedenen Auswüchsen bedeckt, die mannigfaltige Skulptur und Ornamente bilden. Eben dies ist ein wichtiges systematisches Merkmal, welches die Einreihung der gefundenen Eier direkt in die Art ermöglicht (Fig. 1).



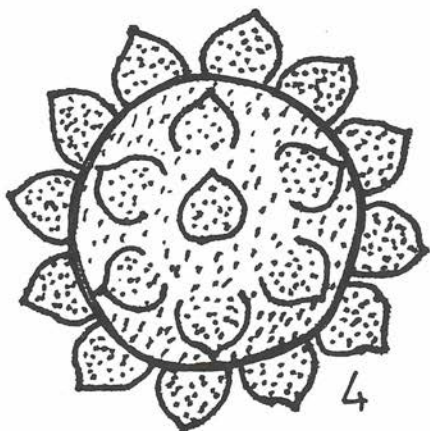
1



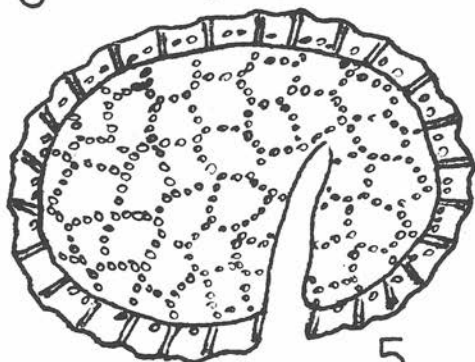
2



3



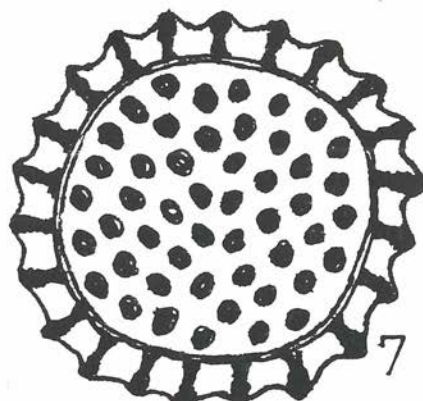
4



5



6



7



Obwohl bei einer ganzen Reihe von Arten des Stammes Tardigrada eine kosmopolitische Verbreitung angegeben wird, existieren Arten, die ausgeprägte Standortansprüche aufweisen. Ihre Funde können dann zur Präzisierung der paläoökologischen Rekonstruktion dienen. Es sind z.B. Arten, die nur in der borealen oder arktischen Zone leben oder Arten, die in größeren Seehöhen vorkommen. Diese können dann theoretisch in glazialen oder spätglazialen Ablagerungen gefunden werden.

Vorläufig wurden die Funde der Tardigrada-Eier in "Typen" gereiht, ähnlich wie B. van GEEL (1978) im Falle einiger in den Pollenpräparaten gefundener Objekte vorgeht.

In der vorliegenden Arbeit bedienten wir uns des Materials aus dem Gebiet der Tschechoslowakei (JANKOVSKA, 1990), aus West-Spitzbergen (JANKOVSKA, unveröffentlicht), von den Devon-Inseln (Arktisches Kanada, JANKOVSKA, unveröffentlicht) und endlich aus West-Sibirien (es handelt sich um Material, das in Form von Zeichnungen der Verfasserin zur Determinierung durch Frau Dr. T.A. BLYACHARCHUK von der Universität in Tomsk zugesandt wurde). In den Pollenpräparaten aus Spitzbergen wurden regelmäßig auch weitere Objekte gefunden, die als Mundröhren und Krallen der Tardigrada bestimmt wurden.

Eingehendere Beschreibungen der Funde, der Lokalitäten und weitere Angaben, zusammen mit der Photodokumentation und Aufzeichnungen werden an anderer Stelle veröffentlicht.

Die Problematik der Funde der Tardigrada-Eier ist hier nur auf die Bedürfnisse der Pollenanalyse gerichtet. Zu diesem Zweck verfaßte die Autorin eine Übersicht und Charakteristik der "Typen" der gefundenen Arten der Gattung *Macrobotus*.

***Macrobotus ambiguus* Typ (Fig. 1/1)**

Die Eier vom *M. ambiguus* Typ bildeten die zahlreichste Gruppe der Funde von Tardigrada auf der Inselgruppe West-Spitzbergen, gleich wie in dem Profil "Trulove Lowland", Devon-Inseln-Kanada (JANKOVSKA & BLISS, 1972, 1977). Der Durchmesser der Eier bewegt sich zwischen 100-150 μm . Ihre Oberfläche ist mit kegelartigen Auswüchsen bedeckt. Aus den Literaturangaben folgt, daß der Schwerpunkt dieser Art offensichtlich in höheren geographischen Breiten liegen dürfte (Spitzbergen, Franz Josefland, Grönland, Island, Skandinavien, u.ä.) - siehe MURRAY (1907), PETERSEN (1951), MORGAN & KING (1976), DASTYCH (1985), u.s.w. DASTYCH (1988) erwähnt diese Art aus Polen nur aus der Hohen Tatra.

***Macrobotus areolatus-richtersi* Typ (Fig. 1/2)**

Die Eier dieses Typs wurden im Sediment sämtlicher Profile aus den Lokalitäten Linne und Bockfjord (West-Spitzbergen) gefunden. Ziemlich häufig sind sie auch im Profil "Trulove Lowland" (Devon-Insel, Kanada). Ein Fund dieses Typs kommt auch aus dem Trebonska panev - Becken (Südböhmen-CFSR), wo ein Ei in Lehmgyttja (Spätglazial) gefunden wurde. Der Durchmesser der gefundenen Eier bewegt sich um 120 - 140 μm . Die Auswüchse sind

Fig. 1/ 1-7: Eier von Tardigrada (Vergrößerung- siehe Angaben im Text); 1 - *Macrobotus ambiguus* Typ, 2 - *M. areolatus-richtersi* Typ, 3 - *M. coronifer-islandicus* Typ, 4 - *M. harmsworthi-echinogenitus* Typ, 5 - *M. hibernicus* Typ, 6 - *M. hufelandi* Typ, 7 - *M. intermedius* Typ.

(Zeichnungen 5 und 7 wurden nach dem Manuskriptmaterial T.A. BLYACHARCHUKS bearbeitet).

etwa 20 μm hoch und kegelförmig. Charakteristisches und sehr auffallendes Merkmal dieses Typs sind vieleckige Flächen (Areolen) zwischen den Auswüchsen. Im subfossilen Material sind Eier meistens verschieden deformiert, die charakteristische Areolation ist jedoch immer sichtbar (siehe BARTOS, 1967; DASTYCH, 1988).

***Macrobotus coronifer-islandicus* Typ (Fig. 1/3)**

Die Eier dieses Tardigrada-Typs kamen regelmäßig im Sediment aus allen Profilen der Lokalitäten Linne und Bockfjord (West-Spitzbergen) zum Vorschein. Die Eier sind 120-160 μm groß. Die Auswüchse haben eine stachelige Form, inwendig befinden sich Scheidewände. In Sedimenten aus mitteleuropäischen Lokalitäten bin ich diesem Typ der Tardigrada bisher nie begegnet. DASTYCH (1988) erwähnt *M. coronifer* in Polen nur in höheren Lagen (Tatra-Gebirge und Pieninen), *M. islandicus* wurde dort noch nicht gefunden. Er hat seinen Schwerpunkt des Vorkommens in Nordeuropa und in der Arktis (MORGAN & KING, 1976). Nach PETERSEN (1951) befindet sich der Schwerpunkt des Vorkommens von *M. richtersi* in Grönland an feuchten bis trockenen Standorten, während der Schwerpunkt der Art *M. coronifer* in Grönland an trockenen Standorten liegt.

***Macrobotus harmsworthi-echinogenitus* Typ (Fig. 1/4)**

Die Eier dieses Typs wurden im subrezentem Sediment der Lokalität Malcin bei Svetla n. Saz. (Böhmisch-Mährische Höhe, CFSR) und Bily Kriz (Moravskoslezske Beskydy, CFSR) gefunden. Von den Zeichnungen zu schließen entspricht diesem Typ auch Dr. BLYACHARCHUKs Fund aus West-Sibirien. Der Durchmesser der gefundenen Eier beträgt 75-115 μm , mit Auswüchsen, die zwiebel- oder kegelförmig sind. Nach Angaben der Spezialisten kommen *M. harmsworthi* und *M. echinogenitus* überall dort vor, wo Tardigrada gesammelt wurden.

***Macrobotus hibernicus* Typ (Fig. 1/5)**

Die Eier des erwähnten Typs, wahrscheinlich direkt der Art *M. hibernicus*, waren sehr selten im organischen Sediment im Becken Trebonska panev - Südböhmen und Spisska kotlina - Becken, Slowakei, CFSR, vorhanden. Leider wurden sie nicht registriert. Als *M. hibernicus* bestimmte ich nach der Zeichnung von Dr. BLYACHARCHUK den Fund aus West-Sibirien. Der Eierdurchmesser liegt zwischen 50-70 μm . Ihre Oberfläche ist durch ein polygonales Muster (netzartige Augen) charakterisiert, das glasartige Streifen bildet. Nach DASTYCH (1988) ist *M. hibernicus*: "hygrophilous species of mesoalpine character". Vermutlich hat diese Art den Schwerpunkt ihres Vorkommens in Nordeuropa und in höheren Lagen. Es ist anzunehmen, daß die Eier dieser Art in Mitteleuropa in den Sedimenten der Moore in höheren Lagen gefunden werden können, bzw. auch im Sediment aus dem Spätglazial und älteren Holozän.

***Macrobotus hufelandi* Typ (Fig. 1/6)**

Die Eier des *M. hufelandi* Typs kommen verhältnismäßig häufig in den Pollenpräparaten aus den Lokalitäten Linne und Bockfjord (West-Spitzbergen) vor. Einzelne Eier wurden auch in "Trulove Lowland" (Devon-Insel, Kanada) gefunden. Der Durchmesser der Eier beträgt 80-140 μm . Die Form der Auswüchse ist sehr variabel; im Grunde behält sie aber ihre becher-, kolben- oder turmartige Gestalt bei. Mehrere Verfasser (z.B. PETERSEN, 1951; BARTOS, 1967, u.a.) unterscheiden im Rahmen dieser Art Varietäten, die gerade durch die Form ihrer Auswüchse voneinander abweichen. Zum Typ

M. hufelandi gehört nach den Zeichnungen von Dr. BLYACHARCHUK auch der Fund aus West-Sibirien.

***Macrobotus intermedius* Typ (Fig. 1/7)**

In diesen Typ wurde nach der Zeichnung Dr. BLYACHARCHUK's der Fund aus West-Sibirien eingereiht (det. JANKOVSKA). Der Fund kann vorläufig nicht eindeutig zur Art *M. intermedius* gereiht werden, weil in der Spezialliteratur bei einzelnen Autoren Abweichungen in den Zeichnungen der Eier bestehen (BARTOS, 1967; DASTYCH, 1988; RAMAZZOTTI, 1962). Am ähnlichsten ist die Zeichnung in der Arbeit von MORGAN & KING (1976). Der Durchmesser der Eier der Art *M. intermedius* bewegt sich um 50 μm . Nach BARTOS (1967) befinden sich an der Eioberfläche Auswüchse, die mit einer Geleemasse umhüllten großköpfigen Schrauben ähnlich sind.

Dank

Die Verfasserin erlaubt sich, Frau Dr. V. OPRAVILOVA, CSc., (Masaryks Universität, Brno) für zahlreiche Konsultationen und freundliches Leihen der Fachliteratur zu danken. Frau Dr. T.A. BLYACHARCHUK (Universität Tomsk) dankt die Autorin für die Möglichkeit, einige ihrer Funde von Tardigrada aus West-Sibirien zu veröffentlichen.

Literatur

- BARTOS, E. 1967. Zelvuský - Tardigrada.- Fauna CSSR, **17**: 11-190.- Praha.
- DASTYCH, H. 1985. West Spitsbergen Tardigrada.- Acta zool. cracov., **28**: 169-214.- Krakow.
- " - . 1988. The Tardigrada of Poland.- Monografie Fauny Polski., **16**: 5-251.- Warszawa, Krakow.
- GEEL, van, B. 1978. A palaeoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and the Netherlands.- Rev. Palaeobot. Palynol., **25**: 1-120.- Amsterdam.
- JANKOVSKA, V. 1990. The evolution of Late-Glacial and Holocene vegetation in the vicinity of Svetla nad Sazavou (in the Western Forland of the Bohemian-Moravian Uplands).- Folia Geobot. Phytotax., **25**: 1-25.- Praha.
- JANKOVSKA, V. & BLISS, L. C. 1972. Pollen and macroscopic analysis of a peat mound profile Trulove Lowland.- Devon Island I.B.P. Project, High Arctic Ecosystem, Univ. Alberta, Project Rep. 1970-1971: 105-112.- Alberta.
- " - . 1977. Palynological analysis of a peat from Trulove Lowland. In: BLISS, L.C. (ed.). Trulove Lowland, Devon Island, Canada: A high Arctic ecosystem: 139-142.- Alberta.
- MARCUS, E. 1928. Spinnentiere oder Arachnoidea, IV: Bären-tierchen (Tardigrada).- In: DAHL, F. Tierwelt Deutschlands, **12**: 1-230.- Jena.
- MORGAN, C.I. & KING, P.E. 1976. British Tardigrades.- A new Series-Synopses of the British Fauna., **9**: 1-13.- London, New York.
- MURRAY, J. 1907. Scottish Tardigrada collected by the Lake Survey.- Trans. R. Scot. Soc., **45**: 641-668.- Edinburgh.
- PETERSEN, B. 1951. The Tardigrada Fauna of Greenland.- Meddelelser om Gronland, **150**: 1-94.- Kobenhavn.
- RAMAZZOTTI, G. 1962. Il phylum Tardigrada.- Mem. Inst. Ital. Idrobiol.: 11-579.- Pallanza.

Mediaeval agriculture in Southwestern Poland

Romuald KOSINA

Institute of Botany, University of Wrocław, Kanonia 6/8, 50328 Wrocław, Poland

with 2 figures

Introduction

During the last years the number of palaeoethnobotanical papers has increased, thanks mainly to the activities of the International Work Group for Palaeoethnobotany. This gives rise to the need to periodically survey the data for smaller and larger regions. Such syntheses were presented among others by LANGE (1975), KÖRBER-GROHNE (1981) and GREIG (1983). For NW Poland such a synopsis was given by KLICHOWSKA (1972), and for the whole of Poland by WASYLIKOWA (1984). Many analyses of selected archaeological sites have been made in SW Poland, especially those by KLICHOWSKA (1956, 1961, 1964a,b,c, 1968, 1969), KLICHOWSKA & DZIECZKOWSKI (1968), and KOSINA (1975, 1977, 1978, 1981). A series of recently analysed sites enables an introductory synthesis concerning useful plants from mediaeval period. Interesting archaeological analyses for Lower Silesia (the largest province of SW Poland) from 500-990 AD, and for Upper and Lower Silesia from ca. 1000-1200 AD were made by LODOWSKI (1980) and MOZDZIOCH (1990), respectively. Both syntheses provide valuable information on agricultural techniques.

Materials and methods

For the purpose of a very general synopsis, existing compilations were used for the following localities: Bonikowo, Bruszczewo, Legnica, Lubomia, Opole, and Wrocław. New analyses were made for Glogow, Niedow, Niemcza, Opole, Rzymowka, Wrocław, and Zukowice (see map in fig. 1). The percentage of plants for a given locality was obtained by counting the seeds of crop plants in small random samples from each archaeological site. The above, as well as the number of sites with a given plant, served as a basis for the presented evaluation. The materials were arranged into arbitrarily chosen periods: the 7th-10th, 11th-12th, and 13th centuries AD. It should be emphasized that such synopses are very uncertain because the final result may often be biased by the inclusion of one rich locality, e.g. the finding of hemp in Bruszczewo (KLICHOWSKA, 1969) or strong weed contamination in samples from Wrocław (KLICHOWSKA, 1961); these weeds are probably correlated with dung. The author has carefully tried to avoid the above bias. Many materials, summarily inspected, will be elaborated in detail in the future.

Techniques in agriculture

During 500-990 AD in Lower Silesia, fields were cultivated by means of wooden listers with iron coulter to raise and cut off rigde (LODOWSKI, 1960). Fourteen raising coulters were found in this area. Most of them are sleeve coulters (two are spatular). Beginning in 300-400 AD, listers with cutting coulters were probably used here. No hoes or harrows from 500-

990 AD were found. Cereals, grasses and reeds were harvested by means of sickles with blades of various size and shape. Sickles were found at almost every archaeological site. Sporadically, small scythes differing from their modern counterpart in their ca. 20 cm shorter blade and different wooden part were discovered (Bolesławiec, Żukowice). Finds of querns indicate the presence of workshops in the Mount Slezia region. Local granite was used to produce the querns. At other sites, granite glacial stones were worked for the same purpose. Before milling, the cereal grains were probably dried (a find of a roaster from Żukowice).

The scattered distribution of settlements all over Silesia (MOZDZIOCH, 1990) proves that mainly light and middle heavy soils were cultivated. An increase of settlement area occurred during the 12th-13th c. AD. Listers with mainly sleeve coulter and various types of sickles were used during the 10th-12th c. AD. The find of small scythes are more frequent. The hoe finds are characteristic for this period. Tools for viticulture have also been discovered (two-toothed hoe from Opole and grafting knife from Bytom

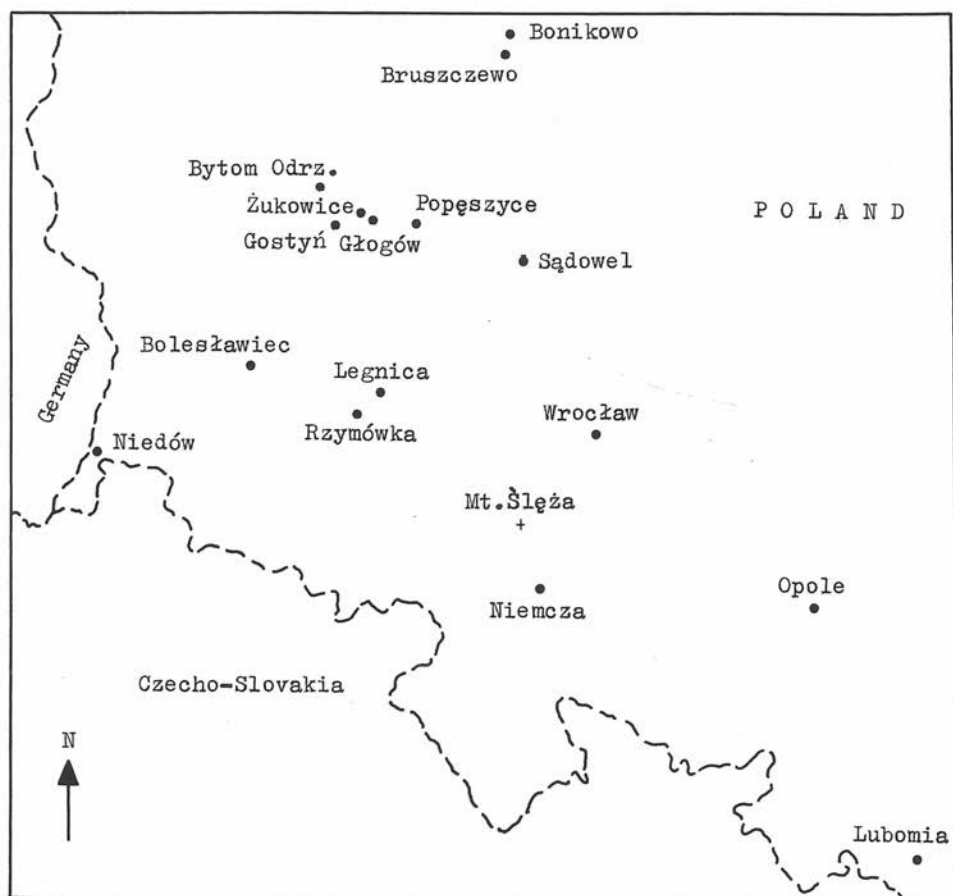


fig. 1: Distribution of investigated localities in SW Poland

Odrzanski). Crops were stored in holes or granaries. Rotary querns were used for milling, while crushing mills were used for millet groats.

Crops and gathered plants

7th-10th c. AD: Rye (Bonikowo, Lubomia, Niedow) and millet (Bonikowo, Bruszczewo, Rzymowka) prevail in cultivation. Wheat with only an admixture of rye is noted from Zukowice, while in Wroclaw the percentage of wheat and millet is equal. Other plants such as oats, barley, flax, pea, horse bean, lentil, and hemp scantily are noted. The materials are vestigially or sometimes more heavily infested with weeds, e.g. 11% in Lubomia and Wroclaw.

11th-12th c. AD: Materials from Legnica, Niemcza, Opole, Rzymowka and Wroclaw demonstrate the equal role of rye, millet and wheat in cultivation. Some samples (first half of the 10th c., Wroclaw) contain 66% barley and 18% oats. In samples from Opole, 40% flax was noted in addition to millet. The seeds of cucumber (Opole, Wroclaw) and hop (Wroclaw) were often found. The amount of weeds is below 10%. No lentil was found and only sporadically was hemp noted. Pea was more abundant (4%) than horse bean (a few localities).

13th c. AD: This period is described with the aid of the most numerous finds (Opole, Wroclaw). Crops probably originate from tributes stored in granaries.

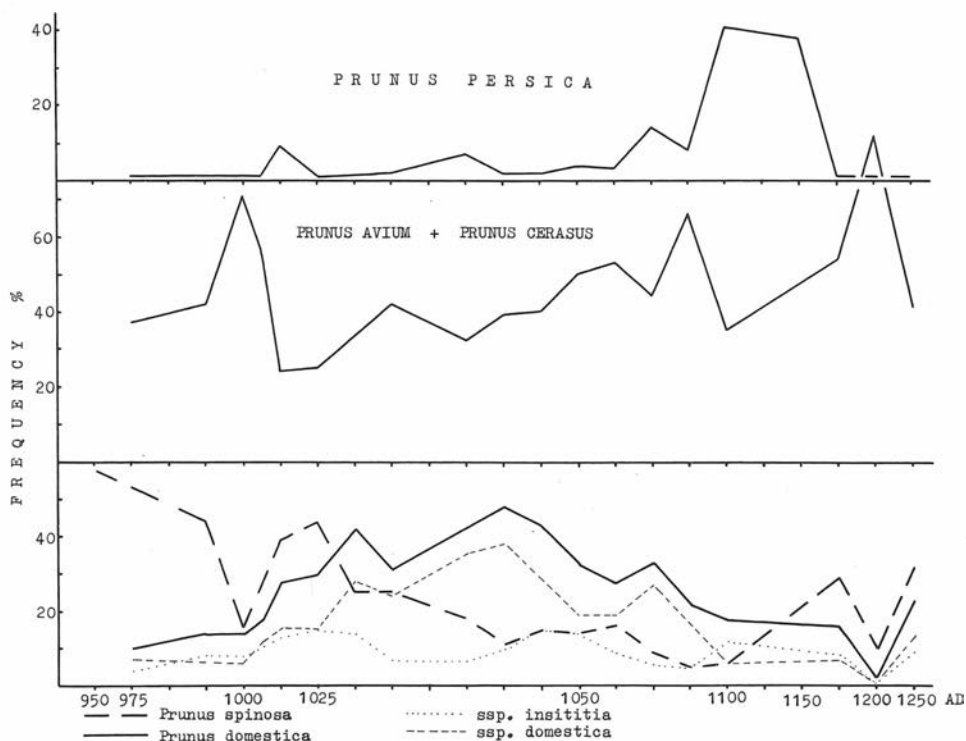


fig. 2: Trends in fruit exploitation during the Medieval period in Wroclaw area

Cereals were cultivated beyond the city centre (the castle). Rye prevails; wheat is only an admixture. Millet amounts to 30%. Two finds from Wrocław contain 26 and 98% oats; this crop was connected with a tribute for horse breeding. Hops amounts to 5% (Wrocław, 1250 AD). Horse bean was more abundant than pea. The weed infestation of the samples was usually below 10%, but sometimes considerably more (21% of *Bromus secalinus* in Wrocław).

Cultivated or gathered fruit is the next group of plants analysed here. The materials from Wrocław originate from 950-1150 AD. KLICHOWSKA (1961) analyses them for the next period 1150-1250 AD (fig. 2). A comparison of the curves for *Prunus spinosa* and *P. cerasus* + *P. avium* is especially interesting. With the decrease of sloe plums, the amount of cherry stones often increases (10th/11th, beginning of the 11th, end of the 11th and of the 12th c.). During the investigated period the amount of *Prunus spinosa* stones systematically decreases while those of *Prunus domestica* (*P. domestica* ssp. *domestica* + ssp. *insititia*) increase. At the end of the 12th c., a considerable decrease in all plums accompanies a simultaneous increase in cherries. Exploitation of *Prunus persica* increases somewhat at the end of the 11th c. In general, few stones were found in archaeological layers of the first half of the 11th c. These samples contain a high percentage of peach stones. For the period investigated by KLICHOWSKA (1961) a great number of stones (plums, cherries) was found; the shapes of curves in these centuries are therefore very reliable. The percentage of cherries is distinctly lower than that of *Prunus domestica* for the 10th-11th c., Opole (KLICHOWSKA, 1972).

Discussion

The synopses of KLICHOWSKA (1972) for NW Poland and of WASYLIKOWA (1984) for the whole of Poland are the only ones relevant to the summary presented above. A synthesis of KLICHOWSKA's data from many localities, recalculated by the author, reveals a wide cultivation of millet (80% of all cereals) for 400-950 AD; this is more than in SW Poland. In the next period (950-1250 AD), a decrease of millet cultivation (65%) in favour of rye (26%) occurs in NW Poland. For SW Poland in a parallel period (11th-12th c.), cultivation of rye, millet and wheat is equal. KLICHOWSKA's materials date back to the 13th c., and the small amount of oats (3%) is noteworthy there. For SW Poland in the 13th c., the samples contain more oats. For the north and south parts of West Poland the changes are generally similar, but in SW Poland wheat cultivation is more important. LANGE's study (1975) indicates a much greater cultivation of barley and hulled wheats in Poland than indicated in KLICHOWSKA's data (1972) and in the present synthesis. The important role of millet is not reflected in LANGE's study. One should add that millet is very common in the material from SW Poland, where it is present in dung layers in the form of chaff. This corroborates the universal utilization of millet in mediaeval Poland (KLICHOWSKA, 1972; WASYLIKOWA, 1984). Frequent finds of different, homogenously coloured husks (red, grey, yellow, white) indicate a cultivation of different forms of this plant. The data of KÖRBER-GROHNE (1981) indicate a decrease of barley cultivation in Germany in the period preceding the Middle Ages. This trend is supported by the small quantity of barley in NW Poland (KLICHOWSKA, 1972) and SW Poland, although

WASYLIKOWA (1984) presents an opposite opinion. GREIG's synthesis (1983) reveals that, for the area of Germany and Britain during 600-1500 AD, there was frequent cultivation of barley, flax, wheat, horse bean, oats and rye. Millet is common for Germany exclusively. For 500-990 AD, for several localities in Lower Silesia, LODOWSKI (1980) reports the following: Niemcza - wheat 88%, rye 12% and a small amount of barley and oats; Popeszyce - mainly rye, millet, wheat and oats; Niedow (border of Silesian-Lusatian settlement) - mainly rye and wheat; Gostyn - rye, millet; Zukowice - rye, barley, millet; Przedmoscie near Glogow - rye, wheat; Sadowel - barley, oats. The newly analysed samples from Niedow also contain mainly rye. In Tornow (JÄGER, 1966), a region of Lower Lusatian settlements, the prevalence of rye and millet is mentioned for the period of the 7th-9th c. The above relation resembles that of rye in Niedow, south of Tornow.

For vegetables and technical plants, a comparison using KLICHOWSKA's data (1972) reveals, for 400-950 AD, a large supremacy of horse bean over pea as well as a considerable utilization of flax and hemp. It should be underlined that the high percentage of hemp is caused by inclusion of one locality, Bruszczewo. In 900-1250 AD, the cultivation of pea and utilization of hops increased in NW Poland.

WASYLIKOWA (1984) reports, for Poland, a distinct increase of horse bean in the same period. In SW Poland during the 11th-12th c., the cultivation of flax increases, although in Wroclaw cucumber is more abundant than pea and horse bean from 1100-1500 AD. Hops is especially frequent in Wroclaw in the 12th/13th c. (KLICHOWSKA, 1961). BEHRE (1984) also indicates an increase of hops utilization during this period. There was also some import of vegetables (*Lagenaria siceraria*, Wroclaw) during the Middle Ages.

Several controversial remarks should be made with respect to the graphs in fig. 2. The distinct change of frequency of cherries and *Prunus spinosa* in the 10th/11th c. should have been caused by severe ground frost, which destroyed flowers on the low shrubs of blackthorn. The cherry flowers located on high trees may have escaped this frost. A strong decrease of the quantity of cherry stones during the first half of the 11th c. may have been caused by infestation of trees by *Monilinia laxa*. This disease destroyed the plantations of local forms of cherry in the later centuries. The loss of cherries induced the gathering of *Prunus spinosa* along the edges of forests. It should be added that at the end of the 10th c., stones of noble forms of *Prunus cerasus* were noted. In most of the material from Wroclaw, *P. cerasus* dominated over *P. avium*. Strong climatic influences probably also prevailed at the end of the 11th-12th c. In *Prunus domestica*, the subspecies *domestica* prevails over the subspecies *insititia* during the 11th-12th c., and a great variability of stones is evident. In NW Poland there was a distinct supremacy of cherries over plums (400-950 AD), followed (in 950-1250 AD) by an increase of plums at the cost of cherries (after KLICHOWSKA, 1972, recalculated). In some samples from Wroclaw, dated to the second half of the 12th c., a large proportion of *Rubus* (36% of all stones in sample) was noted (KLICHOWSKA, 1961). Data from the same paper indicate an abundant gathering activity for *Corylus avellana* (often more than 50% of all stones and nuts) in 12th-13th c., Wroclaw. KOSINA (1991) also corroborates the importance of hazelnut in Wroclaw during the 10th-12th c. *Sambucus nigra* is another plant gathered in the Middle Ages (Bonikowo, 8th-10th c.; KLICHOWSKA, 1964 a). *Malus*, *Pyrus*, *Vitis*, and *Juglans* appear sporadically in materials from SW and NW Poland.

Acknowledgements

I would like to thank many Silesian archaeologists - C. BUSKO, K. BYKOWSKI, B. GEDIGA, H. KAMINSKA-SLEDZIK, L. LENARCZYK, J. MOZDZIOCH - for supplying me with new archaeobotanical materials. I am especially obliged to Prof. J. KAZMIERCZYK for his valuable discussions and encouragement.

References

- BEHRE, K.-E. 1984. Zur Geschichte der Bierwürzen nach Fruchtfunden und Schriftlichen Quellen. In: ZEIST, van, W. & CASPARIE, W.A. (eds.). *Plants and Ancient Man*: 115-122.- Balkema, Rotterdam.
- GREIG, J. 1983. Plant foods in the past: A review of the evidence from northern Europe.- *J. Plant Foods*, 5: 179-214.
- JÄGER, K.-D. 1966. Die pflanzlichen Großreste aus der Burgwallgrabung Tornow, Kr. Calau.- Dt. Akad. Wiss. Berlin, Schr. Sect. Ur- u. Frühgeschichte, 21: 164-189.- Berlin.
- KLICHOWSKA, M. 1956. Material roślinny z Opolą z X-XII w. *Materiały Wczesnosredniowieczne*, IV: 179-209.- Warszawa.
- " - . 1961. Wyniki badań materiałów botanicznych z prac wykopaliskowych na Ostrowie Tumskim we Wrocławiu w latach 1950-1955.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XII: 111-121.- Wrocław.
- " - . 1964 a. Wyniki badań próbek botanicznych z wczesnosredniowiecznego stanowiska w Bonikowie, pow. Koscian z 1958 roku.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XVI: 413-414.- Wrocław.
- " - . 1964 b. Sprawozdanie z badań materiałów botanicznych ze stanowiska 1 w Bonikowie w 1959 roku.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XVI: 415-417.- Wrocław.
- " - . 1964 c. Wyniki badań próbek botanicznych pobranych z warstwy II (ar 343) w Opolu w 1959 roku.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XVI: 424-427.- Wrocław.
- " - . 1968. Sprawozdanie z badań nad zawartością próbki zboża z Wrocławia lewobrzeznej z 1964 roku.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XIX: 475-476.- Wrocław.
- " - . 1969. Rośliny uprawne i dziko rosnące z grodziska z VII-IX wieku w Bruszczewie, pow. Koscian.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XX: 461-464.- Wrocław.
- " - . 1972. *Rośliny naczyniowe w znaleziskach kulturowych Polski północno-zachodniej*.- PWN: 73 pp.- Poznań.
- KLICHOWSKA, M. & DZIECZKOWSKI, A. 1968. Szczątki roślinne z grodu kasztelanskiego w Legnicy.- *Sprawozdania Archeologiczne*, XIX: 473-474.- Wrocław.
- KOSINA, R. 1975. Badania archeologiczne na Ostrowie Tumskim we Wrocławiu w 1973 roku.- *Cz. Paleoetnobotanika. Silesia Antiqua*, 17: 221-230.- Wrocław.
- " - . 1977. Wrocławskie spichrze z XI w. - przyczynek do badań nad gospodarką regionu.- *Kwartalnik Historii Kultury Materialnej*, 2: 257-267.- Warszawa.

- KOSINA, R. 1978. The cultivated and wild plants from the XIth century granaries on the cathedral-island in Wrocław.- Ber. Dt. Bot. Ges., **91**: 121-127.- Stuttgart.
- " - . 1981. Cultivated plants, weeds, and wild plants from the early mediaeval granaries on Ostrow Tumski in Wrocław.- Z. Archäol., **15**: 177-190.- Berlin.
- " - . 1991. Remarks on the variation of fossil and contemporary nuts of *Corylus avellana* L. In: RENFREW, J.M. (ed.). New Light on Early Farming: 75-91.- Edinburgh Univ. Press.
- KÖRBER-GROHNE, U. 1981. Pflanzliche Abdrücke in eiszeitlicher Keramik - Spiegelbild damaliger Nutzpflanzen ?- Fundber. Baden-Württemberg, **6**: 165-211.- Stuttgart.
- LANGE, E. 1975. The development of agriculture during the first millennium AD.- Geol. Föreningens i Stockholm Förhandlingar, **97**: 115-124.- Stockholm.
- LODOWSKI, J. 1980. Dolny Śląsk na początku średniowiecza (VI-Xw.). Podstawy osadnicze i gospodarcze: 280 pp.- Ossolineum, Wrocław.
- MOZDZIOCH, s. 1990. Organizacja gospodarcza państwa wczesnopiastowskiego na Śląsku: 240 pp.- Ossolineum, Wrocław.
- WASYLIKOWA, K. 1984. Fossil evidence for ancient food plants in Poland. In: ZEIST, van, W. & CASPARIE, W.A. (eds.). Plants and Ancient Man: 177-191.- Balkema, Rotterdam.

Comparison of mediæval and recent vegetation in Jihlava, Moravia

KÜHN Frantisek

University of Agriculture, Zemedelska 1, 61300 - Brno, CSFR

In 1976, I gathered from a cistern 10 kg of moist offal matter in Jihlava in the Bohemian-Moravian hills in Zidovska ulice (named Brozikova ulice in the years 1945-1990); the average temperature here was 7°C. This material was dated by NOVOTNY (1982) to between the middle of the 13th century to the beginning of the 15th century, probably soon after 1270 (date of the edict of Premysl Otakar II. for the building of the new groundplan of Jihlava). The vicinity of Jihlava was colonized in the mid 13th century. Silver mines prospered in Jihlava at this time. In the 14th century, Jihlava was the second largest town in the territory of Czechoslovakia.

This material contained the seeds of 257 plant species and of several subspecies. In the following text, the names of plants are followed by the number of seeds (one-seeded propagation units) or of other plant parts. An exemplarily rich assortment and quantity of fruits was found in the material, including thermophilous crops in large quantities such as *Ficus carica* (1895) and *Vitis vinifera* (1621); *Ficus carica* was probably imported; in Moravia it no longer survives in rougher winters. *Vitis vinifera* was perhaps cultivated in the vicinity of Jihlava; according to the information provided by RYBNICKOVA, pollen analyses of mediæval Jihlava revealed pollen of *Vitis vinifera*. MATTHIOLI wrote in 1562 that each peasant in Bohemia knows *Vitis vinifera* and its varieties. On the other hand, POKORNY (1852) states that in Jihlava *Vitis vinifera* does not ripen even in the warmest years. In the 20th century, *Vitis vinifera* is cultivated only in south Moravia, where the average temperature is above 8,8 °C. Thermophilous fruits in the collected material also include *Juglans regia* (5 fragments), which has been cultivated in Jihlava only rarely in recent times. *Cornus mas* (1) is now cultivated in Jihlava only as a rare park shrub.

In *Prunus* sect. *Prunus* the assortment is very rich; it contains for example *Prunus spinosa* ssp. *megalocarpa* (7), *P. fruticans* (5), 8 subspecies of *P. domestica* (from the 11 subspecies described by WERNECK, 1961) with about 35 different types (282). In recent Jihlava, identical types of *P. domestica* can be found in orchards (ssp. *syriaca*, cv. Mirabelle de Nancy, ssp. *italica* v. *claudiana*) or in hedges (ssp. *italica* v. *vinaria*, ssp. *insititia*, ssp. *intermedia*). Among the cultivated fruits, the most common were *Ficus carica*, *Vitis vinifera*, *Prunus avium* ssp. *juliana* (1235), *Prunus domestica*, and *Malus domestica* (727). Other fruit plants included:

Corylus avellana (60 fragments)
Vaccinium myrtillus (31)
Fragaria vesca (5070)
F. viridis (23)
Rubus idaeus (8020)
R. caesius (243)
R. plicatus (2269)
Cydonia oblonga (12)
Sorbus aucuparia (79)
Malus sylvestris (174)
Pyrus communis (33)

Crataegus laevigata (16)
Rosa canina (52)
Prunus cerasus (79)
P. avium ssp. *avium* (82)
P. avium ssp. *duracina* (27)
P. spinosa v. *vulgaris* (13)
P. spinosa v. *virgata* (19)
Ribes nigrum (1)
R. uva-crispa (1)
Cornus mas (1)

The assortment of field crops is richer than either assortment mentioned by POKORNY (1852) for the surroundings of Jihlava or that which is cultivated here in recent times. Interesting are for example *Triticum diococcon* (3 forks), *Setaria italica* (6), and *S. glauca* (52), which were probably cultivated; the material contained ground lemmas: *Cannabis sativa* (11 + 19 fragments), *Humulus lupulus* (6), and *Beta vulgaris* (9 lids). Among cereals, *Panicum miliaceum* (633) and *Secale cereale* (51 fragments) are the most frequent. Oil seeds are relatively frequent: *Papaver somniferum* (86), *Camelina sativa* (2), *Brassica rapa* (46), and *Linum usitatissimum* (10). The find of *Fagopyrum esculentum* (4) is an early one. Other field crops are *Pisum sativum* (1), *Vicia sativa* ssp. *obovata* (2), *Hordeum vulgare* conv. *vulgare* (2 + 30 fragments), *Triticum aestivum* (2 + 25 fragments), and *Avena sativa* (6 + 2 fragments). The material also included garden crops: *Cucumis melo* (1), *Anethum graveolens* (6), *Daucus carota* (2, wild or cultivated), *Petroselinum crispum* (1), *Borago officinalis* (1), *Solanum nigrum* (35; according to the great number of seeds probably a cultivated plant), *Nepeta cataria* (1), *Allium cepa* (1), and *A. schoenoprasum* (1). Decorative cultivated plants were represented by *Viola odorata* (2) and *Rosa alba* (8). In this find JANKOVSKA identified the pollen of *Myrtus communis* (personal communication).- The field weeds include segetal weeds - *Agrostemma githago* (26), *Centaurea cyanus* (77) - and garden weeds - *Sonchus asper* (6), *Solanum nigrum* (35). The number of weed seeds is large compared to the proportion of cultivated crops; they are probably offals of clearing. The great number of achenes of *Rumex acetosella* (304) or *Solanum nigrum* (35) is interesting; both may have been cultivated. Many of the weeds are thermophilous and do not presently occur in the vicinity of Jihlava - T 8 according to ELLENBERG (1979): *Amaranthus lividus* (1), *Glaucium corniculatum* (4), - T 7: *Nigella arvensis* (2), *Bupleurum rotundifolium* (2), *Echium vulgare* (7), *Setaria glauca* (52), - T 6: *Camelina microcarpa* (1), *Sherardia arvensis* (3), *Thesium arvense* (1), *Hyoscyamus niger* (2), *Stachys annua* (2), *Setaria viridis* (9). The other field weeds were:

<i>Equisetum arvense</i> (7 frag.)	<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>arvensis</i> (16)	<i>Valerianella dentata</i> (31)
<i>Ranunculus repens</i> (98)		<i>V. rimosa</i> (1)
<i>Papaver argemone</i> (2)	<i>Anagallis arvensis</i> (1)	<i>Galium aparine</i> (59)
<i>P. dubium</i> (1)	<i>Sisymbrium sophia</i> (2)	<i>Lithospermum arvense</i> (2)
<i>P. rhoeas</i> (12)	<i>Rorippa sylvestris</i> (1)	<i>Veronica agrestis</i> (1)
<i>Fumaria rostellata</i> (1)	<i>Erysimum cheiranthoides</i> (14)	<i>V. arvensis</i> (1)
<i>Spergula arvensis</i> v. <i>sativa</i> (1)	<i>Erophila verna</i> (1)	<i>Glechoma hederacea</i> (2)
<i>Spergularia rubra</i> (1)	<i>Thlaspi arvense</i> (49)	<i>Prunella vulgaris</i> (90)
<i>Scleranthus annuus</i> (18)	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (16)	<i>Lamium purpureum</i> (4)
<i>Arenaria serpyllifolia</i> (5)	<i>Camelina alyssum</i> (1)	<i>L. amplexicaule</i> (2)
<i>Stellaria media</i> (12)	<i>Neslia paniculata</i> (51)	<i>Stachys palustris</i> (2)
<i>Cerastium holosteoides</i> (19)	<i>Sinapis arvensis</i> (43)	<i>Galeopsis tetrahit</i> (14)
<i>Chenopodium album</i> (821)	<i>Raphanus raphanistrum</i> (3)	<i>G. pubescens</i> (1)
<i>Ch. polyspermum</i> (22)	<i>Trifolium campestre</i> (1)	<i>G. ladanum</i> (1)
<i>Ch. hybridum</i> (3)	<i>T. arvense</i> (1)	<i>Mentha arvensis</i> (1)
<i>Atriplex patula</i> (5)	<i>T. repens</i> (3)	<i>Crepis virens</i> (3)
<i>Rumex obtusifolius</i> (138)	<i>Medicago lupulina</i> (2)	<i>Lapsana communis</i> (29)
<i>R. crispus</i> (36)	<i>Vicia hirsuta</i> (1)	<i>Sonchus asper</i> (6)
<i>Polygonum aviculare</i> (66)	<i>V. tetrasperma</i> (4)	<i>Cirsium arvense</i> (64)
<i>P. lapathifolium</i> (14)	<i>V. sativa</i> ssp. <i>angustifolia</i> (2)	<i>Anthemis arvensis</i> (43)
<i>P. persicaria</i> (38)	<i>Aethusa cynapium</i> (1)	<i>Matricaria inodora</i> (4)
<i>P. minus</i> (1)	<i>Daucus carota</i> (2)	<i>Gnaphalium uliginosum</i> (2)
<i>P. convolvulus</i> (28)	<i>Myosotis arvensis</i> (1)	<i>Lolium temulentum</i> (1)
		<i>Poa annua</i> (3)

Many acidophilous and oligotrophic species are found among the weeds. - Ruderal plants, including plants of naked river banks, were:

<i>Ranunculus sceleratus</i> (4)	<i>Solanum nigrum</i> (35)
<i>Chelidonium majus</i> (2)	<i>S. dulcamara</i> (8, perhaps collected as a medical plant)
<i>Myosoton aquaticum</i> (8)	<i>Hyoscyamus niger</i> (2)
<i>Chenopodium bonus-henricus</i> (6)	<i>Prunella vulgaris</i> (90)
<i>Ch. murale</i> (2)	<i>Lamium album</i> (1)
<i>Sisymbrium officinale</i> (7)	<i>Leontodon autumnalis</i> (1)
<i>Rorippa palustris</i> (9)	<i>Cichorium intybus</i> (2)
<i>Barbarea vulgaris</i> (9)	<i>Arctium tomentosum</i> (2)
<i>Lepidium ruderales</i> (2)	<i>A. minus</i> (4)
<i>Malva neglecta</i> (1)	<i>Cirsium vulgare</i> (5)
<i>M. pusilla</i> (1)	<i>Carduus acanthoides</i> (9)
<i>Urtica dioica</i> (19)	<i>Anthemis cotula</i> (2)
<i>U. urens</i> (11)	<i>Chrysanthemum vulgare</i> (1)
<i>Potentilla anserina</i> (4)	<i>Artemisia vulgaris</i> (2)
<i>P. supina</i> (1)	<i>Tussilago farfara</i> (1)
<i>Trifolium repens</i> (1)	<i>Lolium perenne</i> (5)
<i>Dipsacus pilosus</i> (1, a thermophilous plant)	

The town must have had some places with ruderal and grassy ruderal vegetation as well as some moist places with annual plants. - Meadow plants, especially those of wet meadows, are very frequent in the material. The hay of wet meadows could have been used mainly as litter for livestock:

<i>Equisetum arvense</i> (7 fragments)	<i>Bellis perennis</i> (1)
<i>Ranunculus acris</i> (27)	<i>Juncus conglomeratus</i> (14)
<i>R. flammula</i> (1)	<i>Scirpus sylvaticus</i> (828)
<i>Cerastium holosteoides</i> (19)	<i>S. radicans</i> (1)
<i>Silene pratensis</i> (14)	<i>Eleocharis palustris</i> (1)
<i>Lychnis flos-cuculi</i> (9)	<i>E. ovata</i> (1)
<i>Rumex acetosa</i> (4)	<i>Eriophorum angustifolium</i> (2)
<i>Hypericum maculatum</i> (1)	<i>Carex paniculata</i> (1)
<i>Lysimachia nummularia</i> (1)	<i>C. diandra</i> (1)
<i>Filipendula ulmaria</i> (2)	<i>C. vulpina</i> (11)
<i>Potentilla erecta</i> (1)	<i>C. brizoides</i> (9)
<i>Alchemilla vulgaris</i> (8)	<i>C. leporina</i> (724)
<i>Trifolium pratense</i> (3)	<i>C. canescens</i> (154)
<i>Lythrum salicaria</i> (2)	<i>C. echinata</i> (153)
<i>Linum catharticum</i> (12)	<i>C. acutiformis</i> (197)
<i>Silaum silaus</i> (1)	<i>C. rostrata</i> (1)
<i>Selinum carvifolia</i> (1)	<i>C. vesicaria</i> (3)
<i>Pimpinella major</i> (1)	<i>C. panicea</i> (14)
<i>Succisa pratensis</i> (4)	<i>C. flava</i> (2)
<i>Knautia arvensis</i> (1)	<i>C. pallescens</i> (1)
<i>Galium mollugo</i> (2)	<i>C. tomentosa</i> (1)
<i>Veronica chamaedrys</i> (1)	<i>C. pilulifera</i> (1)
<i>Rhinanthus minor</i> (1)	<i>C. nigra</i> (48)
<i>Scutellaria galericulata</i> (1)	<i>C. gracilis</i> (658)
<i>Lycopus europaeus</i> (1)	<i>C. elata</i> (1)
<i>Crepis biennis</i> (5)	<i>Arrhenatherum elatius</i> (4)
<i>Leontodon hispidus</i> (1)	<i>Deschampsia caespitosa</i> (3)
<i>Achillea millefolium</i> (2)	<i>Agrostis stolonifera</i> (3)
<i>Cirsium palustre</i> (1)	<i>Phleum pratense</i> (5)
<i>C. oleraceum</i> (1)	<i>Festuca rubra</i> (1)
<i>Carduus crispus</i> (2)	<i>Poa palustris</i> (1)
<i>Centaurea jacea</i> (1)	<i>Typha latifolia</i> (2)

The wet meadows around modern Jihlava have mostly been drained and exist only in fragments. - Plants of dry meadows include:

<i>Juniperus communis</i> (1 + 2 needles)	<i>Plantago lanceolata</i> (1)
<i>Cerastium arvense</i> (1)	<i>Calamintha acinos</i> (2)
<i>Dianthus deltoides</i> (1)	<i>C. clinopodium</i> (2)
<i>Calluna vulgaris</i> (1)	<i>Teucrium chamaedrys</i> (1)
<i>Berteroa incana</i> (2)	<i>Betonica officinalis</i> (1)
<i>Lepidium campestre</i> (1)	<i>Jasione montana</i> (3)
<i>Fragaria viridis</i> (23)	<i>Campanula rotundifolia</i> (1)
<i>Potentilla argentea</i> (8)	<i>Hieracium pilosella</i> (1)
<i>Coronilla varia</i> (1)	<i>H. umbellatum</i> (1)
<i>Pimpinella saxifraga</i> (3)	<i>Allium vineale</i> (1)
<i>Echium vulgare</i> (7)	<i>Luzula campestris</i> (1)
	<i>Agrostis capillaris</i> (1)

Today, dry meadows around Jihlava exist only on very small localities and are not harvested; in the Middle Ages they probably covered bigger areas and were later afforested. - Forest plants were:

<i>Abies alba</i> (1 + 17 fragments of needles)	<i>Chelidonium majus</i> (2)
<i>Picea abies</i> (1 needle)	<i>Alliaria petiolata</i> (1)
<i>Larix decidua</i> (2 needles)	<i>Geum urbanum</i> (2)
<i>Fagus sylvatica</i> (wood)	<i>Circaea lutetiana</i> (1)
<i>Carpinus betulus</i> (wood)	<i>Epilobium montanum</i> (2)
<i>Alnus glutinosa</i> (1)	<i>Campanula trachelium</i> (3)
<i>A. incana</i> (1)	<i>Luzula pilosa</i> (1)
<i>Salix alba</i> (1 fragment)	<i>Carex muricata</i> (60)
<i>Ulmus glabra</i> (wood)	<i>Milium effusum</i> (1)
<i>Vaccinium myrtillus</i> (31)	<i>Neckera crispa</i> (4 cm ³ of leaflets)
<i>Viburnum opulus</i> (1)	<i>Anomodon viticulosus</i> (1)

In recent time, nearly all forests in the vicinity of Jihlava are monocultures of *Picea abies*. - Plants of forest clearings:

<i>Betula alba</i> (1)	<i>R. caesius</i> (243)
<i>Corylus avellana</i> (65 fragments)	<i>Fragaria vesca</i> (5070)
<i>Salix caprea</i> (2 fragments)	<i>Sorbus aucuparia</i> (79)
<i>Populus tremula</i> (1)	<i>Prunus avium</i> ssp. <i>avium</i> (82)
<i>Calluna vulgaris</i> (1)	<i>P. spinosa</i> (39)
<i>Rubus idaeus</i> (8020)	<i>Eupatorium cannabinum</i> (1)
<i>R. plicatus</i> (2269)	<i>Senecio viscosus</i> (1)
	<i>Carex leporina</i> (724)

According to KÜSTER (1985) *Fragaria vesca* expanded into Middle Europe from southeast Europe in the Middle Ages. The clearings were very large around Jihlava in the Middle Ages: the silver mines had the right to cut down the needed wood.

It can be stated that the citizens of Jihlava in the Middle Ages had had a wholesome, very diverse diet rich in wild and cultivated fruits, part of which may have been imported (*Ficus carica*), part of which was thermophilous (*Vitis vinifera*, *Juglans regia*, *Cornus mas*). A very rich assortment of types of *Prunus domestica* has been found along with diverse cereals, legumes, oil plants, fiber plants, vegetables, and decorative plants. It is remarkable that such a rich assortment of crops was present so soon after colonisation of the region. The cereals were cleaned in the town itself. The weeds include thermophilous and oligotrophic plants. In town, livestock was fed with hay

from wet meadows bearing *Scirpus sylvaticus* and *Carex gracilis*; plants of medium moist and dry meadows were less frequent. Based on the thermophilous crops and weeds, the climate was probably 2°C warmer than today. Forests of *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, etc. were present in the vicinity of Jihlava. Large forest clearings were also present around Jihlava; large quantities of fruits of *Rubus* and *Fragaria* could be collected here. The fruits were probably conserved (dried), explaining why they could be found together. The fact that the 10 kg of randomly gathered material contained such a richness of plant species shows that the regime of activities of the citizens of Jihlava was very diverse in the Middle Ages. Inside the town there were places with ruderal vegetation. The surroundings of Jihlava were characterized by different ecosystems.

The present find is not isolated; OPRAVIL (1981) determined 65 plant species from a similar find from mediaeval Jihlava. In 1989 and 1990-1991, MERINSKY gathered similar material from mediaeval Jihlava.

References

- ELLENBERG, H. 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas.- Scripta Geobot., IX.- Göttingen.
- KÜSTER, HJ. 1985. Die Ausbreitungsgeschichte der Walderdbeere (*Fragaria vesca* L.) während des Postglazials.- Flora, **177**: 253-263.- Jena.
- MATTHIOLUS, P.A. 1562. Herbarz ginak bylinarz.- (transl. HZAGEK, T.): 393 pp.- Praha.
- NOVOTNY, B. 1982. Funde mittelalterlicher handwerklicher Erzeugnisse aus Iglau.- Österr. Akad. Wiss., Philos.-hist. Kl. Denkschr. 156, Mitt. Kom. Burgenforsch. Mittelalter-Archäol. Wien, **31**: 22 p., 33 tab.- Wien.
- OPRAVIL, E. 1981. Rostilinné zbytky z archeol. vyzk. v Jihlave.- Archeol. ust. CSAV v Brne (ed.), Přehled vyzkumu 1979: 62-65.- Brno.
- POKORNY, A. 1852. Die Vegetationsverhältnisse von Iglau: 172 pp.- Wien.
- WERNECK, H.L. 1961. Die wurzel- und kernechten Stammformen der Pflaumen in Oberösterreich.- Naturkundl. Jahresber. Stadt Linz: 7-129.- Linz.

Lusatian stronghold in Wicina: geological and pollen analytical data

Boleslaw NOWACZYK¹, and Iwona OKUNIEWSKA-NOWACZYK²

¹ Adam Mickiewicz University, Quaternary Research Institute, Fredry 10, 61-701 Poznan, Poland

² Polish Academy of Sciences, Institute for History of Material Culture, Zwierzyniecka 20, 60-814 Poznan, Poland

with 5 figures and 3 tables

Introduction

This paper presents preliminary results of geological and palynological studies of a Lusatian Culture settlement in Wicina (fig. 1). Archaeological studies were begun there in 1966 (KOŁODZIEJSKI, 1984). Lately, the decision was made to prepare a geological cross-section and pollen analysis.



fig. 1: Location of the study area

Morphology and lithology of the settlement

The settlement in Wicina is located about 45 km SW of Zielona Gora ($\varphi 51^{\circ}50'$, $\lambda 15^{\circ}00'$) in a narrow (about 3 km) part of the Glogow-Baruth Pradolina. The bottom of the pradolina here is made up of a biogenic accumulation plain and an alluvial cone of a small river. A defensive wall of the stronghold, extending 3 m above bottom, adds variety to this flat area.

The lithology of the area bordering the anthropogenic site - a Lusatian Culture settlement - was investigated in detail to provide data for the archaeological and palynological research. The area underlying most of the stronghold and those to the south of it (fig. 2) consist of fluvial sands whose thickness exceeds 2 m. To the north (and partly underlying the stronghold) are peats with a thickness from a few centimetres to nearly 3 m (figs. 2, 3). In places, the peats are underlain by a few centimetres thick layer of silt or loam. These sediments (peats, silts, and loams) rest on river sands. Accumulation of peat in the deepest part of the reservoir began in the Allerod (11370 ± 120 years BP) and has continued with interruptions until the present day (hiatuses in the pollen diagram). On the riverside parts,

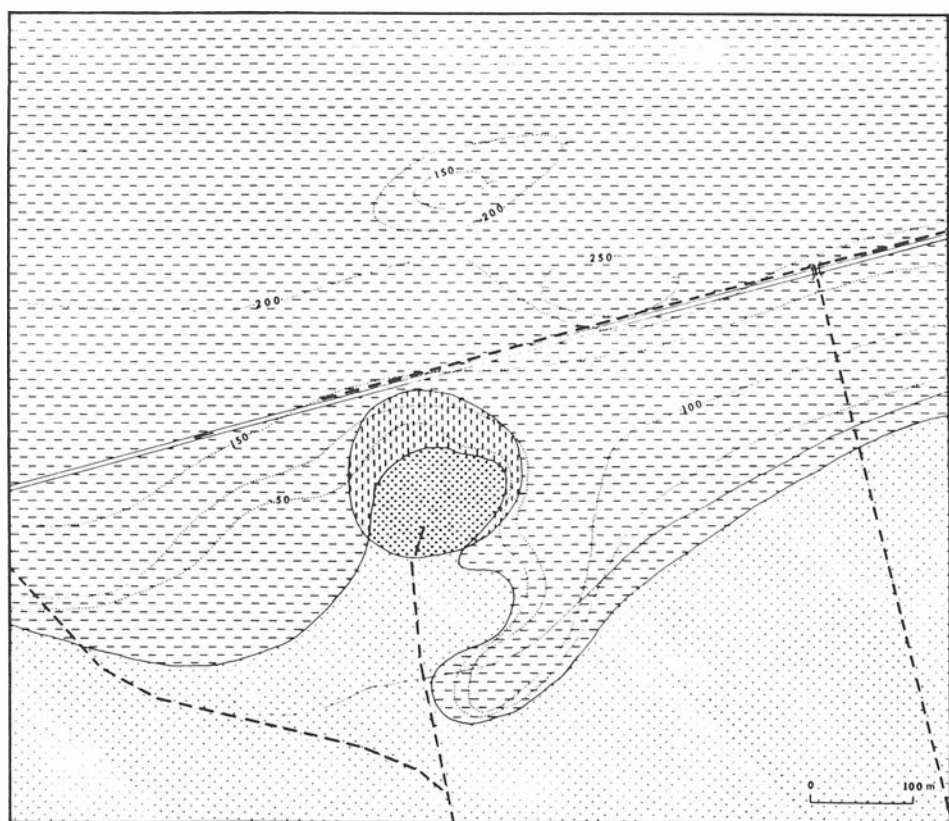
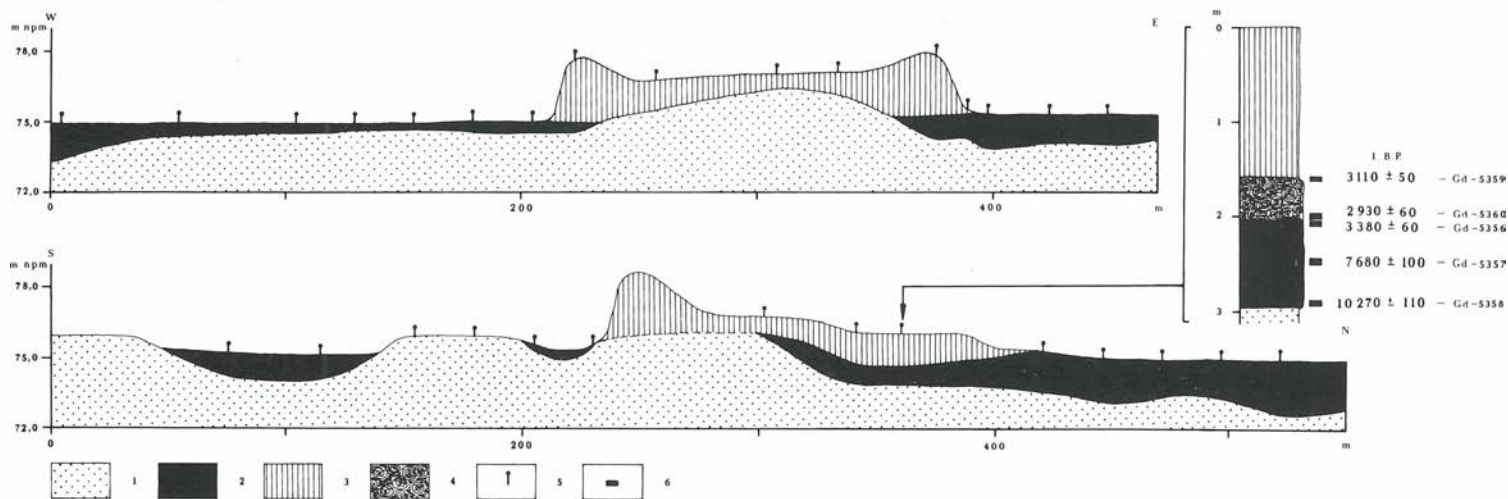


fig. 2: Lithology; 1 - sands, 2 - biogenic sediments, 3 - anthropogenic sediments on the sands, 4 - anthropogenic sediments on the peats, 5 - thickness of peat, 6 drainage network, 7 - roads and bridges.

W I C I N A

PRZERROJE GEOLOGICZNE



Bolesław Nowaczyk Poznań - 1989

fig. 3: Geological cross-section; 1 - sands, 2 - biogenic sediments, 3 - anthropogenic sediments, 4 - timber-work, 5 - boreholes, 6 - sampling sites supplying material for radiocarbon dating.

for example under the stronghold (fig. 3), accumulation started later - in the Younger Dryas (10270 ± 100 years BP) - and ended no earlier than 3380 ± 60 years BP; this could have been due to man's influence. The stronghold consists of earth-wood defensive walls and farm-buildings. The wooden construction of these buildings is preserved in the peats (fig. 3).

Research method

One of the excavations, located in the NE part of the stronghold, reaches the wood construction and peat. Sediments for pollen analysis were taken in iron boxes from this excavation (Wicina I). The second profile of deposits for pollen analysis was sampled with a Russian sampler from two neighbouring holes located in the deepest point of the peatbog about 200 m from the NE part of the rampart.

Samples for radiocarbon dating were taken from both profiles.

Locality	Depth (cm)	Description of deposit	No. ^{14}C laboratory	Radiocarbon years BP
Wicina I				
Wic I	0 - 3	uppermost wood	Gd-5359	3110 \pm 50
Wic I	47 - 50	basal sample of wood construction	Gd-5360	2930 \pm 60
Wic I	50 - 54	top of peat	Gd-5356	3380 \pm 60
Wic I	94 - 97	peat	Gd-5357	7680 \pm 100
Wic I	138 - 142	lowest peat	Gd-5358	10270 \pm 100
Wicina II				
Wic II	34 - 40	peat	Gd-5814	4290 \pm 60
Wic II	59 - 60	peat	Gd-5774	7180 \pm 80
Wic II	140 - 145	peat	Gd-5815	9920 \pm 100
Wic II	263 - 270	basal sample of peatbog	Gd-5816	11370 \pm 120

tab. 1: Radiocarbon dates

The palynological results are presented in two diagrams (figs. 4, 5) and tabs. 2, 3. The boundaries between the local pollen assemblage zones can not be drawn accurately (Wicina I - tab. 2, Wicina II - tab. 3).

Discussion

The aim of our study was to 1) reconstruct the vegetation history, 2) ascertain when this area was inhabited by humans and when they built earth-wood constructions, and 3) determine the anthropogenic influence.

The following preconditions must be met to obtain this information: 1) preservation of the top layer of peat during the process of wooden construction, 2) uninterrupted accumulation of the peats until construction of the rampart began, 3) whether timber from the old construction was used or not, and 4) whether old trees were used or not.

The specific nature of this peatbog makes a correlation of the two profiles difficult. Nevertheless, the data do permit characterisation of the changes in

¹Wic I₁ 2140-146,5 cm ³*Salix-NAP*

⁴Maximum value of NAP is 85,1%; among NAP, Cyperaceae is dominant (55,0-79,7%); heliophytes are abundant: *Juniperus*, *Artemisia*, *Selaginella selaginoides*, *Ephedra distachya*; the frequency of *Betula* is 19,4%.

Wic I₂ 105-135 cm *Pinus-Betula-Gramineae*

Sum of NAP decreases; *Pinus* curve rises (max. 67,3%); oscillations in values of *Betula* (4,4-28,8%); dominant among NAP are: Gramineae (10,1%), *Artemisia* (1,9%), Rosaceae (1,5%), *Filipendula* (1,7%); *Sphagnum* and *Equisetum* appear; Polypodiaceae spores are very abundant (237,2%).

Wic I₃ 74-97,5 cm *Alnus-Fraxinus*

Maximum frequency of *Alnus* is 58,8%; *Fraxinus* (1,5%), *Corylus* (2,9%); Polypodiaceae values are high (max. 102,9 %); coal dust - in few samples (many pieces in sample no. 90 and in great number in samples no. 97,5 and 80).

Wic I₄ 51-72,5 cm *Alnus-Quercus*

Dominant among tree pollen are: *Alnus* (76,7%), *Quercus* (13,7%); curves of *Tilia* (2,5%) and *Ulmus* (1,7%) are present.

tab. 2: Wicina I. Local pollen assemblage zones

¹Local PAZ, ²Depth, ³Name of PAZ, ⁴short description of pollen spectra

¹Wic II₁ 2218-269 cm ³*Pinus-Betula*

⁴*Pinus* curve oscillates: 44,5-51,4%; maximum values of *Betula* (18,0%), *Salix* (2,7%); *Artemisia*, *Typha latifolia*, *Selaginella selaginoides* are present.

Wic II₂ 194-204 cm *Salix-NAP*

Maximum value of NAP is 56,7%; Cyperaceae (38,9-47,8%) are abundant; *Artemisia*, *Ephedra*, *Helianthemum*, *Elymus* are present.

Wic II₃ 104-184 cm *Pinus-Betula-Gramineae*

Oscillations in values of *Pinus* (26,4-75,4%) and *Betula* (4,7-35,2%); maximum frequency of Gramineae (32,1 %), Cyperaceae (30,8%); *Artemisia*, *Typha latifolia*, *Equisetum* are present.

Wic II₄ 74-94 cm *Pinus-Corylus*

Maximum value of *Pinus* (79,8%); *Corylus*, *Betula*, *Ulmus* are present; at first *Alnus* and *Tilia*; Polypodiaceae are very abundant (996,7%); coal dust - very abundant in sample no. 94.

Wic II₅ 44-64 cm *Alnus-Fraxinus*

Maximum frequency of *Alnus* (72,7%); *Fraxinus*, *Corylus* are present; Polypodiaceae rapidly decreases (from 291,7 to 12,4%); coal dust - very abundant in sample no. 54.

Wic II₆ 4-34 cm *Alnus-Quercus*

Alnus curve dominates (75,7%); *Quercus* is present (6,5%); top of zone probably with common modern pollen.

tab. 3: Wicina II. Local pollen assemblage zones

¹Local PAZ, ²Depth, ³Name of PAZ, ⁴short description of pollen spectra

the plant cover in the Late Glacial Period and partly in the Holocene. The reconstruction of the vegetation history remains incomplete. The profiles contain a few gaps, perhaps caused by fire (coal dust in the sediments - tabs. 2, 3). Unfortunately, only a small fragment of peat from the Subboreal was preserved in the Wicina II profile. About 2900 years BP there was probably a change in the hydrological conditions and an accumulation of sediments. In addition, the survey of the peat has been disrupted by ploughing. Our research will be continued in Guzow. This peatbog is located about 3 km from Wicina.

Acknowledgements

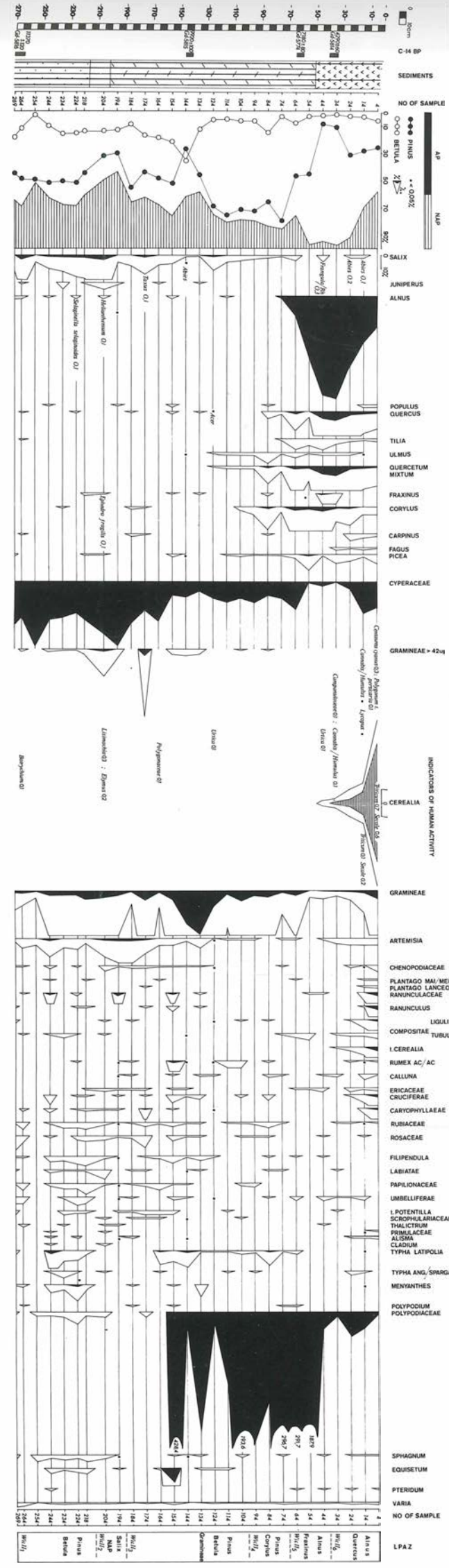
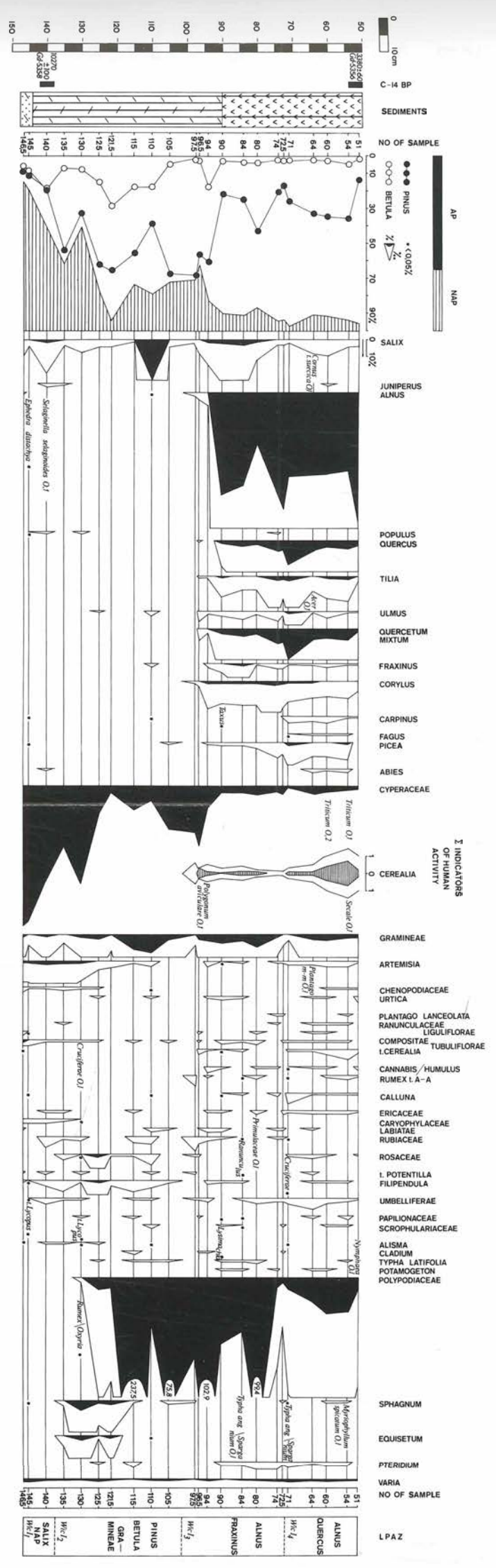
The investigations have been financially supported by the Museum of the Middle Odra Region in Swidnica, near Zielona Gora. We would like to thank Dr. Adam KOŁODZIEJSKI for his continuous interest in the progress of this work.

Reference

- KOŁODZIEJSKI, A. 1984. Dotychczasowe wyniki badań zespołu osadniczego ludności kultury luzyckiej w Wicinie.- *Przegląd Lubuski*, 1-2 (47-48): 3-14.- Zielona Gora.

fig. 4: Percentage pollen diagram of the deposits under the timber-work (Wicina I) (top)

fig. 5: Percentage pollen diagram from the peatbog near the stronghold (Wicina II) (bottom)



Zur Besiedlung des mittleren Alpenraumes während der Bronze- und Eisenzeit: Die Vegetationsverhältnisse

Klaus OEGGL

Institut für Botanik, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Austria

mit 1 Figur und 6 Tabellen

Einleitung

Die Ursachen von Vegetationsveränderungen ab dem Atlantikum zu erforschen, stellt einen besonderen Anreiz dar. Denn es gilt, mit exakten Methoden klimatische Vegetationsveränderungen von anthropogenen Eingriffen auf die Vegetation zu trennen. Darüber hinaus ermöglicht der gezielte Einsatz von Pollenanalyse und Makrofossilanalyse detaillierte Aussagen über die naturräumlichen Gegebenheiten und die agrarische Wirtschaftsweise. Auf diese Weise ist die Siedlungsentwicklung im nördlichen und südlichen Alpenvorland mit Hilfe der Vegetationsgeschichte gut aufgezeichnet, wogegen im mittleren Alpenraum die grundlegenden Untersuchungen dazu fehlen. Mit den vorliegenden Pollenanalysen aus dem mittleren Alpenraum

Lokalität	Epoche	Autor	Publikation
1 Riparo Gaban/Trient	Bronzezeit	Nisbeth	1984
2 Molina di Ledro/Trient	Bronzezeit	Dalla Fior	1969
3 Savognin-Padnal/Schweiz	Bronzezeit	Rageth	1986
4 "St. Lögg - Kurburg"/Bozen	Bronzezeit	Werneck	1961
5 Neuburg-Horst/Vorarlberg	Bronzezeit	Werneck	1961
6 Kelchalpe-Kitzbühel/Tirol	Bronzezeit	Werneck	1949
7 Seeberg-Sarntal/Bozen	Bronzezeit	Oeggl	unpubl.
8 Castelrotto/Verona	Eisenzeit	Nisbeth	1987
9 Monte Loffa/Valpolicella	Eisenzeit	Nisbeth	1989
10 Sanzeno/Bozen	Eisenzeit	Werneck	1949
11 St. Walburg-Ulten/Bozen	Eisenzeit	Oeggl	unpubl.
12 Ganglegg/Bozen	Eisenzeit	Oeggl	1991
13 Stuefels-Brixen/Bozen	Eisenzeit	Oeggl	unpubl.
14 Stuefels-Brixen/Bozen	Eisenzeit	Oeggl	unpubl.
15 Brixen-Trattengasse/Bozen	Eisenzeit	Oeggl	unpubl.
16 Scuol-Mont Baselgia/Schweiz	Eisenzeit	Hopf	1983
17 Stans/Tirol	Eisenzeit	Werneck	1961
18 Himmelreich-Wattens/Tirol	Eisenzeit	Werneck	1961
19 Himmelreich-Wattens/Tirol	Eisenzeit	Oeggl	1991
20 Manching/Bayern	Eisenzeit	Hopf	1979
21 Piperbühel-Ritten/Bozen	Eisenzeit	Nothdurfter	1989
22 Pfatten/Bozen	Eisenzeit	Nothdurfter	1989
23 Leifers/Bozen	Eisenzeit	Nothdurfter	1989
24 Reif-Leifers/Bozen	Eisenzeit	Nothdurfter	1989
25 Siebeneich/Bozen	Eisenzeit	Nothdurfter	1989
26 Feldthurns/Bozen	Eisenzeit	Nothdurfter	1989
27 Angath/Tirol	Eisenzeit	Oeggl	unpubl.

Tab. 1: Auflistung der Lokalitäten mit verkohlten Pflanzenfunden im mittleren Alpenraum.

und Kulturpflanzenfunden aus archäologischen Grabungen wird versucht, eine Übersicht über den anthropogenen Einfluß auf die Vegetation während der Bronze- und Eisenzeit zu geben.

Die Waldverhältnisse nach pollenanalytischen Befunden

Im ausgehenden Neolithikum sind die Waldverhältnisse noch weitgehend natürlich. Abhängig von den geologischen und klimatischen Verhältnissen stockt in der montanen Stufe in den Nördlichen Kalkalpen ein Buchen-Fichten-Tannenwald (montaner Bergmischwald), in den Zentralalpen ein Fichten-Tannenwald und südlich des Alpenhauptkammes tiefmontan ein Kiefern-Fichten-Wald, der mit zunehmender Seehöhe von einem Fichten-Tannenwald abgelöst wird. Die Waldgrenze bilden Fichten-Zirben-Lärchen-Wälder. Die ersten anthropogenen Eingriffe, die im mittleren Alpenraum bis in das 6. Jahrtausend zurückverfolgt werden können, sind in den montanen Wäldern zu verzeichnen. Sie sind noch kleinräumig und haben nach bisherigen Befunden nur kurzfristig bestanden (BORTENSCHLAGER I. & S. 1981; WAHLMÜLLER 1985).

Ab dem Spätneolithikum sind Siedlungsspuren verstärkt im Raum Kufstein nachgewiesen. Während der Bronzezeit weitet sich das Siedlungsgebiet auf die Haupttäler - Inntal mit den Mittelgebirgsterrassen, Etsch- und Eisacktal - und auf die tieferen Seitentäler aus. Die Siedlungstätigkeit wird im Pollendiagramm durch Einbrüche in den Baumpollenkurven bei gleichzeitigem Vorkommen von Siedlungs- (*Plantago lanceolata* - Pollen) und Kulturzeigern

Lokalität	Seehöhe	Autor	Publikation
28 Krummsee/Tirol	565 m	Bortenschlager	1984
29 Egelsee/Tirol	570 m	Wahlmüller	1985
30 Lindenmoos/Tirol	640 m	Bortenschlager	1984
31 Schwemm/Tirol	660 m	Oeggl	1988
32 Hasenmoos/Tirol	770 m	Bortenschlager I.	1975
33 Mieminger See/Tirol	800 m	Wahlmüller	1985
34 Giering/Tirol	820 m	Bortenschlager I.	1975
35 Seefelder See/Tirol	1200 m	Wahlmüller	1985
36 Wasenmoos/Tirol	1205 m	Bortenschlager I.	1975
37 Gerlos/Tirol	1590 m	Bortenschlager	1984
38 Grüner-Obergurgl/Tirol	1910 m	Bortenschlager	1991
39 Waxeck Alm/Tirol	1875 m	Hüttemann & Bortenschlager	1987
40 Dortmunder Hütte/Tirol	1880 m	Hüttemann & Bortenschlager	1987
41 Alpenrose/Tirol	1880 m	Weirich & Bortenschlager	1980
42 Franz Senn Hütte/Tirol	2155 m	Weirich & Bortenschlager	1980
43 Grunau-Moor/Tirol	2190 m	Weirich & Bortenschlager	1980
44 Rotmoos/Tirol	2260 m	Bortenschlager	1984
45 Schönwies/Tirol	2260 m	Bortenschlager	1984
46 Buntes Moor/Tirol	2280 m	Weirich & Bortenschlager	1980
47 Sommersüß/Bozen	870 m	Seiwald	1980
48 Wölflmoor/Bozen	1290 m	Kral	1986
49 Tammerle Moor/Bozen	1400 m	Wahlmüller	1990
50 Rinderplatz/Bozen	1780 m	Seiwald	1980
51 Seiser Alm/Bozen	1880 m	Kral	1983
52 Schwarzsee/Bozen	2033 m	Seiwald	1980

Tab. 2: Auflistung der pollenanalytisch untersuchten Lokalitäten im mittleren Alpenraum.

(*Cerealia*-Pollen) abgebildet. Dabei erfolgen zumindest im Inntal die Rodungen nach dem gleichen Muster, das schon im Spätneolithikum feststellbar ist. Im montanen Buchen-Fichten-Tannenwald fallen zuerst die Kurven der Nadelhölzer ab. Gleichzeitig treten die Gramineen mit Maximalwerten und einzelne *Plantago lanceolata* - Pollen auf. In der Folge wird der typische *Corylus*- und *Betula* - Gipfel verzeichnet. Die Buche steigt auf ein Maximum an. Diese selektive Schlägerung im Bergmischwald führt zu einer Dominanz-

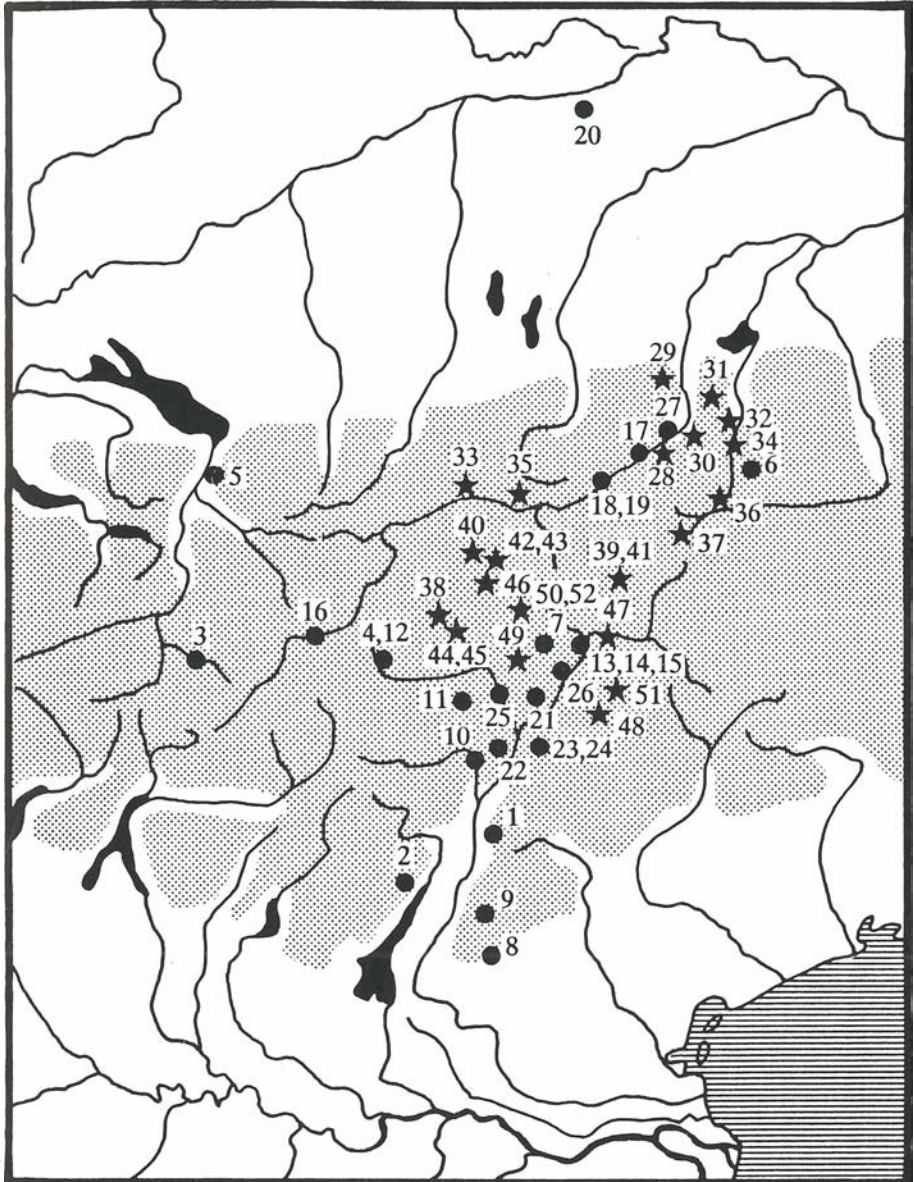


Fig. 1.: Lage der pollenanalytisch untersuchten Lokalitäten und der Orte mit paläoethnobotanischen Pflanzenfunden im mittleren Alpenraum. (Nummern korrespondieren mit Tab. 1, 2)

verschiebung innerhalb der Baumarten. Nach und nach wird auf diese Weise die Buche gefördert und erreicht in der Bronzezeit die Vorherrschaft (OEGGL 1988). Es entstehen reine Buchenwälder am Alpennordrand. Am Alpensüdrand breitet sich mit der bronzezeitlichen Besiedlung die Edelkastanie (*Castanea sativa*) aus (KELLER 1931, BERTOLDI 1968). Das ausschließliche Auftreten von *Castanea*-Pollen in Verbindung mit Kulturzeigern legt die anthropogene Verbreitung dieser Art nahe. Die Nutzung des Holzes und der Früchte sind seit dem Neolithikum für Norditalien bekannt (NISBETH 1986). In der Bronzezeit ist das Vorkommen der Edelkastanie (*Castanea sativa*) durch Pollenkörner, Früchte und Holz mehrfach bestätigt (NISBETH 1986, ZEIST 1980). Auch in den bronzezeitlichen Pfahlbauten des Gardasees wurden Edelkastanienholz und -früchte gefunden. Die Pollenfunde von *Castanea* ab der mittleren Bronzezeit im Brixner Becken (SEIWALD 1980) lassen ein Vorkommen der Edelkastanie (*Castanea sativa*) im Etschtal schon vor der Römerzeit annehmen.

Bereits an der Wende Spätneolithikum/Bronzezeit ist der Mensch auch oberhalb der Waldgrenze präsent. Spitzenwerte der Apiaceae, Asteraceae, Cichoriceae, Fabaceae und Rosaceae gemeinsam mit *Plantago lanceolata* zeigen an, daß die alpinen Grasheiden zur Hochweide genutzt wurden. Eine Almwirtschaft im engeren Sinne ist erst ab der Hallstattzeit eindeutig festgestellt. Deutliche Spuren von Brandrodung in der subalpinen Stufe sind ab der frühen Eisenzeit nachgewiesen. Neben Spitzwegerich (*Plantago lanceolata*) als Zeiger für Weidewirtschaft treten in den Holzkohlehorizonten nun auch Pollenkörner vom *Cerealia*-Typ auf (BORTENSCHLAGER 1991).

Zusammenfassend bietet sich folgendes Bild: Im Laufe der Bronzezeit verstärkt sich die Siedlungstätigkeit im mittleren Alpenraum. An der Wende zur Eisenzeit ist eine geringe Zunahme des menschlichen Einflusses festzustellen. Deutlich stärker werden die Siedlungsspuren erst wieder am Übergang zur Römerzeit.

Die Nahrungspflanzen an Hand von Großresten aus archäologischen Grabungen

In der Bronzezeit sind vier Weizen-Arten, Gerste, Hafer und Rispenhirse nachgewiesen. Von diesen Getreidearten waren Einkorn (*Triticum monococcum*), Emmer (*Triticum dicoccum*), Gerste (*Hordeum vulgare*) und Rispenhirse (*Panicum miliaceum*) von großer Bedeutung. Nacktweizen (*Triticum aestivum* s.l.) und Hafer (*Avena* sp.) hingegen sind nicht ausreichend belegt, um Schlüsse über deren Bedeutung zu treffen.

Auch über die Rolle des Dinkels (*Triticum spelta*) in der Bronzezeit herrscht noch Unklarheit. Lokal scheint der Dinkel (*Triticum spelta*) eine wichtige Bedeutung gehabt zu haben. So ist er mit Sicherheit in Fiave belegt (HOPF 1991) und aus "St. Lögg bei Schloß Kurburg" - wohl dem Ganglegg bei Schluderns - bekannt (WERNECK 1961). Letzterer Fund von Dinkel ist in hohem Grade unsicher, da sich die Lokalität "St. Lögg bei Schloß Kurburg" heute in Tirol nicht mehr örtlich begrenzen läßt. Eine Verwechslung mit dem Ganglegg, das gegenüber der Churburg liegt, scheint denkbar möglich.

Die Rispenhirse (*Panicum miliaceum*) tritt regelmäßig im gesamten Gebiet auf. Ihr wichtiger Stellenwert als Kulturpflanze wird durch die Fundsituation am Seeberg im Sarntal/Prov. Bozen (7) verdeutlicht. Hier wurde Rispenhirse in 2100 m Seehöhe nahe der Waldgrenze in einem bronzezeitlichen Brandopferplatz gefunden.

Art	Lokalität						
	1	2	3	4	5	6	7
Einkorn (<i>Triticum monococcum</i>)	+	+	+	-	-	-	-
Emmer (<i>Triticum dicoccum</i>)	+	+	+	-	-	-	-
Dinkel (<i>Triticum spelta</i>)	-	-	-	+	-	-	-
Weizen (<i>Triticum aestivum</i> s.l.)	+	-	-	-	-	-	-
Nacktgerste (<i>Hordeum vulgare</i>)	+	-	+	-	-	-	-
Spelzgerste (<i>Hordeum vulgare</i>)	-	+	+	-	-	-	-
Hafer (<i>Avena</i> sp.)	-	-	-	-	-	+	-
Hirsen: Rispenhirse (<i>Panicum miliaceum</i>)	-	+	-	-	+	-	+
Leguminosen: Saubohne (<i>Vicia faba</i>)	-	-	+	-	+	-	-
Linse (<i>Lens culinaris</i>)	-	-	-	-	-	-	-
Erbse (<i>Pisum sativum</i>)	-	-	+	-	+	-	-
Ölfrüchte: Lein (<i>Linum</i> sp.)	-	+	-	-	-	-	-

Tab. 3: Bronzezeitliche Kulturpflanzenfunde aus dem mittleren Alpenraum (Nummern der Lokalitäten siehe Tabelle 1).

Zur Deckung des Proteinbedarfs sind die Saubohne (*Vicia faba*) und die Erbse (*Pisum sativum*) wichtige Leguminosen in der Bronzezeit. Für den mittleren Alpenraum und die Po-Ebene fehlen Nachweise der Linse (*Lens culinaris*). Dieser Umstand scheint für die Bronzezeit in diesem Gebiet bezeichnend zu sein (HOPF 1991).

Von Ölpflanzen liegen kaum Funde vor. Dies ist auf die Erhaltungsbedingungen zurückzuführen. Die meisten Kulturpflanzenfunde aus dem mittleren Alpenraum stammen aus Trockenbodensiedlungen und sind verkoht. Ölhaltige Samen haben in diesen Fundschichten schlechte Voraussetzungen erhalten zu bleiben, da sie beim Verkohlen zur Unkenntlichkeit verformt werden (WILLERDING 1970). So ist es verständlich, daß der einzige Beleg von Lein (*Linum* sp.) aus einer Feuchtbodensiedlung, nämlich der Pfahlbausiedlung bei Molina am Ledrose, stammt.

Dieser Kulturpflanzenbestand ändert sich in der Eisenzeit nur geringfügig. Einkorn (*Triticum monococcum*), Nacktweizen (*Triticum aestivum* s.l.), Nacktgerste (*Hordeum vulgare* var. *nudum*), Hafer (*Avena* sp.) und Roggen (*Secale cereale*) spielen eine untergeordnete Rolle, da sie nur als geringfügige Beimengungen in den Getreidefunden auftreten. Weiterhin wichtig sind Emmer (*Triticum dicoccum*), Spelzgerste (*Hordeum vulgare*) und Rispenhirse (*Panicum miliaceum*). Dinkel (*Triticum spelta*), der von nun an häufiger nachgewiesen ist, scheint an Bedeutung zuzunehmen. Neu tritt unter den Hirsden die Kolbenhirse (*Setaria italica*) auf. An Leguminosen kommt jetzt die Linse (*Lens culinaris*) stetig vor. Neu am Alpensüdrand ist die Linsenwicke (*Vicia ervilia*) nachgewiesen. Betrachtet man das Verhältnis der einzelnen Leguminosen quantitativ zueinander, so bleibt die Saubohne (*Vicia faba*) neben der Erbse (*Pisum sativum*) vorherrschend.

Art	Lokalität												
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Einkorn (<i>Triticum monococcum</i>)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Emmer (<i>Triticum dicoccum</i>)	+	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+
<i>Triticum dicoccum/spelta</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Dinkel (<i>Triticum spelta</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
Saatweizen (<i>Triticum aestivum</i> s.l.)	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-
Gerste													
Nacktgerste (<i>Hordeum vulgare</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
Spelzgerste (<i>Hordeum vulgare</i>)	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+
Hafer (<i>Avena</i> sp.)	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-
Roggen (<i>Secale cereale</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Hirsen													
Rispenhirse (<i>Panicum miliaceum</i>)	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-
Kolbenhirse (<i>Setaria italica</i>)	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Leguminosen:													
Saubohne (<i>Vicia faba</i>)	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
Linsenwicke (<i>Vicia ervilia</i>)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Linse (<i>Lens culinaris</i>)	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-
Erbse (<i>Pisum sativum</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Tab. 4: Eisenzeitliche Kulturpflanzenfunde aus dem mittleren Alpenraum (Nummern der Lokalitäten siehe Tabelle 1)

Art	Lokalität														
	1	2	5	8	9	13	15	21	22	23	24	25	26	27	
Hasel (<i>Corylus avellana</i>)	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
Buche (<i>Fagus sylvatica</i>)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Eiche (<i>Quercus</i> sp.)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Wilder Birnbaum (<i>Pyrus communis</i> ssp. <i>pyraster</i>)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Kornellkirsche (<i>Cornus mas</i>)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Schwarzer Hollunder (<i>Sambucus nigra</i>)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Himbeere (<i>Rubus idaeus</i>)	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
Hagebutte (<i>Rosa</i> sp.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Erdbeere (<i>Fragaria</i> sp.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Weinrebe (<i>Vitis vinifera</i> s.l.)	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Tab. 5: Bronze- und eisenzeitliche Sammelpflanzen aus dem mittleren Alpenraum. (Nummern der Lokalitäten siehe Tabelle 1)

Art	Lokalität									
	1	7	8	9	11	13	14	15	19	
Weißer Gänsefuß (<i>Chenopodium album</i>)	-	+	-	-	+	+	+	-	+	
Vogel-Sternmiere (<i>Stellaria media</i>)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
Feld-Spark (<i>Spergula</i> cf. <i>arvensis</i>)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
Hühnerhirse (<i>Echinochloa crus-galli</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
Flohknöterich (<i>Polygonum persicaria</i>)	-	-	-	-	-	-	+	-	+	
Grüne Borstenhirse (<i>Setaria viridis</i>)	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
Gewöhnliche Spitzklette (<i>Xanthium</i> cf. <i>strumarium</i>)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
Trespe (<i>Bromus</i> sp.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
Roggentrespe (<i>Bromus</i> cf. <i>secalinus</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
Viersamige Wicke (<i>Vicia</i> cf. <i>tetrasperma</i>)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
Acker-Sinai (<i>Aphanes arvensis</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
Wiesen-Labkraut (<i>Galium mollugo</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
Rainkohl (<i>Lapsana communis</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
Efeublättriger Ehrenpreis (<i>Veronica hederifolia</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
Spitzwegerich (<i>Plantago lanceolata</i>)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
Vogel-Knöterich (<i>Polygonum aviculare</i>)	-	+	-	+	-	+	+	+	-	
Gemeiner Windenknöterich (<i>Polygonum convolvulus</i>)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
Hahnenfuß (<i>Ranunculus</i> sp.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
Großer Wegerich (<i>Plantago major</i>)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
Zwerg-Klee (<i>Trifolium</i> cf. <i>dubium</i>)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
Schneckenklee (<i>Medicago</i> sp.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
Ampfer (<i>Rumex</i> sp.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
Bingelkraut (<i>Mercurialis</i> sp.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
Glaskraut (<i>Parietaria</i> sp.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	

Tab. 6: Wildpflanzenfunde aus dem mittleren Alpenraum. (Nummern der Lokalitäten siehe Tabelle 1)

Neben diesen Feldfrüchten tragen vor allem in der Bronzezeit die Sammel Früchte zur Ernährung bei. Am umfangreichsten sind die Nachweise aus den Pfahlbauten von Molina di Ledro. Dort wurden Haselnüsse (*Corylus avellana*), Bucheckern (*Fagus sylvatica*), Eicheln (*Quercus* sp.), Kornelkirschen (*Cornus mas*) und wilde Birnen (*Pyrus communis* var. *pyraster*) gesammelt. An Beerenobst konnten Erdbeeren (*Fragaria* sp.) Himbeere (*Rubus idaeus*), Hollunder (*Sambucus nigra*) und die Weintraube (*Vitis vinifera*) nachgewiesen werden (DALLA FIOR 1969). In den eisenzeitlichen Grabungen konnte nur Hasel (*Corylus avellana*) und Himbeere (*Rubus idaeus*) dokumentiert werden. Stetig nachgewiesen sind die Kerne vom Wein (*Vitis vinifera*). Eine Differenzierung in die Wild- oder Kulturform liegt nur aus Castelrotto/Verona (8) vor. Dort ist das Vorkommen der Kulturrebe (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*) eindeutig erwiesen, bei den übrigen Funden fehlt entweder das Stielchen oder die Angaben sind zu ungenau, sodaß sie nicht weiter zugeordnet werden können. Auch quantitative Angaben fehlen, sodaß bronze- bzw. eisenzeitlicher Weinbau für das Gebiet weiterhin unbestätigt bleibt.

In den Kulturpflanzenproben sind auch Wildpflanzen gefunden worden. Es handelt sich dabei um Unkräuter aus Ruderal-, Hackfrucht- und Getreideunkrautgesellschaften, die in den meisten Fällen wegen der geringen Zahl und/oder wegen ihres pflanzensoziologisch indifferenten Verhaltens nicht ökologisch ausgewertet werden können. Allein die Unkrautflora, die aus dem Hirsenvorratsfund aus der eisenzeitlichen Kuppensiedlung Himmelreich bei Wattens (19) stammt, gibt einen Einblick in die Anbau- und Ernteweise (OEGGL 1991). Die Rispenhirse (*Panicum miliaceum*) wurde auf einem stickstoffreichen, sandig tonigen Boden mit mäßig saurer bis neutraler Reaktion angebaut. Die Ernte erfolgte bodennahe, ansonsten wären die niederwüchsigen Arten Acker-Sinau (*Aphanes arvensis*) und efeublättriger Ehrenpreis (*Veronica hederifolia*) nicht vertreten.

Vergleicht man den bronze- und eisenzeitlichen Kulturpflanzenbestand aus dem mittleren Alpenraum mit den Kulturpflanzenfunden aus dem nördlichen und südlichen Alpenvorland, so ergibt sich ein recht einheitliches Bild. Wichtige Getreidearten waren Emmer (*Triticum dicoccum*), Gerste (*Hordeum vulgare*), Rispenhirse (*Panicum miliaceum*). Die Bedeutung des Dinkels (*Triticum spelta*) nimmt im Laufe der Eisenzeit zu. Ferner spielen die Leguminosen (*Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Lens culinaris*) eine große Rolle. Unterschiede zum nördlichen Alpenvorland ergeben sich im bronzezeitlichen Auftreten der Kolbenhirse (*Setaria italica*) und der Linse (*Lens culinaris*), die beide im mittleren Alpenraum und in der Po-Ebene nicht nachgewiesen werden können.

Zusammenfassung

Die vorliegenden paläobotanischen Untersuchungen liefern erste Einblicke in die Vegetationsverhältnisse und die Nahrungswirtschaft im mittleren Alpenraum während der Bronze- und Eisenzeit.

Pollenanalytische Befunde zeigen, daß ab der frühen Bronzezeit die Haupttäler, deren Mittelgebirgsterrassen und die tieferen Seitentäler stärker besiedelt werden. Neben Rodungen in den montanen Wäldern, die als Siedlungsraum und Landwirtschaftsflächen dienen, greift der Mensch auch in den Bestand der umliegenden Wälder ein. Durch selektive Schlägerung der Nadelhölzer im Bergmischwald gelangt die Buche in den montanen Laubmischwäldern am nördlichen Alpenrand zur Vorherrschaft. Am Alpensüdrand

tritt ab der Bronzezeit die Edelkastanie (*Castanea sativa*) auf. Die Spuren des Menschen sind mittels Pollenanalyse bis in die alpine Stufe zu verfolgen. Pollenfunde von Spitzwegerich (*Plantago lanceolata*) an der Waldgrenze zeigen eine Hochweidenutzung der alpinen Grasheiden ab der frühen Bronzezeit an. Almwirtschaft ist ab der Wende Bronze-/Eisenzeit erwiesen. Dafür sprechen Brandrodungen in den subalpinen Wäldern mit gleichzeitigem Auftreten von *Cerealia*-Pollen und *Plantago lanceolata* (BORTENSCHLAGER 1991).

Über Kultur- und Nahrungspflanzen liegen nur Einzelinformationen vor. In der Bronzezeit werden Einkorn (*Triticum monococcum*), Emmer (*Triticum dicoccum*), Dinkel (*Triticum spelta*), Gerste (*Hordeum vulgare*) und Rispenhirse (*Panicum miliaceum*) angebaut. Neu treten ab der Eisenzeit Kolbenhirse (*Setaria italica*) und Roggen (*Secale cereale*) auf. Nacktweizen (*Triticum aestivum* s.l.) Hafer (*Avena* sp.) und Roggen (*Secale cereale*) spielen nach vorliegenden Befunden kaum eine wesentliche Rolle.

Unter den Leguminosen ist die Saubohne (*Vicia faba*) eine bedeutende Proteinquelle. Sie dominiert neben Erbse (*Pisum sativum*) und Linse (*Lens culinaris*). Die Verwendung von Lein (*Linum usitatissimum*) als Öl- und Faserpflanze ist nur für die Pfahlbaustation am Ledrosee gesichert. Sammelpflanzen sind in der Bronzezeit häufiger nachgewiesen als in der Eisenzeit. Stetig sind auch die Funde von Wein (*Vitis vinifera*) in der gesamten Epoche.

Dank

Diese Untersuchung wurde vom Kulturassessorat der Provinz Bozen und vom Land Tirol finanziell unterstützt, wofür an dieser Stelle gedankt sei.

Literatur

- BERTOLDI, R. 1968. Ricerche pollinologiche sullo sviluppo della vegetazione e post-glaciale nella regione del lago di Garda. - Studi Tridentini di Sci. Natur., **45**: 87 - 162.- Trento.
- BORTENSCHLAGER, I. & S. 1981. Pollenanalytischer Nachweis früher menschlicher Tätigkeit in Tirol. - Veröff. Mus. Ferdinandeum, **61**: 5 - 12.- Innsbruck.
- BORTENSCHLAGER, I. 1975. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols II: Kufstein-Kitzbüchel - Paß Thurn. - Ber. natur.-med. Ver. Innsbruck, **63**: 105 - 137.- Innsbruck.
- BORTENSCHLAGER, S. 1984. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirol I: Inneres Ötztal - Unteres Inntal. - Ber. natur.- med. Ver. Innsbruck, **71**: 19 - 56. - Innsbruck.
- BORTENSCHLAGER, S. 1991. Pollenanalytische Untersuchungen der Moorablagerung beim Grüner, Obergurgl (im Druck).
- DALLA FIOR, G. 1969. Analisi polliniche di torbe e depositi lacustri della Venezia Tridentina V. Trento. 148pp.
- HOPF, M. 1979. Getreideabdrücke aus Grobkeramik in Manching. - In: STÖCKLI, W.E.: Die Grob- und Importkeramik von Manching. Wiesbaden, 201 - 204. - Wiesbaden.
- HOPF, M. 1983. Getreide und Hülsenfrüchte von Scuol-Munt-Baeselgia. - Antiqua, **9**: 180 - 181. - Basel.
- HOPF, M. 1991. South and Southwest Europe. - In: Van ZEIST, WASYLIKOWA & BEHRE (eds.): Progr. in Old World Palaeoethnobot.: 241 - 277.

- HÜTTEMANN, H. & BORTENSCHLAGER, S. 1987. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols VI: Riesengebirge, Hohe Tatra - Zillertal, Kühtai. - Ber. natur.-med. Ver. Innsbruck, **74**: 81 - 112. - Innsbruck.
- KELLER, P. 1931. Die postglaziale Waldgeschichte der Gebiete um den südlichen Gardasee in Oberitalien. - Abh. Nat. Ver. Bremen, **28**: 60 - 77. - Bremen.
- KRAL, F. & G. CARMIGNOLA, 1986. Ein Pollenprofil aus dem Wölflmoor bei Deutschnofen. - Schlern, **60**: 733 - 739. - Bolzano.
- KRAL, F. 1983. Ein pollenanalytischer Beitrag zur Vegetationsgeschichte der Seiser Alm. - Schlern, **57**: 31 - 36. - Bolzano.
- NISBETH, R. 1984. Vegetatione e agricoltura durante l'età del Bronzo al Riparo Gaban (Trento). - Preist. Alpin, **20**, (1984): 301 - 310.
- NISBETH, R. 1986. Le analisi antracologiche. In: CIMA M.: Belmonte alle Radici della Storia ricerca su una comunità preistorica nelle Alpi Occidentali. Orco Anthropol. **5**: 155pp.
- NOTHDURFTER, J. 1989. Vorrömischer Weinbau im Etschtal. - Schlern **63**: 390 - 402. - Bolzano.
- OEGGL, K. 1988. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols VII: Das Hochmoor Schwemm bei Walchsee. Ber. natur.- med. Ver. Innsbruck, **75**: 37 - 60. - Innsbruck.
- OEGGL, K. (im Druck) 1991. Die vorgeschichtlichen Pflanzenfunde aus der eisenzeitlichen Kuppensiedlung Himmelreich. Heimatkundl. Schriften Wattens.
- OEGGL, K. (im Druck) 1991. Paläobotanische Funde aus dem Vinschgau. Denkmalpflege in Südtirol.
- RAGETH, J. 1986. Die wichtigsten Resultate der Ausgrabungen in der bronzezeitlichen Siedlung auf dem Padnal bei Savognin (Oberhalbstein GR). - Jb. Schweiz. Ges. Ur- und Frühgesch., **69**: 82 - 101. - Zürich.
- SEIWALD, A. 1980. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols IV: Natzer Plateau - Villanderer Alm. - Ber. natur.-med. Ver. Innsbruck, **67**: 31 - 72. - Innsbruck.
- WAHLMÜLLER, N. 1985. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols V: Nordtiroler Kalkalpen. - Ber. natur.-med. Ver. Innsbruck, **72**: 104 - 144. - Innsbruck.
- WAHLMÜLLER, N. 1985. Der vorgeschichtliche Mensch in Tirol. Neue Aspekte aufgrund der Pollenanalyse. - Veröff. Mus. Ferdinandeum, **65**: 105 - 120. - Innsbruck.
- WEIRICH, J. & BORTENSCHLAGER, S. 1980. Beiträge zur Vegetationsgeschichte Tirols III: Stubai Alpen - Zillertaler Alpen. - Ber. natur.-med. Ver. Innsbruck, **67**: 7 - 30. - Innsbruck.
- WERNECK, H. L. 1949. Ur- und frühgeschichtliche Kulturpflanzenfunde in den Ostalpen und am Rande des Böhmerwaldes. Wels: 286pp.
- WERNECK, H. L. 1961. Ur- und frühgeschichtliche sowie mittelalterliche Kulturpflanzen und Hölzer aus den Ostalpen und dem südlichen Böhmerwald. - Archäol. Austriaca, **30**: 68 - 117. - Wien.
- WILLERDING, U. 1970. Vor- und frühgeschichtliche Kulturpflanzenfunde in Mitteleuropa. - Neue Ausgrabungen und Forschungen in Niedersachsen, **5**: 287 - 375. - Hannover.
- ZEIST, van W. 1980. Aperçu sur la diffusion des végétaux cultivés dans la région méditerranéenne. - Naturalia Monspeliensii: 129 - 143. - Montpellier.

Holocene forest history in the Warta valley and the adjacent plateau south of Poznan

Iwona OKUNIEWSKA-NOWACZYK

Polish Academy of Sciences, Institute for History of Material Culture, Zwierzyńska 20, 60-814 Poznan, Poland

with 8 figures

The study area lies in the Poznan Plateau and the Warsaw - Berlin Pradolina (fig. 1). The geomorphologic study of palaeomeanders was initiated by KOZARSKI (1967).

Initially, one palaeobotanical analysis of the core taken at Jaszkowo was made by TOBOLSKI (1974; unpublished report, 1981). Later this type of research was developed under the leadership of TOBOLSKI. Preliminary results of investigations of palaeomeanders in Jaszkowo (TOBOLSKI), Mechlin (OKUNIEWSKA & TOBOLSKI), Zbrudzewo (CZERNAK, OKUNIEWSKA & TOBOLSKI), and Czmoniec (OKUNIEWSKA & TOBOLSKI) were presented during a symposium in 1981 (KOZARSKI & TOBOLSKI, 1981).

Subsequently, the study was extended to cover a longer reach of the Warta valley and the adjacent plateau (OKUNIEWSKA-NOWACZYK, 1989). Ten palynological profiles serve as a basis for reconstructing the Holocene changes in a forest cover in an area between Srem and Mosina (fig. 2). They produce a plateau-valley transect. Objects of differing origin have been chosen for study.



fig. 1: Location of the study area

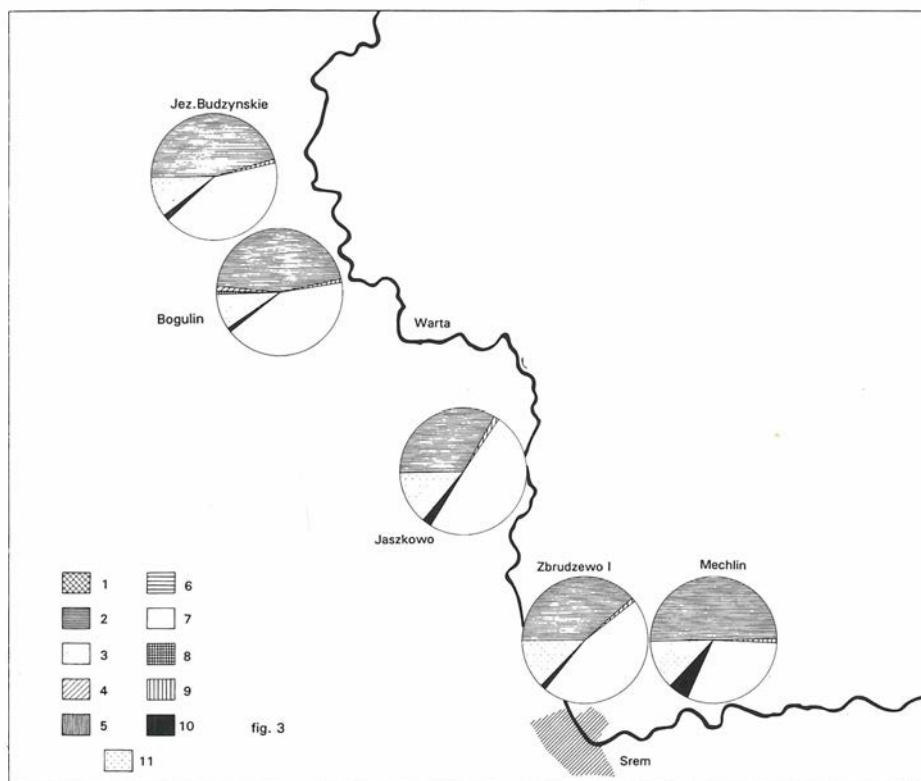
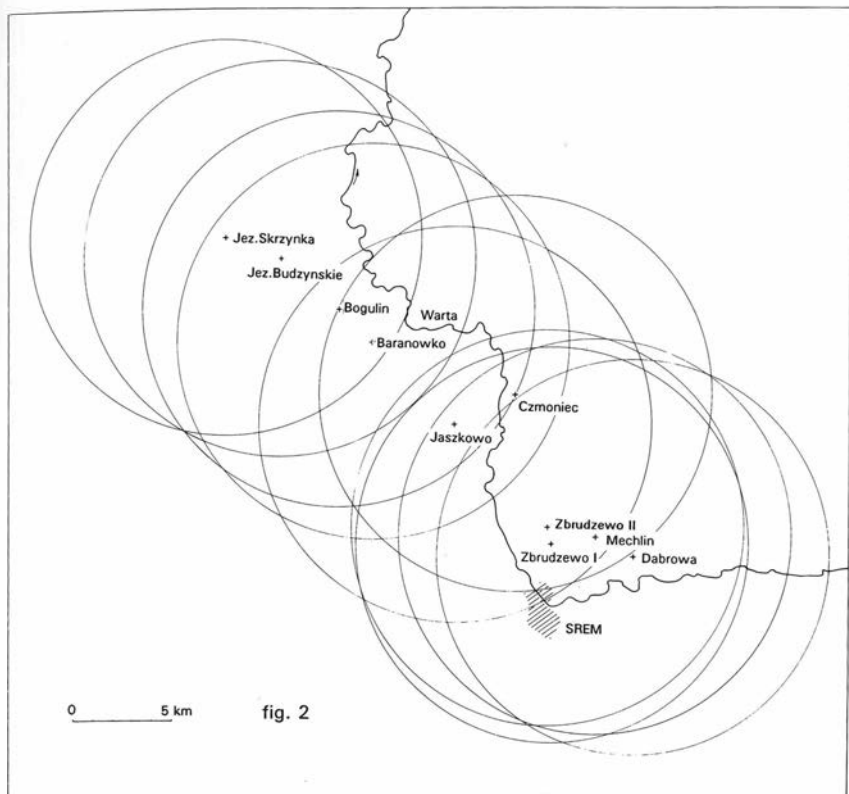
Two cores sampled from glacial troughs in the plateau Lake Skrzyńka (OKUNIEWSKA-NOWACZYK, 1987) and Lake Budzynie (SZAFRAŃSKI, 1973), two from glacial troughs in the Warta valley Bogulin (OKUNIEWSKA) and Baranowko (STACH, 1987), and others from the palaeomeanders Czmoniec (OKUNIEWSKA), Jaszkowo (TOBOLSKI & STACH), Zbrudzewo I (OKUNIEWSKA), Zbrudzewo II (STACH & OKUNIEWSKA), Mechlin (OKUNIEWSKA) and Dabrowa (OKUNIEWSKA).

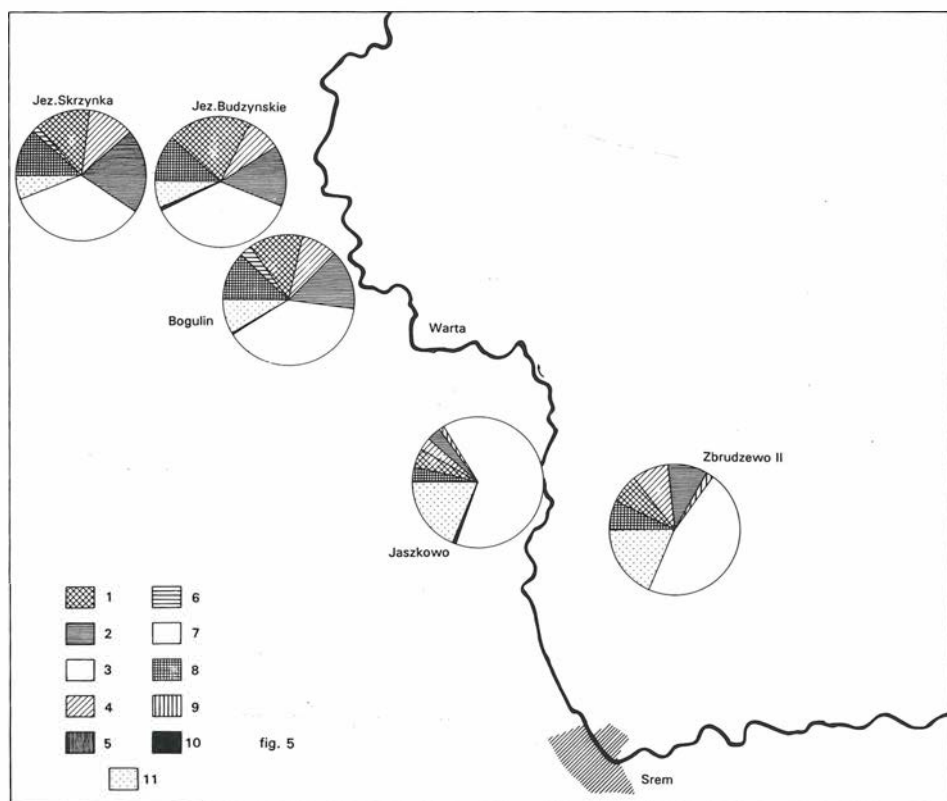
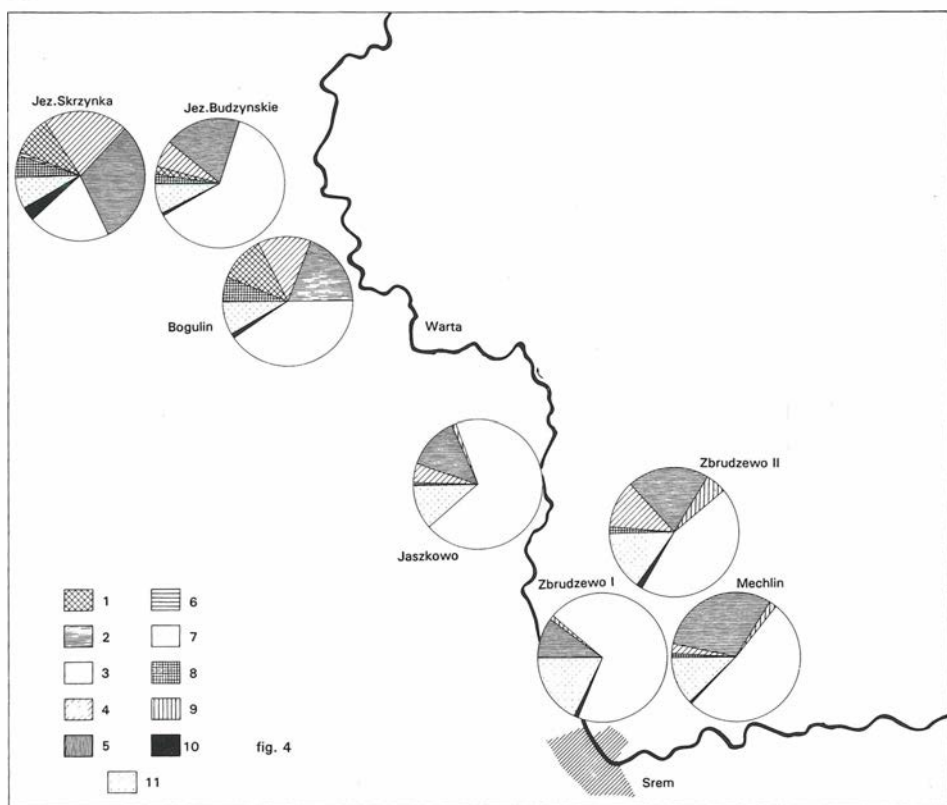
Very often the accumulation in ox-bow lakes was interrupted. This is one of the reasons for difficulties in interpreting changes of forest development.

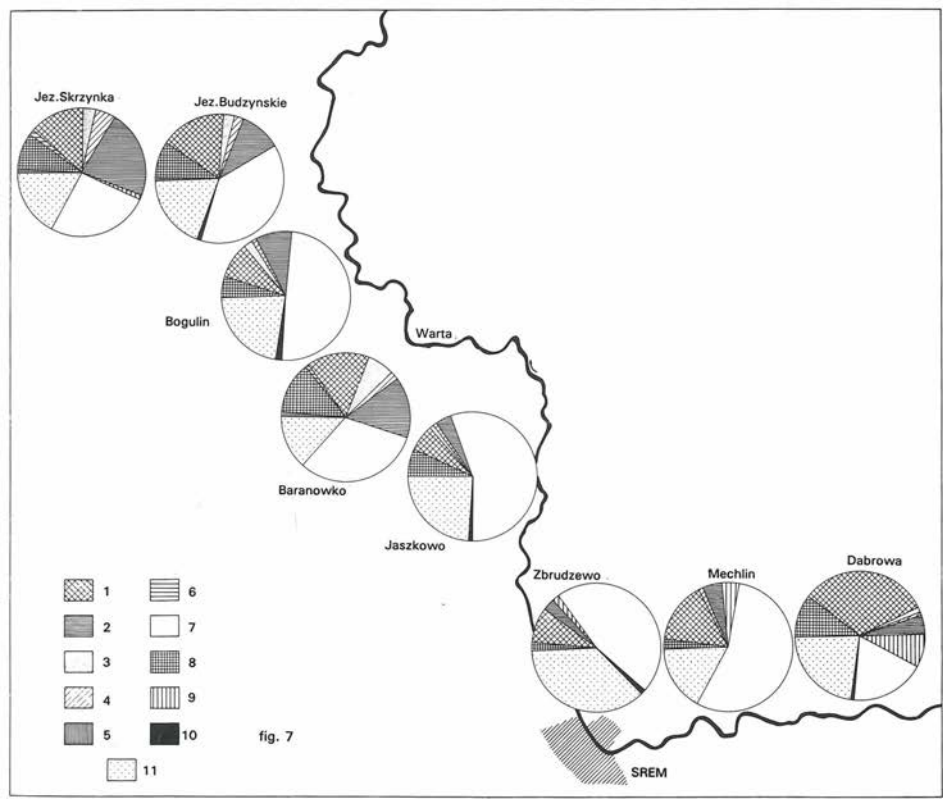
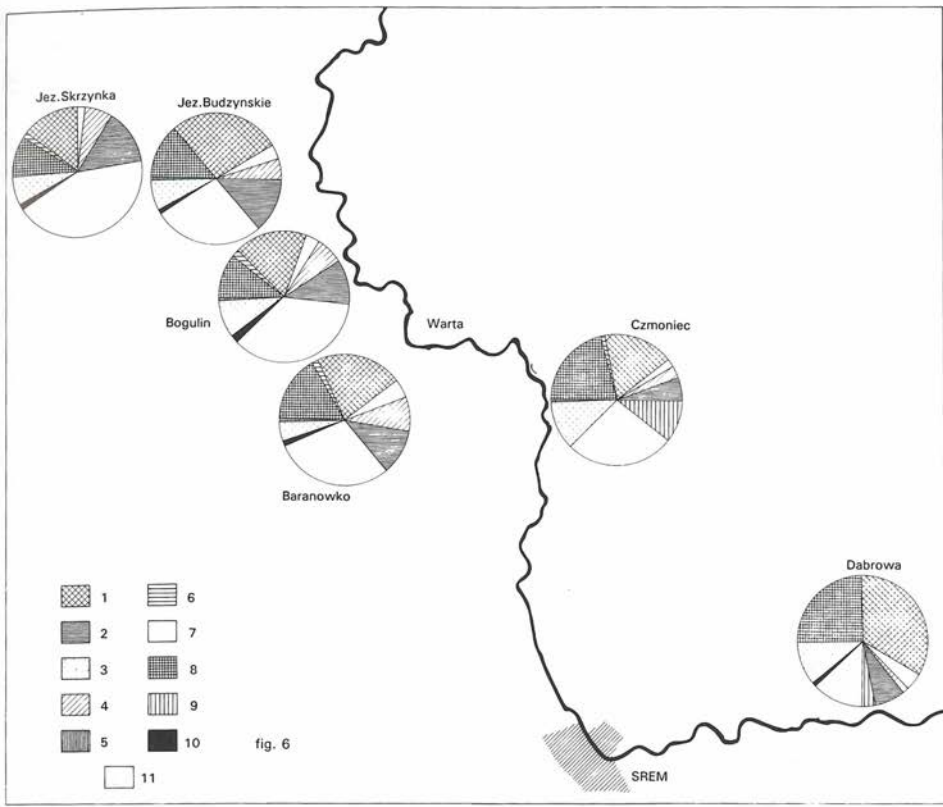
At the beginning of the Holocene, the frequencies of herbaceous plants decreased. Birch and pine dominated in forests (fig. 3). During the Boreal (fig. 4), the forest near glacial troughs was similar in both the plateau and valley. On the other hand, *Salix* became more extensive near palaeomeanders. A change, though not as large as that which took place over the preceding period, occurred near the palaeomeanders during the Atlantic (fig. 5). At the turn of the Atlantic there was a decline in *Ulmus*. *Quercus* spread over the entire region, but it occupied the largest area near the palaeomeanders where the expansion of *Alnus* was also on the largest scale. The beginning of a continuous curve for hornbeam dates back to about 4000 years BP (figs. 6, 8). Man most likely contributed to the growth of *Carpinus*. The highest oscillation of the AP curve (about 60%) is recorded for the Sub-Atlantic (fig. 7). The human impact was probably the cause of marked changes in the forest.

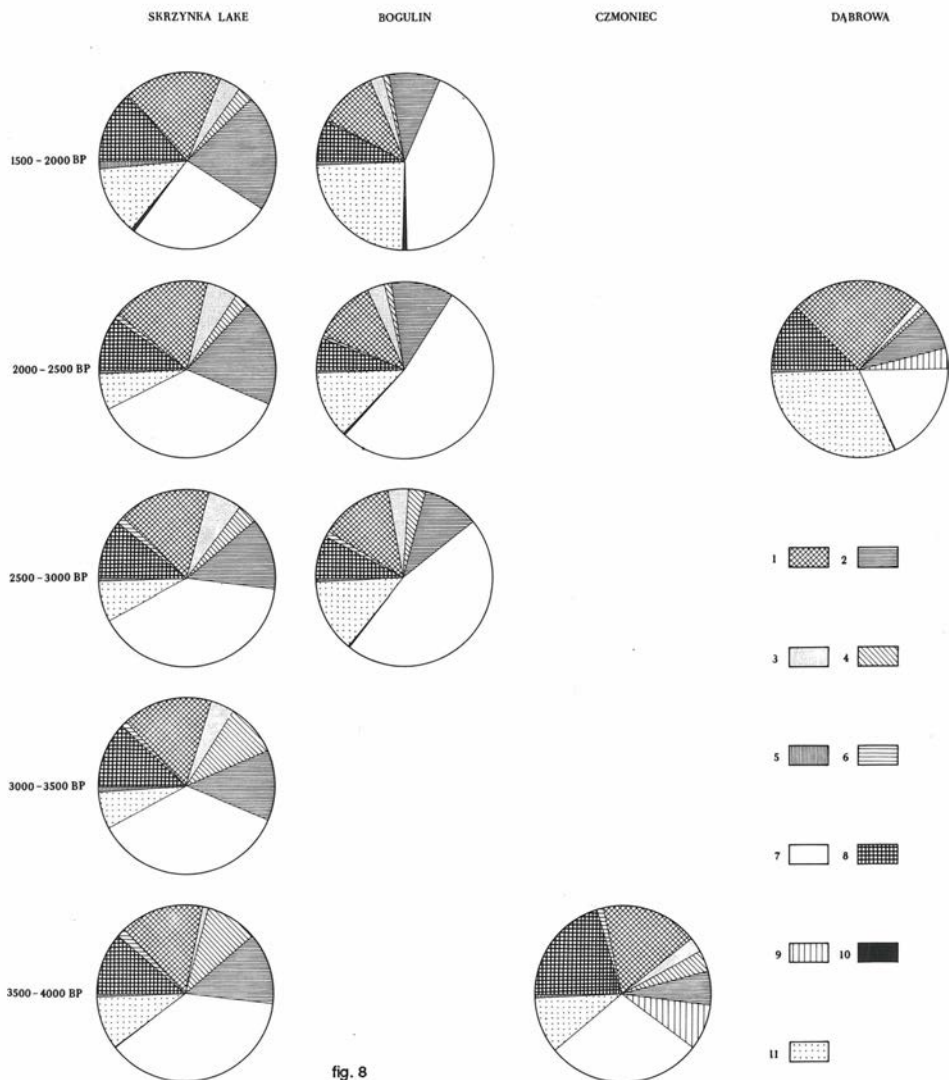
References

- KOZARSKI, S. & TOBOLSKI, K. (eds.). 1981. Paleohydrology of the temperate zone.- Symposium, Poznan, Poland 81, Sept. 22-28. Guide-Book of Excursions, INQUA Eurosiberian Subcommittee for the Study of the Holocene IGCP 158: 1-120.- Poznan.
- OKUNIEWSKA-NOWACZYK, I. 1987. Late Holocene history of vegetation growing in the vicinity of Lake Skrzyńka, the Greater Poland National Park, obtained from pollen analytical data.- *Acta Palaeobot.*, 27/1: 137-151.- Kraków.
- " - . 1989. Antropogeniczne przemiany szaty roślinnej w dolinie środkowej Warty i na przylegającej wysoczyźnie na południe od Poznania w świetle analizy pyłkowej manuskrypt.
- STACH, A. 1987. Wyniki badań palinologicznych młodoholocenkiej historii szaty roślinnej w osadach rynny jeziornej Baranowka pod Poznaniem.- *Bad. Fizjogr. nad Polska Zach.*, 37, Ser. A, Geogr. Fiz.: 163-170.- Poznan.
- SZAFRAŃSKI, F. 1973. Roślinność Wielkopolskiego Parku Narodowego w późnym glacie i holocenie w świetle badań palinologicznych nad osadami Jeziora Budzyniego.- *Folia Quaternaria*, 42: 1-36.- Kraków.
- TOBOLSKI, K. 1981. Results of paleobotanical investigation of deposits filling the palaeomeander at Jaszkowo. In: KOZARSKI, S. & TOBOLSKI, K. (eds.). Paleohydrology of the temperate zone.- Symposium, Poznan, Poland 81, Sept. 22-28. Guide-Book of Excursions, INQUA Eurosiberian Subcommittee for the Study of the Holocene IGCP 158: 31-35.- Poznan.









Legend to figures 2-8:

fig. 2: Distribution of test sites

fig. 3: Pre-Boreal. Cyclograms of mean values for percentage sporomorph contents of biogenic sediments;

1 - *Alnus*, 2 - *Betula*, 3 - *Carpinus*, 4 - *Corylus*, 5 - *Fagus*, 6 - *Fraxinus*,
7 - *Pinus*, 8 - Quercetum mixtum, 9 - *Salix*, 10 - other AP, 11 - NAP

fig. 4: Boreal. Explanation see fig. 3

fig. 5: Atlantic. Explanation see fig. 3

fig. 6: Sub-Boreal. Explanation see fig. 3

fig. 7: Sub-Atlantic. Explanation see fig. 3

fig. 8: The results of pollen analysis of selected sites between 1500 and 4000 years BP. Explanation see fig. 3

Early evidence for food plants in Ukraine

Galina A. PASHKEVICH

Institut arkheologii, ul. Vydubeckaja 40, 252014 Kiev, Ukrainian Republic, C.I.S.

This paper discusses the final results of the palaeoethnobotanical investigations. The study of the plants cultivated and used in the past in Ukraine has a short tradition. The first information about plant impressions in pottery and daub stems from the 1930-1940s and the early 1960s. This, however, only involves occasional findings. Since 1964, palaeoethnobotanical studies of materials from Ukraine have been carried out by Z. V. JANUSHEVICH (JANUSHEVICH, 1976). 1976 marks the true start of palaeoethnobotanical research, when regular investigations began at the Institute of Archeology of the Academy of Science of Ukraine (PASHKEVICH, 1980, 1983, 1984). More than 800 000 sherds, collections of daubs and charred grains from near 200 sites have been studied. Thanks to the use of the flotation method during the field work, large collections of charred grains and seeds were obtained and studied. The impressions of plants and charred grains complement each other.

The oldest traces of plant cultivation were found from sites of the **Neolithic Linear Pottery culture**, which existed approximately 5000-4500 years BC. Plant remains from this period are known mainly from the northwest part of Ukraine and Middle Dniester region. The cultivated plants included *Triticum dicoccon*, *T. monococum*, *Hordeum vulgare* var. *coeleste*, and *Panicum miliaceum*. Imprints of these plants were recovered from four sites situated in northwest Ukraine. Charred grains of *Triticum dicoccon* and *Pisum sativum* were represented from the site Nezvisko (CHERNYSH, 1962). Imprints of *Triticum dicoccon*, *T. spelta*, *Panicum miliaceum*, and *Vicia ervilia* were described from five sites of Moldavia (JANUSHEVICH, 1976). The carbonized grains of *Triticum dicoccon*, *T. spelta*, *Hordeum vulgare* var. *coeleste* and *Pisum sativum* were found in samples from the site Sakarovka 1 (4700 ± 50 BC) (JANUSHEVICH, 1986).

On the whole, the records of cultivated plants from Neolithic are rather poor. Cultivated species include emmer, einkorn, barley, millet and pea. The spread of ancient plant husbandry from the Near East was probably accompanied by the spread of assemblages of main cereals and pulses. Palaeoethnobotanical investigations have shown the uniformity of the cultivated plants from Bulgaria and Romania with those of Ukraine and Moldavia.

The **Eneolithic Tripolskaja culture** spread over the modern forest-steppe zone of former southwestern USSR between the second half of the 5th and the beginning of the 3rd millennium BC. The palynological evidence for the palaeoenvironment clearly shows that the same forest-steppe vegetation was predominant (PASHKEVICH, 1989).

Plant remains from that period were recovered from about 40 settlements (JANUSHEVICH, 1976, 1986; PASHKEVICH, 1980, 1989).

The Tripolskaja culture consists of three sequential periods. The archaeological assemblages of those periods are very similar. Some settlements contained carbonized grains, but most of the records are impressions. Plant records indicate emmer, einkorn with a minor admixture of spelt, and naked

many-row barely. Other cereals include bread wheat, hulled barely, and millet. Seeds of pulses were very frequent. A large sample of charred seeds of *Pisum sativum* was recovered from the Majdanetskoje settlement (75,5% of all grains) (PASHKEVICH, 1989). About 300 charred seeds of *Vicia ervilia* were recovered from the Karbuna settlement (JANUSHEVICH, 1976).

In the last period of Tripolian culture the relative number of hulled barley increased. Millet increased in settlements adjoining the steppe zone as well.

Between the second half of the 4th and the beginning of the 3rd millennium BC, the **Eneolithic Srednestogovskaya, Pivihinskaya and Nignemihaylovskaya cultures** developed in the southern part of forest-steppe and steppe zones. Plant imprints were recovered from four settlements. On the basis of this rather poor material the assortment of cultivated plants is considered to have included *Triticum dicoccon*, *Hordeum vulgare* and *Panicum miliaceum*. Obviously plant cultivation was not the main mode of husbandry for the nomadic and semi-nomadic inhabitants of these settlements. The assortment of cultivated plants of Early Bronze Age was similar. Nomadic and semi-nomadic tribes inhabited the same territory.

Extensive information on the history of plant cultivation is available for the **Late Bronze Age** (2nd millennium BC). The number of crop-plants increased considerably. Twelve sites of the **Sabatinovskaya culture** yielded particularly rich information. Emmer and barley played an important role. The significance of millet increased. Impressions of millet grains were fairly abundant. Charred grains of *Hordeum vulgare* dominated in flotation samples from the Vinogradnu Sad site. Bread wheat, naked barley, pulses, flax, and hemp were less common.

Plants of **Early Iron Age** are known from **Scythian sites**. The most significant role was played by emmer, hulled barley, rye and millet. Bread wheat occurred as a small admixture. Charred grains of the above-mentioned species were recovered from sites of Ivane-Puste and Zalesye (700-600 BC). A large sample of flax was recovered as well. The basic crop-plant assemblage at the eastern range of the Scythian tribes was the same (JANUSHEVICH, 1981). The oldest find of pure rye stems from the site Malaya Rublevka (JANUSHEVICH, 1986).

The agriculture component gained importance in the nomadic husbandry of steppe zone Scythians between the second half of the 5th century BC and the beginning of the 4th. This plant husbandry has been confirmed by finds from 13 localities. Imprints of grains and of spikelet fragments and glumes were found on pottery from Scythian sites and barrows in the Lower Dnieper area. Charred grains - mainly *Hordeum vulgare*, together with a grain-grater - came from the Lysaya Gora site. Judging by currently available information, the crop-plant assemblage of the steppe Scythians included *Hordeum vulgare*, *Panicum miliaceum*, and perhaps *Triticum dicoccon*.

Radical changes in the assemblage of cultivated plants began in the 4th century BC and continued into the first centuries AD. Bread wheat became the most common cereal, with barley and millet being next in importance. Emmer and einkorn declined. The significance of rye increased; it was grown as a separate crop. Large amounts of rye grains were discovered in the late Scythian site of Alma-Kermen (NIKOLAENKO & JANUSHEVICH, 1981). A remarkable find of rye (31 500 grains) was made in the Scythian settlement of Sukho-Tchaltur (KRUGLIKOVA, 1975). Such an assortment of

cultivated plants shows a considerable resemblance to that established by the Greek colonies from the northern coast of the Black Sea. Naked wheat was the predominant crop, with hulled six-row barley being widely cultivated as well. Naked barley, rye, pulses: *Pisum sativum*, *Vicia ervilia*, *Lathyrus* sp., *Cicer arietinum*, and *Vicia* sp. were less common. In several Greek sites from Crimea, *Triticum durum* occurred (JANUSHEVICH, 1986). Mixtures of seeds of typical wild and cultivated vine and of transitional forms were often present in materials from Greek and Scythian sites. A slight difference is evident in the more frequent occurrence of millet (JANUSHEVICH & NIKOLAENKO, 1979; PASHKEVICH, 1983, 1990).

The similarity in the composition of the principal cereal crops - naked wheats, hulled barley and, later, rye - that were grown both in Greek and Scythian settlements during the period from 400 BC to 300 AD could be explained by the geographical proximity of the two areas, although economic factors may also have played a role. HERODOTUS wrote that Scythian tribes cultivated cereals both for their own consumption and for trade, wheat being their main export produce.

Triticum dicoccon, *Panicum miliaceum*, and *Hordeum vulgare* were important cereals cultivated from the end of 1st millennium BC and during the 1st millennium AD by early Slavonic tribes spread over Ukraine. The list of cultivated plants includes also bread wheat, common oat, rye, and Italian millet. Pulses were represented by pea, lentil, and bitter vetch. Seeds of *Cannabis sativa*, *Linum usitatissimum*, and *Camelina sativa* were also found. In various samples from distinct cultures, domesticated plant species were combined in different proportions; this makes a determination of their economic significance difficult. The gathering of fruit was also practised. Edible fruits were represented by charred *Malus* sp. and seeds of *Sambucus nigra*, as well as imprints of stones of *Cornus mas* and *Prunus cerasifera*. In a few settlements of the Tcherniahov culture, vine was found.

Emmer, hulled barely, common oat, rye and bread wheat played an important role in the husbandry of tribes of the Tcherniahov and Carpathian hill mound cultures, adjoining the Slavonic communities (PASHKEVICH, 1988). A large number of common oat grains were discovered in sites of the Carpathian Burrow culture.

The increase in the relative number of bread wheat and rye indicated a change in the cultivation of land.

The investigation of the period spanning from the 10th to 13th centuries was based on the analysis of carbonized materials from 13 points; these were situated in various geographical zones of Ukraine and covered the basic types of sites - large towns, small towns, feudal military settlements, country-seats and fortified settlements. The most common cultivated plants of the Old Russ were wheat and rye (in the Polesie region), wheat and millet (in the forest-steppe zone). In the Old Russ period, hulled wheats were replaced by naked wheats. They are *Triticum aestivum*, *T. compactum*, and to a lesser extent *Triticum durum*. In the same period, rye became increasingly significant, predominating over wheat (except for southern regions). Charred remains also included barley (hulled form), common oat, and pulses - pea, lentil. Flax, hemp and opium poppy were cultivated.

A relatively small number of weeds were recorded from the various sites in all periods. The most frequently occurring species were *Chenopodium*

album, *Bromus secalinus*, *B. arvensis*, *Galium apparine*, *Convolvulus arvensis*, *Polygonum convolvulus*, and *Polygonum aviculare*.

References

- CHERNYSH, E.K. 1962. K istorii naseleniya eneoliticheskogo vremeni v Srednem Podnestrovye (po materialam mnogoslownogo poselenia u s. Nezvisko).- Materialy i issledovaniya po archeologii, **102**: 5-85.- Moscow.
- JANUSHEVICH, Z.V. 1976. Kulturniye rasteniya yugo-zapada SSSR po palaeobotanicheskim issledovaniyam.- "Shtiintza": 214 p.- Kishinev.
- " - 1981. Die Kulturpflanzen Skythiens.- Z. Archäol., **15**: 87-96.- Berlin.
- " - 1986. Kulturnye rasteniya Severnogo Prichernomoria.- "Shtiintza": 92 p.- Kishinev.
- JANUSHEVICH, Z.V. & NIKOLAENKO, G.M. 1979. Fossil remains of cultivated plants in the ancient Tauric Chersonesos.- Archaeo - Physika, **8**: 115-134.- Bonn.
- KRUGLIKOVA, I.T. 1975. Selskoe chozyistvo Bospora.- 300 p.- Moscow.
- NIKOLAENKO, G.M. & JANUSHEVICH, Z.V. 1981. Kulturniye rasteniya is selskoj okrugy Chersonesa.- Kratkie soobcheniya Inst. Archeol., **168**: 26-34.- Moscow.
- PASHKEVICH, G.A. 1980. Kulturniye rasteniya Tripolskich poseleniy Podneprovya. In: Pervobutnaya archeologiya. Poiski i nachodki.- "Naukova dumka": 234-242.- Kiev.
- " - 1983. Subfossile Reste von Kultur- und Wildpflanzen aus Fundplätzen in der Ukraine aus den letzten Jahrhunderten v. u. Z. und der ersten Hälfte des 1. Jahrtausends u. Z.- Z. Archäol., **17**: 47-57.- Berlin.
- " - 1984. Palaeoethnobotanical examination of archaeological sites in Lower Dnieper region, dated to the last centuries BC and the first centuries AD. In: Plants and Ancient Man: 277-283.- Rotterdam/Balkema.
- " - 1988. Paleobotanicheskiye issledovaniya v oblasti slavyanskoy archeologii. Trudu 5 Mejdunarodnogo Kongr. archeol.-slavistov.- "Naukova dumka", **4**: 169-174.- Kiev.
- " - 1989. Paleobotanicheskiye issledovaniya Tripolskich materialov mejdurechya Dnepra i Yujnogo Buga. In: Pervobytnaya archeologiya.- "Naukova dumka": 132-141.- Kiev.
- " - 1990. Sostav kulturnich i sornich rasteniy iz raskopok poseleniy selskoj okrugy Olvii. In: Antichnue poseleniya Nijnego Pobujya.- "Naukova dumka": 114-119.- Kiev.

Palaeoethnobotanical study of the Yunatsite-Bronze Age settlement - Pazardzik area, South Bulgaria

Tzvetana POPOVA

Museum of Archaeology, bul. A. Stamboliiski 2, 1000 Sofia, Bulgaria

The archaeological cultures in Bulgaria developed together with other Balkan Peninsula cultures and had also been influenced by the progress of older Middle East civilizations.

The present study examines some charred plant materials collected during the 1978-1990 excavations of the "Yunatsite" tell-settlement.

During the Bronze Age the tell-settlements in Bulgaria were located near rivers, springs, lakes, and in regions with fertile soils.

The settlement known locally as "The Fiat Mound" is located 8 km away from the village of Yunatsite, on the high right terrace of the former bed of the Topolnitsa river. The mound has a diameter of 105-106 m. The archaeologist KATINCHAROV (1974) dates it back to the Early and Middle Bronze Age.

A total of 81 samples from 18 horizons were processed.

Triticum monococcum L.

Ten of the 18 studied horizons contain a significant quantity of einkorn. No pure sample of *Triticum monococcum* L. was found. This species always occurs together with *Triticum dicoccon* SCHRANK. The preservation of the seeds in the various horizons is good and the degree of charring is similar throughout. No substantial differences in the mean grain dimension of einkorn grains were recorded between the Early and Middle Bronze Age in the settlement. The data from the Yunatsite settlement mound were compared with those from other studied Bronze Age settlements in South Bulgaria (HAJNALOVA, 1980; DENNELL, 1979; ARNAUDOVS, 1938, 1941). The results are similar to ours.

Grains of *Triticum boeoticum* BOISS. were described from the Kremenik settlement mound (CHAKALOVA & SURBINSKA, 1984). The samples from the Yunatsite site also probably refer to this species. This is supported by the morphological parameters of the 92 grains measured. The present samples contain grains which are much thinner than those of *Triticum monococcum*, their height is bigger; the basis and especially the tips are elongated.

T. boeoticum is often mixed together with einkorn. Some of the grains also have intermediate characters. The T/B index of both species is similar, although the values of *T. boeoticum* are somewhat higher.

Triticum dicoccon SCHRANK.

Triticum dicoccon SCHRANK. occurs in 13 horizons. In most of the samples, this species is accompanied by einkorn, and in three horizons it is found as a pure culture. In one of the horizons, defined as Early Bronze Age, ear fragments were discovered with intermediate characteristics related both to *Triticum spelta* L. and to emmer. Thus, some of the grains are closer to

Triticum dicoccon, others to *T. spelta*; this indicates that the two species were either grown together or stored together.

No significant deviations are observed in the main grain dimensions. A small difference is found in the dimensions of emmer grains during the Early to Middle Bronze Age transition, although these involve only the length. The data were compared with those from other Bronze Age settlements - Nova Zagora and Ezero.

***Triticum spelta* L.**

The wheat spelt is found in 3 samples. Both the grains and chaffe allow an identification as *Triticum spelta* L., with the chaffe being typical for the species. The stem of the ear relics are also typical. Spelt has been recorded in four settlements in Bulgaria from this period (POPOVA, 1985, 1989). These archaeological finds testify to the quite limited distribution of spelt, which rather occurs as an admixture with other wheat species. The climate conditions in Bulgaria and in the Balkan Peninsula were obviously unfavourable for the growth of the species.

***Hordeum vulgare* L.**

Both single grains and six-row ears of barley were discovered in 8 horizons. The barley has been identified as *Hordeum vulgare* L., and single grains of *Hordeum vulgare* var. *nudum* are found in two of the samples. A large amount of grains and ear fragments as well as matted masses were present in 4 horizons. Most of the material consists of matted ear masses or single ears, which shows that the crops were gathered by collecting only the ears. Most of this barley may have been intended for sewing.

Both the present results and literature data indicate the presence of barley varieties, i.e. *Hordeum vulgare* and *Hordeum vulgare* var. *nudum* in Bulgaria. They appear in Neolithic settlement layers and can be traced through all the ages - Eneolithic, Bronze and Early Iron Age.

No significant differences are found in the barley varieties of South Bulgaria. The dimensions and form vary only insignificantly. Naked barley grains are oval and slightly elongated. The hulled barley finds are all of a similar type. Part of the grains are asymmetric; they can be related to multi-row barley, whose ears easily fall apart. We can conclude that most of the naked barley and hulled barley found in early settlements in Bulgaria is of the multi-row type with ears that easily fall apart. The naked barley were most probably grown as separate cultures, as is shown by the samples from Azmak, Omurtag, Cahtalka, and Madrets where they prevail among the cereals (POPOVA, 1985).

***Lathyrus sativus* L.**

Lathyrus sativus L. is found in 2 samples from different horizons dating back to the Early and Middle Bronze Age. Both contain about 1,5 kg of seeds. The median average of the seeds from the Middle Bronze Age is higher than those of the Early Bronze Age. The second period seems to have been more ecologically favourable for growing this species.

***Lens culinaris* Medic.**

Pure lentils are found in only one sample. In the others they are mixed with cereals and leguminous species. They may have been mixed at a later stage when preparing some type of food.

***Pisum sativum* L.**

Peas are found in only one Middle Bronze Age sample in admixture with *Lathyrus sativus*. Peas were no doubt grown in this settlement, although only in limited amounts. Their diminutive size reflects the small grains characteristic for the Balkan Peninsula.

***Vicia ervilia* WILLD.**

This species was never found as a pure sample. The excavated seeds have the typical form of a triangle with sharp edges; those found in several samples can be identified as *Vicia* because of the high degree of carbonisation and deformation. The finds of *V. ervilia* are very valuable because the large amount of the seeds discovered prove its distribution throughout Bulgaria. Its absence in most of the sites studied by DENNELL is quite unusual, as his sites in Bulgaria are almost identical in terms of species (DENNELL, 1972, 1974, 1978).

Gathering

A small amount of acorns as well as the seeds of *Sambucus nigra* L. were also found. The acorn finds date back to the Middle Bronze Age.

Purity of cultures

The purity of cultures can serve to indicate the quantity of weeds in those cultures. Examination of the carbonized plant material after sieving revealed only a limited number of weed species. These belong mainly to the following families: Asteraceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, and Poaceae. The most established genera are *Centaurea*, *Polygonum*, and *Bromus*. The majority are typical weed plants found in the cereals sown all over the country. The quantity of weeds is insignificant compared to the total amount of collected material. It should be noted that the present results were obtained without flotation of the soil because the materials were gathered by archaeologists.

The Yunatsite mound is located in the Thrace region, which offers soil and climate conditions that are favourable for agriculture. The region has a moderate continental climate. Human activity had influenced the vegetation of the time.

The major cereal plants grown in the Early and Middle Bronze Age in this settlement were *Triticum dicoccon*, *Triticum monococum* and *Hordeum vulgare*. The six-row barley prevails. No naked wheats were found in the settlement except for single grains. They were not of major importance as separate cultures. The leguminous plants are represented by *Lathyrus sativus*, *Pisum sativum*, and *Lens culinaris*. *L. sativus* is among the most widely spread species.

The comparison between *T. monococcum*, *T. dicoccon*, and *Hordeum vulgare* from different Bronze Age settlements in South Bulgaria showed the largest grain dimensions (L, B and T) at the Yunatsite mound (DENNELL, 1972, 1974, 1976, 1978; HOPF, 1973; RENFREW, 1973, 1979).

The presence of grains and hulls of the speltoid type leads us to the conclusion that *T. spelta* was present in the region under examination, but that its cultivation was limited. We can assume that spelt was sown as an admixture together with other wheat.

The large amount of hulled barley shows that it was preferred over naked barley. Emmer is the prevalent species among the hull wheats; this indicates its basic importance.

Based on all of the examined material we come to the conclusion that the entire set of cultivated plants is characterized by its resistance to various ecological conditions. We should underline once more that polyculture farming was practised in the Yunatsite settlement mound during the Bronze Age. Cereals definitely prevailed. The lack of admixture in seeds and grains testifies to the growing of "one-species" crops.

References

- ARNAUDOVOV, N. 1938. Rastitelni materiali ot predistoricheskoto selichte do s. Karanovo (Novozagorsko).- AU Sof., **34** (3): 89-99.- Sofia.
- " - . 1941. Vurhu novootkritite predistorishesli ostankj v ijzna Bulgaria.- AU Sof., **34** (3): 17-29.- Sofia.
- CHAKALOVA, E. & SURBINSKA, E. 1984. Iscl dvane na rastitelni ostankj ot rannoneolitnoto selichte Kremenik, Sapareva banja.- AU Sof., **78** (2): 3-16.- Sofia.
- DENNELL, R. 1972. The interpretation of plant remains in Bulgaria.- Papers in Economic Prehistory Studies by Mem. Assoc. of British Acad.: 149-159.- Cambridge.
- " - . 1974. Neolithic flax in Bulgaria.- *Antiquity*: 220-220.
- " - . 1976. The economic importance of plant resources represented on archaeological sites.- *J. Arch. Sci.* **3**: 229-247.
- " - . 1978. Early farming in South Bulgaria in the IV to the III millenia B.C.- *BAR*, **45**: 1-304.
- " - . 1979. Zemedelski kulturi.- In *Ezero - Rannobronzovo seliste.*, BAN: 415-425.- Sofia.
- HAJNALOVA, E. 1980. Palaeoetnobotanicheskie nahodki is mnogoslonoogo Novozagorskogo poselenija.- *Stidia praeistorica*, **4**: 91-98.
- HOPF, M. 1973. Frühe Kulturpflanzen aus Bulgarien.- *Jb. Röm. German. Zentralmus.*, **20**: 262-270.- Mainz.
- KATINCHAROV, R. 1974. Periodizacia i characterictika na bronzov ta epocha v Bulgaria.- *Archaeol.*, **16** (1): 1-24.
- POPOVA, Tz. 1985. Kulturnie rastenia na rannich poseleniash Bulgarii po paleoetnobotanicheskim dannim.- *These doct.*, 275pp.- Kichinew.
- " - . 1989. Paleoetnobotanocheskie nachodki is poselenia Durankulak.- *Botanich. isced.*, **5**: 69-74.
- RENFREW, J. 1973. *Palaeoethnobotany.*- 248 pp.- London.
- " - . 1979. The first farmers in South-East Europe.- *Archaeophys.*, **8**: 243-265.

The environment of the Pavlovian - palaeoecological results from Bulhary, South Moravia

Eliska RYBNICKOVA & Kamil RYBNICEK

Institute of Systematic and Ecological Biology, CSAV, Kvetna 8, CS - 60365 Brno, CSFR

with 3 figures

Summary

The reconstruction of the palaeovegetation and palaeoenvironment of the Pavlovian (Gravettian), an upper Palaeolithic culture of the mammoth hunters of the Pavlovské vrchy Hills (South Moravia, CS), is presented. Pollen and macroscopic analyses of the buried peat, dated back to about 25000 years B.P. from a core in the village of Bulhary, indicate the existence of park-forest vegetation (*Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, *Larix europaea*, *Picea abies*, *Juniperus communis*); this formed a complex with grassland steppe vegetation. Other represented vegetation types include tall forb communities in the floodplain areas, subalpine heliophytic vegetation on the limestone ridges of the Pavlovské vrchy Hills, spring communities and aquatic/swamp vegetation. The composition of the past forest vegetation is reminiscent of the situation in NE Europe and/or the present alpine forest limit in the Carpathians or in the Alps, indicating similar climatic conditions.

Introduction

The village of Bulhary is situated 8 km northeast from the town of Mikulov at the foothills of the Pavlovské vrchy Hills, the last western extremity of the Carpathians. These hills rise nearly 400 m above the broad valley of the river Dyje (Thaya), thus forming the landscape dominant of the whole South Moravian lowlands. The foothills of the limestone Pavlovské vrchy Hills and the lower parts of their slopes are covered with thick loess layers of interesting stratigraphy and several buried chernozem soils. The Pavlovské vrchy Hills are a very valuable biospheric reserve of UNESCO and an important site for zoologists and botanists. The area has become famous for its archaeological sites as well, namely for the world-known excavations of the upper Palaeolithic. The Palaeolithic cultural layers were found especially in loesses of the northern site of the hills near the villages of Dolní Vestonice and Pavlov, not far from the river Dyje. Since the early 1920's, archaeologists have found very many interesting artefacts, tools and weapons, bones, cottages, ritual burials, objects of art (VENUS of Vestonice), ivory carvings, etc.; these have been classified as the Pavlovian, a special type of the Gravettian. This Pavlovian culture is dated by archaeologists and geologists to between 29000 - 22000 years B.P., i.e. in the Paudorf interstadial of the last Würmian glaciation. There is no doubt that the population of this Palaeolithic culture was dependent on local hunting possibilities and, consequently, on the environmental conditions, represented foremost by vegetation. A good knowledge of such conditions can, therefore, contribute to a better understanding of life, activities, habitats and culture of the Pavlovian hunters. Palaeobotanical analyses are of the greatest importance in this effort.

Present knowledge

The current state of knowledge about nature and the vegetation during the Pavlovian era is very limited. Charcoals from archaeological objects were analysed by NECESANY (1951), KNEBLOVA (1954) and, recently, by OPRAVIL (unpublished). *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, *Pinus cf. mugo*, *Picea abies*, *Larix europaea*, but also e.g. *Fagus sylvatica* and *Ulmus* were determined. Analyses of molluscs revealed some steppe indicators, but the most important layers are very poor in species (HAVLICEK & KOVANDA 1985).

Core in Bulhary

For many years the inhabitants of the village of Bulhary have been finding thin layers of organic sediment deep under the surface when digging their wells. We had the opportunity to take samples for pollen and macroscopic

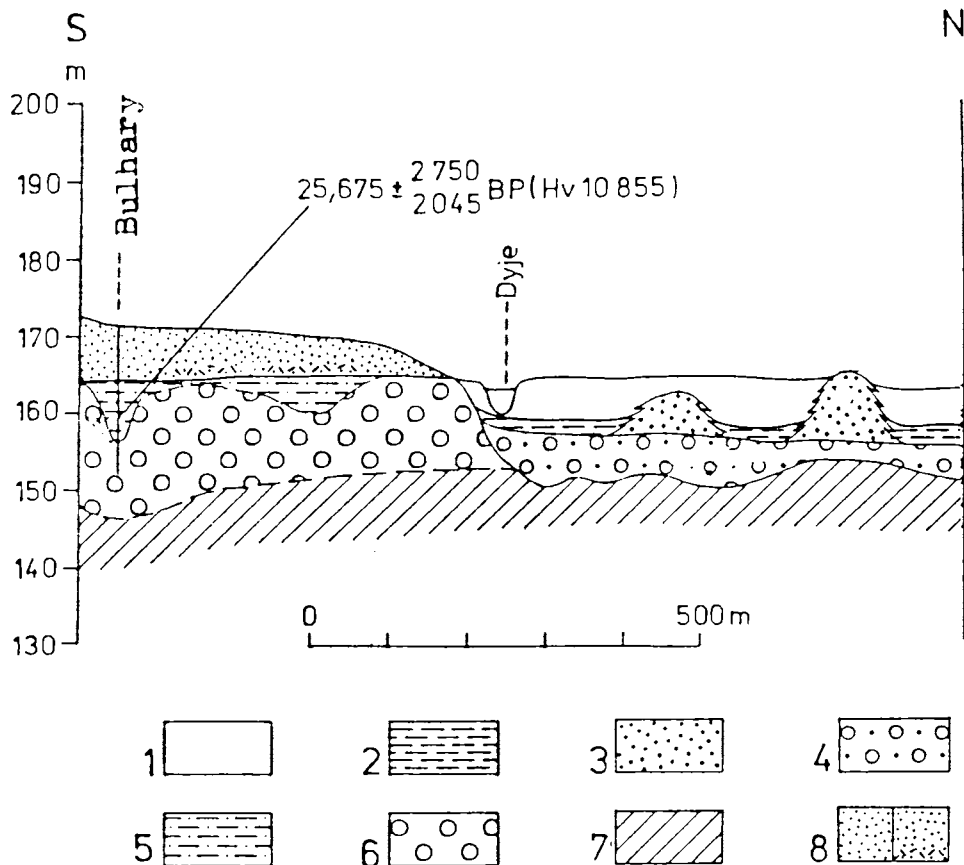


fig. 1: Geological situation of the Bulhary core. 1 - flood loams, 2 - fluvial clayey sands, 3 - aeolic sands, 4 - fluvial sandy gravels (Wurm - Holocene), 5 - clay with fossil peat, 6 - fluvial sandy gravels (Riss), 7 - Tertiary sediments, 8 - loess (according to Pavel HAVLICEK, orig. adapted).

analyses of this peat from the continuous geological core made by Pavel HAVLICEK in the middle of the Bulhary village in 1984. The geological situation of the core is presented in fig. 1. The peat and clayey peat layers were about 50 cm thick in this case, overlying the fluvial sands of Riss-Würmian age and buried under about 10 m of loess. The peat and limnic

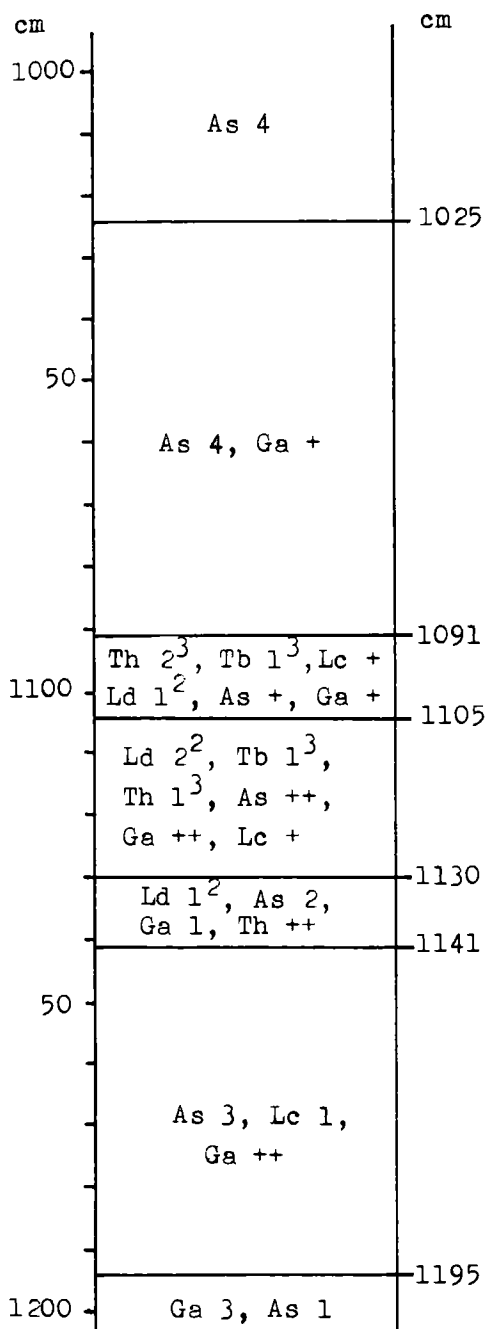


fig. 2: Stratigraphy of the Bulhary core (10-12 m) and element composition of the sediments. Description and abbreviations follow TROELSMITH (1955).

sediments of Bulhary are very compressed and lignite hard. Radiocarbon dating (Hv 10 855) provided a date of 25675 + 2750 and - 2045 years B.P. for the horizon 1101-1103 cm. This means that peat accumulation was taking place at about the same time as the height of the Pavlovian settlement of mammoth hunters, excavated some 6-7 km nearby. The description of sediments follows TROELS-SMITH (1955) - see fig. 2.

Results of macroscopic analyses

Despite the high degree of humification and high sensitivity to mechanical disturbance, the plant remains could be determined quite well. In addition to very corroded stems and leaves of brown mosses and rootlets of *Carex*-species, the following aquatic and swamp plants were found: *Carex rostrata*, *C. aquatilis*, *C. limosa*, *C. lasiocarpa*, *C. pseudocyperus*, *Heleocharis palustris* agg., *Alopecurus aequalis* vel *geniculatus*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton* cf. *gramineus*, *P. pusillus*, *P.* cf. *filiformis* and two other undetermined *Potamogeton* fruit-stone types, *Batrachium* sp., *Zanichellia palustris*. Among the dry land plants, *Betula* cf. *pubescens*, *Salix* sp., *Filipendula ulmaria*, *Agrostis* (?) and *Selaginella selaginoides* were determined. Macroscopic analyses show that the organic material accumulated during the infilling processes in some small lake or pool (most probably an ox-bow of the river at that time). The sedimentation process can be classified as a limnic one with simultaneous *Carex*- and brown-moss peat formation, especially at the end of infilling. The limnic stage of sedimentation terminated just before the dated horizon: note the significant decrease of algae and hygrophytic plants in the pollen diagram (fig. 3).

Results of pollen analyses

Pollen analyses have been done for every 1 cm distance between 1089 and 1141 cm of the core. At least 1000 pollen of dry land plants were counted. The pollen diagram (fig. 3) is constructed as a total one in which T-sum = AP + NAP. Pollen of local aquatic and semiaquatic plants (incl. Cyperaceae) and all spores are excluded. The pollen diagram is presented in very simplified form with several summary curves for ecologically similar plants. The general trend of vegetational changes follows the gradient from open herbaceous and grassland (steppe) formations to a nearly forested landscape at about 25000 years B.P. A few uppermost samples indicate a renewed retreat of coniferous forest and a succession back to an open grassland formation. The flora was very rich at that time; over 130 pollen and spore types were determined.

Reconstruction of vegetation

At least six vegetation formations and significant habitat types can be reconstructed for the period 25000 years B.P. in the Pavlovské vrchy Hills and their immediate surroundings.

1. Coniferous forest was formed with *Pinus sylvestris*, *P.* cf. *mugo*, *P. cembra*, *Picea (abies?)*, *Larix europaea*, *Juniperus communis*, and *Betula*. Scattered mesocratic deciduous trees like *Ulmus*, *Acer*, *Corylus*, *Quercus*, *Tilia* could be present in favourable habitats. We conclude, that there was a very rich grass and herb layer in the forest. Coniferous forest most probably

covered the lower slopes and foothills of the Pavlovske vrchy Hills. At present, we can find this type of open and light coniferous forest at the alpine forest limit in the Alps and in the Carpathians at altitudes of about 2000 - 2200 and 1600 - 1700 m respectively. The coniferous forest probably existed in a vegetation complex with

2. grass- and herbaceous steppe vegetation. *Ephedra campylopoda*, grasses, *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Plantago media*, Daucaceae, Ranunculaceae, Asteraceae, and Viciaceae were probably the leading plant types.

3. Tall forb communities occurred mainly in the river floodplains and in other wet habitats of the region. We expect that pollen of *Salix*, *Alnus*, *Filipendula*, *Petasites*, *Valeriana officinalis*, *Polygonum bistorta*, *Veratrum*, *Urtica*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium*, *Rumex* spec. div., *Caltha*, *Polemonium coeruleum*, *Heracleum*, *Mentha*, *Lycopus*, *Thalictrum*, *Chamaenerion*, and Cyperaceae p.p. came from these very communities.

4. Subalpine vegetation most likely covered the upper limestone parts and cliffs of the Pavlovske vrchy Hills. Its existence is indicated by the following pollen types: *Pinus* cf. *mugo* p.p., *Juniperus* p.p., Cyperaceae p.p., *Astragalus*, *Medicago*, *Ephedra* p.p., *Pleurospermum*, *Melampyrum*, *Linum* t. *alpinum*, *Helianthemum*, *Silene*, *Gypsophila*, *Centaurea* spec. div., *Knautia*, *Euphorbia*, *Potentilla*, *Bupleurum*, *Campanula*, *Anemone*, *Saxifraga*, *Primula*, *Gentiana*, *Botrychium*, *Selaginella selaginoides*, and others.

5. Spring vegetation certainly occurred very scarcely over the whole region. Nevertheless, pollen types like *Pinguicula (alpina?)*, *Chrysosplenium*, *Swertia perennis*, *Montia*, *Parnassia*, and *Pedicularis* can hardly be produced by other vegetation types.

6. Aquatic vegetation occupied permanent or periodical pools, small lakes and ox-bows in the river floodplain. Its existence is documented by macroscopic analyses (see above). Microscopic objects include pollen of *Sparganium*, *Typha angustifolia*, *Lemna*, *Sagittaria*, *Utricularia*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Nymphaea*, *Alisma plantago-aquatica*, *Stratiotes*, hairs of *Ceratophyllum* and finds of a rich planktonic algal flora. Marginal parts of open waters and infilled pools or lakes were covered by reed and tall sedge communities with *Carex* spec. div., *Equisetum*, *Phragmites*, *Menyanthes*, *Lycopus*, *Galium*, etc.

Climatic and soil conditions

Environmental conditions are reconstructed according plant and vegetation indicators. The climate was, in general, of continental character: it was certainly cold even during the optimum stages of the time span recorded, but the presence of *Alnus*, *Corylus*, *Acer*, *Ulmus* and, maybe, also of some other mesocratic deciduous trees excludes the possibility of extremely low temperatures or permafrost, as has been suggested by some palaeogeographers. The temperature could be compared with the present situation at the northern limit of the above-mentioned trees in Central Sweden, Central Finland and Karelia, with an annual mean temperature between 2-3°C and rather great differences between comparatively high summer and low winter temperatures. Similar thermic conditions are observed at the alpine forest limit in the Carpathians and some parts of the Alps. It is suggested that the total annual precipitation corresponded to the general continental character of the climate and vegetation, i.e. that it was rather low. Nevertheless, there was a high supply of water in floodplain areas which supported the concentration of big animals and their hunters here. Main soil types were

chernozem or chernozem-like soils and rendzinas in the upper parts of the hills. Both were lime-rich. The pollen analyses do not indicate the existence of any acidophilic dwarf shrub communities, which are typical for tundra or tundra-like vegetation. The alluvial soils, as indicated by most of the tall forb plants, must have been especially rich in nutrients and of high productivity.

Conclusions

The primary productivity of the regional vegetation was certainly high enough to feed herds of big animals like mammoth, reindeer, horses, etc., which were hunted by several carnivorous animals and foremost by the local upper Palaeolithic population. The vegetation provided enough wood, and herbaceous food thus supporting the existence of human settlement and the building of permanent or semipermanent camps.

Literature

- HAVLICEK, K. & KOVANDA, J. 1985. Nove vyzkumy kvarteru v okoli Pavlovskych vrchu. - Sbor. Geol. Ved., Antropozoikum, **16**: 21-59. - Praha.
- KNEBLOVA, V. 1954. Fytopaleontologicky rozbor uhliku z paleolitickeho sidliste v Dolnich Vestonicich. - Anthropozoikum, **3**: 297-299. - Praha.
- NECESANY, V. 1951. Studie o diluvialni flore Dyjskosvrateckeho uvalu. - Prace Moravsk. Akad. Ved. Prir. Brno, **23**, 14: 291-306. - Brno.
- TROELS-SMITH, J. 1955. Karakterising af loese joerdater. (Charaterisation of Unconsolidated Sediments.). - Danmarks Geol. Undersoeg., IV. Raekke, **3**, 10: 1-73. - Kobenhavn.

Palaeobotanical evidence on the Late Glacial in the Moravian Karst

Helena SVOBODOVA

Institute of Systematic and Ecological Biology, CSAS, Kvetna 8, 603 65 - Brno, CSFR

with 3 figures

Introduction

The Moravian Karst is located in the Drahaný Highland area of Central Moravia at maximal altitudes between 540-420 m a.s.l. Pollen analyses have been carried out in sediments of several caves which have been recently excavated for archaeological purposes (Barova Cave, Kulna Cave, Kolibky, etc.). The results will be compared with new evidence of different character gained from peat bogs in the lowland (Vracov, Ansov, about 200 m a.s.l.).

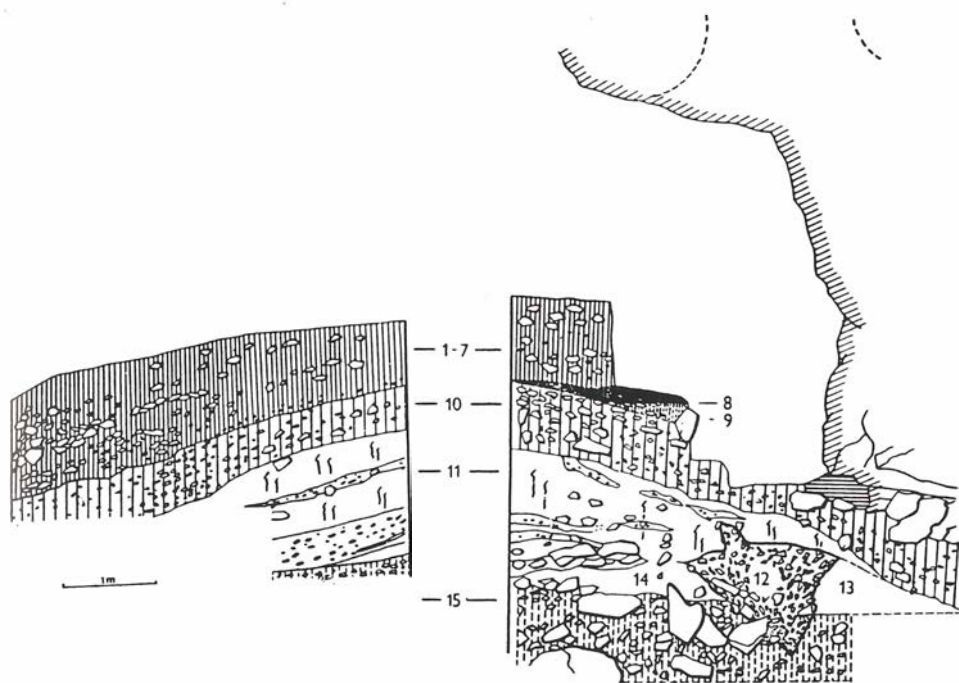


fig. 1: Stratigraphy and archaeology of Barova Cave

Layers 1-7: Dark humous loam with limestone debris; prehistoric pottery; - Layer 8: The neolithic hearth; - Layer 9: Light brown loam with numerous limestone debris; archaeologically sterile; - Layer 10: Larger limestone blocks with ochreous loessic filling; Epimagdalenian lithic industry; - Layer 11: Loess interstratified by layers of limestone debris; Magdalenian lithic industry; - Layer 12: Filling of a wedge-shaped depression; Magdalenian lithic industry; - Layer 13: Loess layer with dispersed limestone blocks; undetermined Upper Palaeolithic industry; - Layer 14: Loess without archaeological evidence; - Layer 15: Larger limestone blocks with brown-reddish loessic filling; archaeologically sterile.

The Barova Cave

Barova Cave is situated in the central part of the Moravian Karst, in the Josefov valley. Its entrance opens 40 m above the well-known Cave of Byci skala. Both caves belong to the system of the same subterranean brook. Archaeological excavations at the entrance of the Barova Cave, conducted by the Institute of Archaeology, CSAS, and the Moravian Museum, Brno, between 1983-1985 provided new evidence on landscape evolution at the Pleistocene/ Holocene boundary (SEITL, SVOBODA, LOZEK, PRICHYSTAL & SVOBODOVA 1986; SVOBODOVA & SVOBODA 1988).

Palynological investigation

Altogether twelve palynological samples were taken from this section (layers 15-9) and processed by the flotation method.

The chronology is based on the stratigraphic and archaeological correlation (fig. 2). In the earliest sample - layer 15 - the nonarboreal pollen dominate (AP:NAP = 14:86%). Arboreal pollen are represented by *Pinus*, *Betula*, *Salix*, and *Corylus*. Arboreal vegetation did not exceed 14%, and grains of Asteraceae predominate among the non-arboreal pollen. This combination of pollen suggest the presence of a rather open landscape that was glacial in character.

An important climatic amelioration is observed in the over-lying loess sediment (layer 14). Here, arboreal pollen increases to 46,3% and includes *Pinus* (31,5%), *Picea*, *Betula*, *Juniperus*, *Corylus*, and *Salix*. Nonarboreal taxa include Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae and many other herbal species.

Layer 13, which included a poor lithic assemblage, represents a period of erosion and resedimentation after which an erosive depression was formed and subsequently filled by debris and loess (layer 12). The mixed pollen spectrum suggests sedimentation of earlier sediments.

The percentages of arboreal pollen are low at the base of this layer (12 c, d: 19,5-24,6%), increase towards the middle (12 b: 56,3%) and decrease towards the top of the layer (12 a: 16,5%). Arboreal pollen at the top of the layer includes *Pinus*, *Betula*, *Alnus*, as well as *Ephedra distachya*, *Juniperus* and *Salix*. The samples 12 c, d indicate a colder period of the Late Glacial (Dryas I) with extensive grassland. Pollen analysis of sample 12 a characterizes another colder oscillation within the Dryas period; with respect to the stratigraphic situation, it is not younger than Dryas II. The suggestion is that the temperate oscillation in sample 12 b could be compared with the Bölling interstadial.

Loess sediments covering an erosive depression constitute layer 11, which is dated by the Magdalenian industry. We took two samples from this position, one of them from loess immediately surrounding Palaeolithic artefacts. The percentages of arboreal pollen (especially of *Pinus* and *Betula*) in this layer fluctuate from 29,5% to 43,7%. Late Glacial species are represented by *Selaginella selaginoides* and *Helianthemum*. The pleniglacial molluscs in the middle part of this layer are replaced by Late Glacial species towards the top of the layer. Remains of large fauna include the last rhinoceroses and mammoths as well as Bovidae. Cultural inventories consist of Magdalenian lithic.

In the lower part of layer 10 we observed a change in composition of the forest (AP = 48,6%), which came to be dominated by *Betula* and *Corylus*.

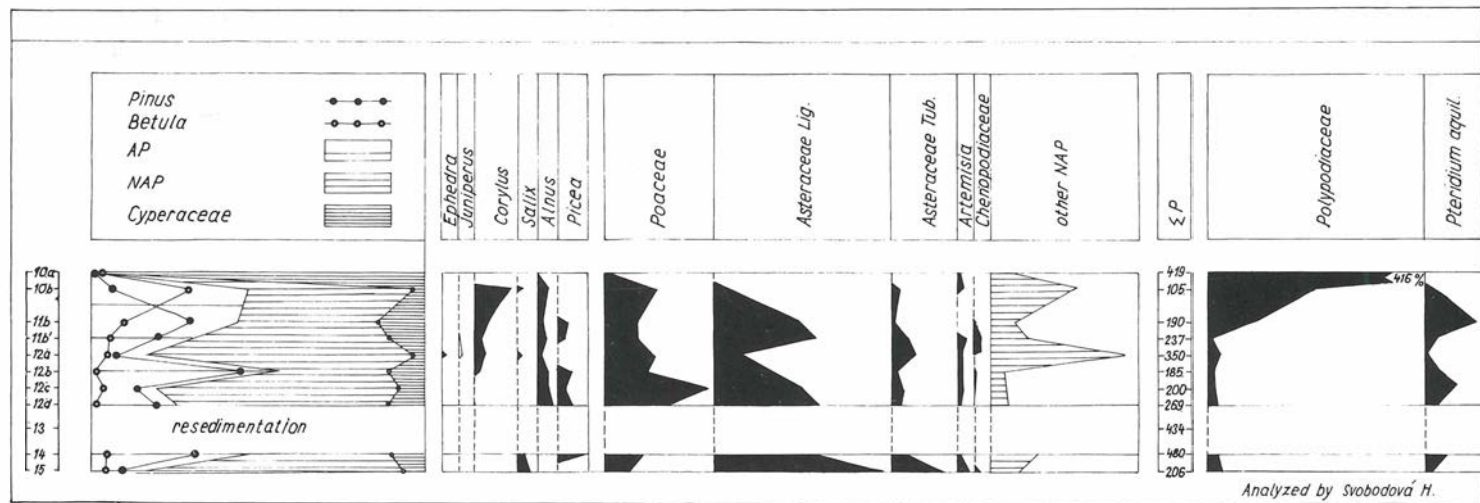


fig. 2: Barova Cave - simplified total pollen diagram

The sudden decrease of AP to 2,5% in the upper part of the same layer was probably caused by general cooling at the end of Late Glacial (probably Dryas III).

The evidence from the Barova Cave section reflects the oscillating climatic evolution from the cold Pleniglacial climate (layer 15) to a temperate oscillation in Barova 14; this was followed by an erosion and re-sedimentation period (layer 13) and colder steppic phase in Barova 12 c-d. The temperate oscillation in Barova 12 b may reflect the Magdalenian events, as opposed to the Bölling and the next cooling with Dryas II. Layer 10 b yielded a pollen spectrum comparable to Alleröd (Epimagdalenian), and layer 10 a could correspond to the colder and moister Dryas III.

Comparison with further caves in the Moravian Karst

Palynological evidence from the cave site Kulna (SVOBODOVA 1988) shows lower values of arboreal pollen (13%). In the Magdalenian of Kulna (layer 6) *Pinus* dominates, accompanied by *Betula* and *Alnus*. The prevailing nonarboreal plants are Poaceae and *Artemisia*. Plants usually considered as synantropous are represented by Brassicaceae and Chenopodiaceae. The presence of *Vaccinium* together with the high value of nonarboreal pollen indicates a much larger extent of steppes than has been supposed for the lowland region.

Another Magdalenian layer was analysed at the Kolibky site. Arboreal pollen reached 27,9%, with *Pinus* dominating over *Betula*, *Alnus*, *Picea*, and *Salix*. The herbal spectrum is composed of Poaceae and Brassicaceae. The spores of Polypodiaceae and Bryales are equally frequent. This spectrum suggests a cold vegetation comparable to that found during the oscillations at Barova 12 c-d and to layer 6 at Kulna Cave.

	Barova Cave	Pekarna Cave	Kulna Cave
			(Layer 3) Epimagdalenien 10.070 ± 85 B.P.
Alleröd	(Layer 10) Epimagdalenien		(Layer 4) Epimagdalenien 11.470 ± 105 B.P.
Dryas II	(Layer 11) Magdalenien		(Layer 5-6) Magdalenien 11.590 ± 80 B.P. (?)
Bölling	(Layer 12) Magdalenien	(Layer g-h) Magdalenien 12.670 ± 80 B.P. 12.940 ± 250 B.P.	
Dryas I	(Layer 13) Erosion (layer 14)	(Layer i) Magdalenien	(Layer 6) -?-

fig. 3: Correlation of Late Glacial in the Moravian Karst (J. SVOBODA 1991)

Further samples were analysed from other caves in the Moravian Karst: Cave 559 (Lipovec), 565 (Jedelska ventarola). Single grains of species indicating a cold climate appeared throughout the last glacial layers. Palynology has reconstructed oscillating climates and repeated changes in the extension of forest. Similar results were obtained by malacozoological studies of the same sites by V. LOZEK. A detailed comparison of these data, as well as the analysis of other evidence (fig. 3), is currently in preparation.

References

- SEITL, L., SVOBODA, J., LOZEK, V., PRICHYSTAL, A. & SVOBODOVA, H. 1986. Das Spätglazial in der Barova-Höhle im Mährischen Karst.- Archäol. Korrespondenzbl., **16**: 393-398.- Mainz.
- SVOBODA, J. 1991. Neue Erkenntnisse zur Pekarna-Höhle im Mährischen Karst.- Archäol. Korrespondenzbl., **21**: 39-43.- Mainz.
- SVOBODOVA, H. 1988. Pollenanalytische Untersuchung aus der Kulna-Höhle.- In: VALOCH, K. Die Forschung der Kulna-Höhle: 205-209.- Brno.
- SVOBODOVA, H. & SVOBODA, J. 1988. Chronostratigraphie et paléoécologie du paléolithique supérieur morave d'après les fouilles récentes Cultures et industries paléolithiques en milieu loessique de Picardie.- Amiens: 11-15.- Amiens.

The taxonomy of the genus *Brasenia* (Cabombaceae/Nymphaeaceae s.l.) from Pleistocene deposits of Eastern Europe

Felix VELICHKEVICH

Institute of Geochemistry and Geophysics, A. S. of Belarus, Zhodinskaya 7, 220600 - Minsk, Byelorussia

with 2 figures

Introduction

Fossil seeds have been described by European palaeobotanists (CASPARY, WEBER, HEER, LUDWIG) from the middle of the past century under the generic names *Holopleura*, *Cratopleura*, and *Carpolithus*. A. WEBERBAUER (1893) was the first to ascertain that these fossils belonged to the genus *Brasenia*, which was widespread in Eurasia in the Late Cenozoic. About 30 species, based upon fossil seeds, have been described from the Palaeogene, Neogene and Pleistocene sediments of Europe, the European part of the former USSR, Siberia, and Kazakhstan.

The range of this genus was considerably reduced by the end of the Neogene and it was restricted to Europe in the Pleistocene (DOROFEEV, 1984). However, the taxonomy, relationships and stratigraphic range of European Pleistocene *Brasenia* species is currently not clear. Type collections of seeds of some extinct species of *Brasenia* have been studied in order to clarify these details. The results are based mainly on the grossmorphology and biometry of the seeds, though anatomical data were also taken into consideration.

Fossil seeds

Eemian seeds (Samostrielniki and Klinge localities)

Fossil seeds of *Brasenia* have been studied from the section at Samostrielniki (Bogatyrevichi) on the Niemen near Grodno and the section at Klinge near Cottbus in the eastern part of Germany. Dry seeds were measured by ocular-micrometer under a microscope at a magnification of 12.5. It was established that dimensions of dry seeds are approximately 0,5 mm smaller (both in length and in width) than those of wet seeds studied by SZAFER (1925). The height of a well-preserved cap was not included in measuring the seed length. The biometric data show a decrease in seed size between the lower and the upper parts of the section (fig. 1 A, B).

Broad, oval seeds with a thin testa and rare surface tubercles (sometimes preserved at the base of the seeds) dominate in the lower part of Interglacial sediments of Samostrielniki. The epidermal cells in a cross section of seeds are broad, with large triangular cavities and a curved outer edge. This form was named *B. nehringii* by SZAFER (1925).

The other form is represented by rare seeds in the lower peat layer but becomes dominant in the middle layers. This form has narrower, oval or oviform seeds with a thick testa. The epidermal cells in cross section are narrow, with small triangular cavities in the base and a rather flat outer edge. This form was described by SZAFER (1925) as a distinct

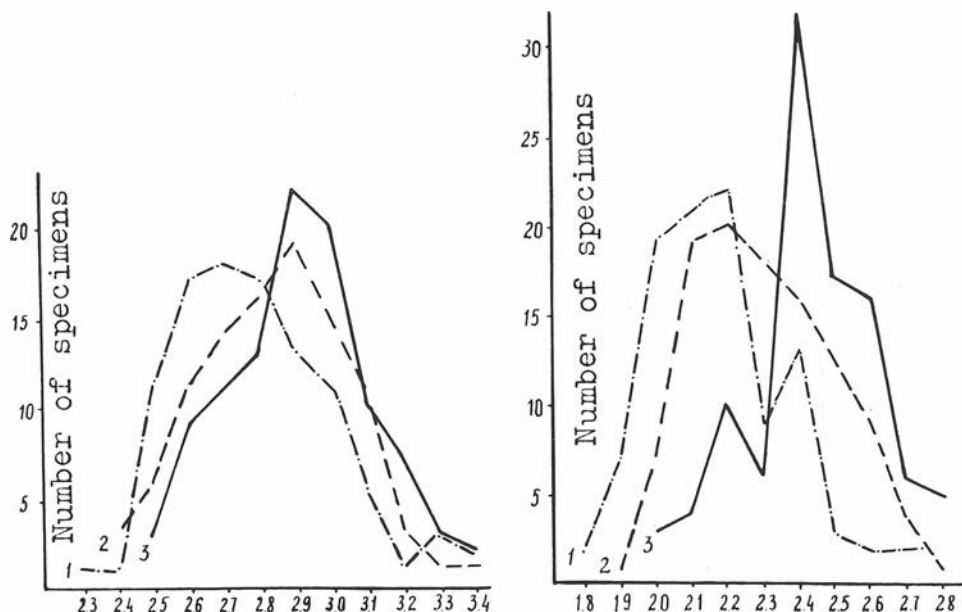


fig. 1: - A. Length distribution in fossil seeds of *Brasenia holsatica* (WEB.) WEBERB.-
 B. Breadth distribution in fossil seeds *Brasenia holsatica* (WEB.) WEBERB.
 1 - Samostrielniki (lower), 2 - Samostrielniki (upper), 3 - Klinge

species, *B. schroeteri*. In fact these morphotypes are connected by a complete series of transitional forms, which I interpret as indicating that one polymorphic species (with two distinctly pronounced end members of interspecific polymorphism) is present in the profile of Samostrielniki. As the second morphotype dominates in the collection, the name *B. schroeteri* might be appropriate for this species. However, *B. holsatica* (WEB.) WEBERB. (WEBERBAUER, 1893) has priority and must be used for populations of Late Pleistocene (Eemian) *Brasenia*.

Seeds from the Klinge profile (WEBER, 1892), kindly sent me by Ursula and Rolf STRIEGLER, are very similar to those from Samostrielniki and fall within the same morphological series. Both populations are also biometrically similar, especially in the distribution of size classes in length (fig. 1 A). The small differences in width (fig. 1 B) may be due to more favorable ecologic and climatic conditions at Klinge. This may explain why this population includes a higher percentage of larger broad seeds. Seeds from Klinge are also similar to those from Samostrielniki in the anatomical structure of testa cells. This leads to a conclusion that the same species, *B. holsatica*, is represented in the Eemian sediments of East Germany.

Pre-Eemian seeds

Brasenia holsatica is characteristic of only the Eemian Interglacial. The polymorphic species, *B. borysthena* (VELICHKEVICH, 1982), which is typically found in the Byelovezhian Interglacial deposits (synchronous to the Cromerian s.l.) is widespread in more ancient Pleistocene sediments. Seeds of this species are very variable in size (2,5-3,8 x 1,7-2,5 mm). Their main diagnostic feature is the prevalence of an inversely ovate seed form over the

ovate and oval ones. This is evidently an ancient feature inherited from the Pliocene allied species (*B. tanaitica* DOROF., *B. tuberculata* C. & E.M. REID). *B. borysthenica* var. *divinensis* WIELICZK. occurs in sediments of the Vytebsk Interglacial which is younger than the Byelovezhian. This variety is not so clearly inversely ovate in seed form, but in other respects is scarcely distinguishable from typical *B. borysthenica* s.s. Transitional forms between *B. borysthenica* and *B. holsatica* also existed in the younger Alexandrian (Holsteinian) Interglacial and two of these have been described as varieties (fig. 2). Seeds of the special Pleistocene species *B. interglacialis* DOROF. (DOROFEEV, 1984) are very similar to these varieties. Seeds of both collections have their origin in coeval (Holsteinian) Interglacial sediments and are similar in small details. This branch departing from the main phylogenetic trend of evolution in the genus (*B. borysthenica* - *B. borysthenica* var. *nemenensis* - *B. holsatica*), probably merits status as an independent species which became extinct during the Alexandrian Interglacial. Alternatively, it can be considered a form of the polymorphic species *B. borysthenica*. *Brasenia* seeds are relatively rare in sediments of the Alexandrian Interglacial.

Taxonomy of *B. byelorussica* T.V. JAKUB. (JAKUBOVSKAYA, 1978) is not clear, and is complicated by the fact that this species includes seeds from two collections of evidently different age. Seeds from the outcrop Nikolaeva at the Niemen are generally similar to *B. borysthenica*, but seeds from a borehole at the town of Mosty show an archaic aspect and differ from all the known Pleistocene taxa.

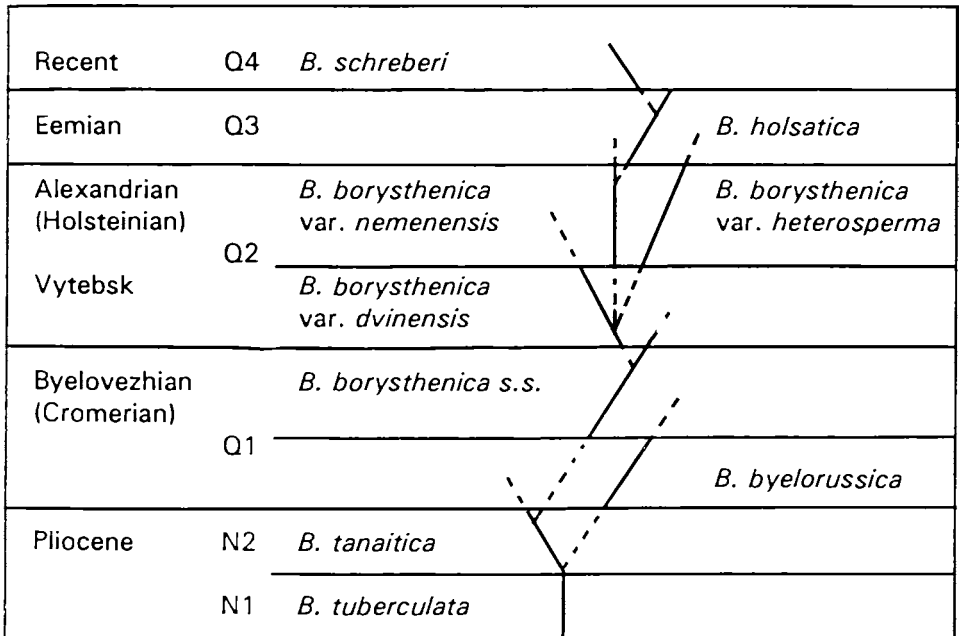


fig. 2: The evolution of Pleistocene *Brasenia*

References

- DOROFEEV, P.I. 1984. K systematike i istorii roda *Brasenia*.- Bot. zhur. **69**, 2: 137-148.- Moskva.
- JAKUBOVSKAYA, T. 1978. In: Dasledavanni antropagenu Belarusi.- Nauka i tekhnika: 93-105.- Minsk.
- SZAFER, W. 1925. Zur Frage der Vielgestaltigkeit, Herkunft, sowie des Aussterbens von *Brasenia purpurea* im europäischen Diluvium.- Veröff. geobot. Inst. Rübel, **3**: 493-509.- Zürich.
- VELICHKEVICH, F. 1982. Pleistocenovye flory lednikovych oblastej Vostoczno-Europejskoj ravniny.- Izdat. Nauka i tekhnika.- Minsk.
- WEBER, C. 1892. Über *Cratopleura holsatica* WEBER, eine interglaciale Nymphaeaceae und ihre Beziehungen zu *Holopleura victoria* CASP., sowie zu rezenten Nymphaeaceae.- N. Jb. Mineral. Geol. Palaeont., **1**: 114-137.- Stuttgart.
- WEBERBAUER, A. 1893. Über die fossilen Nymphaeaceen-Gattungen *Holopleura* CASPARY und *Cratopleura* WEBER und ihre Beziehungen zu der recenten Gattung *Brasenia*.- Ber. deut. Bot. Ges., **11**: 306-374.

CENOZOIC TERTIARY

Palynologische Untersuchungen im Neogen der Niederrheinischen Bucht

Abdul R. ASHRAF¹, Volker MOSBRUGGER² und Thorsten UTESCHER¹

¹ Institut für Paläontologie, Nußallee 8, D-5300 Bonn, Deutschland

² Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstr. 10, D-7400 Tübingen, Deutschland

mit 2 Figuren, 2 Tabellen und 1 Tafel

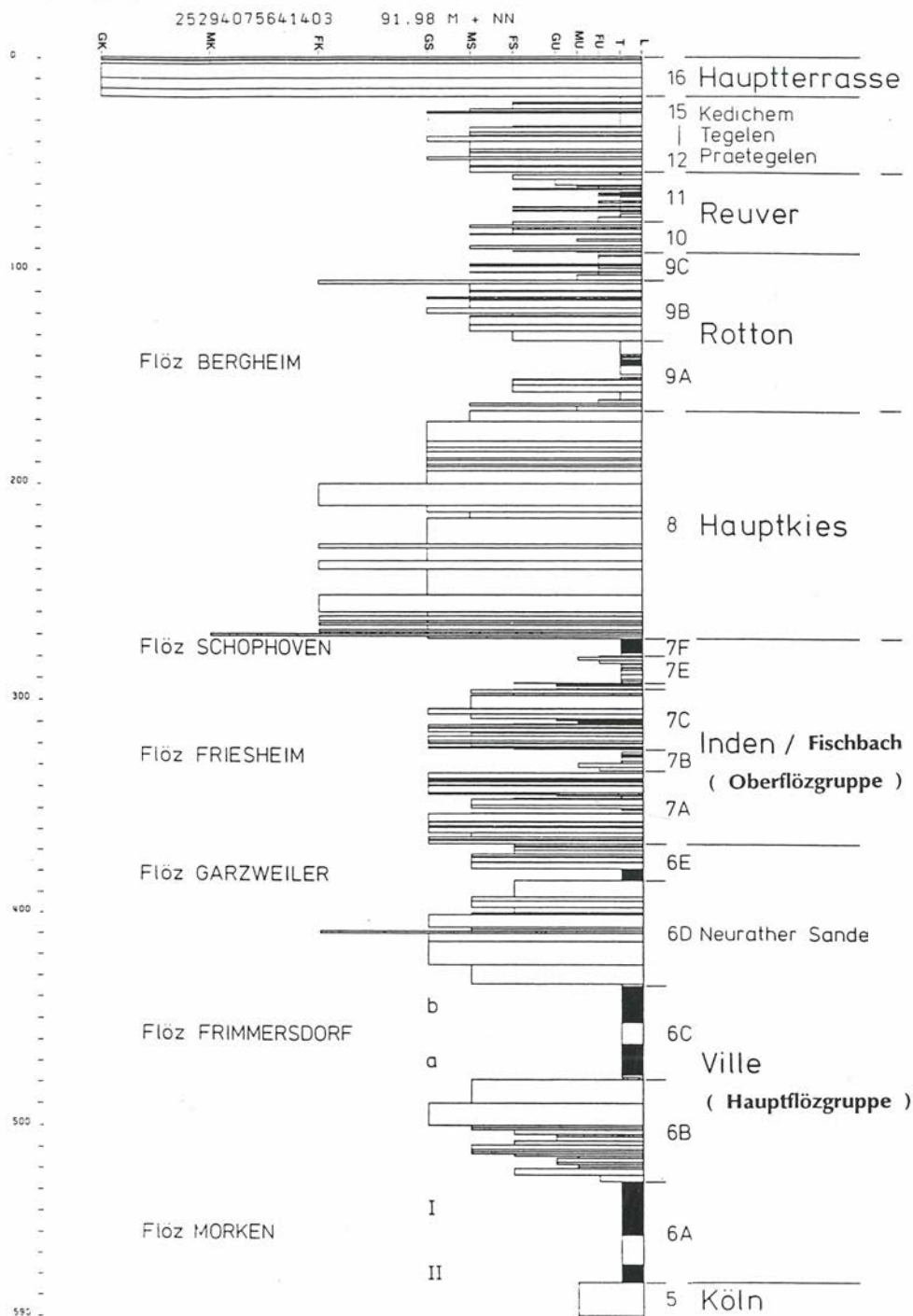
Einführung

In der Niederrheinischen Bucht (zur Lage, Geologie und Schichtenfolge des Untersuchungsgebietes vgl. UTESCHER et al., dieser Band) wurden bereits zahlreiche palynologische Arbeiten durchgeführt (z.B. REIN 1956, THOMSON 1954, von der BRELIE 1958, 1968, BRELIE & WOLFF 1981, MINNIGERODE 1985). Diese konzentrieren sich aber vor allem auf die wirtschaftlich relevanten Kohleflöze der Ville-Schichten oder Hauptflözgruppe (vgl. Fig. 1), während die klastischen Deckschichten (Inden-Schichten, Hauptkiesserie, Rotton- und Reuver-Serie; vgl. Fig. 1) bisher nur in wenigen Arbeiten untersucht wurden (von der BRELIE 1981, MOHR 1984), die sich zudem auf kleine Bereiche der Niederrheinischen Bucht beschränken. Um hier zu einem vollständigeren Bild zu kommen, werden im Rahmen eines größeren Projektes zunächst einmal ein umfassendes Inventar der neogenen Palynomorphen-Flora der Niederrheinischen Bucht erstellt und die nachgewiesenen Taxa mit Hilfe von Durchlicht- und SEM-Aufnahmen dokumentiert. Darüber hinaus soll anhand der Palynomorphen die Entwicklung der Vegetationsdecke in ihrer räumlichen Differenzierung insbesondere im klastischen Faziesbereich rekonstruiert und eine verbesserte chronostratigraphische Einordnung der Schichtglieder versucht werden (zum Problem der Stratigraphie vgl. UTESCHER et al., dieser Band). Hier wird über erste Ergebnisse dieser Untersuchung berichtet.

Bearbeitetes Profil und Methoden

Die Bearbeitung wurde dort begonnen, wo bisher am wenigsten bekannt ist, nämlich auf der Rur-Scholle im Westen der Niederrheinischen Bucht in der Nähe des großen Rurrand-Störungssystems (vgl. Fig. 1 in UTESCHER et al., dieser Band). Dort standen durch Vermittlung des geologischen Landesamtes in Krefeld vier Schlauchkernbohrungen (SNQ 1, 2, 3, 5) zur Verfügung, die in der Nähe von Jülich niedergebracht worden waren und eine maximale Teufe von 590 m erreichten. Die Fig. 1 zeigt ein vereinfachtes Profil der Bohrung SNQ 1 (die Profilaufnahme erfolgte gemeinsam mit Prof. SCHÄFER und cand.-geol. T. PÖLKEMANN, Bonn, die die sedimentologische Bearbeitung des Profils übernommen haben). Diese Bohrung beginnt an der Basis mit der Hauptflözgruppe oder den Ville-Schichten, die nach der Gliederung von SCHNEIDER & THIELE (1965) auch als Schicht 6 bezeichnet werden. Darüber folgen die Inden-Schichten (bzw. Schicht 7), in der Flöze meist nur untergeordnet auftreten und die von der gröberklastischen Hauptkiesserie (Schicht 8) überlagert wird; darüber folgen der sogenannte Rotton und die Reuver - Serie entsprechend den Schichten 10

SNQ 1



und 11 (für eine ausführlichere Schichtenbeschreibung vgl. UTESCHER et al., dieser Band). Wesentlich ist, daß die lithostratigraphische Zuordnung der einzelnen Schichtglieder relativ wenig Probleme bereitet, während die genaue chronostratigraphische Einordnung nach wie vor ziemlich unsicher bleibt. Dies betrifft insbesondere die Miozän/Pliozän- und Pliozän/Pleistozän-Grenze.

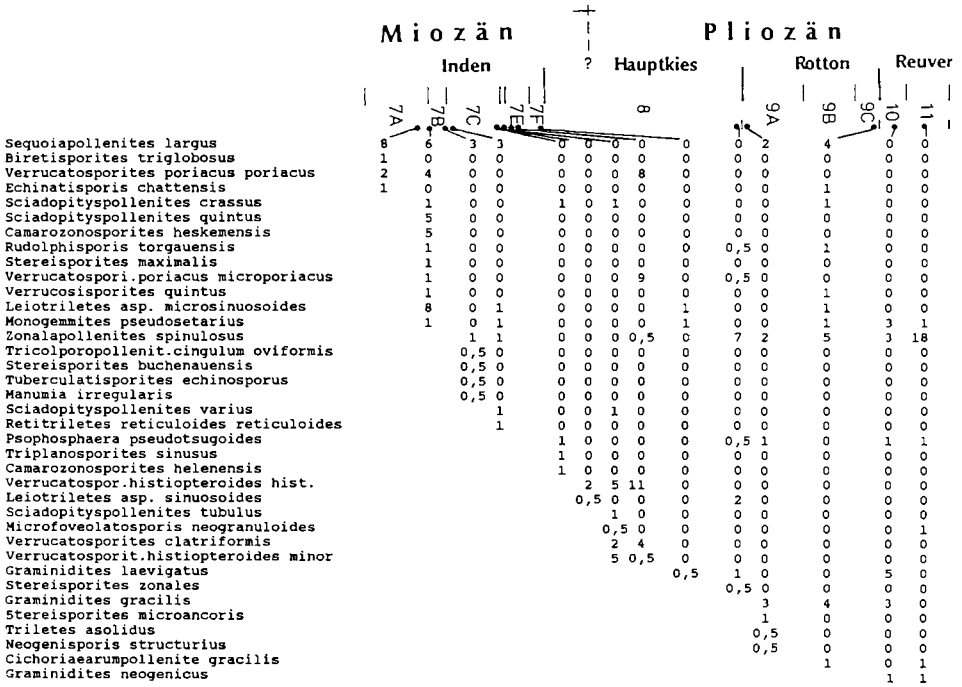
Bei der palynologischen Bearbeitung der Bohrung SNQ 1 wurde in den siltig-tonigen Schichtfolgen grundsätzlich alle 20 cm Proben genommen, in den kohligten Partien alle 10 cm. Diese Proben wurden nach dem von KAISER & ASHRAF (1974) entwickelten Siebverfahren aufbereitet und die Präparate nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ ausgewertet, um damit Pollendiagramme erstellen zu können, wie sie in der Quartärpalynologie üblich sind. Dabei wurde eine neue, auf statistischen Voruntersuchungen basierende Zählmethode angewandt, über die an anderer Stelle berichtet werden wird.

Erste Ergebnisse

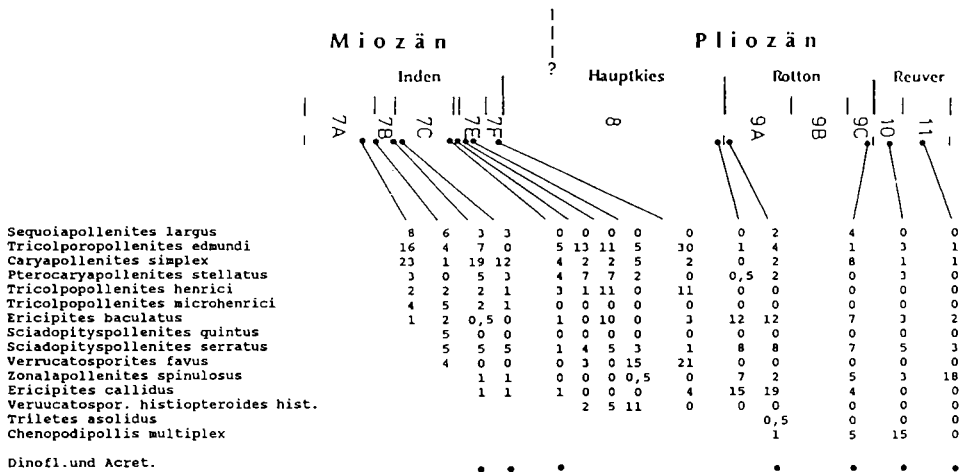
Die bearbeiteten Proben enthalten ein Formeninventar von weit über 100 Pollen- und Sporen-Taxa, von denen bisher 37 erstmals für die Niederrheinische Bucht nachgewiesen werden konnten. Eine Liste dieser Taxa mit ihrer stratigraphischen Verbreitung zeigt Tab. 1, einige Formen sind auf Taf. 1 abgebildet. Besonders bemerkenswert unter den Erstnachweisen sind aber weniger die Pollen und Sporen als vielmehr die Dinoflagellaten und Acritarchen. Wie bereits eingangs erwähnt, gilt die ganze Schichtenfolge oberhalb der Hauptflözgruppe, Schicht 6, als limnisch-terrestrisch; hier konnten nun erstmals für die Inden-Schichten, den Rotton und die Reuver-Serie eindeutig marine Indikatoren in größerer Anzahl in Form von z.T. sehr gut erhaltenen Dinoflagellaten und Acritarchen nachgewiesen werden. Diese Phytoplanktonreste werden zur Zeit zusammen mit Herrn Dr. Christoph STRAUß (Hannover) systematisch bearbeitet. Exakt in den gleichen Horizonten kommen neben Dinozysten auch verschiedene Foraminiferen-Innentapeten vor.

Das Vorkommen der stratigraphisch und faziell wichtigsten Palynomorphen im Profil zeigt Tab. 2, die jedoch nur 14 Proben im Bereich der lithologischen Grenzen berücksichtigt. Zunächst einmal fällt auf, daß am Top der Inden-Schichten einige wärmeliebende Pollen verschwinden, so etwa *Tricolpopollenites edmundi* und *Tricolpopollenites henrici*. Diese Abnahme von wärmeliebenden Elementen setzt allerdings schon im unteren Bereich der Inden-Schichten ein; so verschwindet *Tricolpopollenites microhenrici* bereits im unteren Bereich von 7C. Da aber insgesamt die typischen miozänen Palynomorphen bis an den Top der Inden-Schichten reichen, kann man nach diesen Befunden die Miozän-/Pliozän-Grenze entweder genau an der lithofaziellen Grenze zwischen den Horizonten 7 und 8, oder aber im un-

Fig. 1: Vereinfachtes Profil der Bohrung SNQ 1 bei Jülich am E-Rand der Rur-Scholle (die Schichtennummerierung erfolgt nach der Gliederung von SCHNEIDER & THIELE 1965). Der Schichtausbiß entspricht der Korngröße (T = Ton; FU, MU, GU = Fein-, Mittel-, Grobschluff; FS, MS, GS = Fein-, Mittel-, Grobsand; FK, MK, GK = Fein-, Mittel-, Grobkies; schwarz = Kohle).



Tab. 1: Liste der erstmals für die Niederrheinische Bucht nachgewiesenen Pollen und Sporen mit ihrer stratigraphischen Verbreitung. Dargestellt sind hier nur 14 Proben im Bereich wichtiger lithofazieller Grenzen.



Tab. 2: Vorkommen der stratigraphisch und faziell wichtigsten Palynomorphen in den Deckschichten der Bohrung SNQ 1 (Zahlen in Prozent). Berücksichtigt wurden hier nur 14 Proben im Bereich von wichtigen lithofaziellen Grenzen.

teren Bereich der Hauptkiesserie vermuten, der bisher keine Palynomorphenföhrnde Proben geliefert hat. Interessant ist dabei festzuhalten, daß MOHR (1984) bei ihren Untersuchungen auf der Köln - Scholle ein deutlich früheres Verschwinden miozäner Formen, nämlich noch innerhalb der Inden-Schichten, beobachtet hat.

Das Vorkommen des marinen Phytoplanktons ist auf drei Horizonte in den Inden-Schichten und auf je zwei Horizonte im Rotton und in der Reuver-Serie beschränkt (Tab. 2). Offenbar gab es hier kurzfristige Meeressingressionen, wie sie bisher für diesen stratigraphischen Bereich der Niederrheinischen Bucht nicht bekannt waren. Bemerkenswerterweise korrelieren drei dieser Dinoflagellaten-Nachweise mit erhöhtem Vorkommen von Chenopodiaceen-Pollen, die sich durchaus als Zeugen einer strandnahen, in gewissem Umfang halophilen Vegetation betrachten lassen.

Interessant ist auch die klimatische Entwicklung im Neogen der Niederrheinischen Bucht, zumindest soweit sie sich anhand des Vorkommens von paläotropischen und arktotertiären Elementen rekonstruieren läßt. In Fig. 2 ist die absolute Prozenzhäufigkeit der arktotertiären und paläotropischen Elemente für die einzelnen Schichtglieder aufgeführt. An der Basis der Inden-Schichten liegt der Anteil der paläotropischen Elemente bei etwa 30 %, danach nehmen die paläotropischen Elemente quantitativ zunächst ab, dann wieder etwas zu, um schließlich in 7 F, dem obersten Horizont der Inden-Schichten, ein Maximum zu erreichen. In der Hauptkiesserie (Schicht 8) und im Rotton (Schicht 9) fällt der Anteil der paläotropischen Elemente

SNQ 1, Florenelemente

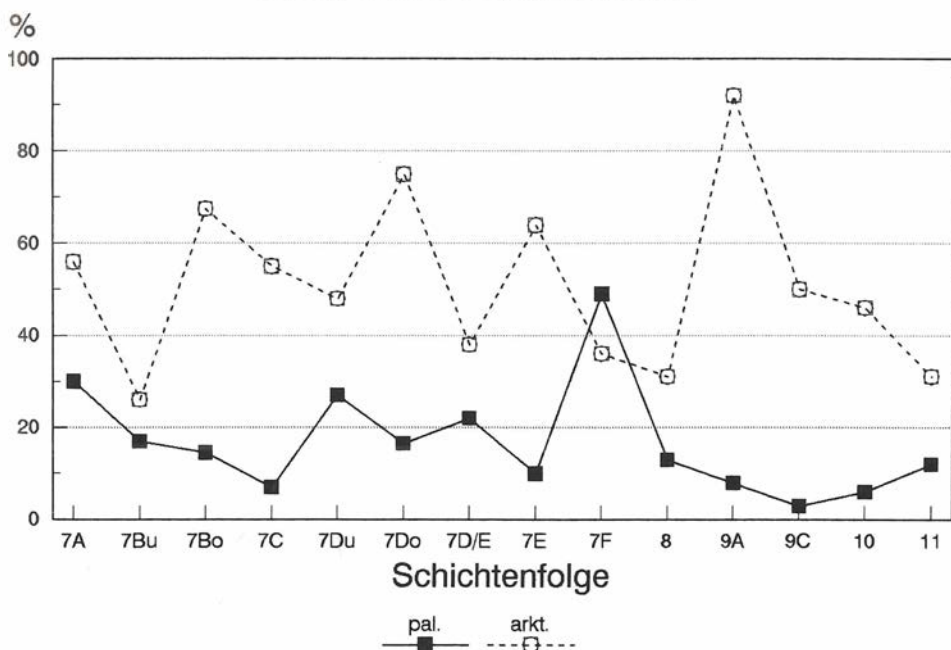


Fig. 2: Relative Häufigkeit der paläotropischen und arktotertiären Florenelemente (pal. bzw. arkt.) in den verschiedenen Horizonten der Deckschichten der Bohrung SNQ 1 (die Schichtnummerierung erfolgt nach SCHNEIDER & THIELE 1965; vgl. Fig. 1).

dann sehr rasch auf ein Minimum, um nachher in der Reuver- Serie (Schichten 10, 11) wieder leicht anzusteigen. Wenn man den Anteil der paläotropischen Elemente als Wärmeindikator nimmt, dann ist dies die erste, stratigraphisch detaillierte Klimakurve für die Deckschichten der NRB. Bemerkenswert ist hier vor allem der extreme Peak am Top der Inden-Schichten. Wenn hier, wie vermutet, die Miozän/Pliozän-Grenze liegt, paßt dieses Wärmeoptimum sehr gut in das globale Bild: Das Maximum der paläotropischen Elemente entspräche damit dem klassischen "Messinian event", das weltweit durch einen erheblichen Meeresspiegelrückgang gekennzeichnet ist. Insgesamt belegen diese Ergebnisse die Notwendigkeit einer detaillierten und flächendeckenden palynologischen Analyse der Deckschichten in der Niederrheinischen Bucht, wie sie im Rahmen unserer Untersuchungen geplant ist. Dabei sollen nicht nur die eingangs skizzierten Kenntnislücken bezüglich Formeninventar, Vegetationsentwicklung und Stratigraphie geschlossen werden, sondern es soll auch Aufschluß erhalten werden über Verlauf und geographische Ausdehnung der hier erstmals festgestellten kurzfristigen marinen Ingressionen.

Danksagung

Der Rheinbraun AG und dem Geologischen Landesamt Krefeld sind wir für die gewährte großzügige Hilfe und Unterstützung unserer Projektes sehr zu Dank verpflichtet, ebenso der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Gewährung einer Sachbeihilfe. Frau U. HEBBEKER sei für die Hilfe bei der Probenaufbereitung bestens gedankt.

Literatur

- BRELIE, G. von der. 1958. Sporen und Pollen im marinen Tertiär der Niederrheinischen Bucht.- Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **1**: 185-204.- Krefeld.
- BRELIE, G. von der. 1968. Zur mikrofloristischen Schichtengliederung im rheinischen Braunkohlenrevier.- Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **16**: 85-102.- Krefeld.
- BRELIE, G. von der. 1981. Neue Gesichtspunkte zur pollenstratigraphischen Gliederung des Pliozäns in der Niederrheinischen Bucht.- Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **29**: 265-274.- Krefeld.
- BRELIE, G. von der & WOLFF, H. 1981. Zur Petrographie und Palynologie heller und dunkler Schichten im rheinischen Hauptbraunkohleflöz.- Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **29**: 95-163.- Krefeld.
- KAISER, H. & ASHRAF, A.R. 1974. Gewinnung und Präparation fossiler Sporen und Pollen sowie anderer Palynomorphae unter besonderer Betonung der Siebmethode.- Geol. Jb.A, **25**(5): 1-30.- Hannover.
- MINNIGERODE, C. 1985. Initiale Floren und deren Ökologie an der Basis der Rheinischen Braunkohlenflöze aufgrund geologischer und paläobotanischer Untersuchungen.- Documenta naturae, **24**: 1-238.- München.
- MOHR, B.A.R. 1984. Die Mikroflora der obermiozänen bis unterpliozänen Deckschichten der Rheinischen Braunkohle.- Palaeontogr., Abt.B, **191**: 29-133.- Stuttgart.

- REIN, U. 1956. Pollenanalytische Untersuchungen an mitteleuropäischen Braunkohlenvorkommen des Miozäns.- Grana Palynol., 1(2): 108-114.- Stockholm.
- SCHNEIDER, H. & THIELE, S. 1965. Geohydrologie des Erftgebietes.- 185 S.- Min. für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten NRW.- Düsseldorf.
- THOMSON, P. 1954. Der Fazieswechsel des Hauptflözes der rheinischen Braunkohle im Gebiet der Grube Fortuna.- Geol. Jb., 69: 329-338.- Hannover.

Tafel 1

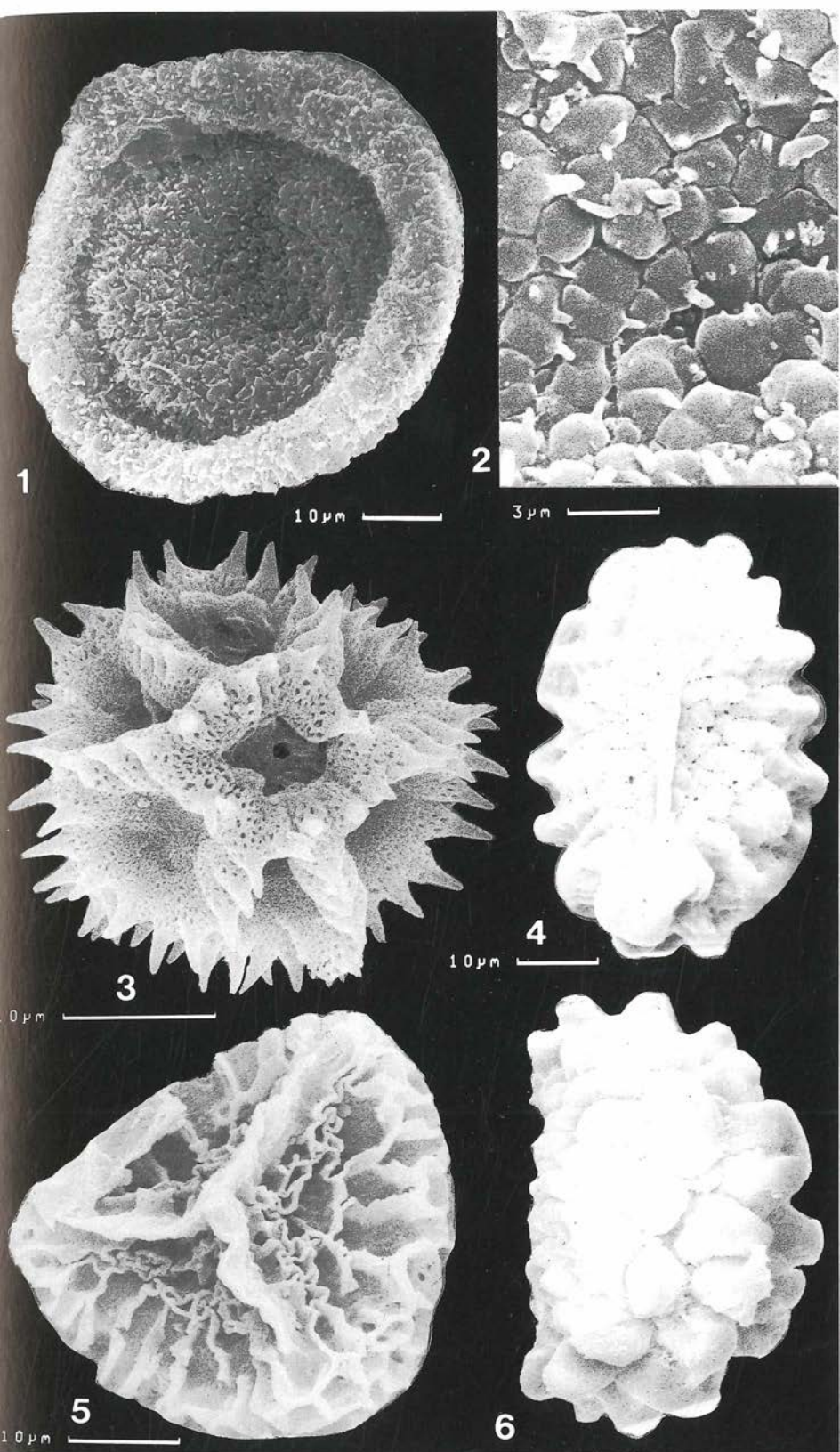
Abbildungen einiger erstmals für die Niederrheinische Bucht nachgewiesener Palynomorphen:

Fig. 1-2 *Zonalapollenites spinulosus* KRUTZSCH 1971

Fig. 3 *Cichoriaearumpollenites gracilis* NAGY 1969

Fig. 5 *Retritriletes reticuloides reticuloides* KRUTZSCH 1963

Fig. 4, 6 *Verrucatosporites clatriformis* (MÜRR. & PF. 1952 ex TH. & PF. 1953)
KRUTZSCH 1967.



Die nichttorfbildende Vegetation im Neogen der Niederrheinischen Bucht - eine paläoökologische - sedimentologische Modellstudie

Gerhard BELZ¹, Abdul, R. ASHRAF², Dieter HILGER² & Volker MOSBRUGGER¹

¹ Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität, Sigwartstr. 10, D-7400 Tübingen, Deutschland

² Paläontologisches Institut der Universität, Nussallee 8, D-5300 Bonn, Deutschland

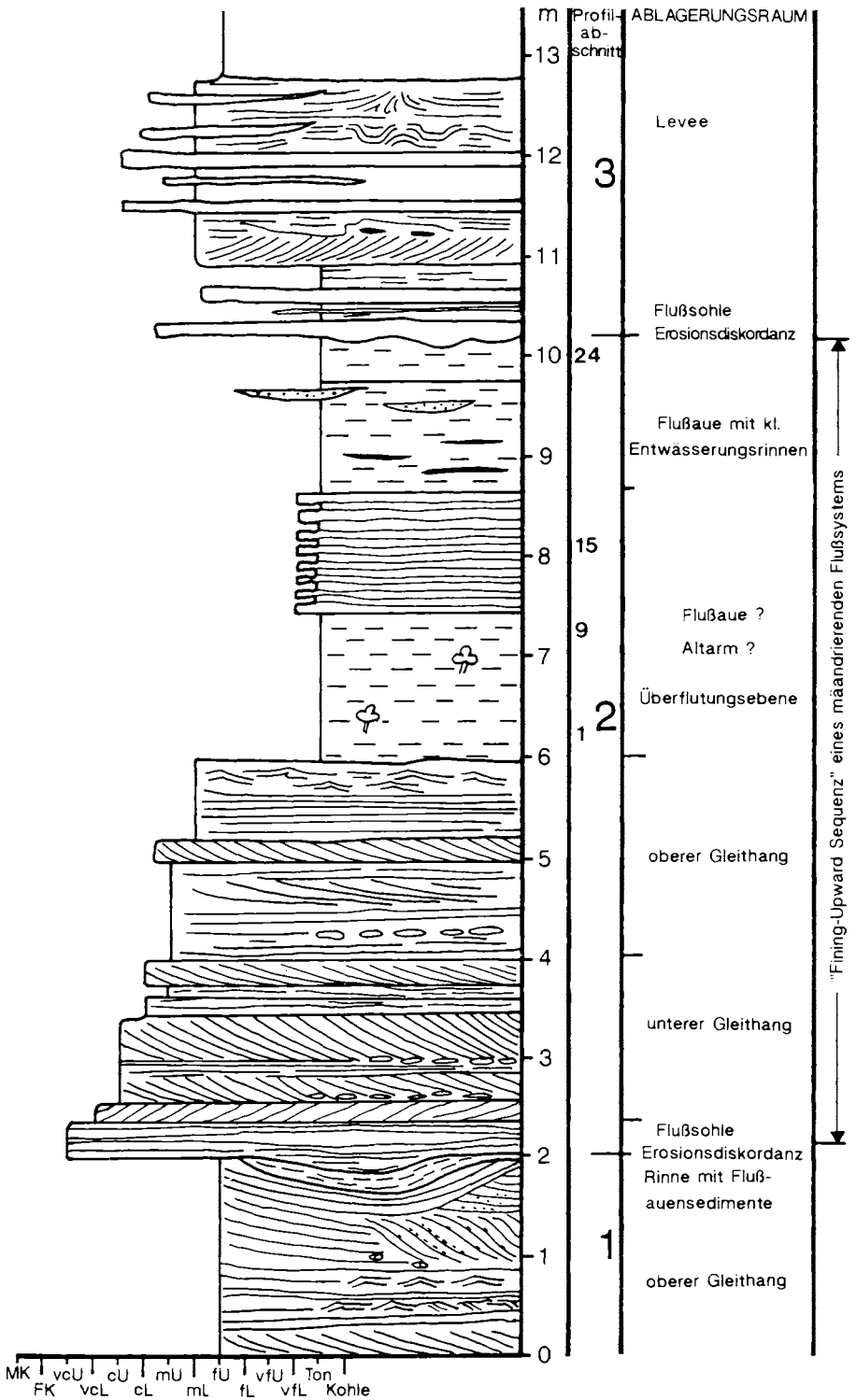
mit 6 Figuren

Die Niederrheinische Bucht (zur Lage und geologischen Situation vgl. UTESCHER et al., dieser Band) bietet durch ihre großen Tagebaue hervorragende Möglichkeiten zur Analyse der Vegetation im Miozän/Pliozän. Während die torfbildende Vegetation vergleichsweise gut untersucht ist, wurde die Vegetation im klastischen Faziesbereich bisher vor allem durch karpologische Reste bekannt (z.B. van der BURGH 1978, 1983, 1987). Ziel unserer Untersuchung war es daher, durch Berücksichtigung der Palynomorphen und der Blattflora unter Einbeziehung des Ablagerungsmilieus ein vollständigeres Bild der nicht torfbildenden Vegetation zu erhalten. Arbeiten, die in ähnliche Richtung zielen, wurden von BERGER (1990) in der Schweizer Molasse und von KOVAR-EDER & KRAINER (1990) im Steirischen Becken, Österreich, durchgeführt.

Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchung war ein ca. 13 m mächtiges, sandig-toniges Schichtpaket im Tagebau Bergheim im Bereich der obermiozänen Inden-Formation. Ein vereinfachtes sedimentologisches Profil zeigt Fig. 1. Der Schichtkomplex muß aufgrund der charakteristischen Sedimentationsgefüge und einer typischen fining-upward Sequenz als Ablagerungsfolge eines mäandrierenden Flußsystemes gedeutet werden. Das im Komplex enthaltene mehrere Meter mächtige Tonpaket, sedimentologisch als Überflutungsebene interpretiert, wurde palynologisch untersucht und die vorhandene Blattflora systematisch ausgewertet.

Die Ergebnisse der palynologischen Untersuchungen sollen anhand vier ausgewählter Proben dargestellt werden, die jeweils aus dem unteren (Probe 1), mittleren (Proben 9, 15) und oberen Bereich (Proben 24) des Tonpaketes stammen (vgl. Fig. 1). Es konnten etwa 60 Sporomorphen-Taxa festgestellt werden, die in Fig. 2 und 3 in ihre einzelnen Florenbestandteile untergliedert wurden. Dabei zeigt Fig. 2 eine Untergliederung nach der relativen Häufigkeit der einzelnen Individuen, Fig. 3 dagegen nach der Artanzahl. In Fig. 2 ist kein nennenswerter Unterschied zwischen den einzelnen Proben zu erkennen. So haben naturgemäß die Nadelbäume den größten Anteil, gefolgt von den Laubbäumen. Vergleicht man dieses Ergebnis mit der Fig. 3, d.h. der Untergliederung nach dem Artanteil, so zeigen sich einige interessante Abweichungen. Insgesamt haben die Nadelbäume ihre durch die hohe Pollenproduktion bedingte Dominanz verloren, wobei in den Proben 1 und 9 sogar die Laubbäume vorherrschen. Offensichtlich ist also die Laubbaum-Diversität im unteren Teil des Tonpaketes höher als im oberen Teil.

Unterschiede zwischen den Proben 1/9 und 15/24 fanden sich auch in einem weiteren Parameter. Fig. 4 zeigt den Anteil der Wasserpflanzen an der krautigen Vegetation. Es fällt auf, daß die Wasserpflanzen in den unteren beiden Proben 1 und 9 völlig fehlen. Dieses Ergebnis erlaubt eine detaillier-



tere Faziesinterpretation. In dem sedimentologisch als Überflutungsebene gedeuteten Tonpaket fehlten offensichtlich im unteren Teil größere und längere Zeit vorhandene freie Wasserflächen, in denen sich eine Wasservegetation hätte ausbreiten können. Im oberen Teil müssen dagegen zumindest längerfristig offene Wasserflächen existiert haben. Zieht man das Ergebnis der Florenbestandteile hinzu, läßt sich sagen, daß die geringere Diversität bei den Laubbäumen in den oberen beiden Proben (Fig. 4) einhergeht mit einem durch Wasserpflanzen belegten feuchteren Environment.

Unabhängig davon zeigen aber alle vier Proben die typische Zusammensetzung eines mixed-mesophytic forest, in dem nach den palynologischen Ergebnissen Familien wie Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Juglandaceae, Mastixiaceae und Polypodiaceae eine wichtige Rolle spielten.

Die Analyse der Blattreste bestätigt teilweise die palynologischen Ergebnisse, liefert jedoch auch zusätzliche Taxa (z.B. *Acer*, *Celtis*, *Parrotia*), die in der Palynomorphenflora nicht vertreten sind. Auch sind die Schwerpunkte in der Zusammensetzung der Blattflora anders verteilt. Analog zu den Fig. 2 und 3 zeigt Fig. 5 die Zusammensetzung der Blattflora einmal nach dem Artanteil und einmal nach der relativen Häufigkeit. Diesmal beherrschen die Laubbäume das Spektrum, wohingegen die Nadelbäume deutlich zurücktreten. Die Ursache ist darin zu suchen, daß die im Pollenspektrum aufgrund ihrer anemogamen Bestäubungsbiologie dominierenden Koniferen überwiegend zu den Pinaceae gehören und wohl bevorzugt trockenere Areale besiedelt haben, so daß deren Blätter eine geringere Erhaltungswahrscheinlichkeit besaßen. Dennoch entspricht auch die erhaltene Blattflora in ihrer Zusammensetzung einem mixed-mesophytic forest, bei dem (im Unterschied zur Palynomorphenflora) unter anderem Fagaceae, Hamamelidaceae und Salicaceae vorherrschten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die nicht-torfbildende Vegetation in dem hier untersuchten Fall aus einem mixed-mesophytic forest bestand, der im Bereich einer Überflutungsebene wuchs und bei dem unter anderem die Fagaceae, Hamamelidaceae, Salicaceae, Pinaceae, Taxodiaceae und Juglandaceae (vgl. Fig.6) wesentliche Florenbestandteile waren. Damit zeigen sich deutliche Unterschiede zur klassischen torfbildenden Vegetation in der Niederrheinischen Bucht, bei welcher die Myricaceae und Cyrtaceae eine wichtigere Rolle einnahmen (vgl. Fig.6 rechts). Dabei muß allerdings betont werden, daß die hier untersuchte Flora aus dem Tagebau Bergheim keinesfalls als typisch oder repräsentativ für das gesamte nicht-torfbildende Obermiozän der Niederrheinischen Bucht angesehen werden kann, da nach den bisherigen Untersuchungen die Vegetation der klastischen Faziesbereiche eine ganz erhebliche Variabilität aufweist.

Danksagung

Für die Genehmigung zur Befahrung des Tagebaues Bergheim sei der Fa. Rheinbraun AG bestens gedankt, insbesondere Herrn Dr. G. GROSS für die bereitwillige Unterstützung und Überlassung von Informationen. Ferner danken wir Herrn M. KOENEN, Bonn, für die fachkundige Mithilfe bei der Geländearbeit. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Gewährung einer Sachbeihilfe bestens gedankt.

Fig. 1: Sedimentologisches Profil im Bereich der Inden-Formation (Obermiozän) des Tagebaues Bergheim (der Schichtausbiß entspricht der Korngröße, z.B. fU = Feinsand, mU = feiner Mittelsand, cU = grober Mittelsand, vcU = Grobsand)

Literaturverzeichnis

- BERGER, J.-P. 1990. Le Role des Environnements de Dépôt pour les Reconstitutions Climatiques: Les Gisements à Végétaux de la Molasse Grise de Lausanne (Miocène Inférieur, Suisse Occidentale.- *Paléobiol. continentale*, **17**: 345-353.- Montpellier.
- BURGH, J. van der. 1978. The Pliocene Flora of Fortuna-Garsdorf I. Fruits and Seeds of Angiosperms.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **26**: 173-211.- Amsterdam.
- BURGH, J. van der. 1983. Allochthonous Seed and Fruit Floras from the Pliocene of the Lower Rhine Basin.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **40**: 33-90.- Amsterdam.
- BURGH, J. van der. 1987. Miocene Floras in the Lower Rhenish Basin and their Ecological Interpretation.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **52**: 299-366.- Amsterdam.
- KOVAR-EDER, J. & KRÄINER, B. 1990. Faziesentwicklung und Florenabfolge des Aufschlusses Wörth bei Kirchberg/Raab (Pannon, Steierisches Becken).- *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, **91 A**: 7-38.- Wien.

Fig. 2: Zusammensetzung der Palynomorphenflora nach der relativen Häufigkeit für vier ausgewählte Proben (je Probe wurden 150 Individuen ausgezählt).

Fig. 3: Zusammensetzung der Palynomorphenflora nach dem Artanteil für vier ausgewählte Proben (zur Lage der Proben vgl. Fig. 1, je Probe wurden 150 Individuen ausgezählt).

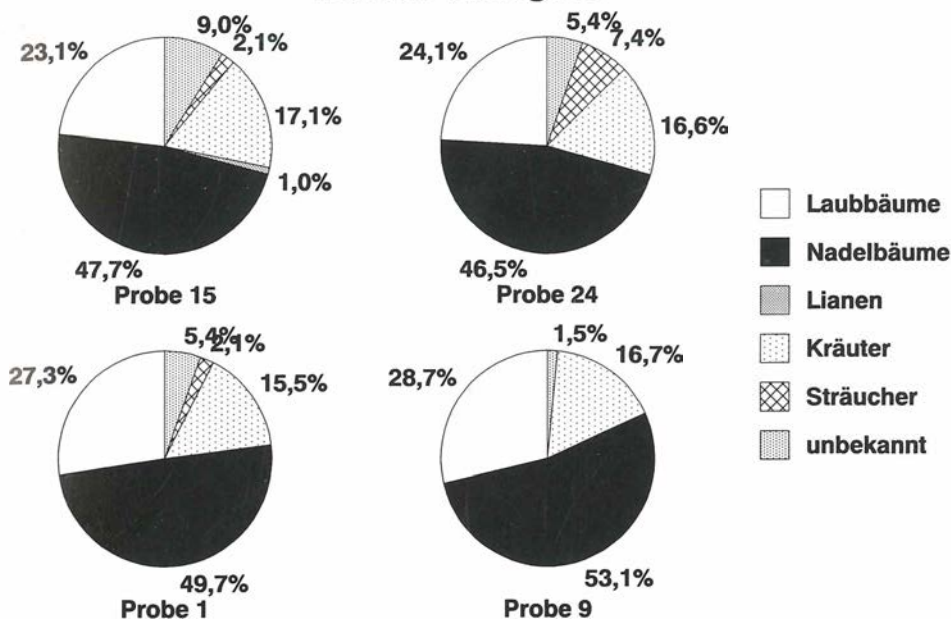
Fig. 4: Artanteil der Wasserpflanzen an der krautigen Vegetation.

Fig. 5: Zusammensetzung der Blattflora nach dem Artanteil (links) und nach der relativen Häufigkeit (rechts) (N = 97 Exemplare und 21 Taxa).

Fig. 6: Vergleich der hier untersuchten nicht-torfbildenden Vegetation im Tagebau Bergheim mit der typischen torfbildenden Vegetation im Obermiozän der Niederrheinischen Bucht.

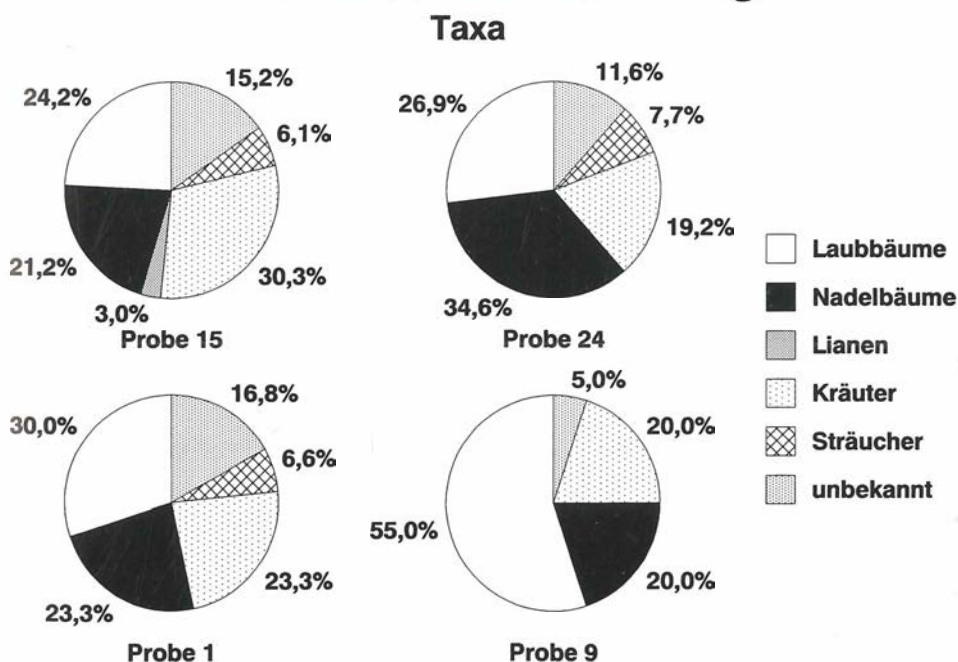
Florenzzusammensetzung relative Häufigkeit

Fig.2



Florenzzusammensetzung Taxa

Fig.3

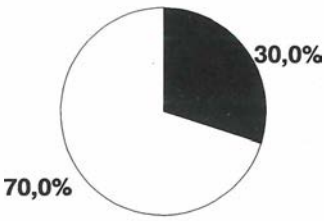


Anteil der Wasserpflanzen

Fig.4

an der krautigen Vegetation

Taxa



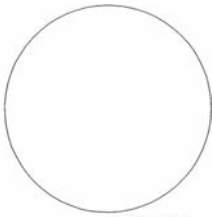
Probe 15



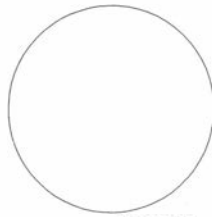
Probe 24

□ übrige

■ Wasserpflanzen



Probe 1

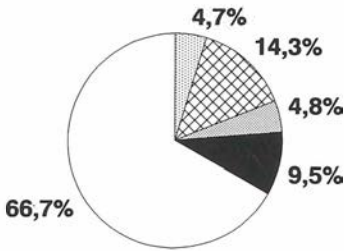


Probe 9

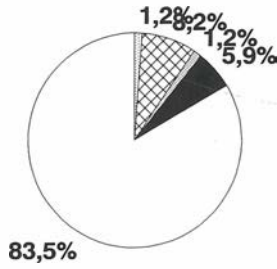
Florenzusammensetzung

Fig.5

Blätter



Taxa



relative Häufigkeit

□ Laubbäume

■ Nadelbäume

■ Lianen

■ Kräuter

■ Sträucher

■ unbekannt

Dominante Taxa

Fig.6

Nicht-Torfbildende Vegetation (Bergheim)

Pollen/Sporen: Pinaceae (Abies, Pinus)
 Taxodiaceae (Sciadopitys)
 Cupressaceae
 Juglandaceae (Carya)
 Mastixiaceae (Mastixia)
 Polypodiaceae (Polypodium)

Blätter: Fagaceae (Fagus)
 Hamamelidaceae (Liquidambar)
 Salicaceae (Populus)

Torfbildende Vegetation (v.d.Brelie & Wolf 1981)

Pollen/Sporen: Pinaceae
 Taxodiaceae (Sciadopitys, Sequoia)
 Myricaceae
 Cyrillaceae
 Fagaceae (Quercus)

Biostratigraphical correlations between European charophytes and mammals from the Palaeocene to Middle Miocene: first results

GEC (Group of European Charophytologists), coordinator Jean-Pierre BERGER

Institut de Géologie, Université de Fribourg, CH-1700 FRIBOURG, Switzerland

with 1 figure

Historical review and generalities

1. Mammals: During the last decades, progress in mammal stratigraphy (especially of rodents) has been very important. The first European biozonations were published by THALER (1965 and 1972). A few years later, a consensus for a Neogene Mammal zonation was presented by MEIN (1975, 1979) who proposed the MN-zones (Mammal Neogene Zones). Recently, the Palaeogene zonation with MP-zones (Mammal Palaeogene Zones) has been published by SCHMIDT-KITTLER (1987).

2. Charophytes: The biostratigraphical validity of the Tertiary charophytes was demonstrated initially by GRAMBAST (1962, 1964, 1972), then by FEIST-CASTEL (CASTEL 1968, FEIST 1977), and finally by RIVELINE (1985), who published a general biozonation for the Palaeogene and Lower Miocene.

3. Correlations: Detailed correlations between mammals and charophytes have already been published, for example by ANADON & al. (1983), ANADON & FEIST (1981), BERGER (1983 & 1986), BERGER, CHAROLLAIS & HUGUENEY (1987), FEIST & RINGEADE (1977), MOJON & al. (1985), RIVELINE (1985).

GEC working group on Tertiary biostratigraphy

During the First International Symposium on fossil and extant charophytes in Montpellier, 1989, several European charophytologists met to establish a valid European biozonation for the Tertiary, correlated with mammals.

In Paris, 1990, the annual meeting of the GEC (Group of European Charophytologists) was devoted to the theme "Tertiary charophyte zonation and correlation between mammals and charophytes". A detailed plan was proposed to present the results obtained from different basins, such as Loranca Basin (E. MORENO-EIRIS & J.J., JULIA), Belgian, English and Paris Basins (J. RIVELINE), South France and Ebro Basins (M. FEIST), the Mallorca Basin (C. MARTIN-CLOSAS), the Mainz Basin and Rhine Graben (J. SCHWARTZ), as well as from disseminated European Neogene localities (BERGER & SOULIE-MARSCHE) and from the molassic perialpine basin (J.-P. BERGER). For each basin we distinguish:

a) Direct charophyte-mammal correlation: from localities where charophytes and mammals have been found together in the same level.

b) Indirect charophyte-mammal correlation: from localities where charophytes and mammals do not occur in the same level, but could be reasonably attributed to the same age.

CHAROPHYTE ZONES (23)	MAMMAL ZONES (41)	STAGE
???	MN 8 MN 7 MN 6	MIOCENE
GINSBURGI	MN5 MN4b MN4a MN3b MN3a	
BERDOTENSIS	MN2b	
NITIDA	MN2a MN 1	
NOTATA	MP 30 MP 29	
UNGERI	MP 28 MP 27	
MICROCERA	MP 26 MP 25 MP 24 MP 23 MP 22	
MAJOR	MP 21	
PINGUIS TUBERCULATA	-----Grande Coupure----- MP 20	
VECTENSIS	MP 19	
VASIFORMIS- TUBERCULATA	MP 18	OLIGOCENE
TUBEROSA	???	
REPANDA	MP 17	
VADASZI	MP 16	
FRITELI	? MP 15	
PECKI	? MP 14	
EMBERGERI	MP 13 ?MP 12 ?MP 11	
THALERI	MP 10 MP 9 MP 8	
PIVETAUI	?MP 7	
DISERMAS	MP 6	
EDDA		PALEOC.
VESTITA		
BACILLARIS CONCAVA	?MP 1-5	

fig. 1: Preliminary correlation chart between European charophyte and mammal zonations

- c) Direct correlation between charophytes and marine faunas (foraminifera, nannoplankton, dinoflagellates)
 d) indirect correlation between charophytes and marine faunas.

The publication of these results is planned for 1992.

The preliminary correlation chart presented here (fig. 1) is a compilation of the first results obtained from these investigations.

Literature

- ANADON, P. & FEIST, M. 1981. Charophytes et biostratigraphie du Paléogène inférieur du Bassin de l'Ebre oriental.- *Palaeontogr.*, B, 178: 143-168.- Stuttgart.
- ANADON, P., FEIST, M., HARTENBERGER, J.L., MÜLLER, C. & VILLALTA-COMELLA, de, J. 1983. Un exemple de corrélation biostratigraphique entre échelle marines et continentales dans l'Eocène: la coupe de Pontils (Bassin de l'Ebre, Espagne).- *Bull. Soc. géol. France*, 7e sér., XXV/5: 747-755.- Paris.
- BERGER, J.-P. 1983. Charophytes de l'"Aquitainien" de Suisse occidentale. Essai de taxonomie et biostratigraphie.- *Geobios*, 16/1: 3-37.- Lyon.
- " - . 1986. Biozonation préliminaire des charophytes oligocènes de Suisse occidentale.- *Eclogae geol. Helv.*, 79/3, 897-912.- Basel.
- BERGER, J.P., CHAROLLAIS, J. & HUGUENEY, M. 1987. Nouvelles données biostratigraphiques sur la Molasse rouge du bassin genevois.- *Arch. Sci. (Genève)*, 40/1: 77-95.- Geneve.
- CASTEL, M. 1968. Zones de charophytes pour l'Oligocène d'Europe occidentale.- *C.R. somm. Soc. géol. France*, 4: 121-122.- Paris.
- FEIST-CASTEL, M. 1977. Etude floristique et biostratigraphique des Charophytes dans les séries du Paléogène de Provence.- *Geol. Mediterr.*, 4/2: 109-138.- Marseille.
- FEIST-CASTEL, M. & RINGEADE, M. 1977. Etude biostratigraphique et paléobotanique (Charophytes) des formations continentales d'Aquitaine, de l'Eocène supérieur au Miocène inférieur.- *Bull. Soc. géol. France*, (7), XIX/2: 341-354.- Paris.
- GRAMBAST, L. 1962. Sur l'intérêt stratigraphique des charophytes fossiles: exemple d'application au tertiaire parisien.- *C.R. somm. Soc. géol. France*, 7: 207-209.- Paris.
- " - . 1964. Indications fournies par les Charophytes pour la stratigraphie du Paléogène.- *Mem. Bull. Rech. géol. min.*, 28: 1009-1011.- Orléans.
- " - . 1972. Principes de l'utilisation des charophytes. Application au Paléogène d'Europe occidentale.- *Bull. Rech. géol. min.*, 77: 319-328.- Orléans.
- MEIN, P. 1975. Résultats du groupe de travail des vertébrés.- In: Report on activity of the RCMNS working group (1971-1975): 78-81.- Bratislava.
- " - . 1979. Rapport d'activité du groupe de travail des vertébrés: mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les mammifères.- *Ann. géol. Pays hellén.*, III: 1367-1372.- Athen.

- MOJON, P.O., ENGESSER, B., BERGER, J:P., BUCHER, H. & WEIDMANN, M. 1985. Sur l'âge de la Molasse d'eau douce inférieure de Boundry, Neuchâtel.- *Eclogae geol. Helv.*, **78/3**: 631-667.- Basel.
- RIVELINE, J. 1985. Les charophytes du Paléogène et du miocène inférieur d'Europe occidentale.- *Cah. Micropaléont.*, **227** pp.- Paris.
- SCHMIDT-KITTLER, N. 1987. international Symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene, Mainz, Feb., 18th-21st 1987.- *Münchner geowiss. Abh., A*, **10**: 1-312.- München.
- THALER, L. 1965. Une échelle de zones biochronologiques pour les mammifères au Tertiaire d'Europe.- *C.R. Soc. géol. France*, fasc. **4**, 118 pp.- Paris.
- " - . 1972. Datation, zonation et mammifères.- *Mém. Bur. Rech. géol. min.*, **77**: 411-424.- Orléans.

Fossil woods from the Tertiary deposits of Iceland

Nadezhda I. BLOKHINA

Institute of Biology and Pedology, Far East Branch, Academy of Sciences, 690022 Vladivostock, Russia, C.I.S.

with 1 figure and 1 table

Introduction

The Iceland Tertiary woods are mentioned for the first time in some works on the Arctic flora. A few species were determined by P. WINDISH and E. SCHÖNFELD (SCHÖNFELD, 1956). The studied fossil woods were collected by Dr. AKHMETIEV (Geological Institute, Academy of Sciences, Moscow), who carried out his palaeofloristic research during the joint USSR-Iceland geologic-geographic expedition. The petrified woods (31 examples) have different sizes and states of preservation. They include solid, almost black and slightly pyritized specimens as well as rather soft, lignitized and yellow-brown ones. As a result of the above study, 6 species of conifers were identified: *Abies* sp., *Picea* sp. (cf. *Picea excelsa* LINK.), *Larix* cf. *decidua* MILL., *L.* sp. (cf. *L. decidua* MILL.), *L.* cf. *occidentalis* NUTT. and *Pinus* sp.

Information about the stratigraphy and palaeobotanic characteristics of the Iceland Tertiary deposits were taken from the works of EINARSSON et. al. (1967), AKHMETIEV & GLADENKOV (1978), and as AKHMETIEV et al. (1978). The Neogene-Quaternary volcanic deposits with the tuffaceous sedimentary thickness containing plant imprints and petrified wood remains

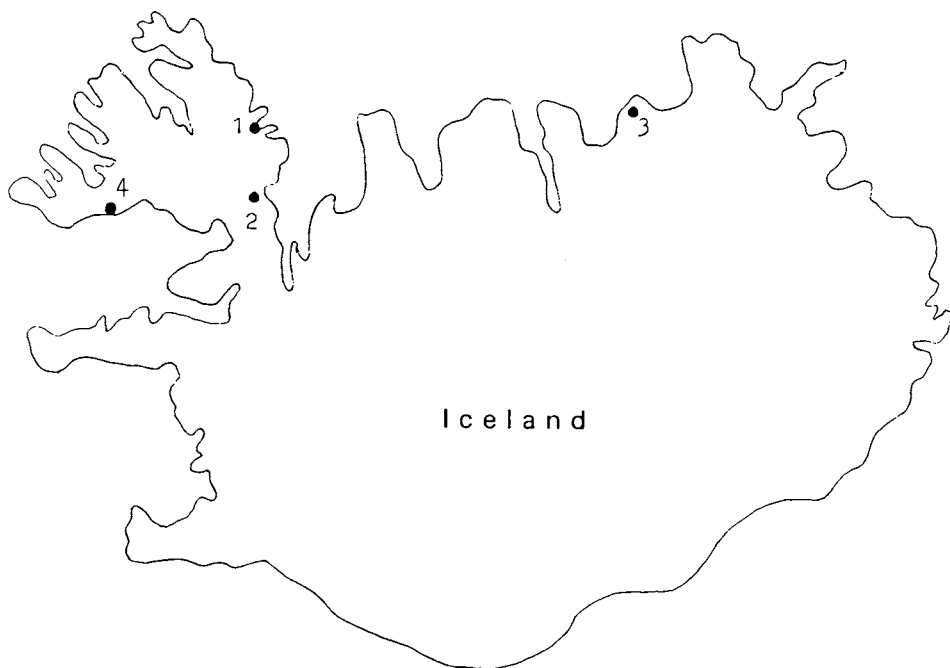


fig. 1: Location of the Iceland fossil woods. 1 - Trodlatunga, 2 - Mokodisdalur, 3 - Tjörnes, 4 - Gerpir

are a key component in the geological structure of Iceland. The exposures of sedimentary alluvial and marine deposits (the Tjörnes sequence) occupy a small area.

Stratigraphy and palaeobotanic characteristics

The Selardalur horizon is characterized by the moderate-warm flora. The pollen grains of Taxodiaceae and various broad-leaved species (more than 50%) are dominant there. Among plant macrofossils, *Fagus* ex. gr. *grandifolia* is prevalent. Taxodiaceae wood remains have apparently been found (AKHMETIEV et al., 1978).

On the Gerpír peninsula (Eastern Iceland), petrified woods are found in the thin tuff thickness of the Brjanslaekur horizon. This palynological assemblage is characterized by the dominance of Pinaceae and Betulaceae pollen grains, the abundance of Taxodiaceae, and the variety of broad-leaved species. Among plant macrofossils, *Acer* as well as *Sequoia*, *Sassafras*, *Magnolia* and Juglandaceae are abundant. Taxonomically this is the richest moderate-warm flora. The petrified woods of *Pinoxylon* sp. and *Ilicoxylon ilicoides* SCHÖNFELD (SCHÖNFELD, 1956) have been determined here.

In the valley of the Trodlatunga River (Western Iceland), petrified wood remains of *Piceoxylon mosquense* (KRAUS) SCHÖNFELD, *Plataninium aceroides* SCHRÖTER (SCHÖNFELD, 1956) and *Larix* cf. *decidua* MILL. were collected from the tuffaceous sedimentary thickness of the lower part (Husavík underhorizon) of the Husavík horizon. In the valley of the Mokodlsdalur River (Northwestern Iceland), the petrified woods of *Piceoxylon* sp. (SCHÖNFELD, 1956) were collected from the tuffaceous sedimentary thickness of the upper part (Mokodlsdalur underhorizon) of the Husavík horizon.

The Husavík horizon is characterized by a small quantitative representation of Pinaceae and virtual disappearance of Taxodiaceae. *Alnus* and *Betula* pollen grains are prevalent here. The plant macrofossils include Betulaceae, *Osmunda*, *Salix*, *Pterocarya*, and *Acer*. The upper underhorizon is characterized by a great quantitative representation of *Fagus* pollen grains and macrofossils as well as Juglandaceae and Ulmaceae pollen grains.

The Hredavatn horizon is not uniform palaeobotanically. In the lower part the pollen grains and macrofossils of *Abies*, *Picea*, *Alnus* and *Betula* are dominant, but the number of the broad-leaved species (*Acer*, *Ulmus*) is not great here. For the first time a considerable quantity of shrub pollen grains of *Salix*, *Alnaster*, *Betula* ex. sect. *Fruticosae* and herbs (especially Polygonaceae) appear. The variety of shrub and herb species gradually increases, but then the number of tree remains gradually decreases.

On the Tjörnes peninsula (Northern Iceland) the tuffs and tuffaceous conglomerates of the Hredavatn horizon are deposited below the first beds containing marine fauna of the "Tapes"-zone. The cones of *Picea* sp. (cf. *Picea glauca* L.) and leaves and catkins of *Alnus* sp. (cf. *A. incana* (L.) MOENCH.) are abundant here.

The petrified woods are found in the lowermost part of the Tjörnes marine sequence. This sequence of shallow marine deposits alternating with numerous thin interbeds of lignites and alluvial sediments. These mainly consist of the tuffaceous sandstones, tuffaceous aleuolates and tuffaceous sedimentary rocks. The Steggjulaekur horizon (the lower and middle parts of the Tjörnes sequence) is characterized by a moderate-warm flora with an increased quantity of shrub (*Alnaster*) and herb (Polygonaceae, Cyperaceae)

System	Mollusc faunistic horizon	Bardarsson's beds	Floristic horizon	Type of flora	Fossil woods	Localities				
						Trodlatunga	Mokodladalur	Tjörnes	Gespar	
Quaternary	Pleistocene	Pleistocene	IV Holocene - Pleistocene	III Brejðavík	Cold (Arctic)	Picea sp. (cf. <i>Picea excelsa</i> Link.)				
Pliocene	Upper	II Serripes	J H	Brejðavík-Uppertjörnes	Cold temperate	Abies sp. Piceoxylon mosquense (Kraus) Schönfeld (Schönfeld, 1956)				
	Lower	I Mactra-Tapes	D C B A	Sleggjulaekur (Lower-tjörnes)	Cold temperate	P. arcticum (Schmalhausen) Kräusel (Schönfeld, 1956) Larix cf. occidentalis Nutt (Blokhina, 1976) L. cf. decidua Mill. L. sp. (cf. <i>Larix decidua</i> Mill.) Pinus sp.				
Miocene	Upper	Hredavatn	Husavík	Hokodladalur Husavík	Temperate with rare broad-leaved trees	Piceoxylon sp. Piceoxylon mosquense (Kraus) Schönfeld (Schönfeld, 1956)				
	Middle	Brjanslaekur	Warm temperate	Larix cf. decidua Mill. Plataninum aceroides Schröter (Schönfeld, 1956)						
Lower	Selardalur	Warm temperate	Piceoxylon sp. Ilicoxylon ilicoides Schönfeld (Schönfeld, 1956)							

tab. 1: Stratigraphic and geographic locations of the Iceland Tertiary woods (AKHMETIEV & al., 1978)

pollen grains. Single Pinaceae (*Abies*, *Picea*, *Larix*) pollen grains and macrofossils are also found there. The petrified wood remains of *Piceoxylon arcticum* (SCHMALHAUSEN) KRÄUSEL, *P. mosquense* (KRAUS) SCHÖNFELD (SCHÖNFELD, 1956), *Abies* sp., *Picea* sp. (cf. *Picea excelsa* LINK.), *Larix* cf. *occidentalis* NUTT., *L. cf. decidua* MILL., *L. sp.* (cf. *Larix decidua* MILL.) and *Pinus* sp. have been identified from the "Tapes"-zone and the base of the "Mactra"-zone.

The upper Pleistocene palynological assemblage is characterized by the absolute dominance of herbs, especially Gramineae, Cyperaceae and *Polygonum*. This testifies to the progressive drop in temperature (AKHMETIEV et al., 1978).

Formerly, the lower boundary of the Sleggjulaekur horizon was considered to be within the homogeneous sandstone thickness between the coal-bearing Bardarsson's strata "B" and "C" (AKHMETIEV et al., 1975). So that, the lowermost beds of the Tjörnes sequence (tuffs and tuffaceous conglomerates) deposited with erosion on basalts below the first beds containing marine fauna were considered as the Hredavatn horizon.

In 1957, PFLUG identified pollen grains of the following species from the lignite beds of the "Mactra"-zone: *Pinus* (Haploxylon), *P.* (ex. gr. *silvestris*), *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Alnus*, *Corylus*, *Myrica* type *gale*, *Betula*, *Salix*, *Fagus* type *silvatica*, *Quercus*, *Platanus*, *Cyrilla* (or *Castanea*), *Rhamnus*, *Ilex* type *aquifolium*, *Phellodendron* and *Hedera* (EINARSSON et al., 1967), which testified to the moderate-warm, mixed conifer-hardwood forest.

Conclusions

Based on the composition of the wood assemblage from the base of the Tjörnes sequence, the coniferous forests growing there may be assumed to be of taiga type. This type of vegetation is more characteristic of the time when the Hredavatn horizon was accumulated. Anatomical features of the fossil woods - the wide, distinct annual rings with abrupt transition from the early wood to the late one and the large tracheids with the abundant pitting of their walls - testify to a rather humid flora and warm climate. The same type of Tertiary Iceland flora and moderate-warm climate were mentioned by SCHÖNFELD (1956) in his study on fossil woods.

Information about the localities of the closest modern analogues of some fossil species is given in the works of OSTENFELD and LARSEN (1930), BOBROV (1978), and SUKACHEV (1924). Based on this analysis, the modern related analogues of the Middle Miocene species apparently now grow in North America. Along with the North American representatives in the Middle-Upper Miocene, there are many species from the mountain mixed conifer-hardwood forests of Middle Europe. The same is true for the time of accumulation of the lowermost beds ("Tapes"- "Mactra"-zones) of the Tjörnes marine sequence. The assumption that the Tertiary Iceland woods, including *Ilex* and *Picea* have close connections with the Northern American representatives was proposed for the first time by SCHÖNFELD (1956).

Thus, the conclusions based on the study of fossil woods correspond on the whole to those obtained by AKHMETIEV (AKHMETIEV et al., 1978) using other plant remains. Namely, taiga as a zonal type of vegetation was formed during the Late Miocene in regions near the Arctic Zone of the Northern hemisphere. The flora of the Hredavatn horizon indicates the formation of coniferous and conifer-small-leaved forests of the taiga type. Among conifers, *Abies*, *Picea* and *Larix* were the main representatives of such forests. The Sleggjulaekur flora is already the transitional stage from taiga to the recent type of vegetation. Thus, it may be assumed that in Iceland during the Neogene the mixed conifer-hardwood deciduous forests were gradually substituted by the mixed conifer forests of the taiga type; these then degraded in the Pliocene and changed into sparse growth of trees and finally into the modern tundra.

Literature

- AKHMETIEV, M.A., BRATTSEVA, G.M., GITTERMAN, L.V. & MOISEEVA, A.I. 1978. Stratigraphy and flora of the Late Cenozoic of Iceland. - Trans. Geol. Inst. USSR Acad. Sci., Pt. 316. Moscow Sci., 1978: 188 pp. - Moscow.
- AKHMETIEV, M.A. & GLADENKOV, J.B. 1978. Stratigraphic scheme of the Cenozoic of Iceland and its palaeontologic basis. - Bull. Moscow Soc. Testers Nat., Geol. Dept., 53, 2: 67-73. - Moscow.

- AKHMETIEV, M.A., GOLUBEVA, L. V. & SKIBA, L.A. 1975. Palaeobotanical characteristic of the stratotype section of the Plio-Pleistocene deposits of the Tjörnes peninsula (Northern Iceland). - Proc. USSR Acad. Sci., 1975, Ser. Geol., 7: 100-107. - Moscow.
- BLOKHINA, N.I. 1976. Coniferous woods from the Pliocene deposits of Tjörnes (Iceland). - Bot. Z., 61, 8: 1114-1124. - Leningrad.
- BOBROV, E.G. 1978. Forest-forming conifers of USSR. - Leningrad Sci., 1978: 188 pp. - Leningrad.
- EINARSSON, T., HOPKINS, D.M. & DOELL, R.R. 1967. The stratigraphy of the Tjörnes, Northern Iceland and the history of the Bering Land Bridge. - In: The Bering Land Bridge: 312-325. - Stanford University Press.
- OSTENFELD, C.H. & LARSEN, C.S. 1930. The species of the genus *Larix* and their geographical distribution. - Det. Kgl. Danske Videnskab. Selskab., Biol. Medd., 9, 2: 107 pp. - Kobenhavn.
- SCHÖNFELD, E. 1956. Fossile Hölzer von Island. - In: Beiträge zur Klimageschichte Island. V. - N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 104, 2: 191-225. - Stuttgart.
- SUKACHEV, V.N. 1924. To historic development of larches. - In: Forestry. Leningrad-Moscow: Publishing house of people's commissariat of agriculture, 1924: 12-44. - Leningrad-Moscow.

Fossile Hölzer aus tertiären und quartären Sedimenten des Mühl-, Wald-, Weinviertels und der Molasse

Otto CICHOCKI

Institut für Paläontologie, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien, Österreich

Abstract

Many localities bearing fossil wood are known in the sediments of the Tertiary basins of Austria north of the Danube. The comprehensive fossil material is subject to ongoing investigations. A short historical review is given and the goals of the project are outlined. A number of wood identifications is presented.

Stand der Forschung

Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts war in Österreich in Franz UNGER ein Pionier der Erforschung fossiler Holzreste erst in Graz und später in Wien tätig. Die technische Weiterentwicklung in Mikroskopie und Präparation sowie die Grundlagenforschung des deutschen Paläobotanikers Heinrich GOEPPERT erlaubten ihm, in Verbindung mit eigenen rezenten holzanatomischen Untersuchungen erstmals biologisch orientierte Bestimmungen fossiler Holzreste aus verschiedenen österreichischen und ausländischen Fundstellen durchzuführen.

In der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts widmete sich Elise HOFMANN in Wien dem Studium der Histologie fossiler Hölzer und trat mit einem Lehrbuch zu diesem Thema und zwei großen Publikationen über die Phosphorithölzer von Prambachkirchen hervor. Von ihren Schülern beschäftigte sich Willibald WURZINGER mit Holzresten aus dem Mühlsteinbruch in Gleichenberg in der Steiermark, Friedrich KÜMEL bearbeitete die Opalhölzer des Csaterberges im Burgenland, und Walter BERGER untersuchte Flyschhölzer einiger Wiener Fundstellen. In Graz lehrten und forschten zu dieser Zeit Bruno KUBART und später Wilhelm RÖSSLER.

Danach trat eine sehr lange Unterbrechung in der Bearbeitung fossiler Hölzer in Österreich ein, obwohl in Europa eine rege Forschungstätigkeit auf diesem Gebiet herrschte.

Während der Vorarbeiten zu seiner Dissertation "Zur Histologie tertiärer Hölzer Österreichs" (1988) war es dem Autor möglich, umfangreiche Aufsammlungen an einzelnen Fundstellen vorzunehmen, mit kartierenden Geologen und Privatsammlern in Kontakt zu treten, und öffentliche Sammlungen zu durchmustern. Dabei stellte sich eine große Zahl von Fundorten als sehr individuenreich bei gutem Erhaltungszustand heraus.

Untersuchungsmethoden und Zielsetzung

Zahlreiche Fundstellen verkieselter Hölzer erlauben zum Teil immer noch reiche Neuaufsammlungen. Dieser Umstand führte durch die etwa dreißigjährige Forschungslücke zu großen Mengen unbearbeiteten Materials in öffentlichen und privaten Sammlungen. Eine umfassende Untersuchung verkieselter Hölzer von Fundstellen in Oberösterreich und Niederösterreich nördlich der Donau ist Gegenstand des laufenden Forschungsprojektes.

Die verkieselten Hölzer stammen ausschließlich aus klastischen Sedimenten, und zwar vorwiegend aus Schottern und Sanden. Diese Ablagerungen werden dem Tertiär und Quartär zugerechnet.

Jedes der fossilen Hölzer wird anhand eines Dünnschliffes quer zur Stammachse auf seinen Erhaltungszustand und seine Bestimmbarkeit geprüft. Scheint diese gegeben, so werden noch mindestens zwei weitere Dünnschliffe angefertigt (tangential und radial zur Stammachse), an diesen Schliffen dann die Bestimmung durchgeführt und sowohl photographisch als auch zeichnerisch dokumentiert. Die paläobotanische Bestimmung soll möglichst auf Rezentvergleichen aufbauen, sodaß in Zusammenschau mit anderen altersgleichen Pflanzenresten des jeweiligen Fundgebietes (Blattfloren, Früchten und Samen, Pollenassoziationen) für dasselbe ein Florenbild entsteht, aus dem paläobiologische, -ökologische und -klimatologische Aussagen abgeleitet werden können.

Die Holzreste der meisten Fundorte unterscheiden sich voneinander deutlich in Kompaktheit, Rundungsgrad, Spaltbarkeit, Kernbildung und Erhaltungszustand. Diese Unterschiede sollen durch mineralogisch-petrographisch-chemische Untersuchungen ausgewählter Handstücke analysiert werden. Die dabei gewonnenen Ergebnisse könnten Aufschluß über die intuskrustierenden Minerale, über die Zusammensetzung der organischen Restsubstanz und damit Hinweise auf den "Versteinerungs"vorgang geben.

Auch werden an Fundorten mit gehäuften Oberflächenvorkommen durch eine Grabung oder Kernbohrung Profile aufgeschlossen, die Auskunft über die vertikale Verbreitung der Holzreste und damit eine eventuelle Schichtgebundenheit geben werden. Herkunft und Sedimentationsumstände fossilführender Schichten sollen durch mineralogisch-petrographische Untersuchungen und Korngrößen-, Schwermineral- und Tonmineralanalysen der Profile erschlossen werden.

Eine makroskopische Klassifizierung der Handstücke (Rundungsgrad, Stückgröße und -dimensionen, Spaltstückdicke) könnte die Frage der Schichtzugehörigkeit bzw. Umlagerung der Holzreste aus älteren Schichten klären helfen. Zur Klärung der Altersstellung wird neben der Beobachtung stratigraphischer und sedimentologischer Kriterien auch der Versuch unternommen, ausgewählte Handstücke mit Hilfe der Kalium/Argon-Methode zu datieren. Mechanische Kriechversuche an verkieselten Holzstücken könnten Auskunft darüber geben, ob die häufig vorkommenden Verbiegungen und Stauchungen des Gewebes auch in bereits mineralisiertem Zustand entstanden sein könnten.

Fundgebiete und erste Bestimmungsergebnisse

Auf dem Kristallin der Böhmisches Masse sind besonders der Raum Freistadt (Oberösterreich, in weiterer Folge OÖ) und das Horner Becken (Niederösterreich, in weiterer Folge NÖ) sehr reich an fossilen Hölzern. In diesen Gebieten sind fluviatile Sedimente des (Ober-) Oligozän (Rupel-Eger) verbreitet.

Im Horner Becken werden diese als St. Marein-Freischling Formation bezeichnet. Schotter und Sande mit Einschaltungen von Tonen sind Reste von Flußläufen, die das Budweiser Becken gegen Süden und Osten in die Paratethys entwässerten. Aus Fürwald/ Wild (NÖ) konnten bisher *Quercoxylon furwaldense* GROS 1983 (zahlreich) und *Metacacioxylon* sp. GROS 1981 (zahlreich) bestimmt werden.

In den ebenfalls oligozänen Melker Sanden (Rupel-Eger) treten im Raum von Statzendorf (NÖ) selten verkieselte Hölzer auf. Dieser Bereich war im Oligozän wahrscheinlich ein Ästuar, in dem der Fluß des Horner Beckens in den südlich anschließenden marinen Bereich mündete.

Aus dem Untermiozän (Eggenburg, Horner Becken, NÖ) stammen die Retzer Sande, woraus Einzelfunde verkieselter Hölzer bekannt sind. Diese Sande sind marine Ablagerungen aus dem Küstenbereich.

In Oberösterreich gibt es besonders aus den Phosphoritsanden, deren Verbreitungsgebiet der Nordrand der Molassezone zwischen Linz und Peuerbach ist, zahlreiche Funde von fossilen Hölzern. Auch in den Atzbacher Sanden, die so wie die Phosphoritsande dem Untermiozän (Otttang) angehören, gibt es im Raum Grieskirchen einige Funde dieser Pflanzenreste. Phosphoritsande und Atzbachersande sind Sedimente eines seichten, stark gezeitenbeeinflussten Meeres. Aus Prambachkirchen konnte *Alnoxydon* sp. (FELIX 1884 emend.) MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1959 (1 Stück) identifiziert werden.

In den Schottern des Kobernaußewaldes und des Hausruck (ebenfalls OÖ) treten verkieselte Hölzer relativ häufig auf. Diese Grobsedimente sind fluviale Ablagerungen aus dem Obermiozän (Pannon). Bisher wurde aus dem Hausruck *Platanoxylon* sp. ANDREANSZKY 1951 (1 Stück) bestimmt.

Auch im Hollabrunner-Mistelbacher Schotterkörper (NÖ), der als Schotterstrang einer "Urdonau" gedeutet wird und im Obermiozän (Pannon) abgelagert worden ist, fanden sich einige verkieselte Holzreste. Eines der fossilen Hölzer aus Hollabrunn konnte *Aceroxylon* sp. HOFMANN 1944 zugeordnet werden.

Die Schotter und Sande im östlichen Weinviertel (NÖ) zwischen Bernhardtsthal und Zistersdorf führen ebenso Reste fossiler Hölzer wie die Sedimente an der Lainsitz bei Gmünd im Waldviertel. Beide Fundgebiete befinden sich in quartären Flußterrassen. Folgende Bestimmungen wurden bisher vorgenommen:

Niederabsdorf: *Quercoxylon* sp. KRÄUSEL 1939 (1 Stück)

Liquidambaroxylon speciosum FELIX 1884 (1 Stück)

Auersthal: *Liquidambaroxylon speciosum* FELIX 1884 (1 Stück)

Bernhardtsthal: *Quercoxylon* sp. KRÄUSEL 1939 (zahlreich)

Rabensburg: *Quercoxylon* sp. KRÄUSEL 1939 (zahlreich)

Drasenhofen: *Quercoxylon* sp. KRÄUSEL 1939 (zahlreich).

Die laufenden Untersuchungen werden im Rahmen des Projektes P 8015-GEO des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung durchgeführt. Die Zusammenarbeit erfolgt mit folgenden Institutionen: Institut für Paläontologie, Institut für Geologie, Institut für Mineralogie, Institut für Botanik (alle Universität Wien), Institut für organische Chemie, TVFA (beide Technische Universität), Geologische Bundesanstalt, Labor für Geochronologie/ Forschungsanstalt Arsenal, Holzforschungsinstitut/ Forschungsanstalt Arsenal (alle in Wien).

Literatur

ANDREANSZKY, G. 1951. Der versteinerte Wald von Mikofalva und einige andere verkieselte Baumstämme aus Ungarn. Ann. biol. Univ. Hung., 1: 15-24. - Budapest.

CICHOCKI, O. 1988. Zur Histologie tertiärer Hölzer Österreichs.- Diss. form. naturwiss. Fak., Univ. Wien.- Wien.

- FELIX, J. 1884. Die Holzopale Ungarns in palaeophytologischer Hinsicht.- Mitt. Jb. Ung. Geol. Anst., 7: 1-43.- Budapest.
- GROS, J.P. 1981. Nouveaux bois du Cenocoique d'Autriche et d'Ethiopie.- Thèse 3e cycle. Univ. Cl. Bernard-Lyon 1, Nr. 1068.- Lyon.
- " - . 1983. Nouveau bois fossile de l' Eggenburgien d' Autriche: *Quercoxylon furwaldense* n. sp.- Rev. gén. Bot., 90: 43-80.- Paris.
- HOFMANN, E. 1944. Pflanzenreste aus dem Phosphoritvorkommen von Prambachkirchen in Oberdonau 1. Teil.- Paläontogr., Abt. B, 88: 1-86.- Stuttgart.
- KRÄUSEL, R. 1939. Die fossilen Floren Ägyptens.- In: Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. R. Stromers in den Wüsten Ägyptens IV).- Abh. bayer. Akad. Wiss., math.naturwiss. Abt., N.F., 47: 1-140.- München.
- MÜLLER-STOLL, W. & MÄDEL, E. 1959. Betulaceen-Hölzer aus dem Tertiär des panonischen Beckens. Senck. leth., 40(3,4):159-209.- Frankfurt/Main.

The Late Cretaceous and Palaeocene history of salvinian water ferns

Margaret E. COLLINSON

Department of Geology, Royal Holloway and Bedford New College, University of London, Egham Hill, Egham, Surrey, TW20 OEX, England

with 1 plate

Abstract

The major diagnostic features and distribution patterns are summarised for Late Cretaceous and Palaeocene salvinian water ferns. Five genera are fully characterised by distinctive gross morphological and ultrastructural features of megaspores, microspores and sporocarps (the latter unknown in one case). *Salvinia* is also known from vegetative remains and *Azolla* from whole fertile plants. Vegetative material of the three extinct genera has not yet been recognised. These extinct genera *Parazolla*, *Glomerisporites* and *Azolopsis* have only limited resemblance to the modern genera; they are endemic and their last occurrences are in the Late Cretaceous or earliest Palaeocene. In the Early Palaeocene the modern genera become widespread. Preliminary results from detailed studies of the terrestrial Cretaceous/Tertiary boundary interval in Montana and Wyoming confirm this pattern. This suggests that the ecological disruption at the K/T boundary may have influenced evolution in salvinian water ferns with modern forms attaining dominance in the earliest Tertiary.

Introduction

The fossil history of salvinian water ferns shows major changes between the Late Cretaceous and the Early Tertiary (COLLINSON 1991). To some extent this parallels the pattern of angiosperm evolution (COLLINSON 1990) at this time, where a second major diversification occurs; forms having diagnostic characters typical of modern genera become widespread; and reconstructed communities take on an aspect which can be broadly interpreted in terms of modern vegetation structure.

In the Late Cretaceous salvinian water ferns are dominated by forms assigned to extinct genera which bear little resemblance to the modern representatives *Salvinia* or *Azolla*. The extinct genera are often endemic and of low species diversity. In contrast in the Palaeocene the two modern genera become more widespread and dominant; to the exclusion of all other forms by Late Palaeocene. The last occurrences of extinct genera are during the latest Late Cretaceous or earliest Palaeocene. It is tempting to seek a causal relationship between this phenomenon and the ecological perturbation which occurred at the K/T boundary (see COLLINSON 1990 for summary; also WOLFE 1991). Work is currently in progress to investigate this possibility and preliminary results are included here.

The purpose of this article is to provide a simple overview of the major distribution pattern and characteristics of salvinian water ferns from the Late Cretaceous and Palaeocene. The data are drawn from published literature; my own recent collecting at K/T boundary sites in the Hell Creek area of Montana; material from K/T sites in Montana and Wyoming provided

for me by Jack WOLFE (USGS, Denver); my own work on British Palaeocene megaspores; co-operative work with David BATTEN on *Glomerisporites* and Dutch Palaeocene megaspores and co-operative work with David BATTEN and Ervin KNOBLOCH on Czechoslovakian megaspores. Much of this work is still in progress but some details of the water fern work can be found in COLLINSON (1990, 1991); COLLINSON et al. (1985) and COLLINSON & WOLFE (1991). Details of the K/T boundary sites mentioned below can be found in WOLFE (1991), WOLFE & UPCHURCH (1986), IZETT (1990), FASTOVSKY (1990), ARCHIBALD & BRYANT (1990), ARCHIBALD & LOFGREN (1990), and HOTTON (1988).

The genus *Ariadnaeisorites* POTONIÉ emend. TSCHUDY is not treated here because it is very distinct from the other genera under consideration. It exhibits only weak heterospory with megaspores and microspores differing scarcely from one another except in size. The occurrence of float-like structures (HALL 1975) in one species requires further evaluation. This genus may represent an extinct order of water ferns (COLLINSON 1991). I have not encountered the genus at any Late Cretaceous or Early Tertiary sites which I have investigated. Only one species (out of 24) is listed in the Early Palaeocene by BATTEN & KOVACH (1990) and this distribution pattern is similar to that for the other extinct genera discussed below. Work is currently in progress on some species (BATTEN, COLLINSON & KNOBLOCH in prep.).

Stratigraphic distribution of genera

Further details and references are provided by COLLINSON (1991).

Azolla is recorded from the Late Cretaceous to Recent. At K/T boundary sites in Wyoming (Teapot Dome) and Montana (Hell Creek area - Ricks Place) *Azolla* has been found immediately above (Ricks Place & Teapot Dome) and below (Ricks Place) the boundary claystone. In the Hell Creek area and in the McGuire Creek area (the boundary claystone itself is lacking in the latter) *Azolla* occurs in Late Cretaceous and Early Palaeocene strata away from the immediate vicinity of the boundary interval. Several earliest Palaeocene horizons at these sites have yielded fertile whole plant material which shows conclusively the generic identity of the fossil *Azolla* plants with modern plants. Cretaceous *Azolla* occurrences are, to my current knowledge, restricted to the latest Late Cretaceous of North America whereas Palaeocene *Azolla* is widespread in North America, Europe and India (COLLINSON 1991). The exact age of the Indian material (Deccan Intertrapean cherts) is unclear and it may be from close to the K/T boundary (COURTILLOT et al. 1988). The Early Palaeocene *Azinia* BALUJEVA is very similar to *Azolla* and is known from one assemblage in the former USSR. It is not considered further here.

Salvinia. Late Cretaceous records of *Salvinia* are unconfirmed or have been revised and rejected (COLLINSON 1991). The earliest well-substantiated examples are from the Deccan intertrapean beds, India (close to the K/T boundary -see above). I have not encountered any Cretaceous *Salvinia* in my work on the K/T boundary sites in the USA. Palaeocene *Salvinia* occurs in Europe (Belgium, Holland, England) and the English material does include both megaspores and massulae clusters (pl.1 figs.1,6) in association. Vegetative material is also known in the Palaeocene but the earliest fertile

whole plants are Miocene (BUZEK et al. 1971, COLLINSON 1991). Although direct evidence is thus lacking it seems likely that Palaeocene *Salvinia* plants were very like modern examples.

Azollopsis HALL emend. SWEET & HILLS. This genus is known from the Late Cretaceous and earliest Palaeocene of Canada and the USA (SWEET & HILLS 1974). In my work I have only encountered it in the latest Cretaceous and not even in the earliest post-boundary samples.

Glomerisporites POTONIÉ. This genus is known only from a single assemblage in the Dutch Late Cretaceous (BATTEN 1988). I have not encountered it elsewhere.

Parazolla HALL. This genus is known from the Late Cretaceous of Montana (HALL 1969, 1974; COLLINSON in progress). I have discovered new material which will enable full characterisation of this genus (COLLINSON in prep.). I have recorded *Parazolla* at Late Cretaceous sites only; one sample came from immediately beneath a *Triceratops* partial skeleton in the very latest Cretaceous of the McGuire Creek area (University of California Museum of Palaeontology locality V88001). None of the post-boundary sites yielded *Parazolla*.

Notes on diagnostic features

Megaspores - external gross morphology

Azolla (pl.1 fig.3) megaspores in Late Cretaceous and Early Palaeocene species have numerous (18-27) "floats" aggregated around the proximal pole. Each float has a pseudoparenchymatous internal organisation. Floats are retained by suprafilosal hairs (arising from the perispore around the proximal pole only) which usually completely enmesh the entire spore obscuring the exoperine surface and the floats themselves. In *A. schopfii* only the hairs are not extensive. (SWEET & CHANDRASEKHARAM 1973, personal observations). It is almost impossible, on external morphology alone, to distinguish an *Azolla* completely enmeshed by hairs from similarly enmeshed *Glomerisporites* and *Azollopsis*.

Salvinia (pl.1 fig.1) megaspores lack floats but have slight extension of the perispore at the proximal pole around the trilete laesurae. The perispore surface is smooth and thrown into broad folds or rugulae. Palaeocene examples differ only subtly from younger forms.

Glomerisporites (pl.1 fig.4) megaspores are covered in hairs which are derived from the perispore and arise all around the spore. These hairs enmesh numerous, small, hollow floats which can sometimes be seen by very close examination of the surface preferably with scanning electron microscopy.

Azollopsis (pl.1 fig.5) megaspores are covered in hairs which are derived from the perispore and arise all around the spore. These hairs enmesh numerous small hollow floats very similar to the appearance in *Glomerisporites*.

Parazolla (pl.1 fig.2) megaspores lack floats and are clearly divisible into distal and proximal zones. The distal zone has a surface covered in hairs whereas the proximal zone is formed from plate-like extensions of the perispore around the trilete laesurae. Hairs from the distal surface radiate to form an equatorial band. The hairs have circinate tips.

Microspore massula clusters and microsporocarps

Azolla microspore massula clusters, partial or complete microsorus or sporocarps (pl.1 fig.8) are composed of numerous massula groups, each group the product of a single sporangium. The products of one sporangium cleave to form three to eight individual, discoid massulae (Pl. 1 fig 8 base). In most Late Cretaceous and Palaeocene species each massula is ornamented with grapnel tipped spines (glochidia). *A. schopfii* is an exception where massulae are eglochidiate in association with the non-hairy megaspore.

Salvinia (pl.1 fig.6) is similar to *Azolla* except that only one massula is formed within each microsporangium, the massula is spherical and lacks any form of hair, having smooth surfaces.

Azolopsis massulae differ only subtly from those of *Azolla*. They possess glochidia with circinate or multibarbed tips. One sporangium produces from 7 to thirty massulae. In one species sporocarps are known and each contains only a single sporangium.

Parazolla (pl.1 fig.7) massulae are elongate and clustered in groups of 20 or more. These clusters were considered to represent the contents of one sporangium (COLLINSON 1991) and newly collected material includes stalked examples which have not yet been examined with SEM but seem to support this hypothesis. These specimens may represent sporocarps containing a single microsporangium. Massulae are ornamented with simple hairs. HALL (1969, 1974) described another species of *Parazolla* (the type species) having triangular massulae. Revision of this genus is therefore required (COLLINSON in prep.).

Glomerisporites "massulae" are not known from clusters. Furthermore each "massula" contains only a single microspore and has a proximal extension (acrolamella) on an enclosing perispore. These should probably be interpreted as individual microspores rather than massulae (BATTEN & COLLINSON in prep.). Four can be seen attached at the apex of the megaspore in plate 1 figure 4.

Megaspore wall ultrastructure

The diagnostic features of wall ultrastructure as seen by transmission electron microscopy are illustrated in plate 1 figures 9-13. *Glomerisporites* (12) and *Azolopsis* (13) both have an outer zone of simple floats enmeshed by hairs but in the latter the perispore is narrow, uniform with a granular appearance in cross section and ornamented with hair-like appendages whereas in the former the perispore is broader, subdivided into two zones and exhibits a reticulate pattern in cross section.

Salvinia (pl.1 fig.9) has a two zoned perispore, the inner zone with short filaments and the outer zone with a variable reticulum in cross section. The wall is highly porous with large areas devoid of tissue. Both *Parazolla* (pl.1 fig.10) and *Azolla* (pl.1 fig.11) exhibit the enclosing web of filamentous hairs though this is thicker (around the distal spore exine zone) in *Parazolla* than in any *Azolla* I have studied. The perispore in *Azolla* characteristically has a granular inner zone and a broadly columnar, very dense to solid, outer zone of tubercles. *Parazolla* has a very narrow perispore (narrower than the exine) with a granular inner portion and an outer portion with hollow tubercles and a tendency to columnar organisation.

Acknowledgements

I would like to thank the following for access to material, relevant information and assistance with field work; Individuals : D. BATTEN, D. BONE, S. DAVIES, M. GOODWIN, J. HOOKER, C. HOTTON, E. KNOBLOCH, M.SALMON, K. PADIAN, D. LOFGREN, J. THEODORE, J. WOLFE. Institutions : United States Geological Survey, Denver; University of California Museum of Palaeontology at Berkeley; Geologisch Bureau, Rijks Geologische Dienst, Heerlen. This work was undertaken during the tenure of a Royal Society 1983 University Research fellowship which is gratefully acknowledged.

References

- ARCHIBALD, J.D. & BRYANT, L.J. 1990. Differential extinctions of nonmarine vertebrates; evidence from northeastern Montana.- *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **247**: 549-562.- New York.
- ARCHIBALD, J.D. & LOFGREN, D.L. 1990. Mammalian zonation near the Cretaceous-Tertiary boundary.- *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **243**: 31-50.- New York.
- BATTEN, D.J. 1988. Revision of S.J. Dijkstra's Late Cretaceous megaspores and other plant fossils from Limburg, the Netherlands.- *Meded. Rijks Geol. Dienst*, **41-3**: 1-55.- Leiden.
- BATTEN, D.J. & KOVACH, W.L. 1990. Catalog of Mesozoic and Tertiary megaspores.- *Amer. Assoc. Stratigr. Palynologists Contrib. ser. 24*, 227pp.
- BUZEK, C., KONZALOVA, M. & KVACEK, Z. 1971. The genus *Salvinia* from the Tertiary of the North-Bohemian Basin, Czechoslovakia.- *Sbor. Geol. Ved. Praha, Rada P. Palaeont.*, **13**: 179-222.- Prague.
- COLLINSON, M.E. 1986. The Felpham flora a preliminary report.- *Tertiary Research*, **8**: 29-32.- Leiden.
- " - . 1990. Plant evolution and ecology during the Early Cainozoic diversification.- *Advances Bot. Res.*, **17**: 1-98.- London.
- " - . 1991. Diversification of modern heterosporous pteridophytes. Chapter 7, pp.119-150, In BLACKMORE, S. & BARNES, S.H. (eds) *Pollen and Spores*, *Syst. Assoc. Spec. Vol. 44*.- Clarendon Press, Oxford.
- COLLINSON, M.E., BATTEN, D.J., SCOTT, A.C. & AYONGHE, S.N. 1985. Palaeozoic, Mesozoic and contemporaneous megaspores from the Tertiary of southern England: indicators of sedimentary provenance and ancient vegetation.- *J. Geol. Soc. London*, **142**: 375-395.- London.
- COLLINSON, M.E. & WOLFE, J.A. 1991. Mass-kill of aquatic plants at the Cretaceous/Tertiary boundary near Teapot Dome, Wyoming.- *Geol. Soc. Amer. Abstracts with programs*, **23**, (5): Boulder, Colorado.
- COURTILLOT, V., FERAUD, G., MALUSKI, H., VANDAMME, D., MOUREAU, M.G. & BESSE, J. 1988. Deccan flood basalts and the Cretaceous/Tertiary boundary.- *Nature*, **333**: 843-846.- London.
- FASTOVSKY, D.E. 1990. Rocks, resolution and the record; a review of depositional constraints on fossil vertebrate assemblages at the terrestrial Cretaceous/Paleogene boundary, eastern Montana and western North Dakota.- *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **247**: 541-548.- New York.
- HALL, J.W. 1969. Studies on fossil *Azolla*: primitive types of megaspores and massulae from the Cretaceous.- *Amer. J. Bot.*, **56**: 1173-80.- Lancaster, Pa.

- HALL, J.W. 1974. Cretaceous Salviniaceae. Ann. Missouri Bot.Garden, **61**: 354-367.- St. Louis.
- " - . 1975. *Ariadnaesporites* and *Glomerisporites* in the Late Cretaceous : ancestral Salviniaceae.- Amer. J. Bot., **62**: 359-369.- Lancaster, Pa.
- HOTTON, C. 1988. Palynology of the Cretaceous-Tertiary boundary in central Montana, U.S.A., and its implications for extraterrestrial impact.- Unpubl. PhD thesis, Univ. California, Davis.
- IZETT, G.A. 1990. The Cretaceous/Tertiary boundary interval, Raton Basin, Colorado and New Mexico, and its content of shocked-metamorphosed minerals; Evidence relevant to the K/T impact-extinction theory.- Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., **249**: 1-100.- New York.
- SWEET, A & CHANDRASEKHARAM, A. 1973. Vegetative remains of *Azolla schopfii* Dijkstra from Genesee, Alberta.- Canad. J. Bot., **51**: 1491-1496.- Ottawa.
- SWEET, A.R. & HILLS, L.V. 1974. A detailed study of the genus *Azollopsis*. Canad. J. Bot., **52**: 1625-1642.- Ottawa.
- WOLFE, J.A. 1991. Palaeobotanical evidence for a June impact winter at the Cretaceous/Tertiary boundary. Nature, **352**: 420-423.- London.
- WOLFE, J.A. & UPCHURCH, G.R. 1986. Vegetation, climate and floral changes at the Cretaceous-Tertiary boundary.- Nature, **324**: 148-151.- London.

Plate 1

Late Cretaceous and Palaeocene salvinialian water ferns

figs. 1-5 megaspores, SEM

figs. 6-8 microsporocarps with one (7) or many microsporangia, SEM

figs. 9-13 transverse sections of megaspore wall seen in median longitudinal section, inner exine to right or base of figure, TEM

(for details of techniques see COLLINSON 1991).

figs. 1,6,9 *Salvinia*, Late Palaeocene, Woolwich Beds, deep piling excavation at St.Pancras, Central London, England (see COLLINSON 1986)

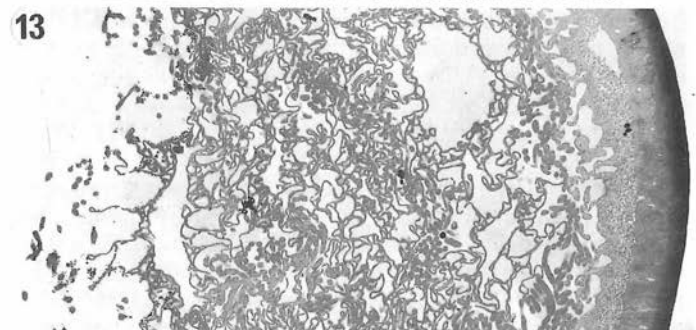
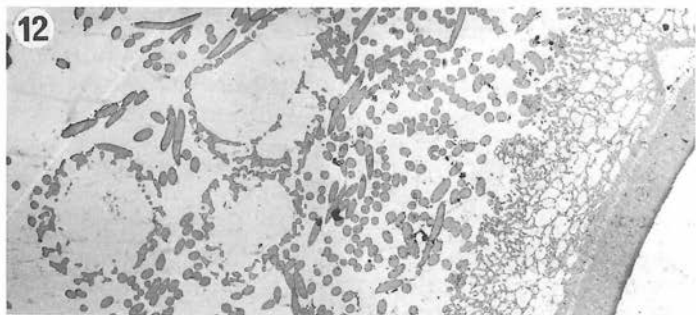
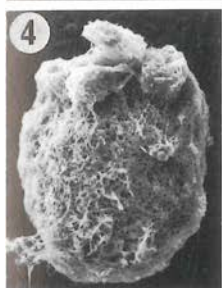
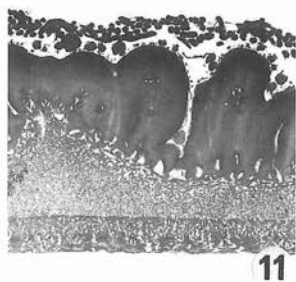
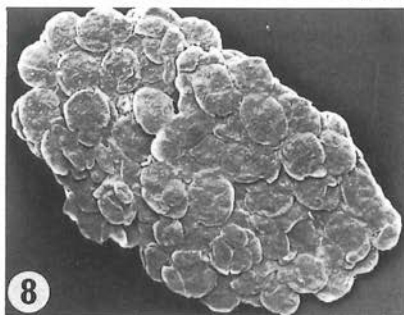
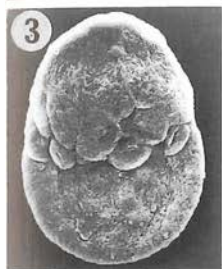
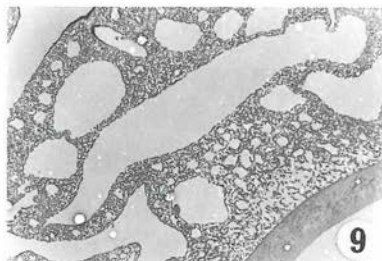
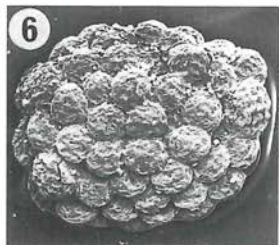
figs. 2,7,10 *Parazolla*, latest Late Cretaceous, Hell Creek Formation, USGS palaeobotanical locality D8504, Hell Creek area, Garfield County, Montana, U.S.A.

figs. 3,8,11 *Azolla*, Earliest Palaeocene, immediately post-boundary, Tullock Member, Fort Union Formation, USGS palaeobotanical locality D7402, Teapot Dome, Converse County, Wyoming, U.S.A.

figs. 4,12 *Glomerisporites*, Late Cretaceous, Senonian (Santonian), Epen Borehole, South Limburg, Netherlands (see BATTEN 1988)

figs. 5,13 *Azollopsis*, latest Late Cretaceous, Hell Creek Formation, USGS palaeobotanical locality D8504, Hell Creek area, Garfield County, Montana, U.S.A.

figs. 1,3 x90, figs. 2,4 x45, fig. 5 x60, figs. 6,8 x20, fig. 7 x40, fig.9 x1900, figs. 10,12 x1100, fig. 11 x600, fig. 13 x1800



Seeds of the Melastomataceae from the Miocene of Central Europe

Margaret E. COLLINSON¹ & Maria PINGEN²

¹ Department of Geology, Royal Holloway and Bedford New College, University of London, Egham Hill, Egham, Surrey, TW20 0EX, England

² In den Heuen 20, D-(W)-5165 Hurtgenwald, Germany

with 1 figure and 2 plates

Abstract

New, well-preserved material of Melastomataceae seeds from the ?Middle Miocene of Kreuzau, western Germany are described and illustrated using scanning electron microscopy. Seeds from the Upper Miocene of Konin and Gozdnica, Poland are reinvestigated using SEM and a fully illustrated comparative survey of seeds from all three localities is provided. These fossils represent one variable species, the seeds of which are not closely comparable to those of any genus of modern Melastomataceae. The same species was present in Byelorussia (Early/Middle Miocene) and the same or a closely related species in Western Siberia also in the Miocene.

Zusammenfassung

Neue, gut erhaltene Samen von Melastomataceae werden aus dem ?Mittelmiozän von Kreuzau, Westdeutschland, beschrieben und durch Aufnahmen mit dem REM dokumentiert. Samen aus dem Obermiozän von Konin und Gozdnica in Polen werden ebenfalls mit Hilfe eines REM erneut untersucht und ein vergleichender Überblick der Samen aller drei Lokalitäten ausführlich illustriert. Diese Fossilien repräsentieren eine variable Art, deren Samen nicht direkt zu irgendeiner Gattung heutiger Melastomataceae gestellt werden können. Die gleiche Art kam in Weißrussland vor (Unter/Mittel-Miozän) und die gleiche oder eine nahe verwandte Art in West-Sibirien (ebenfalls im Miozän).

Introduction

This investigation was initiated by the discovery (MP) of a fruit and seed flora (PINGEN 1987, 1990) from Kreuzau (western Germany) a site previously known for leaf floras (FERGUSON 1971). Amongst the fruits and seeds were some tiny (1-1,5 mm) campylotropous seeds ornamented with small tubercles. These were studied (MEC) using scanning electron microscopy. Although they were initially thought to belong to *Portulaca* (Portulacaceae) more detailed work showed that they should be assigned to the Melastomataceae (PINGEN 1990). For details of modern Melastomataceae seeds see CORNER (1976) and WHIFFIN & TOMB (1972).

The fossil record of Melastomataceae is in need of major revision and a full survey will be presented elsewhere (PINGEN & COLLINSON in prep.) Pollen of the family are recorded from the Miocene onwards in northern South America (GRAHAM 1990), and there are earlier records in older literature from Central America (ROMERO written comm. 1991). Most of the leaf records in early literature are probably not melastomes. We are aware of

only three leaf fossils which may be correctly assigned to the family. *Acrovena* HICKEY (HICKEY 1977) is represented by a single leaf from the Early Eocene of North Dakota, U.S.A. Two specimens of probable melastome leaves have also been recovered (WOLFE pers. comm. 1991) from the Middle Eocene Republic Flora of Washington State, U.S.A. (see WOLFE & WEHR 1987 for other details of this flora). There is one wood record from the Late Eocene of Helmstedt (GOTTWALD in press) but no woods of the family are recorded in the computer database in North Carolina State University (WHEELER pers. comm. 1991). The seeds therefore represent a crucial source of information on the fossil history of the Melastomataceae.

We have been able to re-examine fossil Melastomataceae seeds from two Polish collections (Gozdnica & Konin) for comparison with the new Kreuzau material. In this paper we aim to provide a detailed, thoroughly illustrated account of the fossil seeds using scanning electron microscopy (SEM). Comparison of these seeds with those of modern melastomes and with other superficially similar seeds will be presented elsewhere (PINGEN & COLLINSON in prep.).

Materials and methods

Seeds were cleaned to remove adherent clastic material using hydrochloric acid followed by hydrofluoric acid for two weeks. Specimens were dried slowly in air and mounted on stubs on a coverglass using "Bostik" diluted with acetone. Specimens for dissection were sometimes removed from the stub (using acetone as solvent for the glue) and later remounted. Others were dissected in place on the stub. Stubs were coated with gold in a Polaron E5000 sputter coating unit and examined using a Philips 501B SEM.

Seeds were studied from three collections.

1. Kreuzau, western Germany; Middle Miocene (see PINGEN 1987, 1990). Material collected by Maria PINGEN and currently kept in her private collection. The specimens were collected from a lignite seam and the underlying clays of the upper sedimentary series at Kreuzau (PINGEN 1987, p. 15 fig. 2 - upper T2 and lower K2). 25 specimens were studied of which three entire and three fragmentary specimens have been examined with SEM.

2. Gozdnica, western Poland; Upper Miocene (see DYJOR et al. in press). Material from the collections of the Botanical Institute, Polish Academy of Sciences, Krakow, Poland. Received for study through courtesy of Ewa ZASTAWNIAK. Two specimens were studied with SEM. Both were poorly preserved and badly cracked. These fragmented further as a result of HF cleaning. Only fragments now remain.

3. Konin (Morzyslaw near Konin), Central Poland; Upper Miocene (see RANIECKA-BOBROWSKA 1959, where these seeds were described as *Portulaca* sp. The material was subsequently revised to *Melastomites* by DOROFEEV 1960). Material housed in the collections of the Geological Museum of the State Geological Institute, Warszawa, Poland; number Muz.PIG.49.III.8. Material received for study through courtesy of Jadwiga ZWIERZ. Two specimens were studied with SEM, both were well-preserved with only slight cracks. One was subsequently dissected.

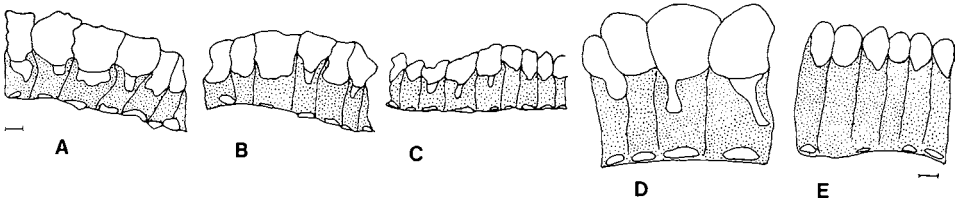


fig. 1: Cross sections of the testa (excluding tubercle) in fossil Melastomataceae seeds. A-C drawn from fractures studied using SEM; D,E redrawn following DOROFEEV (1988). A from Kreuzau; B from Gozdnica; C from Konin; D *Melastomites tertiaris* DOROFEEV; E *Melastomites kireevskiana* DOROFEEV. Scale bar measures $10\mu\text{m}$. Scales taken directly from SEM illustrations (A-C) or extrapolated from the magnification stated in the original text (D & E).

Description of seeds

Kreuzau figure 1A; pl.1 figs.1,2,6-9; pl.2 figs.1,2,11.

Seeds (pl.1 figs.1,2) are campylotropous to amphitropous with a partial internal condyle or septum extending up to two thirds the length of the seed (pl.2 fig.1). The septum separates two limbs of the strongly curved embryo cavity, one limb of which is slightly longer than the other. Seeds are from 0,8 to 1,5 mm long; 0,4 to 0,8 mm broad and up to 0,8 mm thick. The embryo cavity is circular in cross section in inflated (mature) seeds. The overall seed outline is obovate with rounded profile but the opercular margin is more or less straight, narrowing to an acute base at the outer edge (? presumed micropyle) of the longer limb (pl.1 figs.1,2).

Germination occurs by shedding of a large, disc-like operculum (pl.1 fig.1) which is situated in a round opening at the base of the longer limb. This operculum marks the position of the hilum. The raphe is indicated externally by a small protruding scar, situated almost at the centre of the operculum, (pl.1 fig.1). (Vascular tissues of the raphe have not been identified in the fossils). The operculum, which measures up to 0,5 mm in diameter, is somewhat sunken within the opening. The Kreuzau assemblage includes both germinated (pl.1 fig.2) and non-germinated seeds (pl.1 fig.1) and we have observed no consistent differences in size, shape, ornamentation or anatomy between the two categories.

The surface of the seeds is ornamented with small hemispherical tubercles which range from $30 - 80\mu\text{m}$ in width and height. They sometimes anastomose into short ridges (pl.1 figs.6,7). The tubercles show only a very slight tendency to alignment in rows; usually they are scattered. Each of these tubercles is multicellular, 5-15 cells may be seen in surface view. Tubercles may be absent, or merely fewer and smaller, in the area near the centre of the seed, overlying the internal septum. The anticlinal wall of each cell is straight, the cells quadrangular to hexagonal in shape at the surface (pl.1 fig.9). The surface (outer periclinal wall) of the cells of the testa are each ornamented with small papillae, about 10-12 per cell (pl.1 fig.9). The papillae are extensions of the cell wall, not superficial deposits upon the wall.

The outer periclinal wall of the testa cells may be lost (due to abrasion or decomposition). Plate 1 figure 8 shows this effect over the tubercles. This emphasises the simple polygonal shape of the cells in surface view and reveals a hollow, funnel-shaped cell lumen beneath. The operculum surface is also composed of simple polygonal cells with funnel shaped lumina.

In transverse section (seen on fractured edges) the seed coat is bitegmic with outer testa and inner tegmen. The testa is composed of two cell layers (pl.2 fig.2; figure 1A) and totals up to 50 μm in thickness (away from the tubercles). The outer layer is columnar or prismatic but only the inner periclinal wall and the inner portion of the anticlinal walls are strongly thickened. The thickening decreases outwards and the outer portion of the anticlinal walls and the outer periclinal wall are thin. This differential thickening produces the funnel-shaped appearance of the cell lumen in surface view and also explains the loss of the outer periclinal wall in poorly preserved material. The tubercles occur where the anticlinal walls of the outer testa are longer; mainly due to lengthening of the outer thin-walled portion. Rarely an additional thin-walled cell occurs outside the main layer.

The inner cell layer of the testa is insignificant and very difficult to observe but appears to be composed of small, polygonal, isodiametric cells with straight walls. The inner periclinal wall is very thin and often collapses into the cell. If the tegmen is missing this inner testa layer is thus revealed as a polygonal pattern apparently lining the embryo cavity (pl.2 fig. 1).

If the tegmen is present the lining of the embryo cavity is smooth (pl.2 fig.1, tip of septum and base of short limb). The tegmen is very thin and bands of thickening are visible when detachment from the testa reveals the outer surface of the tegmen (pl.2 fig.11). We suggest that these thickenings are homologous to those described by CORNER (1976) in the tegmen of *Osbeckia* L. and we have observed similar structure in seeds of *Rhexia* during the course of this work (PINGEN & COLLINSON in prep.).

In the single specimen where dissection produced a "half seed" (pl.2 fig.1) the tegmen remains firmly attached at the base of the shorter limb of the embryo cavity and loosely at the tip of the internal septum. We suggest therefore that the chalaza is positioned at the basal inner edge of the shorter limb of the embryo cavity. A slight tendency to cell elongation is seen in the testa of this region which may represent raphe tissue.

Gozdnica figure 1B; pl.1 figs.14,15; pl.2 figs.3,4.

The surface of both seeds is strongly corroded or abraded but the small papillae were observed on a few cells (pl.1 figs.14,15). The tubercles were found on one fragment (pl.1 fig.14 left side). The testa anatomy (pl.2 fig.3; figure 1B) is very similar to that from the Kreuzau material. The internal seed organisation is also apparently the same even though only fragmentary material could be studied (pl.2 fig.4). As far as we can ascertain, from the limited, poorly preserved material, the Gozdnica specimens are conspecific with those from Kreuzau.

Konin figure 1C; pl.1 figs.3-5, 10-13,16; pl.2 figs.5-10,12.

Both seeds still possessed the operculum (pl.1 figs.3,4,5, pl.2 fig.12). In one the outer testa is well-preserved (pl.1 figs.4,10,11,13,16), in the other it is poorly preserved (pl.1 figs.3,12). The Konin seeds seem to be slightly more distorted due to compression and the embryo cavities are not inflated (unlike the Kreuzau material). In the single seed dissected only one limb of the embryo cavity split open (pl.2 figs.5,6) and this may indicate either immaturity or an abortive embryo. The testa (away from the tubercles) reaches only 35-40 μm in thickness and the outer thin-walled portion

occupies between one quarter and one half of the testa cross section. (pl.2 figs.7-9, figure 1C).

The pattern of cell arrangement in the tegmen and the associated wall thickenings are more clearly seen in the Konin material where splitting occurred between tegmen and testa rather than through the embryo cavity. The tegmen cells (pl.2 fig.10) are mostly pentagonal in outline 10-20 μm in diameter and the bands of thickening run through the cell standing parallel to the anticlinal walls. A fortuitous fracture also provided a cross section through the operculum (pl.1 fig.5). This shows a single layer of thick-walled columnar sclereids and is very similar to the structure we have observed in modern *Rhexia* during the course of this work (PINGEN & COLLINSON in prep.). In all aspects not specifically mentioned the Konin material is indistinguishable from the Kreuzau material as can be seen by comparing the illustrations.

Comparison with Sibirian and Byelorussian material

As yet we have not been able to re-examine any of the seeds from the Early-Middle Miocene of Byelorussia (DOROFEEV 1960) or the Miocene (undifferentiated) of western Siberia and Tambov (DOROFEEV 1988). In the 1960 work DOROFEEV indicated that he considered the seeds from Poland (Konin) described by RANIECKA-BOBROWSKA (1959) as *Portulaca* sp. to be of the same kind as the new material from Byelorussia which he described under the name *Melastomites tertarius* DOROFEEV 1960. He did not make a formal synonymy and, moreover, he indicated that seeds of the same structure and size also occurred at Kireevskoe, Western Siberia. These latter seeds were later formally described under a different specific name *Melastomites kireevskiana* DOROFEEV 1988. It is therefore unclear whether DOROFEEV intended to state that the Polish material had only generic identity with his material or if it should be synonymised with one species or the other.

The descriptions and illustrations of DOROFEEV (1960, 1988) do not enable easy distinction of his two species. *M. kireevskiana* can be slightly broader and longer; has a recurved rim around the opercular opening; has a longer protrusion on the operculum and the opercular side of the seed is convex/curved-sigmoid rather than straight. However, these stated distinctions are not fully supported by the illustrations. The type specimens (DOROFEEV 1988, p.145 fig. 32.6 (*M. kireevskiana*) and 32.7 (*M. tertarius* - there altered to *M. tertaria*) are almost identical. One other distinction between the two species, not mentioned in the text but illustrated, is the anatomy of the testa as seen in transverse section (DOROFEEV 1988, p. 146 fig. 33). Part of these illustrations are reproduced herein (figures 1D,1E). In *M. tertaria* (figure 1D) the thin-walled portion of the cell occupies about one half of the testa cross section whereas in *M. kireevskiana* (figure 1E) it is only about one third. The testa cells of the latter are also apparently much narrower and more elongate.

If we accept the specific differences stated (see above) by DOROFEEV (1988) and also consider the illustrations of the testa anatomy, all the material we have examined is more similar to *Melastomites tertarius* DOROFEEV 1960. The operculum margin is more or less straight, there is no (or only very slight) recurved rim around the operculum opening; the protrusion on the operculum is short; the thinwalled portion of the testa occupies more than one third, usually about one half, of the testa cross

section, none of our seeds fall in the larger portion of the *M. kireevskiana* size range. The seeds from Konin show most tendency towards the testa anatomy of *M. kireevskiana*.

Nomenclature

The generic name *Melastomites* UNGER 1850 was erected for leaf fossils as is clearly stated in the diagnosis "Folia triplinervia coriacea, nervis simplicissimis". Therefore, DOROFEEV's use of this name for seeds was incorrect. A new generic name is needed for these fossil seeds and this will be proposed in our forthcoming paper (PINGEN & COLLINSON in prep.).

Conclusions

Fossil seeds of Melastomataceae which occur rarely in Miocene strata of Central Europe (Germany and Poland) are congeneric with those described from Western Siberia and Byelorussia under the name *Melastomites*. This generic name requires replacement as it was erected and diagnosed for leaf fossils. The Central European seeds probably represent one variable species which also occurs in Byelorussia. Similar seeds from Western Siberia may be additional variants of the same species or they may represent a very closely related species. These seeds provide the most reliable and widespread megafossil record of Melastomataceae which is otherwise represented by extremely rare leaves and wood. The seeds cannot be assigned to a modern genus or tribe within Melastomataceae. They are most similar to seeds of members of the tribes Osbeckieae and Rhexieae but differ in several significant features especially the presence of multicellular tubercles (PINGEN & COLLINSON in prep.).

Melastomataceae is a large modern family, widespread, though mainly tropical and subtropical, in present distribution. It was clearly more widespread in the Miocene being present in Germany, Poland, Byelorussia and Siberia. The fossil history is very poorly known but seeds of the family are highly diagnostic. We hope that the present contribution will lead to recognition of more fossil seed material, resulting in a better understanding of the evolution and biogeography of this family.

Acknowledgements

We would like to thank the following individuals for helpful discussion, information and assistance with obtaining material:- D. DILCHER, H. GOTTWALD, L. HICKEY, J. HOOKER, E. KNOBLOCH, S. RENNER, E. ROMERO, E. WHEELER, J. WOLFE, J. WURDACK, E. ZASTAWNIAK, J. ZWIERZ. We would especially like to thank the Botanical Institute, Polish Academy of Sciences, Krakow and the Geological Museum of the State Geological Institute, Warsaw for provision of comparative material from Poland. This work was undertaken by MEC whilst in receipt of a Royal Society 1983 University Research Fellowship which is gratefully acknowledged.

References

- CORNER, E. J. H. 1976. The seeds of the dicotyledons. - 2 vols. Cambridge University Press. - Cambridge.
- DOROFEEV, P.I. 1960. On the Tertiary flora of Byelorussia. - Bot. Z. SSSR, **45**, 10: 1418-1434. - Leningrad (In Russian).

- DOROFEEV, P.I. 1988. Miocene floras of the Tambov District - 196 pp. Akad. Nauk. Leningrad - Leningrad. (In Russian, posthumous work edited by F. JU. VELICHKEVICH)
- DYJOR, X., KVACEK, Z., LANCUCKA-SRODONIOWA, M., SADOWSKA, M, & ZASTAWNIAK, E. in press. New data on the Upper Miocene flora of Gozdnica (Lower Silesia, Western Poland). - *Acta Palaeobot.* - Krakow.
- FERGUSON, D. 1971. The Miocene flora of Kreuzau, Western Germany. I. Leaf-remains. - *Verh. Konink. Nederl. Akad. Wetenschappen, Amsterdam. Afd. Natuurk. 2. Sect.*, **60**: 1-279. - Amsterdam.
- GOTTWALD, H.P.J. in press. Fossil woods from the Eocene of Helmstedt, Germany. *Palaeontogr., B.* - Stuttgart.
- GRAHAM, A. 1990. Palaeoclimatic changes in the Tertiary of northern Latin America. - In KNOBLOCH, E & KVACEK, Z. (eds.) *Proc. Symp. "Paleofloristic and palaeoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary"*: 119-125. - *Geol. Surv. Prague.*
- HICKEY, L.J. 1977. Stratigraphy and Palaeobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of Western North Dakota. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, **150**: 181pp., 55pls. - Washington.
- PINGEN, M. 1987. Eine miozäne Früchte- und Samenflora aus Kreuzau bei Düren. *Doc. nat.*, **41**: 14-18. - München.
- PINGEN, M. 1990. The fruit and seed flora of Kreuzau, Western Germany (Miocene). - In KNOBLOCH, E. & KVACEK, Z. (eds.) *Proc. Symp. "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary"*: 213-214. - *Geol. Surv. Prague.*
- RANIECKA-BOBROWSKA, J. 1959. Tertiary seed-flora from Konin (Central Poland). (Tertiary Research in Poland, II.). - *Biul. Inst. Geol., Warszawa*, **130**: 159-252. - Warszawa. (In Polish, English summary).
- UNGER, F. 1850. *Genera et species plantarum fossilium.* - Braumüller, Wien.
- WHIFFIN, T & TOMB, A.S. 1972. The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited Melastomataceae. - *Amer. J. Bot.*, **59**: 411-422. - Lancaster, Pa.
- WOLFE, J.A. & WEHR, W. 1987. Middle Eocene dicotyledonous plants from Republic, Northeastern Washington. - *U.S. Geol. Surv. Bull.*, **1597**: 25pp., 15pls. - Washington.

Plate 1

Melastomataceae seeds from Germany and Poland, for details of localities and description of material see text.

figs. 1,2,6-9 from Kreuzau; figs.3-5,10-13,16 from Konin; figs.14,15 from Gozdnica.

figs. 1-4 complete seeds x20, fig.2 germinated hence lacking operculum

fig. 5 operculum, from fig.4 (also pl.2 fig.12) now dissected, inner concave surface and transverse fracture at right side x80

figs. 6-13 comparative details of seed surfaces from Konin and Kreuzau

figs. 6,10 tubercle arrangement x80

figs. 7,8,11,12 details of tubercles well preserved (7,11) and showing slight (8) and extensive (12) loss of outer periclinal wall x300

figs. 9,13 detail of cells showing papillae and straight anticlinal walls x600

fig. 14 poorly preserved seed fragment, evidence of tubercles in left portion x80

fig. 15 detail showing small papillae on rarely preserved outer periclinal wall x250

fig. 16 area of seed overlying internal septum, tubercles absent, detail from right of 10 x150.

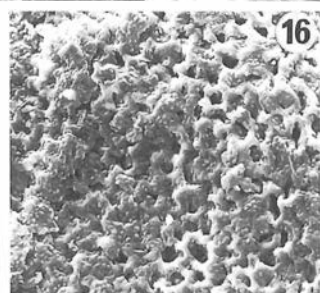
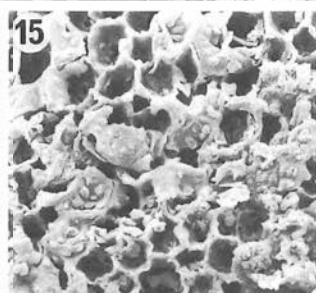
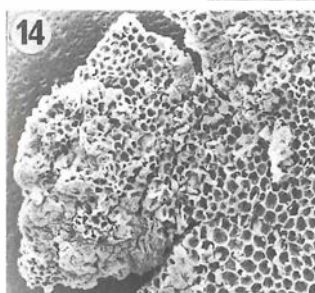
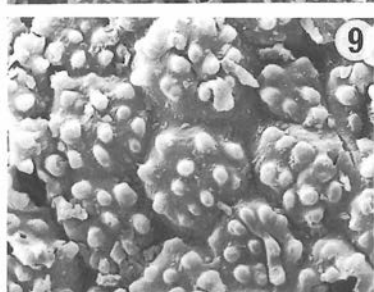
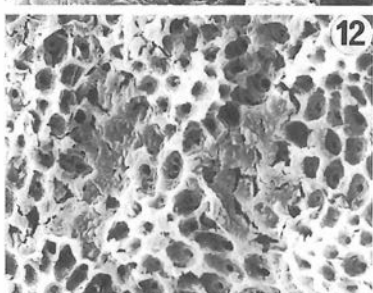
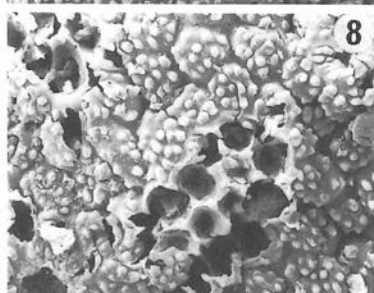
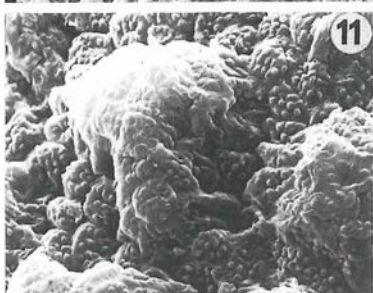
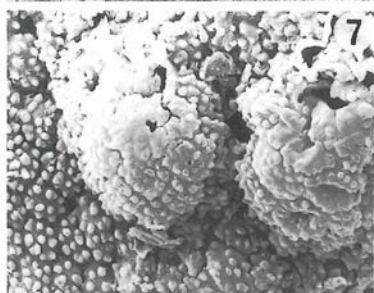
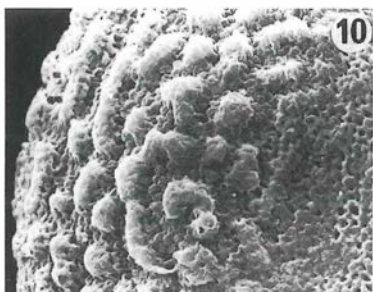
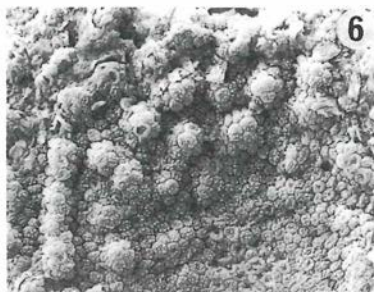
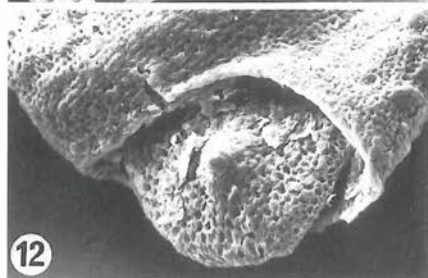
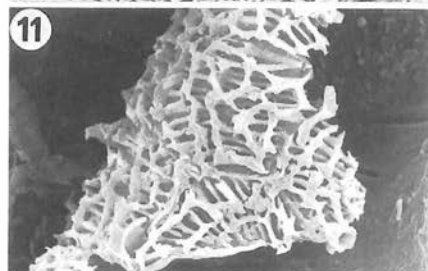
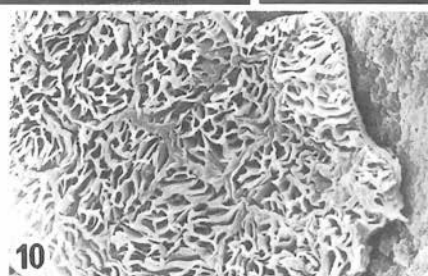
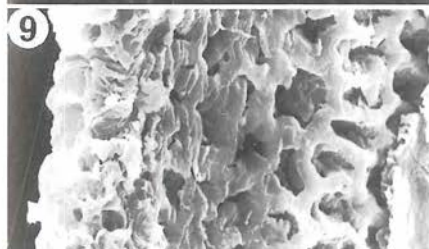
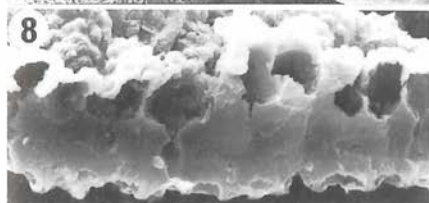
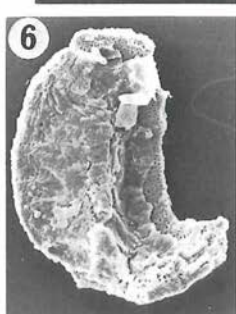
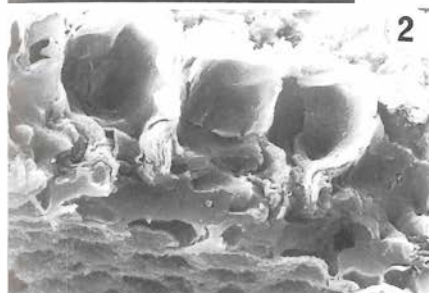
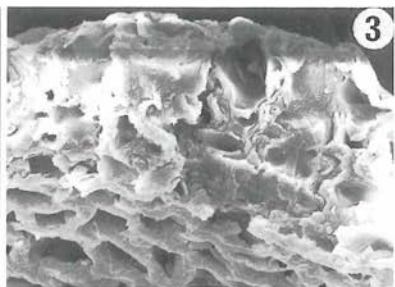
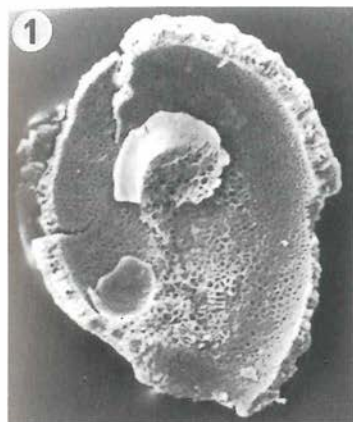


Plate 2

Melastomataceae seeds from Germany and Poland, for details of localities and description of material see text.

figs.1,2,11 from Kreuzau; figs.3,4 from Gozdnica; figs.5-10,12 from Konin.

- fig. 1 dissected seed showing internal organisation, operculum has detached from base of figure, longer limb at right, tegmen still present at base of shorter limb (chalaza) and at tip of condyle x40
- figs. 2,3 transverse fractures of testa x600
- fig. 4 fragment of seed showing internal organisation x40
- figs. 5,6 seed from pl.1 fig.4 dissected, the two portions not showing internal organisation clearly due to strong compression and distortion x40
- fig. 7 seed surface and transverse fracture of testa, underlying outer surface of tegmen also seen at lower left x300
- fig. 8 transverse fracture of testa x600
- fig. 9 transverse fracture of testa (left side), internal surface of testa showing polygonal pattern in detail, edge of tegmen (far right side) showing vertical thickenings in section and smooth inner surface x600
- fig. 10 outer surface of tegmen showing polygonal cell outlines and vertical thickenings, far right shows smooth inner surface of tegmen lining the embryo cavity x 600
- fig. 11 detail of tegmen x1250
- fig. 12 detail of outer convex surface of operculum from pl.1 fig.4 before dissection. Small indentation at left of operculum may indicate passage of raphe through to internal chalaza, tip of seed at right of operculum may indicate micropyle. x80.



Zur Pollenmorphologie von *Tricolporopollenites cingulum* und *Tricolporopollenites liblarensis*

Studies on pollen morphology of *Tricolporopollenites cingulum* and *Tricolporopollenites liblarensis*

Manfred ESCHIG

Institut für Paläontologie, Universitätsstraße 7/2, 1010 Wien, Österreich

mit 1 Tafel

Zusammenfassung

Schon seit langem werden den beiden Sammelarten *Tricolporopollenites cingulum* (R. POT.) THOMSON & PFLUG 1953 und *Tricolporopollenites liblarensis* (THOMSON in R. POT., THOMSON & THIERGART 1950) THOMSON & PFLUG 1953 fossile Pollenformen zugeordnet, die mit dem Lichtmikroskop (LM) nur ungenügend bestimmt werden können. Auf Grund lichtmikroskopischer Untersuchungen konnten die einzelnen Typen nur selten einer Formart zugeschrieben werden. Erst durch den routinemäßigen Einsatz des Rasterelektronenmikroskops (REM) soll eine bessere Bestimmung und Zuordnung einzelner Formen ermöglicht werden.

Summary

In the past the two formspecies *Tricolporopollenites cingulum* (R. POT.) THOMSON & PFLUG 1953 and *Tricolporopollenites liblarensis* (THOMSON in R. POT., THOMSON & THIERGART 1950) THOMSON & PFLUG 1953 have been determined by examination under the light-microscope. The identification of these pollen-grains on the basis of light-microscope-examination has, however, always been doubtful. This paper shows how the routine use of the scanning electron microscope leads to a better species-determination of these pollen-grains.

Einleitung

Bei der Bearbeitung einer mitteloligozänen Flora aus der Molassezone Niederösterreichs traten zu einem sehr hohen Prozentsatz kleine, tricolpate und tricolporate Pollenkörner auf. Da diese Palynomorphen einen sehr wesentlichen Anteil am Gesamtpollenspektrum darstellen, muß bei deren Bearbeitung und Bestimmung mit besonderer Sorgfalt vorgegangen werden.

Bei der systematischen und taxonomischen Zuordnung der einzelnen Pollenkörner liegt die größte Schwierigkeit darin, daß in der gängigen Literatur über die Zugehörigkeit dieser Sammelarten unterschiedlichste Meinungen vertreten werden; sind doch selbst die Autoren wie R. POTONIÉ, THOMSON & PFLUG, etc. bei ihren Bestimmungen und Zuordnungen äußerst uneinig.

Dies beruht wahrscheinlich auf der Tatsache, daß gerade bei der Bestimmung dieser Spezies die Bearbeitung mit dem LM nicht genügt; denn erst die Feindetails der Exinenoberflächen, die ausschließlich mit dem REM dargestellt werden können, ermöglichen eine genauere Bestimmung. Ziel dieser Arbeit ist anhand der beiden Formarten *Tricolporopollenites cingulum*

und *Tricolpopollenites liblarensis* zu zeigen, wie sehr sich Formen, die auf Grund lichtmikroskopischer Untersuchungen zu einer der beiden Gruppen zu stellen sind, nach der Betrachtung mit dem REM sehr wohl noch besser unterscheiden lassen.

Material und Methoden

Das fossile Probenmaterial stammt aus einer Bohrung, die bei Theiss, sechs Kilometer von Krems in Niederösterreich, abgetäuft wurde. Am SE-Rand der Böhmisches Masse erfolgte die Ablagerung oligozäner und miozäner Molassesedimente sowie von quartärem Löss und Schotter.

Bei den hier vorliegenden Proben handelt es sich vorwiegend um tonige und siltige Sedimente, die mittels Dinoflagellaten einem mitteloligozänen Alter zugeordnet werden können (NP 23).

Die Aufbereitung fossiler Palynomorphen gliedert sich in drei Stufen entsprechend den Beschreibungen von ERDTMAN (1934) und KLAUS (1972).

Im ersten Aufbereitungsgang werden mittels HCl und HF die anorganischen Anteile der Probe gelöst. Im organischen Aufbereitungsgang wird nach der von ERDTMAN (1934) beschriebenen Methode der Azetolyse vorgegangen.

Die bisherigen Aufbereitungsschritte ergeben zumeist einen noch stark mit mineralischen Rückständen kontaminierten Probenrest. Aus diesem Grund wird als abschließender Aufbereitungsgang die Schwereretrennung durchgeführt, deren Ziel die Trennung des mineralischen vom organischen Teil der Probe ist.

Von einer weiteren Anreicherung des Pollen- und Sporenmaterials durch eine Siebmethode, wie sie von verschiedenen Autoren beschrieben und durchgeführt wird (KAISER & ASHRAF, 1974, KIDSON & WILLIAMS, 1969), wurde in meinem Fall Abstand genommen. Ein Probeversuch mit einer Siebfolie der Maschenweite 10 μm ergab, daß eine große Anzahl von Pollen und Sporen nicht vom Sieb zurückgehalten wurde und so verloren ging. Vor allem besonders kleine Formen, deren Größe zwischen 8-15 μm liegt, waren davon betroffen.

Da aber in den untersuchten Proben zumeist Palynomorphe dieser Größenordnung den Hauptanteil ausmachen, hätte eine Siebmethode nicht nur zum Verlust dieser Formen, sondern auch zu vollkommen falschen Aussagen über die Zusammensetzung der Pollen- und Sporenspektren geführt.

Weiters wurden von Beginn an alle mit dem LM fotografierten Pollen und Sporen auch mit dem REM untersucht.

Eine routinemäßige Bearbeitung fossiler Pollen- und Sporenspektren mit LM und REM läßt sich, wie ZETTER (1989) beschreibt, durchaus rasch und zielführend bewerkstelligen. Erst die Kombination dieser beiden Untersuchungsmethoden ermöglicht es, einzelne Formen zu unterscheiden und in morphologische Gruppen zu gliedern.

Untersuchungsergebnisse

A) Formspezies *Tricolpopollenites liblarensis*

Dieser Pollentyp zeigt meist eine ellipsoide bis spindelförmige Umrißform oft mit abgeflachtem Polbereich. Die Länge der Polachse beträgt 10-30 μm , der Äquatorialdurchmesser liegt bei 8-12 μm . Die Colpen verlaufen \pm parallel und reichen bis in den Polbereich. Die Ektexine ist durch cerebroid ange-

ordnete Tectumelemente aufgebaut, denen Granulae aufsitzen, die auch zu kurzen Rugae verwachsen sein können (Taf. 1, Fig. 2, 3).

Die in Taf. 1, Fig. 4-6 abgebildete Pollenform ist durch ein welliges Tectum perforatum, dem Granulae aufsitzen, gekennzeichnet. Es scheint sich dabei um einen Erhaltungszustand der in Taf. 1, Fig. 1-3 dargestellten Form zu handeln. Wird die Ektexine nur geringfügig aberodiert, so werden cerebroide Tectumelemente abgeflacht, ehemals zu Rugae verwachsene Granulae erscheinen wieder als Granulae.

B) Formspezies *Tricolporopollenites cingulum*

Schon auf Grund des lichtmikroskopischen Befundes sind hier 2 Pollenformen zu unterscheiden. Allgemein zeigen diese Palynomorphen eine walzen- bis eiförmige Umrißform. Die Länge der Polachse variiert zwischen 12-28 μm , die des Äquatorialdurchmessers zwischen 8-12 μm . Die 3 Colpen verlaufen bis in den Polbereich. Die Dicke der Exine beträgt 1,2-1,5 μm und das Verhältnis von Endexine zu Ektexine beträgt 1:5. Bei einer ersten Pollenform erscheint die Ektexine im LM (Taf. 1, Fig. 7) schwach intrarugulat, im REM (Taf. 1, Fig. 8, 9) zeigt sich ein "Mikroreticulum", das aus stark verdrehten, stäbchenförmigen Tectumelementen aufgebaut ist. Die in Taf. 1, Fig. 10-12 abgebildete zweite Pollenform ist im LM durch eine psilate Ektexine charakterisiert, im REM zeigt sich ein Tectum perforatum mit stäbchenförmig eng verwobenen Tectumelementen.

Diskussion

Die Erstbeschreibung der beiden Sammelarten *Tricolporopollenites cingulum* (R. POT.) TH. & PF. 1953 und *Tricolporopollenites liblarensis* (THOMSON in R. POT., THOMSON & THIERGART 1950) TH. & PF. 1953 basieren ausschließlich auf lichtmikroskopischen Untersuchungen, und daran hat sich bis heute nur sehr wenig geändert.

Im Rahmen meiner Diplomarbeit habe ich diese Formen auch mit dem REM näher untersucht. Die bisherigen Ergebnisse zeigen eine große Formenvielfalt im Bereich dieser beiden Sammelarten.

Von diesen Ergebnissen ausgehend ergibt sich die Notwendigkeit diese Formarten mittels kombinierter lichtmikroskopischer und rasterelektronenmikroskopischer Untersuchungsmethode neu zu definieren.

Ein Versuch in diese Richtung ist der Vergleich und die Zuordnung der einzelnen Formen mittels LM. Danach würde die hier beschriebene Formspezies *Tricolporopollenites* sp. (Taf. 1, Fig. 1) am ehesten dem von POTONIÉ (1934; Taf. 3, Fig. 15) erstbeschriebenen *Pollenites quisqualis* n. sp., dem von THOMSON (1950; Taf. B, Fig. 25) dargestellten *Quercoidites microhenrici* (R. POT.), und dem von THIELE-PFEIFFER (1989; Taf. 10, Fig. 55-57) abgebildeten *Tricolporopollenites quisqualis* entsprechen.

Die Form *Tricolporopollenites cingulum pusillus* (R. POT.) TH. & PF. 1953 (Taf. 1, Fig. 10-12) entspricht meiner Meinung nach dem von THOMSON & PFLUG (1953; Taf. 12, Fig. 34-39) abgebildeten *Tricolporopollenites cingulum pusillus* (R. POT. 1931) THOMSON & PFLUG 1953 ssp. *pusillus* (R. POT. 1934) THOMSON & PFLUG 1953, und wie er von ZETTER (1991; Taf. 5, Fig. 13-15) auch mit dem REM dargestellt wurde.

Die hier diskutierten Pollenformen stellen nur eine Auswahl der bisherigen Untersuchungen dar und sind als Ausgangspunkt für eine weitere Bearbeitung zu betrachten.

Wurden diese Formen in der Literatur immer als stratigraphische Durchläufer bezeichnet, so ist nach meinen Erkenntnissen die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß sich in diesen Sammelarten auch Formen "verstecken", die sicherlich auch stratigraphisch verwertbar wären, würde man ihre Morphologie besser kennen.

Literatur

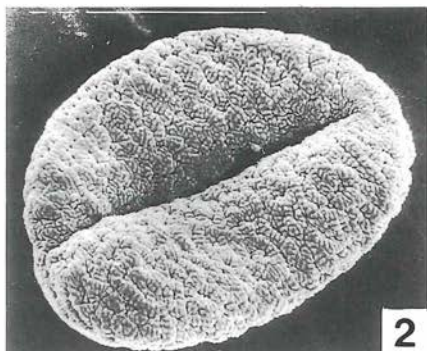
- DRAXLER, I. & ZETTER, R. 1991. Palynologische Untersuchungen in den mittelmiozänen Hochriegelschichten (Süßwasserschichten) von Weingraben (Gemeinde Kaisersdorf, Burgenland, Österreich).- Jubiläumsschrift 20 Jahre Geolog. Zusammenarbeit Österreich-Ungarn, Teil 1: 71-92.- Wien.
- ERDTMAN, G. 1934. Literature on pollen statistics and related topics publ. 1932, 1933.- Geol. Fören-Stockh. Förh., **56**.- Stockholm.
- KAISER, H. & ASHRAF, R. 1974. Gewinnung und Präparation fossiler Sporen und Pollen sowie anderer Palynomorphae unter besonderer Berücksichtigung der Siebmethode.- Geol. Jb.A, **25**: 85-114.- Hannover.
- KIDSON, E.J. & WILLIAMS, G.L. 1969. Concentration of Palynomorphs by use of Sieves.- Oklahoma Geol. Notes, **29**, 5: 117-119.- Oklahoma.
- KLAUS, W. 1972. Zur Aufbereitungstechnik und Stratigraphie von Trias-Sporen.- Mitt. Ges.Geol. Bergbaustud., **21**: 427-435.- Wien.
- POTONIÉ, R. 1931. Pollenformen der miocänen Braunkohle (2. Mitteilg.).- Sitz.-Ber. Ges. Naturfr. Fr. Berlin Nr. 1-3: 24-29.- Berlin.
- " - 1934. Zur Mikrobotanik des eozänen Humodils des Geiseltals.- Arb. Inst., Paläobot. u. Petrogr. Brennst. Preuß.Geol. L.-A., **4**: 25-125.- Berlin.
- POTONIÉ, R., THOMSON, P.W. & THIERGART, F. 1950. Zur Nomenklatur und Klassifikation der neogenen Sporomorphae (Pollen und Sporen). - Geol.Jb., **65**: 35-69.- Hannover.
- THIELE-PFEIFFER, H. 1989. Die Mikroflora aus dem mitteleozänen Ölschiefer von Messel bei Darmstadt.- Palaeontogr. B, **211**: 1-86.- Stuttgart.
- THOMSON, P.W. & PFLUG, H. 1953. Pollen und Sporen des mitteleuropäischen Tertiärs.- Palaeontogr. B, **94**: 1-138.- Stuttgart.
- ZETTER, R. 1989. Methodik und Bedeutung einer routinemäßig kombinierten lichtmikroskopischen und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung fossiler Mikroflora.- Cour.Forsch.- Inst. Senckenberg, **109**: 41-50.- Frankfurt am Main.

Tafel 1

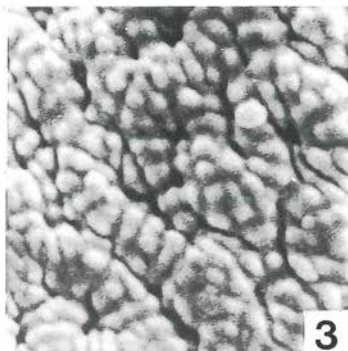
- Fig. 1 - 3 *Tricolpopollenites* sp. TH. & PF. 1953
 Fig. 1 Äquatorialansicht; LM x800
 Fig. 2 Äquatorialansicht; REM x2400
 Fig. 3 Cerebroide Tectumelemente mit Granulae und Rugae; REM x11000
- Fig. 4 - 6 *Tricolpopollenites* sp. TH. & PF. 1953
 Fig. 4 Äquatorialansicht; LM x800
 Fig. 5 Äquatorialansicht; REM x2900
 Fig. 6 Tectum perforatum mit Granulae; REM x11000
- Fig. 7 - 9 *Tricolporopollenites cingulum* (R. POT.) TH. & PF. 1953
 Fig. 7 Äquatorialansicht; LM x800
 Fig. 8 Äquatorialansicht; REM x3000
 Fig. 9 "Mikroreticulum" aus stark verdrehten Tectumelementen; REM x11000
- Fig. 10 - 12 *Tricolporopollenites cingulum pusillus* (R. POT.) TH. & PF. 1953
 Fig. 10 Äquatorialansicht; LM x800
 Fig. 11 Äquatorialansicht; REM x3800
 Fig. 12 Tectum perforatum mit stäbchenförmig eng verwobenen Tectumelementen; REM x11000



1



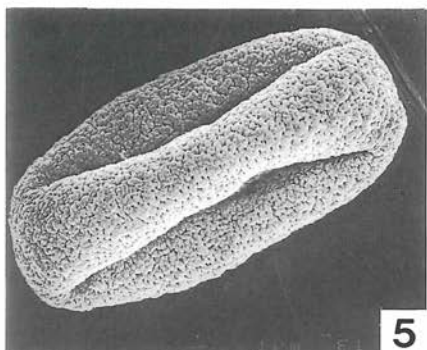
2



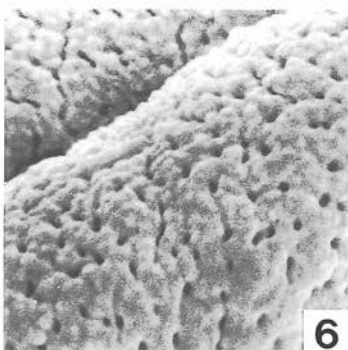
3



4



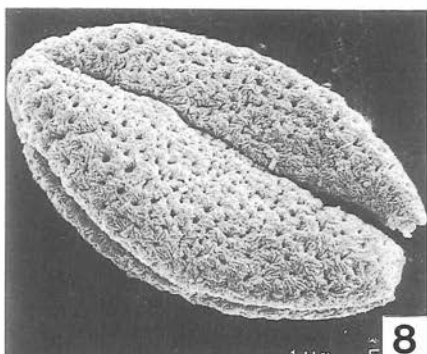
5



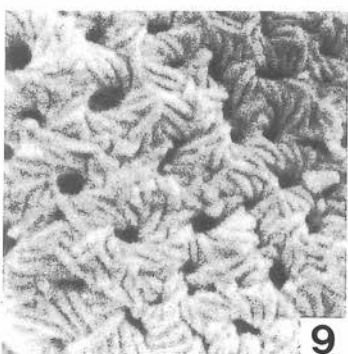
6



7



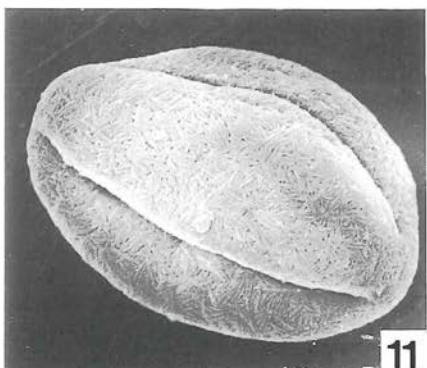
8



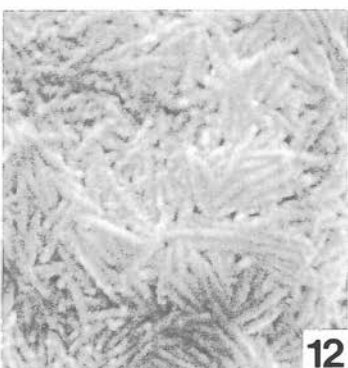
9



10



11



12

Les forêts marécageuses du Miocène supérieur de Roumanie: un paléobiotope d'exception et sa végétation dans le Miocène supérieur de l'ouest de la Roumanie

Razvan GIVULESCU

Donathstr. 17/M2/66, 3400 Cluj-Napoca, Roumanie

avec 1 figure

Introduction

Dans la succession stratigraphique et sédimentaire du Miocène supérieur, le Pontien inférieur (et nous nous référons à ce que l'on désignait auparavant "Pannonien F") représente un moment géologique d'exception. L'instauration du Pontien inférieur représente le commencement d'une série de dérèglement de la subsidence, normale jusqu'à ce moment, dérèglements dont la conséquence est l'apparition d'un nouveau paléomilieu y compris la sédimentation afférente. Ainsi nous avons affaire dans la colonne stratigraphique du Miocène supérieur à un phénomène singulier, spécifique à ce moment géologique. La subsidence, normale jusqu'au commencement du Pontien inférieur, se ralentit subitement, ralentissement qui aboutit même à un arrêt presque total pendant des intervalles de temps plus ou moins longs. Quant au paléomilieu, la conséquence de la désorganisation de la subsidence est le remplacement du faciès saumâtre - limnique fossilifère du lac Pontien par un faciès marécageux: ce dernier correspond à un paléomilieu très favorable au développement et à la prolifération d'une forêt marécageuse très caractéristique qui s'installe pendant le Pontien inférieur dans la partie occidentale de la Roumanie, précisément à l'est du Bassin Pannonique, à proximité des Monts Apuseni. Nous n'avons pas la prétention de présenter des nouveautés paléobotanique dans la paléoassociation de ce paléomilieu. De pareilles associations sont connues dans la littérature paléobotanique sous différentes dénominations, à savoir: "Sumpfwald aus *Glyptostrobus europaeus* und Monocotylen" (WEYLAND 1934), "*Glyptostrobus*-Bruchwald", "Erlensumpfwald" (ANDRÉANSZKY 1959), "*Glyptostrobus*-*Myrica*-Sumpfwald" (ANDRÉANSZKY 1964), "*Glyptostrobus*-*Alnus*-*Buettneriophyllum*-Assoziation" (KNOBLOCH & KVACEK 1965). Toutes les associations que nous venons de citer ci-dessus sont fréquentes pendant tout le Miocène et, fait très important, elles représentent des apparitions locales. Le fait nouveau que nous présentons concerne d'une part l'apparition de ce paléofaciès de marécages pendant une période bien précise du point de vue géologique et, d'autre part, son extension sur une grande superficie dans l'ouest de la Roumanie.

Le paléofaciès de marécages du Pontien inférieur

En vérité il s'agit d'une zone longue d'environ 300 km, dont la largeur varie entre 15 et 50 km, zone située dans cinq bassins, à savoir du N. au S.: Bassin de Baia Mare, Bassin d'Oas, Bassin de Simleu, Bassin d'Oradea et enfin Bassin de Lugoj. Ce paléofaciès marécageux, avec sa végétation génératrice de charbon, occupe simultanément ces bassins où il renferme de multiples assises de charbons.

Nous ne pouvons pas nous prononcer en toute certitude sur le paléomilieu du Pontien inférieur. Un tel milieu n'existe pas aujourd'hui. Néanmoins une comparaison avec l'actuel est pourtant possible et nous considérons qu'on pourrait envisager dans ce but deux régions actuelles: d'une part les zones marécages ou "swamps" à *Taxodium* du delta du Mississippi, Floride, Géorgie et Caroline du nord, et d'autre part la région des marécages à *Glyptostrobus* du delta Xijiang ou du "swampy lowlands" du Guangdong et Guangxi, Hainan. Il s'agit dans le premier cas de larges zones submersibles, de profondeur différente où le sol est couvert presque constamment par la nappe d'eau, à sol tourbeux riche en matières nutritives, à tourbe au Ph 3,5-5, zones qui peuvent être interrompues par des portions de terre ferme. Ce biotope abrite une phytocoénose spécifique, à savoir divers types de marécages: Riedmoor, Buschmoor (marécages à Monocotylédones et marécages à buissons) ou une forêt marécageuse dominée par *Nyssa* et *Taxodium*. C'est à peu près ainsi que l'on doit s'imaginer la situation dans la zone mentionnée ci-dessus: des marécages plus ou moins étendus dont l'aspect varie en fonction de la subsidence, celle-ci conditionnant la profondeur de l'eau et ainsi le type de la tourbière et la végétation en cause. La subsidence conditionne en même temps la durée de la tourbière. Ce que l'on désigne à présent comme un "Sumpfwald" est une forêt marécageuse à *Nyssa* et à *Taxodium*; pendant le Pontien inférieur on devait avoir une forêt comparable mais qui comprenait une association typique formée d'un à trois taxons fondamentaux: *Glyptostrobus europaeus*, *Alnus cecropiaefolia* et *Byttneriophyllum tiliaefolium*. Tout comme la forêt marécageuse actuelle, cette association est caractérisée par un nombre réduit de taxons, mais avec un nombre très grand d'individus. Dans cette association on peut trouver encore *Osmunda*, *Betula*, *Banisteriaecarpum* et *Cannophyllites*.

Une succincte présentation des associations des forêts marécageuses sera donnée pour chacun des bassins mentionnés ci-dessus:

Le Bassin de Baia Mare, au nord, est caractérisé par *Alnus cecropiaefolia* et *Byttneriophyllum tiliaefolium*, celui-ci en grande quantité. On y trouve encore *Banisteriaecarpum giganteum*, *Ulmus* sp., *Betula macrophylla*, *Cannophyllites stiriacus*.

Le Bassin d'Oas: *Glyptostrobus europaeus*, *Alnus cecropiaefolia*, *Byttneriophyllum tiliaefolium*, *Banisteriaecarpum giganteum*, *Salix macrophylla*, *Acer tricuspidatum*.

Le Bassin de Simleu est dominé par l'association *Byttneriophyllum-Alnus*, puis *Glyptostrobus*, *Betula macrophylla*, *Osmunda parschlugiana*, *Acer tricuspidatum*. A mentionner encore *Myricipites rurensis* et *Betulaepollenites betuloides*.

Le Bassin d'Oradea, connu seulement sur la base de l'analyse palynologique, est caractérisé par la prédominance du pollen d'*Alnus*, alors qu'au contraire les Taxodiacées sont très réduites.

Enfin, au sud, le Bassin de Lugo est caractérisé surtout par la présence massive de *Byttneriophyllum* associé à *Alnus* et maintes fois aussi à *Glyptostrobus*.

A souligner que les paléobiocoénoses mentionnées sont spécifiques du Pontien inférieur. Quoique l'on connaisse des faciès à charbons dans le Miocène, c'est seulement à ce niveau qu'elles sont typiques et surtout généralisées. On doit, en tout probabilité, admettre dans cette gigantesque forêt marécageuse du Pontien inférieur l'existence de facteurs d'un paléomilieu spécifique qui ont favorisé non seulement la formation de cette paléobiocoénose, mais surtout le développement de quelques taxons à un

niveau d'abondance inconnu dans des autres gisements. Ainsi l'examen du toit du gisement à charbons de Sinersig, dans le Bassin de Lugoï, a permis de calculer l'existence de quelques milliards de feuilles de *Byttneriophyllum*. La même situation peut être trouvée à Derna, dans le Bassin de Simleu. On peut donc affirmer, quant à cette paléocoénose qu'il s'agit dans ce cas d'une paléoassociation spécifique du faciès charbonneux du Pontien inférieur, faciès dont on ne connaît pas de correspondant actuel.

Comparaison avec des espèces actuelles

Au plus, vu la triade *Glyptostrobus-Alnus-Byttneriophyllum*, seulement le premier peut être mis en relation avec l'actuel *Glyptostrobus pensilis* - *G. heterophyllum* de Chine.

Pour les deux suivants, on ne connaît pas de correspondants actuels comparables. En ce qui concerne *Byttneriophyllum*, KNOBLOCH & KVACEK (1965) considèrent qu'il peut être comparé du point de vue de l'anatomie de la cuticule au *Byttneria aspera*, arbre vivant dans la "Evergreen broad leaved forest formation". Il s'agit donc d'un arbre qui se développe dans un milieu normal qui n'a aucune contingence avec le paléomilieu marécageux décrit ci-dessus. D'autre part TICLEANU (1989) est d'avis qu'il s'agissait d'un arbre de hauteur moyenne, à large couronne, à tronc solide qui vivait sur un sol tourbeux riche en acides humiques, sol probablement inondé temporairement.

Byttneriophyllum a disparu de la végétation européenne au moment de la disparition des faciès tourbeux et partiellement inondés qui favorisaient la germination de la semence.

Enfin, la troisième espèce, *Alnus cecropiaefolia*, ne nous fournit aucun élément de référence. On ne connaît aucun taxon actuel correspondant mais nous savons d'après KNOBLOCH (1969) qu'il formait souvent des peuplements monospécifiques dans les faciès marécageux, dont le Ph favorisait probablement sa propagation. Selon toute probabilité il s'agit aussi d'un taxon disparu.

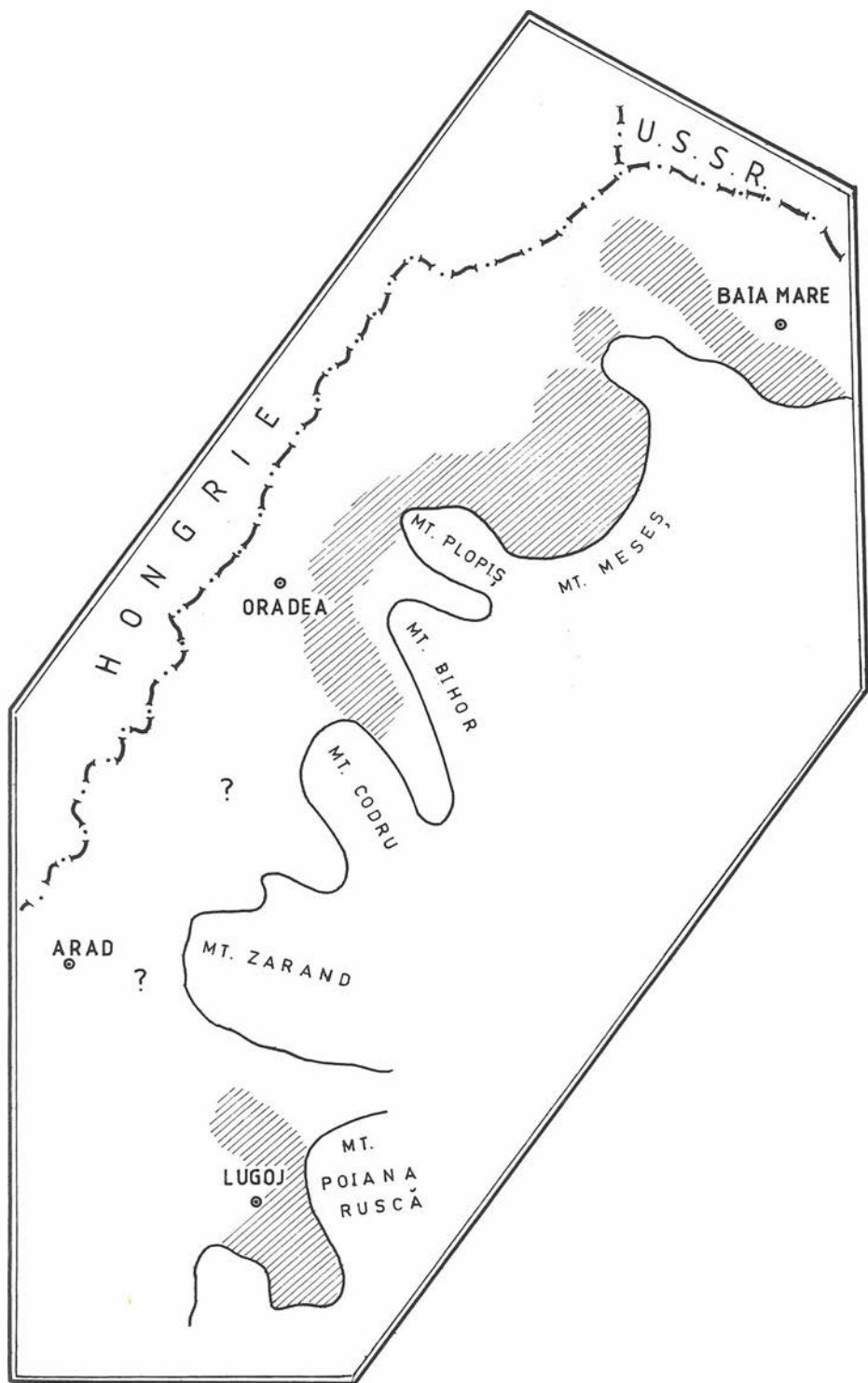
Quant à l'actuel *Glyptostrobus heterophyllum*, le correspondant indubitable du *Glyptostrobus europaeus*, il représente d'après WANG (1961) une espèce endémique dans le faciès de la "Evergreen broad leaved forest formation", mais il vit dans les "swamps", donc dans un habitat similaire à celui de *Taxodium*. *Glyptostrobus heterophyllum* est le seul témoin actuel de la triade *Glyptostrobus-Alnus-Byttneriophyllum* qui pousse dans le même milieu que son ancêtre.

Enfin, il faut souligner que le début du Pontien supérieur est caractérisé par une normalisation de la subsidence, à savoir une transgression qui supprime le faciès marécageux et sa paléovégétation si particulière. Celle-ci s'installe pour survivre dans une dernière phase au-delà des Carpates méridionales, à savoir dans la Valachie occidentale où elle subsistera dans l'intervalle Pontien supérieur - Dacien - Romanien inférieur.

Littérature

- KNOBLOCH, E. & KVACEK, Z. 1965. *Byttneriophyllum tiliaefolium* (BRAUN) KNOBLOCH et KVACEK in den tertiären Floren der Nordhalbkugel.- Sb. geol. ved. paleont., **5**: 123-166.- Praha.
- KNOBLOCH, E. 1969. Tertiäre Floren von Mähren.- Moravske Mus. Brno: 1-201.- Brno.
- MAI, H.D. 1981. Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär.- Flora, **171**: 525-552.- Berlin.
- TICLEANU, N. 1989. Nouvelles données sur la taxonomie, l'habitat et l'écologie des taxons *Byttneriophyllum tiliaefolium* (BRAUN) KNOBLOCH et KVACEK et *Banisteriaecarpum giganteum* GOEPPERT n. comb.- Studia Univ. Babeş-Bolyai, geol. geogr., **34**, 2: 83-87.- Cluj-Napoca.
- WANG, Chi-Wu. 1961. The forests of China.- Maria Moors Cabot Found., **5**: 1-313.- Cambridge, Mass.

fig. 1: Explication de la carte: L'aspect paléogéographique de l'ouest de la Roumanie pendant le Pontien inférieur. Echelle 1 : 1.500.000
 ligne noire: rivage du lac du Pontien inférieur, hachures: forêts marécageuses



A palaeoflora of zonal vegetation from the Egerian (Upper Oligocene) of Pomaz, Hungary

Lilla HABLY

Hungarian Natural History Museum, Botanical Dept., Pf. 222, H -1476-Budapest, Hungary

with 1 plate

Introduction

The locality Kartalja in the vicinity of the village of Pomaz, approximately 10 km northwest of Budapest, has been known for its mollusc fauna since the 19th century (KOCH, 1871). The sequence consisting of clay, siltstone, and sandstone was studied by BALDI (1965, 1973), who determined its Egerian (Late Oligocene) age using the mollusc fauna. The nannoplankton stratigraphy of the section was developed by NAGYMAROSY. He assigned the beds with plant remains to the NP 25, based on the co-occurrence of *Triquetrorabdulus carinatus* (which first appears at the base of the NP 25 zone at palaeolatitudes comparable to our present latitude) and *Helicopontosphaera recta* (which last appears at the end of the NP 25 zone).

The presence of leaf prints (*Sequoia* and *Cinnamomum*) was first mentioned by BALDI (1965). Some 20 years later a detailed collection yielded nearly 900 specimens from the lower bed with plant remains. The upper floral horizon is far less fossiliferous.

The composition of the flora

The number of pteridophytes is insignificant. Only one fern species, *Pronephrium stiriacum*, is represented by a single fragmentary specimen. Gymnosperms are also subordinate; only a few shoot fragments of *Taxodium dubium* and *Sequoia abietina* were found.

The vast majority of the flora consists of angiosperms. Lauraceae (26,6%) is the most abundant family, represented by numerous species of several genera. Different species of *Daphnogene* (210 specimens) are dominant. Characteristically for the Egerian floras, forms with large leaves such as *D. cinnamomifolia* (23) and *D. polymorpha* (10) are common. However, *D. lanceolata* (49) and *D. bilinica* (23) are also significant.

The most common constituents of the flora are leaflets of *Palaeocarya orsbergensis* (21,2%). Similarly abundant are the leaf prints of *Ulmus pyramidalis* (19,6%). The family Platanaceae (7,1%) is represented by two species. Unlike at most other localities, *Platanus fraxinifolia* (47) is more common here than *P. neptuni* (11). The presence of Leguminosae (7,7%) is notable. Both fruits (29) and leaves or leaflets were found. A peculiar leaflet, "*Colutea*" *kvaceki* n. sp., most probably belonging to Leguminosae, is known from this locality only. *Ulmus pyramidalis*, which as in other Egerian localities is one of the dominant species of the flora, is the only significant Arctotertiary element. Apart from this, only one more Arctotertiary species was found; it constituted an accessory element.

Systematic description

"*Colutea*" kvaceki n. sp.

Holotype: No.BP. 86.331.2.

Type locality: Kartalja, Pomaz.

Etymology: Named in honour of Dr. Zlatko KVACEK (Prague), a preeminent palaeobotanist.

Material: BP.86.330.2, 86.331.2, 86.332.1., 86.356.2., 86.364.1., 86.457.2., 86.464.1., 86.465.2., 86.467.2., 86.468.1., 86.469.1., 86.471.1., 86.476.1., 86.477.1., 86.480.2., 86.495.1., 86.496.1., 86.497.1., 86.507.1., 86.519.1., 86.539.2., 86.651.1., 86.657.2., 86.669.2., 86.676.2., 86.686.2.

Locality: Kartalja, Pomaz

Description: Obovate leaflets, 1.8 to 4.1 cm in length and 1.0 to 2.5 cm in width. Apex rounded or very rarely retuse, base decurrent. Petiole short, margin of leaflet entire. Venation camptodromous, secondary veins widely spaced, surrounding a dense web of finer veins.

Discussion: The leaflets show greatest resemblance to the obovate specimens illustrated by HEER (1859), described as *Colutea macrophylla* (pl. 132, figs. 43-46, non 46b), *Colutea salteri* (pl. 132, figs.47-57), and "*Colutea*" *antiqua* (pl. 132, figs. 60-61). "*Colutea*" *kvaceki* n. sp. is mostly rounded or retuse but never deeply incised. It also differs by its consistently decurrent base, which is not always visible on HEER's specimens.Modern *Colutea* species are distributed in China and Southeast Asia as well as in the Caucasus. Some species occur at high altitude, between 1600 and 2000 m above sea level. Others prefer humid, subtropical or tropical habitats.**Implications on the vegetation and palaeoclimate**The composition of the palaeoflora indicates the lack of swamp elements. *Ulmus pyramidalis* is the only species of the riparian forest.The assemblage is dominated by species of trees and bushes of a mesophyllous forest. The foliage level of the multilevel forest was composed of *Palaeocarya orsbergensis*, *Platanus neptuni*, and *P. fraxinifolia* as well as Leguminosae and species of *Quercus*. Lauraceae and species of *Daphnogene* dominated the bush level, where probably several species of Leguminosae were also present along with "*Rhamnus*" *warthae*, a characteristic Egerian species. Relatively little information is available on the grass level; only one fern species was found. Unlike in several coeval Egerian palaeofloras (e.g. Vértesszölös, Zsil Valley), no liana level was developed.

The palaeoflora is indicative of a mesophyllous forest vegetation which is not primarily determined by local edaphic factors. Hence it is assumed that the assemblage represents an Egerian zonal vegetation.

The studied palaeoflora shows great similarity to other Egerian palaeofloras of the Central Paratethys. A comparison of five localities using GREGOR'S (1982) method provided the following results.

Kesztlöc (HABLY 1988)	abehim
Nagysap (HABLY 1989)	abem
Csörög	abem
Vertesszölös (HABLY 1990)	abeimx
Pomaz (this study)	abehimv

Abem is the common element of all floras, containing cinnamomoids, lauroids, myricoids, and carpinoids. In this case, *Platanus neptuni* and *P. fraxinifolia* account for almost all the myricoids, whereas carpinoids consist almost exclusively of *Ulmus pyramidalis*.

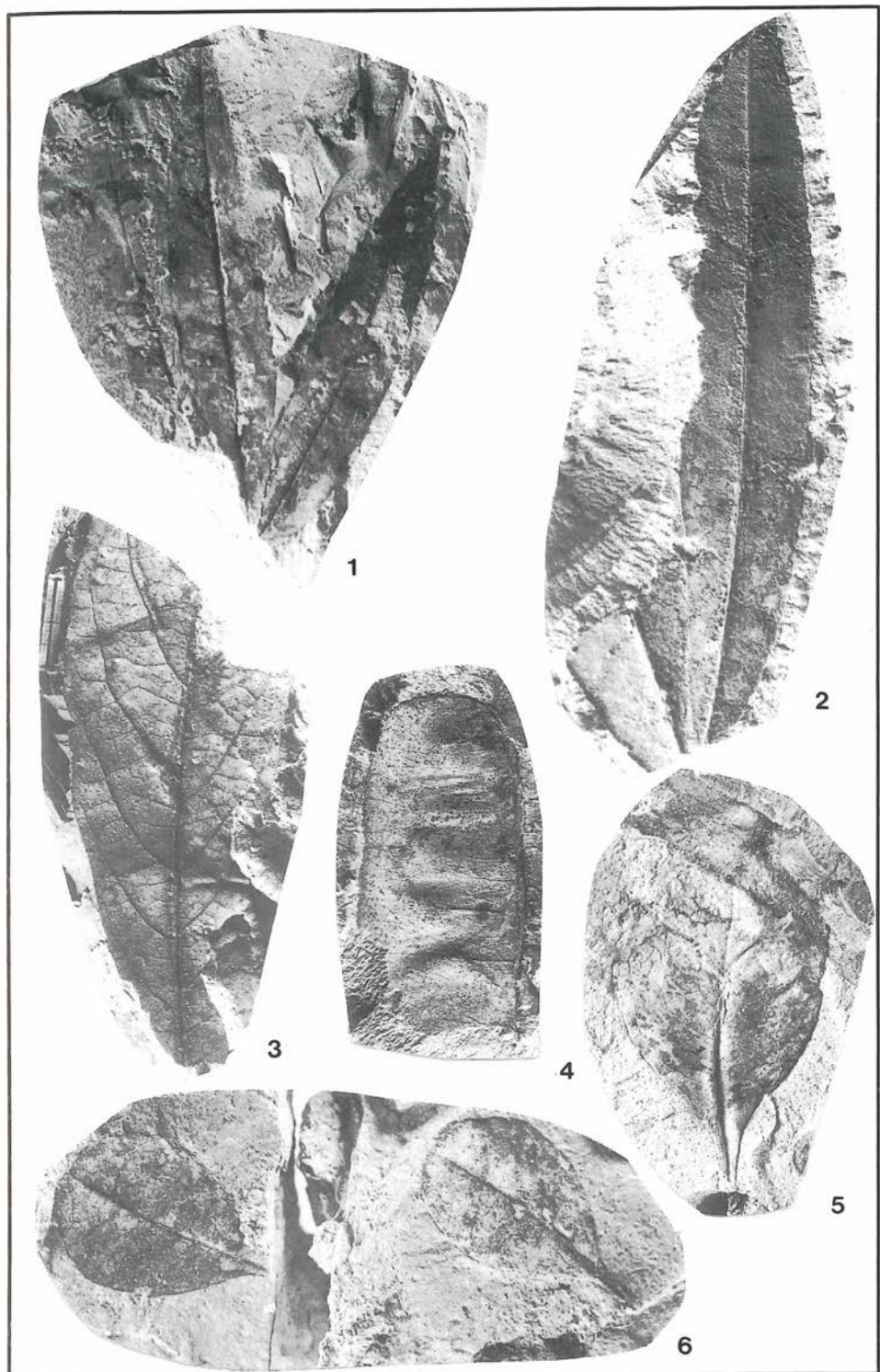
All three major floras contain h and i elements, i.e. leguminosoids and quercoids as well. The palaeoflora of the Zsil Valley (STAUB, 1887) shows largely the same composition. There are also many similarities to the palaeoflora of Linz (KOVAR, 1982) in which, however, many younger elements already occur.

References

- BALDI, T. 1965. The stratigraphic and palaeogeographic relations of the Upper Oligocene Pectunculus - and Cyrena beds in the Dunazug Mountains. - Földt. közl., **95**(4): 423-436. - Budapest.
- " - 1973. Mollusc fauna of the Hungarian Upper Oligocene (Egerian). - Akadémiai Kiado, 511 pp. - Budapest.
- HEER, O. 1859. Die tertiäre Flora der Schweiz. III. - Winterthur.
- GREGOR, J. 1982. Eine Methode der ökologisch-stratigraphischen Darstellung und Einordnung von Blattfloren unter spezieller Berücksichtigung der Tertiär-Alagerungen Bayerns. - Verh. Geol. Bundesanst., **2**: 5-19. - Wien.
- HABLY, L. 1988. Egerian fossil flora from Kesztlöc, NW Hungary. - Stud. bot. hung., **20**: 33-61. - Budapest.
- HABLY, L. 1989. The Oligocene flora of Nagysap. - Fragmenta Mineral. Palaeont., **14**: 83-99. - Budapest.
- HABLY, L. 1990. Egerian plant fossils from Vertesszölös, NW Hungary. - Stud. bot. hung., **22**: 3-78. - Budapest.
- KOCH, A. 1871. Geological description of the Szentendre, Visegrad and Pilis Mountains. - Földt. Int. Evk., **1**: 1-60. - Budapest.
- KOVAR, J. 1982. Eine Blätter-Flora des Egerien (Ober-Oligozän) aus marinen Sedimenten der Zentralen Paratethys im Linzer Raum (Österreich). - Beitr. Paläont. Österr., **9**: 1-134. - Wien.
- STAUB, M. 1887. Die aquitanische Flora des Zsilthales im Comitatus Hunyad. - Jb. Kgl. Ung. Geol. Anst., **7**(6): 223-417. - Budapest.

Plate 1

- Fig. 1 *Platanus fraxinifolia*, 86.115., x1.5
Fig. 2 *Platanus fraxinifolia*, 86.116.2, x1.5
Fig. 3 "*Rhamnus*" *warthae*, 86.373.2., x0.7
Fig. 4 *Leguminocarpon* sp., 86.342.2., x1.5
Fig. 5 "*Colutea*" *kvaceki* sp. n., 86.457.1, x2
Fig. 6 "*Colutea*" *kvaceki* sp. n., holotype, 86.331.2, x2



Palynological investigations in the Swiss Molasse Basin: first results from the USM (Lower Freshwater Molasse, Oligocene to Early Miocene)

Magda KONZALOVA¹ & Jean-Pierre BERGER²

¹ Geological Institute of the Czechoslovak Academy of Science, Suchbát, Rozvojova 135, 16500 Praha 6, CSFR

² Institut de Géologie, Université de Fribourg, CH-1700 Fribourg, Switzerland

with 1 figure and 1 plate

Introduction

The present paper summarizes new data obtained from the palynological study of various localities in the Lower Freshwater Molasse (Oligocene and Early Miocene) of Western Switzerland (fig. 1). The fossiliferous layers are composed of silty marls, marls and clays intercalated within the clastic sediments of the Molasse complex. Details concerning the geological, palaeobotanical and biostratigraphical situation of these localities have been published by BERGER (1986, 1989 a, b).

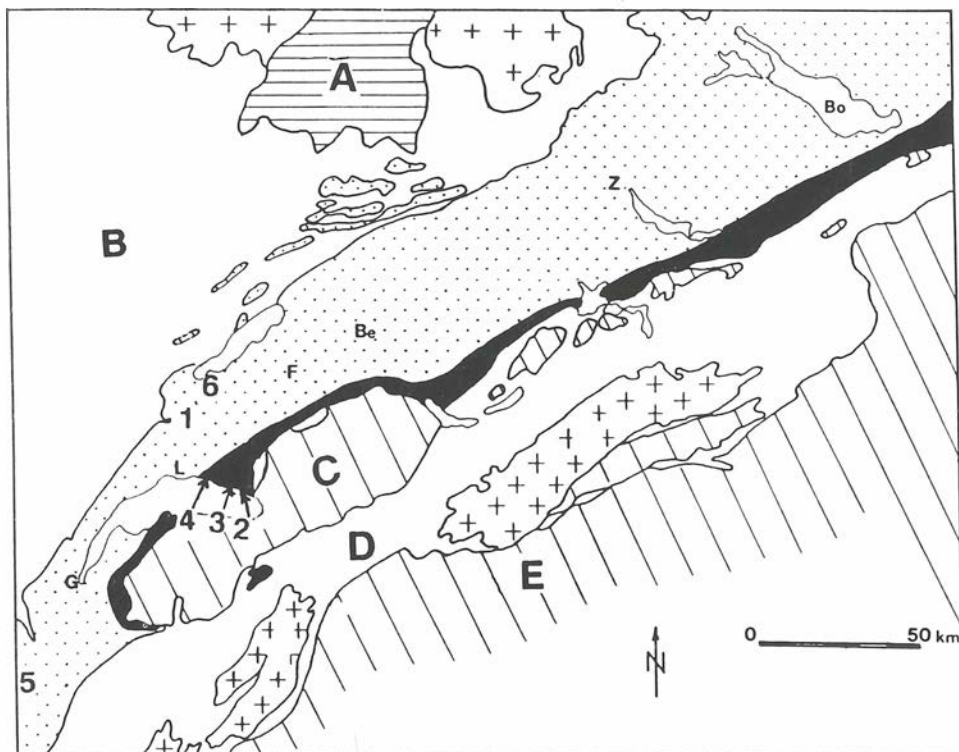


fig. 1: Major structural divisions of Switzerland and position of the palynomorph localities.

Modified from BERGER 1989 a.

Geography: G Geneva, L Lausanne, F Fribourg, Be Bern, Z Zürich, Bo Bodensee
Structural divisions: A Rhine Graben, B Jura Mountains, C Prealps, D Helvetic & Ultrahelvetic, E Penninic & Austroalpine. The "Molasse du Plateau" is indicated with points and "Subalpine Molasse" is indicated in black. Studied localities with palynomorphs: 1 Veyron, 2 Rivaz-Monod, 3 Ogoz, 4 Rochette, 5 Lovagny, 6 Flonzel.

Palynological assemblages

1. Veyron

Sample: Veyron 1.13.1.

Lithostratigraphy: Molasse du Plateau: "Untere bunte Mergel "

Biostratigraphy: MP 27 (ENGESSER 1990) "Middle" Oligocene

Palaeobotany: poorly preserved leaves (?*Myrica*, cinnamomoid , ?*Taxodiaceae*) and a half seed of *Stratiotes*.

The environment was not favourable for good preservation of the plant microfossils. The "assemblage" is composed of single specimens only, and the exines are rather poorly preserved. The rare occurrence of the following taxa was recorded:

Leiotriletes cf. *wolffii* KR., Pinaceae (*Pityosporites* sp., *Pityosporites* ex gr. *labdacus* (POT.) TH. & PF.); Taxodiaceae-Cupressaceae (*Inaperturopollenites concedipites* (WODEH.) KR.); Palmae (aff. *Arecipites* sp.); ?Poaceae (?*Monooporopollenites* sp.); Ephedraceae (*Ephedripites* sp.); *Alnus*: (*Alnipollenites verus* (POT.) POT.); *Carpinus* (*Carpinuspollenites carpinoides* (PF. in TH. & PF.) NAGY); incertae sedis (*Tricolporopollenites* sp.).

Within charcoal splitters, poorly preserved fragments of *Pediastrum* have been found.

Redeposited specimens from the Mesozoic are present: cf. *Lunatisporites*, *Foveasporis* sp. and others.

2. Rivaz-Monod

Samples Monod 688, Monod 924 and Monod 938.

Lithostratigraphy: Subalpine Molasse: "Poudingues du Pélerin" (FASEL 1986)

Biostratigraphy: MP 27 (indirect correlation), "Middle" Oligocene.

Palaeobotany: very well known locality published by HEER 1855, recently discussed by BERGER (1989 b). The detailed revision of leaves and fruits is in progress (WALTHER & BERGER).

Pollen of *Alnus* are most frequent. 5- and 6-porate forms prevail. Representatives of conifers (families Pinaceae and Taxodiaceae-Cupressaceae) are the second most frequent group:

Pityosporites spp., incl. *Pinuspollenites minutus* (ZAKL.) NAGY, *Inaperturopollenites hiatus* (POT.) TH. & PF., *Cupressacites* cf. *insulipapillatus* (TREV.) KR., *Cupressacites* sp.;

single specimen only of: *Cunninghamia* (cf. *Inaperturopollenites radiatus* KR.), *Sequoia-Cryptomeria* (*Sequoiapollenites* sp.), *Sciadopityaceae* (*Sciadopityspollenites serratus* (POT. & VEN.) THG., *Sciadopityspollenites antiquus* KR.).

Within the angiosperms, in addition to *Alnus*, the following taxa were recorded:

Betula (cf. *Trivestibulopollenites betuloides* PF. in TH. & PF.), *Ulmaceae* (*Ulmipollenites undulosus* WOLFF), *Tilia* (*Intratrisporopollenites* sp. - rest of exine), *Myricaceae* (*Triatriopollenites rurensis* TH. & PF. vel *Myricipites* sp., cf. *Triatriopollenites bituitus* (POT.) TH. & PF.), *Juglandaceae* (*Momipites punctatus* (POT.) NAGY, *Engelhardtoidites microcoryphaeus* (POT.) POT., *Pterocaryapollenites* sp. - deformed pollen), ?*Araliaceae* (*Verrutricolporites* sp.), *Ericaceae* (*Ericipites callidus* (POT.) KR.), incertae sedis (*Tricolporopollenites* sp. - partly preserved exine only, *Tetracolporopollenites* sp. - partly preserved exine only).

Pteridophytes and monocots occur more frequently than in the sample from Veyron. Nevertheless, they play a subordinate role in the composition of this assemblage. The following taxa were recorded:

Leiotriletes spp., smooth *Lygodium* types (*Triplanosporites* sp. - small-sized forms), *Graminidites* sp., cf. *Typha* (*Tetradomonoporites typhoides* KR).

Musci, Sphagnaceae (cf. *Stereisporites* sp.) and Palmae (?*Monocolpopollenites* sp.) are represented by poorly preserved specimens only.

The palynofacies *Alnus*-Taxodiaceae-Cupressaceae is striking. Many redeposited specimens of great variability from the Mesozoic sequences characterize this assemblage (*Gleicheniidites*, *Concavisporites*, cf. *Araucariacites*, and others). The composition of the redeposited specimens is determined mainly by their state of preservation: they are resistant to corrosion.

3. Ogoz

Samples Ogoz 277 and Ogoz 281.

Lithostratigraphy: Subalpine Molasse: "Poudingues du Pélerin" (BURRI & BERSIER 1972)

Biostratigraphy: MP 27 (indirect correlation), "Middle" Oligocene.

Palaeobotany: preliminary results published by BERGER (1989 b, 1990 b). The detailed revision is in progress (WALTHER & BERGER).

Even if geologically and geographically very close to Rivaz-Monod, the pteridophytes of Ogoz are more frequent. The *Pteris*-type and corrugate types of *Lygodium* are represented in the assemblage, for example:

Corrugatisporites (*Trilites*) spp., *Polypodiaceoisporites* sp., *Polypodiaceoisporites* cf. *gracillimus semiverrucatus* KR., *Bifacialisporites mecsekensis* NAGY.

Along with them, the remains of *Osmunda* spores and massulae of Azollaceae-Salviniaceae have been found. Conifers and angiosperms are reflected in the pollen spectrum by the occurrence of Pinaceae (including *Podocarpidites* types), Taxodiaceae-Cupressaceae, *Engelhardtia*, Myricaceae, *Alnus*, *Carpinus* and *Ulmus*. The high frequency of *Ulmus* is striking.

The assemblage can be interpreted as reflecting marshy swamp and riparian forest environments. The algal colonies (*Botryococcus braunii* KÜTZ.) testify to a lacustrine-fluvial character.

The redeposited Mesozoic microfossils are typical for this locality, especially: *Cicatricosisporites*, *Concavisporites*, *Gleicheniidites*, *Plicatella*, aff. *Hamulatisporites*, *Corollina* and *Araucariacites*.

Corollina and *Cicatricosisporites* have been found in tetrads. They suggest a rapid and not too distant redeposition away from the Mesozoic (most probably Late Cretaceous) sequences. Typical Late Cretaceous key taxa are represented in the assemblage by the Normapollis group (*Trudopollis*, *Oculopollis*).

4. Rochette

Samples Rochette a, b, c, d

Lithostratigraphy: Subalpine Molasse: Molasse à Charbon (= "Coal Molasse", ENGESSER, MAYO & WEIDMANN 1984, FASEL 1986).

Biostratigraphy: MP 28 (ENGESSER, MAYO & WEIDMANN 1984), Charophyte zone Notata (BERGER 1986), Late Oligocene.

Palaeobotany: very well known locality published by HEER (1855), recently discussed by BERGER (1989 b). The detailed revision of the leaves and fruits is underway (WALTHER & BERGER).

Monolete spores of Polypodiaceae are the most frequent elements within this assemblage, along with Cyperaceae pollen. Pinaceae and Taxodiaceae-Cupressaceae also occur frequently. They are represented by various morphotypes of pollen. Among the representatives of deciduous plants, *Ulmus* pollen occur more frequently.

The taxa and preserved specimens provide a varied pattern of assemblage: Musci and pteridophytes: *Stereisporites* sp., *Leiotriletes* cf. *wolffii* KR., *Leiotriletes* cf. *maxoides* KR., *Triplanosporites* sp. (*Lygodium*, small-sized forms), *Corrugatisporites* (*Trilites*) spp. (corrugate types of *Lygodium*), *Foveotrilletes* cf. *crassifoveolaris* KR., *Echinatisporis* sp., Polypodiaceae: *Laevigatosporites* sp.

Pollen of Pinaceae and Taxodiaceae-Cupressaceae are frequent: *Pinuspollenites* spp., *Abiespollenites* spp., *Inaperturopollenites* spp., *Cupressacites* spp. The following angiosperms are recorded: Magnoliaceae (cf. *Magnolipollis gracilixinus* KR., *Magnolipollis* sp.), Myricaceae (*Triatriopollenites* sp.), Juglandaceae (cf. *Caryapollenites* sp., *Momipites punctatus* (POT.) NAGY, aff. *Engelhardtoidites* sp.), *Alnus* (*Alnipollenites verus* POT. - 4-, 5- & 6-porate pollen), *Ulmus-Zelkova* (*Ulmipollenites undulosus* WOLFF - pollen with partly corroded corrugate ornamentation, *Ulmipollenites* sp. - ornamentation mostly corroded or bleached, *Ulmipollenites* vel *Celtipollenites*), *Carpinus* (*Carpinuspollenites carpinoides* (PF. in TH. & PF.) NAGY), Fagaceae (cf. *Faguspollenites verus* RAATZ ex POT. - rest of exine), Sapotaceae (cf. *Sapotaceoidaepollenites rotundus* NAGY - specimen partly covered with organic detritus), *Tricolporopollenites* (? ex *pseudocingulum* group), Ericaceae (*Ericipites* sp.), Arecaceae - Palmae (*Arecipites* sp., aff. *Monocolpopollenites* sp. - ornamented with tiny spines), cf. *Calamus* (cf. *Dicolpopollis kockeli* PF.), Cyperaceae (*Cyperaceaeapollis pyriformis* THIELE-PFEIF., *Cyperaceaeapollis* sp.), Sparganiaceae (cf. *Sparganiaceaeapollenites sparganioides* (MEYER) KR.), Typhaceae (*Tetramonoporites typhoides* KR.)

The pollen spectrum of angiosperms is composed mainly of the representatives of deciduous forest and of some evergreen elements. Palm pollen are represented only by a single specimen. The most frequent elements are spores of Polypodiaceae and pollen of Cyperaceae, often found in clusters. They reflect two facies: pteridophyte peat and reed swamp facies. These two facies, associated with taxodiaceous swamp and myricaceous shrubs, represent the principal palaeoenvironments of the Rochette locality.

The number of redeposited specimens is low. They are poorly preserved, corroded and bleached. The mode of preservation testifies to the stronger attack of oxidizing conditions and/or to a long distance of transport.

5. Lovagny

Sample Lovagny 5.11.87 niv. 9

Lithostratigraphy: "Calcaires inférieurs"

Biostratigraphy: MP 22 (ENGESSER 1990), Charophyte zone Major (BERGER in prep.), "Middle" Oligocene.

Palaeobotany: fruits of Nymphaeaceae.

The high frequency of conifers in both groups (Pinaceae and Taxodiaceae-Cupressaceae) is typical for this locality. Along with them, the occurrence of *Ulmus*, Cyperaceae and algal mats is striking.

Conifers are represented mainly by *Pinus* species, less by *Cathaya* and Tertiary *Abies*. *Pityosporites* spp., *Pinuspollenites* ex gr. *labdacus* and *microalatus*, *Pinuspollenites minutus* (ZAKL.) NAGY, *Piceapollis* sp., *Abiespollenites* sp.

Within the Taxodiaceae-Cupressaceae, the following taxa are representative: *Inaperturopollenites hiatus* (POT.) TH. & PF., *Cupressacites insulipapillatus* (TREV.) KR., *Cupressacites* sp.

Among angiosperms: Myricaceae vel Juglandaceae (*Triatriopollenites* sp. vel *Engelhardtoidites* sp.), Juglandaceae (*Caryapollenites* sp.), *Ulmus-Zelkova* (*Ulmipollenites undulosus* WOLFF), *Ericipites* sp. - single specimen, *Arecipites* sp. - single specimen, *Tricolporopollenites* sp. - single specimen.

The occurrence of cyperaceous rhizomes and pollen (*Cyperaceapollis* sp.), as well as the presence of algae (*Botryococcus* colonies) and smooth plankton cysts are typical for a paludal to lacustrine environment.

Significant is the find of the key pollen taxa *Boehlensipollis hohlii* KR., restricted to the Oligocene spectra (Pg-zones 19 and 20), which occurs together with vertebrates and charophytes. A similar co-occurrence with mammals is known from the Bohemian Tertiary (KONZALOVA 1981). In Switzerland, *Boehlensipollis hohlii* was recorded in the Lower Marine Molasse (Hellschwand-Bach & Ruisseau de Ruz, cf. HOCHULI 1982, "Marnes à Foraminifères" & "Schistes à Meletta", cf. CHAROLLAIS & al. 1980) and in the Lower Freshwater Molasse (Pfaffnau, Steintal and Rietberg, cf. HOCHULI 1978).

6. Flonzel

Sample Flonzel 3

Lithostratigraphy: Limit Molasse Grise de Lausanne- Upper Marine Molasse

Biostratigraphy: MN 2b (indirect correlation, BERGER 1985), Charophyte zone berdotensis (indirect correlation), early Miocene.

Pinaceae and Gramineae facies characterize the locality. The most common or significant taxa are shown in plate 1.

Bryophytes (*Phaeocerosporites* sp., *Foraminisporis* sp.), Filicinae (*Neogenisporis neogenicus* KR., *Gleicheniidites* sp., *Leiotriletes wolffii* KR., *Triplanosporites* sp., *Laevigatosporites haardti* (POT. & VEN.) TH. & PF.), gymnosperms (*Pityosporites* spp., *Cedripites oligocaenicus* KR., *Abiespollenites* sp., aff. *Sequoiapollenites* sp.).

The distribution of angiosperms is more varied in taxa and specimens versus the spectra of the Late Oligocene localities: abundant arctotertiary elements such as Myricaceae, *Carya*, *Ulmus-Zelkova*, cf. *Fagus* and, most common, *Engelhardtia*, with *Engelhardtoidites microcoryphaeus* (POT.) POT. Other elements have been found, including *Symplocos* (*Porocolpopollenites vestibulum* (POT.) TH. & PF.), ?Salicaceae (*Tricolporopollenites* sp.) and *Tricolporopollenites* sp. A (sensu HOCHULI 1978), ?Euphorbiaceae. Specimens of *Ephedripites* sp., ?*Persicarioipollis* sp. and *Milfordia* sp. are rare.

The occurrence of Gramineae (*Graminidites gramineoides* (MEYER) KR.) and Chenopodiaceae (*Chenopodipollis multiplex* (WEYL. & PF.) KR.) indicates oligotrophic, sodium-rich soils.

Conclusions

1. The preservation of pollen and spores in the Lower Freshwater Molasse depends on the lithofacies. The redeposited late Palaeozoic, Mesozoic and mainly Late Cretaceous taxa are typical of most of the studied localities.

2. Nearly all the studied assemblages reflect extensive taxodiaceous swamp communities. Most of them include a rim vegetation along streams and lakes, locally with fern-peat and myricaceous shrubs (Coal Molasse) and areas dominated by grass and sedges, or by grass and halophytes.

Pinaceous conifers probably belong to hill slope forests and are found in Oligocene as well as in Miocene assemblages. Their abundance could also be due to taphonomic factors (furthermore, bisaccate pollen are typically windblown species).

3. Many of the taxa known from macroflora remains are corroborated by spores and pollen: *Lygodium*, *Engelhardtia*, ?*Carya*, *Ulmus*, *Zelkova*, palms, *Alnus*, *Carpinus*, *Myrica* and Taxodiaceae.

4. Some dominant taxa of the macroflora are absent in the pollen spectra: Lauraceae (*Cinnamomum-Daphnogene* type or *Laurophyllum princeps* type), Nymphaeaceae, *Populus*, ?Leguminosae.

5. Several taxa indicated by spores and pollen are unknown in the macroflora: Chenopodiaceae, Symplocaceae, *Abies*, *Cathaya*, *Sciadopitys*, Ericaceae, Sapotaceae and bryophytes.

6. The locality of Lovagny contributed to the stratigraphic correlations; it yielded mammals from the MP 22 zone, charophytes from the Major zone and *Boehlensipollis hohlii* from the Pg 19-20 zone.

Acknowledgements

We are grateful to the Fonds National suisse de la recherche Scientifique (Project 20-28951.90 et Crédit spécial 70TK-031599) for financial support.

Bibliography

- BERGER, J.P. 1985. La transgression de la Molasse marine supérieure (OMM) en Suisse occidentale.- Münchner geowiss. Abh., A, 5: 207 pp.- München.
- " - . 1986. Biozonation préliminaire des charophytes oligocènes de Suisse occidentale.- Eclogae geol. Helv., 79/3: 897-912.- Basel.
 - " - . 1989 a. Palaeogeographic evolution of the Swiss Molasse basin: a short revision.- Geol. Carpath., 40/1: 9-16.- Bratislava.
 - " - . 1989 b. Paläoökologie und Paläoklimatologie einiger oligozäner Floren der westschweizerischen subalpinen Molasse.- Cour. Forsch. Senckenberg, 109: 207-228.- Frankfurt/Main.
 - " - . 1990 a. Le rôle des environnements de dépôt pour les reconstitutions climatique: les gisements à végétaux de la Molasse Grise de Lausanne (Miocène inférieur, Suisse occidentale).- Paléobiol. continentale, XVII: 345-355.- Montpellier.
 - " - . 1990 b. floral changes in the Molasse of Western Switzerland (Oligo-Miocene): Paleoclimatic implications. In: KNOBLOCH, E. & KVACEK, Z. (Eds.): Proc. Symp. "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary": 189-194.- Geol. Surv. Publ. Prague.
- BURRI, M. & BERSIER, A. (1972). Les complications tectoniques du Mont Pélerin.- Eclogae geol. Helv., 65/1: 21-26.- Basel.
- CHAROLLAIS, J., HOCHULI, P., OERTLI, H., PERCH-NIELSEN, K., TOUMARKINE, M., RÖGL, F. & PAIRIS, J.L. 1980. Les marnes à foraminifères et les schistes à Meletta des chaînes subalpines septentrionales, Haute-Savoie.- Eclogae geol. Helv., 73/1: 9-70.- Basel.

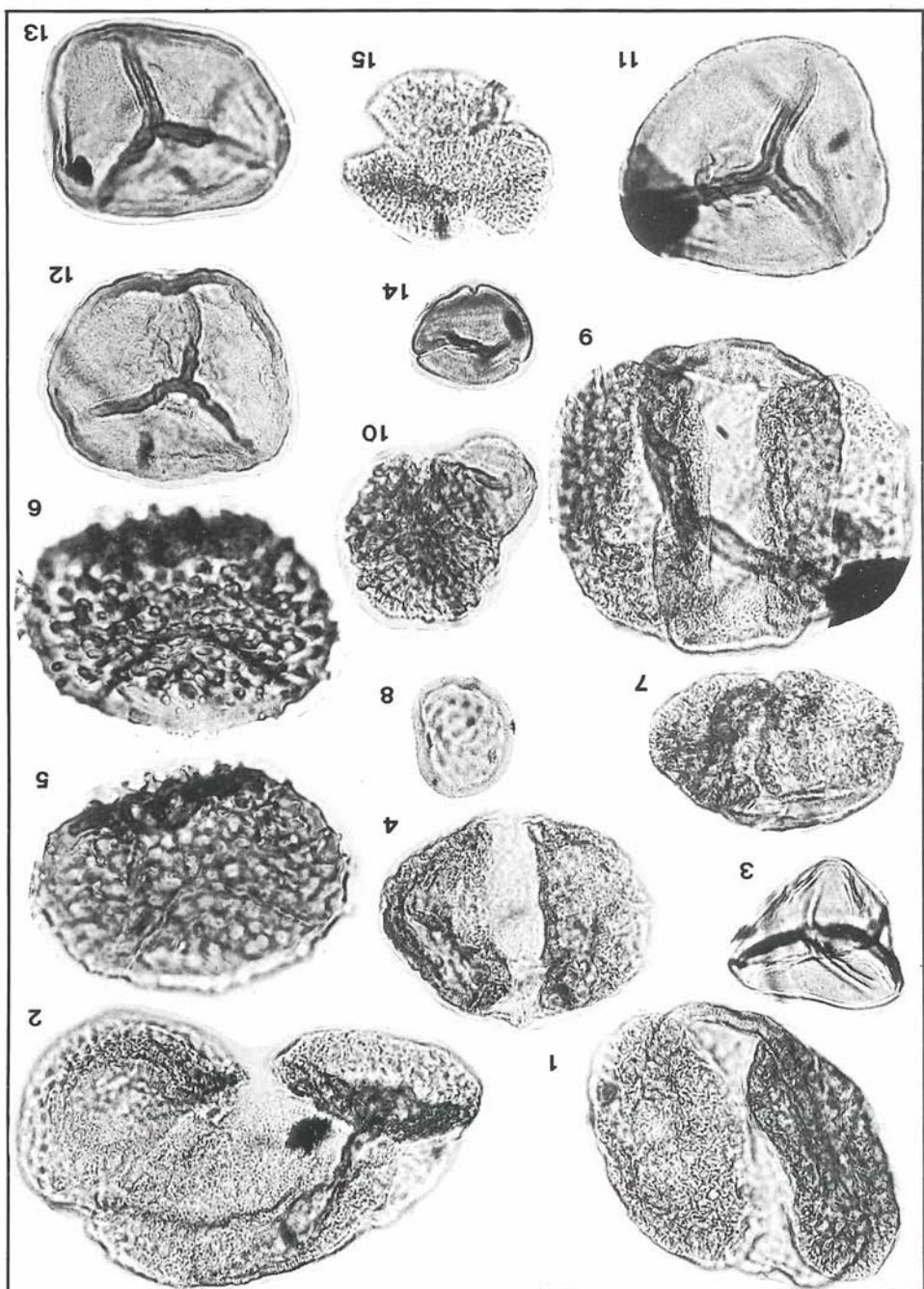
- ENGESSER, B. 1990. Die Eomyidae (Rodentia, Mammalia) der Molasse der Schweiz und Savoyens. Systematik und Biostratigraphie.- Mém. suisses Paléont., **112**: 144 pp.- Basel.
- ENGESSER, B., MAYO, N.A. & WEIDMANN, M. 1984. Nouveaux gisements de mammifères dans la molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise.- Mém. suisse Paléont., **107**: 1-39.- Basel.
- FASEL, J.M. 1986. Sédimentologie de la Molasse d'eau douce subalpine entre le Léman et la Gruyère.- Thèse Univ. Fribourg, 907: 142 pp.- Fribourg.
- HEER, O. 1855-56-59. Die tertiäre Flora der Schweiz, I-III.- I: 1-118 (1855), II: 1-110 (1856), III: 1-378 (1859).- Winterthur.
- HOCHULI, P.A. 1978. Palynologische Untersuchungen im Oligozän und Untermiozän der zentralen und westlichen Paratethys.- Beitr. Paläont. Österr., **4**: 1-132.- Wien.
- " - . 1982. Organische Mikrofossilien aus Proben der Molasse von Vorarlberg und Teilen des schweizerischen Mittellands. In: JUNG, P. Nouveaux résultats biostratigraphiques dans le bassin molassique depuis le Vorarlberg jusqu'en Haute-Savoie: 39-45.- Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, H.S., **7**.- Lyon.
- KONZALOVA, M. 1981. *Boehlensipollis* und andere Mikrofossilien des böhmischen Tertiärs (Vulkanogene Schichtfolge).- J. geol. Sci. (Sbor. geol. ved.) Paleont., **24**: 135-161.- Praha.

Plate 1

Spores and pollen from Flonzel 3; scale x 780

- figs. 1, 9 *Pityosporites* sp. - Pinaceae
 fig. 2 *Pityosporites latisaccatus* TREV. - Pinaceae
 fig. 3 *Leiotriletes wolffii* KR.
 fig. 4 *Pityosporites microalatus* (POT.) TH. & PF. - Pinaceae
 figs. 5, 6 *Foraminisporis granoverrucatus* KR. & PACLT. - Anthocerotaceae
 fig. 7 *Pityosporites minutus* (ZAKL.) NAGY - Pinaceae
 fig. 8 *Chenopodipollis multiplex* (WEY. & PF.) KR. - Chenopodiaceae
 fig. 10 cf. *Tricolporopollenites* sp. A - ?Euphorbiaceae
 figs. 11, 12, 13 *Phaeocerosporites* sp. - Anthocerotaceae
 fig. 14 *Engelhardtoidites microcoryphaeus* (POT.) POT. - *Engelhardtia*
 fig. 15 *Tricolporopollenites* sp.

Microphotos: M. KONZALOVA



History of *Fagus* in Central Europe - an attempt of new interpretation of *Fagus* evolution

Zlatko KVACEK¹ & Harald WALTHER²

¹ Charles University, Department of Palaeontology, Albertov 6, CS-12843 Prague, CSFR
² Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie, Augustusstraße 2, D-O-8010 Dresden, Germany

Introduction

The fossil history of *Fagus* L. has been discussed since the very beginning of palaeobotanical research (UNGER 1847, HEER 1869, SAPORTA 1873, ETTINGSHAUSEN and KRASAN 1888, 1890, etc.). The foliage and fruit remains of *Fagus* are characteristic enough to allow unequivocal generic determination. The so far suggested, largely misleading explanations of *Fagus* phylogeny have been based mostly on the studies of separate organs. Results of our research focused on megafossil material from Central Europe as well as on most extant species in view of leaf anatomy (KVACEK and WALTHER 1991) are summarized below. An attempt has been made to employ leaf gross morphological and anatomical features in combination with characters of associated cupules. (It must be stressed that leaf cuticles in *Fagus* are very thin and hence their preparation in fossil state is extremely difficult.)

Populations of the Central European Tertiary

A comprehensive morphological and anatomical revision of the fossils attributed to *Fagus* from the Central European Tertiary has resulted in establishing four form species: *Fagus saxonica* KVACEK et WALTHER (Late Oligocene to Earliest Miocene), *F. menzelii* KVACEK et WALTHER (Early to Middle Miocene), *F. silesiaca* WALTHER et ZASTAWNIAK (Late Miocene) and *F. kräuselii* KVACEK et WALTHER (Pliocene). All of them share conformable epidermal structure (non papillate abaxial epidermis with partly incompletely cyclocytic stomata, uniserial glandular hairs) and represent obviously one evolutionary lineage (KVACEK and WALTHER 1989). In these small units, evolutionary trends are clearly seen. The development of cupules and fruits confirms also a tendency of gradual transitions from one to another evolutionary stage.

Those characters found in the oldest beech populations, *F. saxonica*, are considered more primitive: the prevailing craspedodromous venation, a higher number of secondaries (mostly 12 - 16), a prominently toothed leaf margin with additional small intercalated teeth, smaller stomata and the cyclocytic to incompletely cyclocytic stomatal type. The associated cupules are comparatively longly pedunculate and of medium size (*F. deucalionis* UNG.- type). This species has been so far recorded in the Late Oligocene (Borna-Ost, Bockwitz, Espenhain-Stormthal, Seussen - Germany, Pocerny, Podlesi - W. Bohemia, environs of Linz - Austria) to the Earliest Miocene (Holedec, Nesuchyne - Central to North Bohemia).

The next evolutionary stage includes beech populations of Early to Middle Miocene - *F. menzelii* (syn. *F. ferruginea* AIT. foss. auct.). In this kind of foliage the number of secondaries decreases (mostly 10 - 13), the venation tends from purely craspedodromous to semicraspedodromous, teeth are not

always well developed on the leaf margin and small intercalated teeth are rare. The stomatal type, i.e. cyclocytic to incompletely cyclocytic, remains unchanged, but the stomata slightly increase in size. The associated cupules tend to reduce in size. In the Late Miocene, transitional forms towards the Pliocene populations can be encountered, e.g. *F. silesiaca* WALTHER et ZASTAWNIAK (in press) - Sosnica, Malczyce, Ruszow (SW Poland). This foliage is already associated with small cupules of *F. decurrens* REID et REID-type.

The Pliocene beech of Central and NW Europe, *F. kräuselii* (Niederrad near Frankfurt am M., Berga in Thuringia, Willershäusen - Germany, Reuver - Netherland) shows further reduction in the number of secondaries (mostly 7 - 9) and marginal dentation. Some authors called such fossils the "sylvatica"-form, but the associated cupules are quite small and very distinctly sculptured (*F. decurrens*-type). The type of stomata did not change, only their size increased in average again. By this form species the lineage became extinct in Central Europe.

New grouping of extant species

In view of the features discussed above (type of venation, marginal dentation, type and size of stomata and other leaf anatomical traits, cupule morphology and size), a new grouping of extant beech species can be suggested. (The herbarium material at hand includes 15 extant species mostly from natural habitats.)

Group 1 - is represented by the East Asiatic *Fagus engleriana* SEEMEN, *F. longipetiolata* SEEMEN, *F. multinervis* NAKAI and *F. japonica* MAXIM. The common features that distinguish them from the other groups are: leaves strongly papillate beneath, mostly the anomocytic type of stomata (except *F. longipetiolata*) in combination with extremely longly pedunculate cupules. In view of differences in epidermal structure, this group has nothing to do with the European Tertiary populations in question.

Group 2 - shows quite primitive characters and recalls in some respect the Tertiary Central European lineage. It includes the East Asiatic extant species confined to southern parts of the area: *F. hayatae* PALIB. ex HAYATA, *F. pashanica* YANG, *F. lucida* RED. et WILLS. and *F. chienii* CHING. This group is characterized by shortly pedunculate cupules and distinct marginal dentation, in *F. pashanica* with frequent small intercalated teeth. The latter species and *F. hayatae* have small rounded cyclocytic stomata, while *F. lucida* and *F. chienii* show larger elliptic but also cyclocytic stomata. A low reproduction ability in *F. hayatae* indicates also ancient origin.

Group 3 - is a coherent group of small entities (probably varieties), which, though variable in some respect, occupies a large area in atlantic North America with isolated stations in Mexico - *F. grandifolia* EHRH. (syn. *F. ferruginea* AIT.) and *F. mexicana* MARTINEZ. The affinity of *F. grandifolia* to some Tertiary beech populations in Europe has been suggested several times (e.g. TRALAU 1961). It is true that its stomata are similarly quite small, but of the anomocytic type. In gross morphology, there are more characters in common, mainly with Oligocene and Miocene records: craspedromous venation, slender leaf forms, distinct marginal dentation. *F. mexicana*, presently assumed by most botanists as a variety of *F. grandifolia*, shows still closer affinities, particularly to *F. saxonica*, including small incompletely cyclocytic stomata. The cupules, however, are shortly pedunculate.

Group 4 - includes the remaining European and Asiatic species, which, in our opinion, are most advanced and all tend to form pure stands: *F. crenata* BLUME of Japan and the European-Middle East complex of *F. orientalis* LIPSKY, *F. moesiaca* (MALY) CZECZOTT and *F. sylvatica* L. They share the following features, mostly belonging to advanced in our concept: leaves mostly entire-margined, dentation only seldom developed and fine, venation mostly pseudocraspedodromous or eucamptodromous, large actinocytic (except *F. orientalis* with partly cyclocytic) stomata. The cupules are comparatively big, on short or medium long (*F. orientalis*) peduncles.

Evolutionary trends in *Fagus* L.

In view of ecological-climatic conditions, the Central European lineage of Tertiary beech developed under warm-temperate (seldom subtropical) equable humid climate, relatively stable for a long period (Late Oligocene to Middle Pliocene) with cyclic tendency towards cooling. Among the extant species growing today in similar conditions (southern China, Mexico) more features in common can be stated. It supports a theory that these extant populations retained more primitive features and have been able to survive as direct descendents of Tertiary populations. The common European *F. sylvatica* appears a more advanced immigrant, not directly connected with the Pliocene populations from Central and West Europe.

A compilation of leaf fossil record of *Fagus* (TANAI 1974, AKHMET'EV et al. 1978, WOLFE and TANAI 1980, TAKHTAJAN 1982, FOTJANOVA 1988, UEMURA 1988 etc.) demonstrates partly analogous trends, partly more complicated development in various parts of the Northern Hemisphere. The lack of epidermal data and fragmentary fruit remains do not, however, allow an exact tracing of individual lineages. Also the fossil records are not distributed evenly over the whole extant area.

In southern Europe, in the Paratethys and Tethys regions (SITAR and TAKAC 1982, ZETTER 1984, PALAMAREV and PETKOVA 1987 etc.) and in the Middle Russia (*F. juliae* JAKUBOVSKAJA), the large-leaved form survived till Miocene and the reduction of the leaf size and number of secondaries started within Middle Miocene.

Similarly in Kazakhstan, the large-leaved *F. antipofii* HEER was distributed from Late Oligocene to Early Miocene while the small-leaved *F. altaiensis* KORNILOVA et RAJUSHKINA occurred in the Middle Miocene.

In East Asia, trends in evolution seem to be more complicated. The somewhat doubtful *F. irvajamensis* TSCHELEBAEVA from Early Oligocene of the Far East and the Late Oligocene - Middle Miocene *F. evenensis* TSCHELEBAEVA and *F. salnikovii* FOTJANOVA are large-leaved. The medium-sized, craspedodromous leaf form of *F. hankaica* ALEXEENKO starts in Early Miocene and survives to Late Miocene, *F. stuxbergii* (NATHORST) TANAI occurs from Late Oligocene to Late Miocene. A large-leaved but nearly entire-margined species, endemic to Japan, *F. palaeojaponica* TANAI et ONOE is confined to Miocene to Pliocene and lived together with the medium-sized *F. stuxbergii* and *F. intermedia* NATHORST. In the Pacific part of North America, the leaves of the earliest populations from the Late Oligocene (*F. pacifica* CHANEY) are medium-sized and sharply dentate, while most Miocene populations (*F. washoensis* LA MOTTE) are large-leaved. Only in the Late Miocene a small-leaved form (*F. idahoensis* CHANEY & AXELROD) appeared. Forms similar to *F. antipofii* occurred in the Miocene at high latitudes (Alaska, Iceland).

Trends towards leaf size reduction, which are found in Central Europe, can be noticed slightly later in southern Europe, European Russia and Kazakhstan, probably due to regional climatic influence. In East Asia, evolution of several sympatric lineages took place, particularly in the late Neogene. In Pacific North America, a trend towards large-leaved populations (except the perhaps ecotypic form of *F. idahoensis*) can be noticed, i.e. contradictory to that in Europe. Their connection to the extant large-leaved *F. grandifolia* via Arctic Miocene populations is apparent.

References

- AKHMET'EV, M.A., BRATCEVA, G.M., GITERMAN, R.E., GOLUBEVA, L.V. & MOISEEVA, A.I. 1978. Late Cenozoic stratigraphy and flora of Iceland. - Trudy GIN AN SSSR, **316**: 1-888. - Moscow.
- ETTINGSHAUSEN, C.v. & KRASAN, F. 1888. Beiträge zur Erforschung der atavistischen Formen an lebenden Pflanzen und ihrer Beziehung zu den Arten ihrer Gattung. - Denkschr. k. Akad. Wiss. math.-nat. Cl., **54**: 245-254. - Wien.
- " - 1890. Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie auf palaontologischen Grundlagen. - Denkschr. k. Akad. Wiss. math.-nat. Cl., **57**: 229-264. - Wien.
- FOTJANOVA, L.I. 1988. Flora Dal'nego Vostoka na rubezhe paleogena i neogena. - pp. 190, Nauka. - Moscow.
- HEER, O. 1869. Flora fossilis Alaskana. - K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. **8**, 4: 1-41. - Stockholm.
- KVACEK, Z. & WALTHER, H. 1989. Palaeobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary. - Plant Syst. Evol., **162**: 213-229. - New York.
- " - 1991. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. IV. Teil. *Fagus* L. - Feddes Repert., **102**: 471-534. - Berlin.
- PALAMAREV, E.CH. & PETKOVA, A.S. 1987. Les fossiles de Bulgarie VIII. 1. La macroflore du Sarmatien. - pp.275, Acad. Bulg. Sci. - Sofia.
- SAPORTA, G. de. 1873. Sur les caractères propres à la végétation pliocène à propos des découvertes de M.J.Rames, dans le Cantal. - Bull. Soc. Géol. France, 3^{ème} sér., **1**: 212-232. - Paris.
- TANAI, T. 1974. Evolutionary trends of the genus *Fagus* around the northern Pacific basin. - Birbal Sahni Inst. Palaeobot. Spec. Pap. Publ., **1**: 62-83. - Lucknow.
- TAKHTAJAN, A. (ed.) 1982. Magnoliophyta fossilia USSR. 2.- pp. 216, Nauka. - Leningrad-Moscow.
- TRALAU, W. 1962. Die spättertiären *Fagus*-Arten Europas. - Bot. Not., **115**: 145-176. - Stockholm.
- SITAR, W. & TAKAC, M. 1982. Flora des Eggenburgiens in dem Becken von Handlova. - Geol. Zbor. Geol. Carpath., **33**, 1: 89-122. - Bratislava.
- UEMURA, K. 1988. Late Miocene floras in northeast Honshu, Japan. - pp. 169, Nat. Sci. Mus. Tokyo.
- UNGER, F. 1847. Chloris protogaea. - pp. CX, 149. - W.Engelmann, Leipzig.
- WALTHER, H. & ZASTAWNIAK, E. (in press). The Fagaceae from Sosnica and Malczyce (near Wrocław, Poland) - a revision of the original material of GOEPPERT 1852 and 1855. - Acta Palaeobot. - Krakow.
- WOLFE, J. & TANAI, T. 1980. The Miocene Seldovia Point Flora from the Kenia Group, Alaska. - U.S. Geol. Surv. Prof. Pap., **1105**: 1-51. - Washington.
- ZETTER, R. 1984. Morphologische Untersuchungen an *Fagus*-Blättern aus dem Neogen Österreichs. - Beitr. Paläont. Österr., **11**: 207-288. - Wien.

Die paläogene Flora und klimatische Veränderungen in Kasachstan und der Mongolei

Nurgali MAKULBEKOV

Academy of Sciences, Palaeontological Institute, Profsoyuznaya ul.123, 117868 Moscow, Russia, C.I.S.

mit 1 Figur und 1 Tafel

Zusammenfassung

Gegenwärtig sind auf den Territorien Kasachstans und der Mongolei ca. 150 paläontologische Fundstellen bekannt. Viele von ihnen können durch die vielfältige Fauna wirbelloser Tiere sowie durch Wirbeltiere datiert werden. Am besten sind die Floren West-, Nord- und Ost-Kasachstans erforscht. Die Untersuchungen der Flora der Mongolei sind weniger fortgeschritten, dennoch sind die Daten über diese sehr bedeutend.

Die paläogene Flora Kasachstans und der Mongolei ist vor allem wegen der starken paläofloristischen Veränderungen interessant. Die Flora West- und Nordkasachstans reicht von den feuchten Subtropen im Paläozän, den trockenen Subtropen im Eozän bis zu den gemäßigt-warmen im Oligozän. Im Osten Kasachstans und in der Mongolei wechselt die Flora von Wald mit gemäßigttem Charakter zu Laubwald von trockenem Gepräge. Dies wird vor allem durch die Entwicklung dieser Floren an der Grenze zweier paläofloristischer Gebiete hervorgerufen dem subtropischen Gebiet im Süden und dem gemäßigt-warmen im Norden.

Wie bekannt, werden auf dem Gebiet ökotonischer Entwicklung häufigere Veränderungen der Pflanzenwelt beobachtet.

West-Kasachstan

Für die paläozäne Flora West-Kasachstans (Romankol, Tykbutak) sind folgende ausgestorbene Gattungen charakteristisch: *Ushia*, *Dryophyllum*, *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Ternstroemiocites*, *Grewiopsis*, *Celastrophyl- lum*, *Echitonium*, *Thujopsis*, *Oxycarpia* (BAYKOVSKAYA, 1984, MAKULBEKOV, 1977). Bei den heute noch existierenden Gattungen dominieren die derben Blattabdrücke von *Ficus* und *Elaeocarpus*. Nur selten findet man Farne und Nadelhölzer. Insgesamt gehört die Flora dem feucht-subtropischen Gelinden - Kamyschinski-Typ an.

Die Überreste von Pflanzen hatten sich in den Küstengebieten von Meeren und im Umkreis von Seen zusammen mit einer reichhaltigen Molluskenfauna sowie Haifischzähnen, die das Alter der Ablagerungen bestätigen, erhalten.

Die eozäne Flora West-Kasachstans gehört einem uneinheitlichen Typ an (MAKULBEKOV, 1977). Die früheozäne (Karakol) Flora ist der paläozänen noch sehr ähnlich. In ihrer Zusammensetzung trifft man häufig Erscheinungsformen der Gattung *Ushia* an, doch sind sie nicht dominant, und besitzen ein xerophileres Aussehen.

Innerhalb der Flora von Karakol tauchen neue Gattungen von *Ilex* und *Viburnum* auf, die es in der paläozänen Flora nicht gegeben hat. Die mittlereozäne Flora dieser Region (untere Flora des Schandinsky - Grabens) gehört bereits dem Poltawa-Typ an (MAKULBEKOV, 1977). Innerhalb dieser Flora findet man weder *Ushia* noch *Dewalquea*. Es dominieren Arten mit

ganzrandigen, lederartigen Blättern, Vertreter der Familien Fagaceae und Lauraceae. Besonders charakteristisch sind Erscheinungsformen von *Quercus*, *Castanopsis*, *Laurus*, *Persea* und *Litsea*. Nadelhölzer, die man selten findet, werden im allgemeinen durch Formen der Gattungen *Sequoia* und *Thujaopsis* vertreten.

In der ersten Hälfte des Eozäns war das Klima trockener, zu den feuchten Lorbeerwäldern kommen xerophile Eichenwälder mit vielfältigen Sträuchern (Floren von Baki, Orsk, Zharlykap, Karaschanda). Es tauchen Palmen der Gattung *Sabal* auf. Innerhalb der Lorbeerwälder herrschen schmalblättrige Erscheinungsformen wie z.B. *Laurus* oder *Litsea* vor. Nadelhölzer wie *Podocarpus*, *Cupressus* und *Thuja* spielen eine größere Rolle.

An der Grenze vom Eozän zum Oligozän findet auf dem Territorium West-Kasachstans eine Veränderung der Flora statt (MAKULBEKOV, 1977, ZHILIN, 1984). Mit dem subtropischen Komplex tauchen zugleich warmgemäßigte Formen auf, wie z.B. *Liquidambar*, *Alnus*, *Juglans* und dickblättrige Formen wie z.B. *Quercus* (jüngere Flora des Schandinsky - Grabens - Romanowsk, Schintuzsk). In dieser Zeit beginnt sich die nachfolgende Etappe der Entwicklung der paläogenen Flora Kasachstans zu formieren.

Im frühen Oligozän, mit dem Entstehen des Turgai-Typs der Flora (Mugodshar, Ustjurt, Nord-Priaralia, Turgai-Meerenge) (ZHILIN, 1974, 1984, 1989; MAKULBEKOV, 1977; RAYUSHKINA, 1977, 1979), in welchem Arten der Gattungen *Quercus*, *Alnus*, *Juglans*, *Betula*, *Carpinus*, *Acer* u.a. überwiegen, endet die Entwicklung der paläogenen Flora West-Kasachstans.

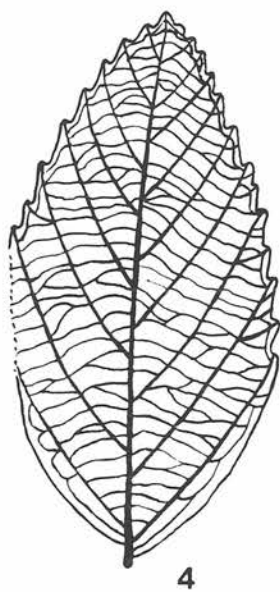
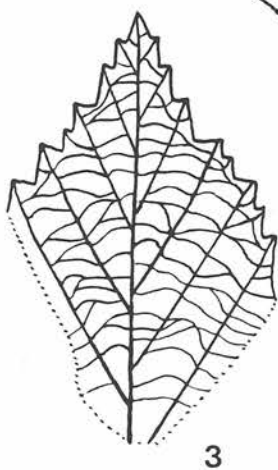
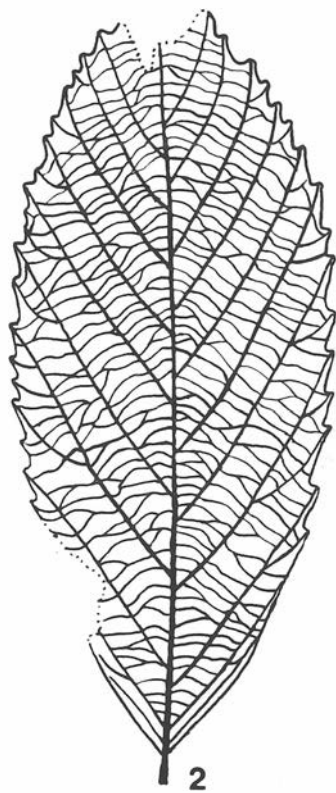
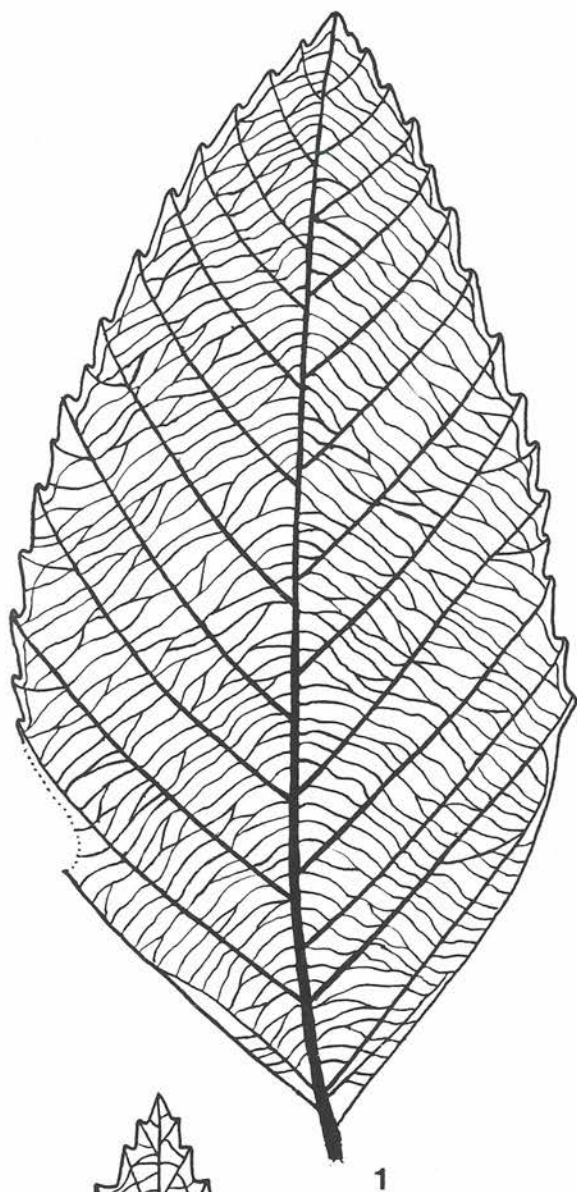
Nord- und Zentral-Kasachstan

Hier war die paläogene Flora hochentwickelt. Eine aussagekräftige Flora aus dem Paläozän existiert jedoch nicht. Es gibt lediglich einzelne Funde der Gattung *Ushia*, die von der Verbreitung dieses Floren-Typs in jener Region Zeugnis ablegen. Blätter, die zu *Ushia* gehören, besitzen dort xerophilen Aufbau. Dies gestattet die Annahme, daß *Ushia* hier keine weite Verbreitung besaß (MAKULBEKOV, 1977).

In Nord- und Zentral-Kasachstan gibt es zur Zeit keine Daten über die alt-eozäne Flora. Hingegen ist die mitteleozäne weit verbreitet (Karasor, Kudajkol). Innerhalb dieser Flora dominieren Arten mit ganzrandigen, lederartigen Blättern wie *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus*, *Persea* und *Litsea*. Charakteristisch ist das Vorkommen von Palmen. Nadelhölzer gibt es nur wenige. Die Flora gehört ebenso wie jene von West-Kasachstan zum Poltawa-Typ. Die relativ derbblättrige Flora des mittleren Eozäns beginnt sich in der ersten Hälfte des späten Eozäns in eine arid-xerophile zu verwandeln, in der bereits die kleinblättrigen Eichen und vielfältige Sträucher überwiegen (Floren von Takysor, Selet). Hier treten andere Palmen auf - *Trachycarpus raphifolia* (STERNBERG) TACHTADJAN, welche unter trockeneren Bedingungen als *Livistona* gedeihen.

Mit Ende des Eozäns und Beginn des Oligozäns finden in Nord- und Zentral-Kasachstan dieselben Veränderungen in der Pflanzenwelt statt wie in West-

Fig. 1: 1,4 *Ushia kamyschinensis* (GOEPPERT) KOLAKOVSKI; - 1 Blattabdruck, Gattungs-Typus, Unteres Wolgaland, Ushi-Berg, Paläozän; - 4 Blattabdruck, West-Kasachstan, Karakol, frühes Eozän; - 2 *Ushia mudodzarensis* MAKULBEKOV, West-Kasachstan, Karakol, frühes Eozän; - 3 *Ushia* sp., Karakol, frühes Eozän; Maßstab 1:1



Kasachstan. Die Hartlaubflora wandelt sich in eine gemäßigte Subtropenflora, in der sowohl laubwerfende Bäume als auch immergrüne Hölzer gedeihen. Zu diesem Bereich gehören die Floren der Fundstellen Akschar, Schiderty, Schamantus und Ekibastus, wo man zusammen mit *Laurus*, *Cinnamomum* und *Dryophyllum* auch *Azolla*, *Zelkova*, *Juglans*, *Quercus*, *Liquidambar* und *Ulmus* antrifft (MAKULBEKOV, 1977, 1987).

Im frühen Oligozän hat sich fast auf dem gesamten Territorium von Kasachstan (mit Ausnahme der südlichen Regionen) der Turgai-Typ des Waldwuchses herausgebildet.

Beweiskräftige Daten über diese Flora im Süden von Kasachstan gibt es bisher noch nicht. Wahrscheinlich war die warm-gemäßigte Flora nicht typisch für diese Region.

Ost-Kasachstan

Hier existierte zu Beginn des Paläogen ein anderer Florentyp: im Paläozän gemäßigt-warm, subboreal, im Eozän gemäßigt-subtropisch und im Oligozän schließlich von typischem Turgai-Gepräge. Es wird vermutet, daß die Floren von Kiin-Kerisch, Tschekelmesk und Aktobinsk (IL'INSKAYA, 1962, 1986) die ältesten in diesem Gebiet sind. In der Flora von Kiin-Kerisch fehlt *Trochodendroides*, eine Gattung, die in den paläogenen Floren von Nord-Asien und Nord-Amerika die dominierende oder grundlegende Komponente darstellt. Dennoch ist diese Flora dem Typ und der Artenzusammensetzung nach der warm-gemäßigten Flora Nord-Asiens und Nord-Amerikas ähnlich. Es überwiegen Platanaceae, Celastraceae, häufig sind Ericaceae und Apocynaceae vereinzelt auch Lauraceae. Vielfältig sind die Wasserpflanzen *Nitophyllites* und *Salvinia*. Die Zahl der Nadelhölzer verringert sich. Von den Formen der Kreide sind lediglich *Cryptomeria* sp., *Sequoia heterophylla* und *Taxodium dubium* vorhanden (IL'INSKAYA, 1963).

Für die eozänen Formen der Saissan-Senke ist die Dominanz feiner, gezählter Blätter von Laubbäumen und ein geringer Anteil von Formen mit nicht gezählten Blättern charakteristisch. Anhand dieser Merkmale zeigt sich, daß sich die Flora der Saissan-Senke sehr von der typisch subtropischen Flora Nord- und West-Kasachstans unterscheidet (AKHMETEV, 1985, IL'JINSKAJA, 1986). Es wird angenommen, daß die Flora von Kerisch (ROMANOWA, 1974) im nördlichen Prisaysan die älteste der Saissan-Senke ist. IL'JINSKAJA (1983, 1984, 1986) stellt sie in das frühe oder mittlere Eozän. ROMANOWA (1974) datiert diese sogar auf das Ende des Paläozäns bzw. den Beginn des Eozäns.

In dem Komplex der Flora von Kerisch finden sich gezahlte Blätter (*Liquidambar*, *Rhus*) zusammen mit nicht gezählten Blättern (*Ficus*, *Eugenia*). Es fehlt die Gattung *Hibiscus*, die für das mittlere bis späte Eozän charakteristisch ist. Platanen fehlen, die in den älteren paläozänen Komplexen überwogen. Für die mitteleozänen Floren der Saissan-Senke ist diejenige von Kalmakpaja, in welchen *Hibiscus* dominiert, am charakteristischsten. Seltener findet man *Lindera*, *Ulmus* und *Ficus*. Zum mittleren Eozän gehören offensichtlich auch die Floren von Tuskabaka und Schatrowaja.

Die späteozäne Flora ist in der Saissan-Senke verbreiteter (Parom, Dschaman-Kara, Kesen, Murun-Tologoi). In ihrer Zusammensetzung spielen die gemäßigten Taxa *Fraxinus*, *Cupanites*, *Zelkova* mit xerophilen Merkmalen eine größere Rolle.

Die subtropischen Komplexe werden durch die Gattungen *Lindera*, *Dryophylum* und *Myrica* gekennzeichnet.

Mit dem unteren Oligozän (in zweiteiligem Sinn) beginnt die Formierung einer warm-gemäßigten Flora des Turgai-Typen. Mit dem oberen Oligozän wird eine gemäßigte Flora dominant (Aschutas Florentyp).

Süd-Gobi

Eine andere Region, in welcher sich im Paläozän eine gemäßigte Flora entwickelt hat, ist die südliche Gobi (MAKULBEKOV, 1987, 1988). Hier findet man pflanzliche Überreste zusammen mit einer reichhaltigen Fauna von Wirbellosen und Wirbeltieren. In der Zusammensetzung überwiegen hier *Trochodendroides*, *Trochodendrocarpus*, *Nordenskioldia* sowie die Gattung *Gobia* mit einem prinzipiell neuen Bautypus von Reproduktionsorganen, der an anderer Stelle publiziert werden soll.

Die eozäne Flora der südlichen Gobi war sicherlich gemäßigt-subtropisch mit einem großen Anteil derblättriger Pflanzen und Laubbäume.

Die unteroligozäne Flora der Mongolei ähnelt dem Saissan-Typ, die oberoligozäne unterscheidet sich jedoch, obwohl sie ein gemäßigtes Gepräge hatte, durch ihre eher xerophile Zusammensetzung.

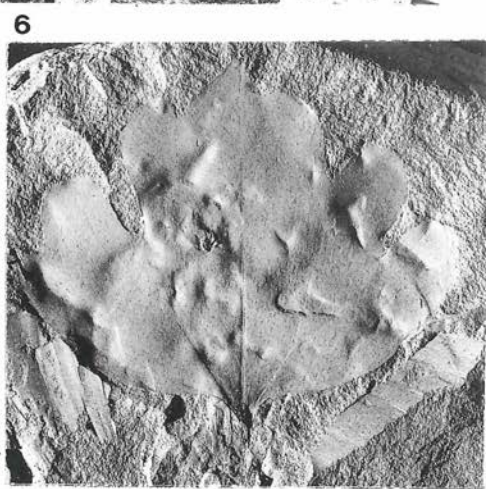
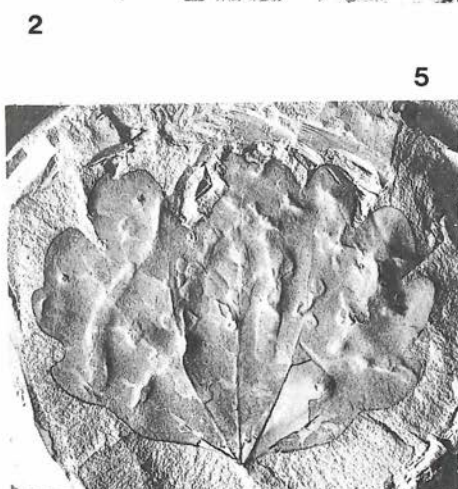
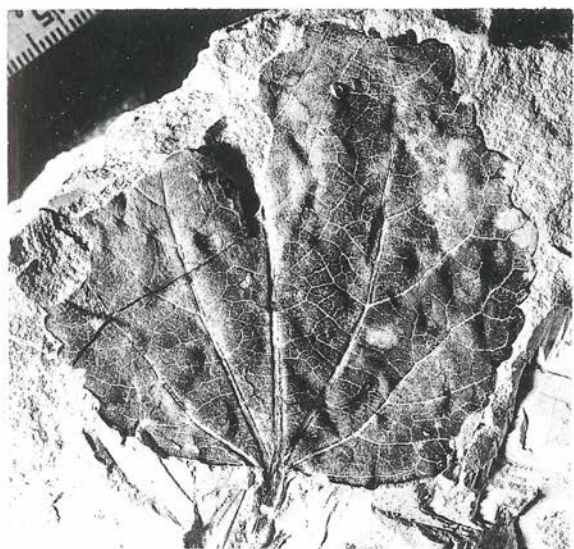
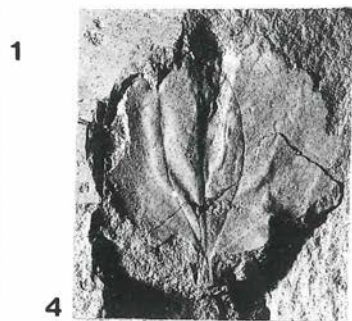
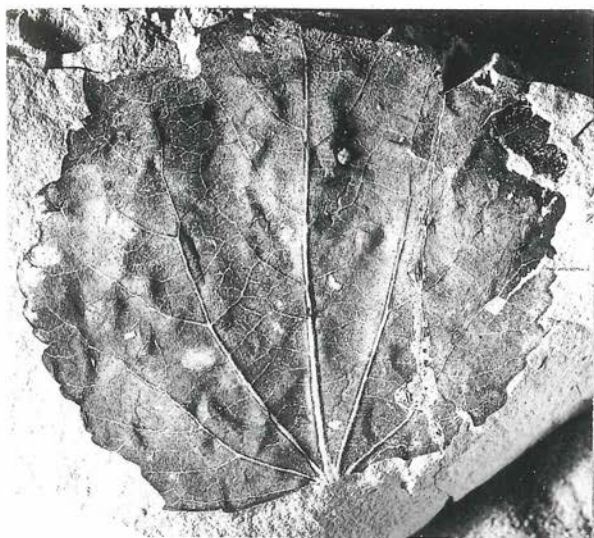
Literatur

- AKHMET'EV, M.A. 1985. Flora Zaysanskoy vpadiny na rubezhe eotsena i oligotsena (s opisanijem novykh vidov iz buranskikh sloev). (Flora des Saissan-Beckens an der Eozän-Oligozän Grenze mit der Beschreibung neuer Gattungen aus den Buransky-Schichten).- Izv., AN SSSR, ser. geol., **11**: 76-85.- Moskva, Leningrad.
- BAYKOVSKAYA, T.N. 1984. Paleotsenovaya flora Romankul'saya, Yushnyy Ural. (Die paläozäne Flora von Rmankuljs Süd-Ural).- Leningrad, Nauka.
- IL'INSKAYA, I.A. 1962. O smenakh flor v Zaysanskoy vpadine s kontsa verkhnego mela do kontsa miotsena. (Über den Florenwechsel im Saissan-Becken von Ende der Oberkreide bis zum Ende des Miozäns).- Dokl. AN SSSR, **146**, 6: 146-187.- Moskva, Leningrad.
- " - . 1963. Iskopaemaya flora gory Kiin-Kerish Zaysanskoy vpadiny. 2. (Fossile Flora am Kiin-Kerish Berg im Saissan-Becken).- Tr. Bot. Inst. AN SSSR, ser. **8**, 4: 143-187.- Moskva, Leningrad.
- " - . 1983. K kharakteristike turgayskoy flory i istorii yee formirovaniya. (Zur Charakteristik der Turgai-Flora und die Geschichte ihrer Bildung).- Tez. Dokl. VII delegat. syezda Vsesoyuzn. Bot. Obschestva: 59-60.- Leningrad.
- " - . 1984. K kharakteristike flory i rastitelnosti Zaysanskoy vpadiny vremeni suschestvonaniya obaylinskoy fauny. (Zur Charakteristik der Flora und Vegetation des Saissan-Beckens aus der Zeit der Obajlinsk-Fauna.) In: Flora i Fauna Zaysanskoy vpadiny (Flora und Fauna des Saissan-Beckens): 22-32.- Tbilisi.
- " - . 1986. Izmeneniye flory Zaysanskoy vpadiny s kontsa mela po miotsen. (Die Veränderung der Flora des Saissan-Beckens vom Ende der Kreide bis zum Miozän.) In: Problemy Paleobotaniki (Probleme der Paläobotanik): 84-112.- Nauka, Leningrad.

- MAKULBEKOV, N.M. 1972. Eotsenovaya flora Severnogo Kazakhstana. (Die eozäne Flora Kasachstans.)- Alma-Ata, Nauka.
- " - . 1977. Paleogenovaya flora Zapadnogo Kazakhstana i Nizhnego Povolzhaya. (Paläogene Flora Westkasachstans und des Unteren Wolgalandes.)- 236 S.- Alma-Ata, Nauka.
- " - . 1987. Razvitie i smena floristicheskikh kompleksov paleogena Kazakhstana, Sredney Azii i Mongolii. (Die Entwicklung und Veränderung des floristischen Komplexes des Paläogens Kasachstans, Mittel-Asiens und der Mongolei.)- Paleont. Zhurnal, 3: 76-83.- Moskva.
- " - . 1988. Paleogenovaya flora Yuzhnoy Mongolii. (Die paläogene Flora der Südmongolei.)- 96 S.- Moskva, Nauka.
- RAYUSHKINA, G.S. 1977. Novye dannye po oligotsenovoy flore Zapadnogo Kazakhstana. (Neue Angaben zur oligozänen Flora Westkasachstans.) In: Mezozoyskaya fauna i flora Severo-Zapadnogo Kazakhstana (Mesozoische Fauna und Flora Nord-West-Kasachstans): 163-177.- Alma-Ata.
- " - . 1979. Oligotsenovaya flora Mugodshar i Yuzhnogo Altaya. (Die oligozäne Flora von Mugodshar und des Süd-Altais.)- 156 S.- Alma-Ata.
- ROMANOVA, E.V. 1974. Paleogenovaya flora Kershii (Zaysanskaya vpadina). (Paläogene Flora von Kershii, Saissan-Becken.) In: Materialy po istorii fauny i flory Kazakhstana. (Materialien zur Geschichte der Fauna und Flora Kasachstans), 6: 130-138.- Alma-Ata.
- ZHILIN, S.G. 1974. Tretichnye flory Ustyurta. (Tertiäre Flora von Ustyurt.)- 124 S.- Nauka, Leningrad.
- " - . 1984. Osnovnye etapy formirovaniya umlerennoy lesnoy flory v oligotsene - rannem miotsene Kazakhstana. (Hauptetappen der Formierung der gemäßigten Waldflora im Oligozän und früheren Miozän Kasachstans.)- 107 S.- Nauka, Leningrad.
- " - . 1989. History of the Development of the Temperate Forest Flora in Kazakhstan, U.S.S.R. from the Oligocene to the Early Miocene.- Bot. Rev., 55,4: 205-332.- Bronx, New York.

Tafel 1

- Fig.1 - 3 *Trochodendroides meridionalis* MAKULBEKOV, Blattabdrücke, Süd - Gobi, Paläozän, Maßstab 1:1;
 Fig.1 Probe 3957/10-472
 Fig.2 Spiegelabdruck desselben Blattes
 Fig.3 dasselbe x 2,5
- Fig.4 - 6 *Trochodendroides kryshstofovichii* (IL'JINSKAYA) IL'JINSKAYA, Blätter mit grobgezähntem Rand, Maßstab 1:1;
 Fig.4 Probe 3957/10-492
 Fig.5 Probe 3957/10-489
 Fig.6 Probe 3957/10-492



Samen und Früchte aus dem Köflach - Voitsberger Braunkohlenrevier - erste Ergebnisse

Barbara MELLER

Naturhistorisches Museum, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich

mit 2 Figuren und 1 Tafel

Abstract

The lignite mining area of Köflach-Voitsberg is well known for its finds of fossil woods and tree trunks. Recently rich plant bearing layers containing the simultaneous occurrence of leaves and fruits have been discovered in the opencast mines 'Oberdorf' and 'West'. The semiautochthonous fruit flora of the silty and carbonaceous clays is composed of *Glyptostrobus*, *Nyssa*, *Myrica* and *Cercidiphyllum*. Fruits of the Mastixiaceae are rare and restricted to the sandy, more allochthonous facies, together with *Carya*, *Cephalotaxus* and *Sequoia*, which are more abundant. Lauraceae and *Trigonobalanopsis* are only found in one layer at the base of the seams.

1. Paläobotanische Erforschungsgeschichte

Das Köflach-Voitsberger Braunkohlenrevier ist eher durch Funde von Hölzern und Baumstämmen (KUBART 1924) bekannt, als durch Blätter und Fruktifikationen. Die von ETTINGSHAUSEN (1857) bearbeitete "...fossile Flora von Köflach..." beruht hauptsächlich auf Blättern; daneben erwähnt er auch Zapfen von *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Alnus* und Früchte von *Zelkova*, *Salix* und *Carpolithus koeflachianus* n.sp. Das Beleg-Material ist bisher nicht wieder aufzufinden. Karpologische Funde wurden ansonsten vereinzelt und meist nur aus den Hangendschichten der Kohle bekannt: Nüsse von *Carya andriani* STUR und *Carya ventricosa* (STERNBERG) UNGER (STUR 1872, 1873), Steinkerne von *Celtis* und Samen von *Glyptostrobus*, *Sequoia* und *Actinidia* (FLÜGEL 1975, KNOBLOCH 1977, 1981).

Die palynologischen Untersuchungen von KLAUS (1954) ergaben ein umfangreiches Pollen-Spektrum. Aufgrund des Vergleiches mit dem Pollen-Spektrum von Korneuburg im Wiener Becken stellte er die kohlenführenden Sedimente in das Karpatien.

2. Geologischer Überblick

Das Köflach-Voitsberger Braunkohlenrevier bildet eine fluviatil-terrestrische Randfazies im äußersten Nordwesten des Steirischen Tertiärbeckens. Die braunkohlenführenden Sedimente lagern teils auf Kristallin, teils auf Karbonaten und klastischen Sedimenten der Kainacher Gosau (Fig. 1) in Mulden von unterschiedlicher Ausbildung (BECKER 1980, WEBER & WEISS 1983). Diskordant auf der kohlenführenden Abfolge lagern die groben Eckwirtschotter. Darin sind östlich des Braunkohlenrevieres Tuffe eingeschaltet. Tuffe kamen im Steirischen Tertiärbecken während des Zeitraumes Karpatien-Unterbadeniens zur Ablagerung. Das Liefergebiet ist wohl das Gleichenberger Vulkangebiet im Süden des Tertiärbeckens.

In fast allen Mulden sind früher Reste von Großsäugern gefunden worden, wie z.B. Mastodonten, Dinotherien (MOTTL 1970), die eine Einstufung in das Karpatien erlauben.

Aufgrund von Mikro-Mammalia-Zähnen aus den Hangendschichten der Oberdorfer Ostmulde (Fig. 2, Profil 2) werden diese Sedimente von DAXNER-HÖCK (1990) vorläufig eher in die Zone MN4 als MN5 gestellt. Diese Zonen werden derzeit mit dem Ottnangien und Karpatien der Paratethys-Stratigraphie parallelisiert. Die endgültige Bearbeitung steht aber noch aus.

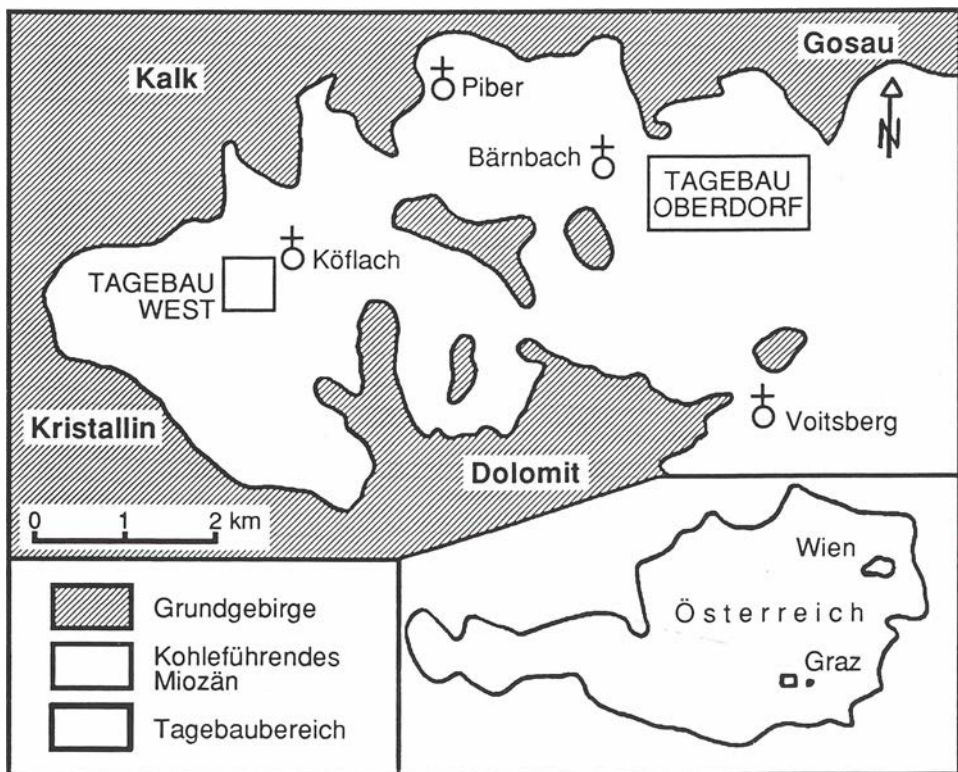


Fig. 1: Schematische Übersichtskarte des Köflach-Voitsberger Braunkohlenrevieres (nach WEBER & WEISS 1983: Abb.12)

3. Untersuchungsmaterial

In dem Ende der 70er Jahre begonnenen Tagebau Oberdorf (Fig. 1 und 2) zeigte sich, daß Blätter (Bearbeitung J. KOVAR-EDER) und Fruktifikationen häufig vorkommen. Die Pollen sind dort überwiegend schlecht erhalten und erlauben keinerlei Bestimmung. Einige erst kürzlich untersuchte Proben lieferten jedoch eine reiche, gut erhaltene Pollenflora (mdl. Mitt. R. ZETTER).

1990 wurde ein weiterer Tagebau (Tagebau West = Barbara-Pfeiler, siehe Fig. 1) in Köflach erschlossen, in dem ebenfalls Blätter und Fruktifikationen zu finden sind. In diesem Tagebau war im August/ September 1991 ein großer, senkrecht stehender Baumstubben (Taf. 1, Fig. 7) von ca. 2 m

Stammdurchmesser freigelegt worden. Weitere Fruktifikationen aus dem Westteil des Revieres lieferten Aufschlüsse im Bereich rekultivierter Abbaue.

Insgesamt wurden über 100 Schichten mit Mengen zwischen 2-240 l beprobt; zusammen ca. 2250 l, davon allein 1900 aus Oberdorf. Die Auslesearbeit wird noch längere Zeit andauern. Die Sedimente (Kohlentone, siltig-sandige Tone, tonige Sande, Sande und Kies, sandige Mergel) sind oft stark verfestigt, schwer aufschließbar und die Fruktifikationen somit häufig komprimiert. In den tonigeren Sedimenten kamen gleichzeitig Blatt- und Zweigfragmente vor.

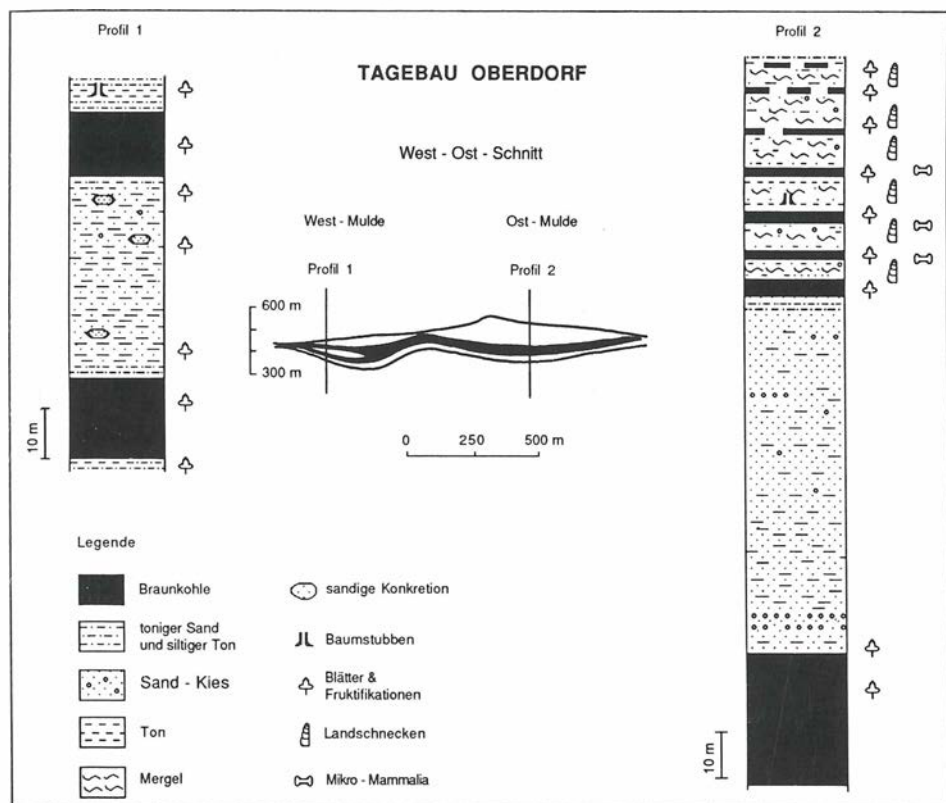


Fig. 2: Schematisches Querprofil des Tagebaues Oberdorf mit idealisierten Säulenprofilen der West- und Ost-Mulde (Querprofil nach GÖBLER 1981).

4. Fruktifikationen

In der Fruktifikationsflora des Köflach-Voitsberger Braunkohlenrevieres sind die Gymnospermen durch *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Cephalotaxus*, Abietoideae und *Tetraclinis* vertreten. Während *Tetraclinis* nur durch einen Zapfen belegt ist, abgesehen von Zweigfragmenten, und die wenigen Abietoideen-Zapfen in einem für eine nähere Bestimmung ungenügenden Erhaltungszustand, sind die Samen und Zapfen von *Glyptostrobus* und *Sequoia* und auch die Samen von *Cephalotaxus* in vielen der beprobten Schichten vorhanden. Vereinzelt bilden die Zapfen und Samen von

Glyptostrobus bzw. *Sequoia* den Großteil der ausgesuchten Fruktifikationen. Die Zweigfragmente dieser beiden Taxa stellen in einigen tonigen Proben auch den Großteil der Schlämmrückstände. Bemerkenswert ist das häufige Vorkommen der *Cephalotaxus*-Samen im sandigen Hauptzwischenmittel der Oberdorfer Westmulde und in sandigen Lagen der Hangendschichten der Ostmulde, wo sie oberflächlich abgesammelt werden konnten. Ein derartiges Vorkommen ist aus Fruktifikationsfloren anderer Regionen bisher nicht bekannt.

Die Angiospermen sind bisher durch *Actinidia*, *Carya*, *Celtis*, *Cercidiphyllum*, *Decodon*, *Eurya*, *Fagus*, *Ilex*, Lauraceae, *Liquidambar*, Loranthaceae, *Magnolia*, *Meliosma*, *Myrica*, *Nyssa*, *Proserpinaca*, *Prunus*, *Pterocarya*, *Rubus*, *Sabia*, *Sparganium*, *Stratiotes*, *Symplocos*, *Toddalia*, *Trigonobalanopsis*, *Urospathites*, Vitaceae und *Zanthoxylum* vertreten.

Ergänzt wird das Florenspektrum durch Characeen-Oogonien (*Lychnothamnus* sp., det. J.-P. BERGER), die allerdings nur in 2 Proben vorkommen, ferner Farn-Sporangien, die sowohl im Sediment als auch in situ an der Unterseite von Fiederblättchen auftreten. Diese Funde stammen jedoch nur aus nicht anstehenden Sedimenten. Die Bearbeitung der Farn-Sporangien wird gemeinsam mit J. KOVAR-EDER und R. ZETTER erfolgen.

Die Häufigkeit des Vorkommens einzelner Taxa insgesamt und innerhalb einzelner Proben variiert sehr und läßt auch die Abhängigkeit von den sedimentären Faziesverhältnissen erkennen. So lassen sich entsprechend der Fazies bestimmte Vergesellschaftungen unterscheiden:

Sequoia, *Cephalotaxus* und *Carya* kennzeichnen die siltig-sandigen Bereiche. Gelegentlich kommen hier auch *Fagus*, *Liquidambar*, *Symplocos*, *Toddalia* und Mastixiaceae vor.

Die siltigen Tone und Kohlentone enthalten meist *Glyptostrobus*, *Nyssa*, *Myrica*, *Cercidiphyllum*, Loranthaceae, *Urospathites*, *Meliosma*, *Sparganium*; auch *Sequoia* kann hier auftreten. In einer Kohlenton-Probe innerhalb einer Ton-Braunkohlen-Wechselagerung konnten sogar männliche Blütenstände von Myricaceae entdeckt werden, die sogar Pollen in situ enthalten. Die Untersuchung dieser Blütenstände ist zusammen mit R. ZETTER geplant.

In den mergeligen Sedimenten der Hangendschichten der Oberdorfer Ostmulde erscheinen zusätzlich *Celtis*, *Stratiotes*, *Decodon*, Characeen-Oogonien und Farn-Sporangien.

Nicht auf einen Faziestyp beschränkt sind dagegen *Actinidia*, *Eurya*, *Magnolia*, *Pterocarya*, *Rubus* und die Vitaceae.

Von deutlich anderem Charakter ist dagegen die Flora aus einer tonig-mergeligen Lage im Liegenden des Unterflözes der Oberdorfer Westmulde. Nur in dieser Probe sind bisher Lauraceae, *Trigonobalanopsis*, *Zanthoxylum*, *Ilex*, Hamamelidaceae und *Tetraclinis* nachzuweisen. Symplocaceae kommen häufig vor; *Glyptostrobus* und *Sequoia* fehlen aber auch hier nicht. Dies dokumentiert, daß es mit dem Beginn der Braunkohlenbildung zu einer teilweisen Änderung der Vegetation kam. Eine genaue ökologisch-klimatologische Analyse wird aber erst nach Beendigung der taxonomisch-systematischen Bearbeitung möglich sein.

Dank

Die Geländearbeiten wurden durch das Projekt 6051 "Beckenanalyse des Steirischen Tertiärs" des Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung und von der Geologischen Bundesanstalt Wien finanziell unterstützt. Weiterhin wurde von dem Deutschen Akademischen Austauschdienst zeitweise ein Stipendium gewährt.

Literatur

- BECKER, L.P. 1980. Erläuterungen zu Blatt Köflach. Geol.Karte der Rep. Österreich 1:50000, Nr. 163. - 57 S., 18 Abb., 2 Beil. - Wien.
- DAXNER-HÖCK, G. 1990. Bericht 1989 über das Projekt "Kleinsäuger" der begleitenden Grundlagenforschung. - Verh. Geol. Bundesanst. 1990, 3: 508-510. - Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. 1857. Die fossile Flora von Köflach in der Steiermark. - Jb. Geol. Reichsanst., 8: 738-756, Taf.2-4. - Wien.
- FLÜGEL, H.W. 1975. Die Geologie des Grazer Berglandes. - Mitt. Abt. Geol. Paläont. Bergbau Landesmus. Joanneum, Sh. 1: 288 S., 6 Abb., 47 Tab. - Graz.
- GÖßLER, F. 1981. Der Einsatz von Schaufelradbaggern und Bandwagen im Tagebau Oberdorf. - Berg- u. Hüttenmänn. Mh., 126, 6: 221-228. - Wien.
- HÖRNES, R. 1903. Exkursion nach Voitsberg. Führer zu den Exkursionen des IX.Internationalen Geologenkongresses in Wien, 4 S., 1 Abb.. - Wien.
- KLAUS, W. 1954. Braunkohlenpalynologie einiger weststeirischer Lagerstätten. (Vorläufiger Bericht). - Verh. Geol. Bundesanst., 1954: 170-179, 2 Abb. - Wien.
- KNOBLOCH, E. 1977. Fossile Pflanzenreste aus der Kreide und dem Tertiär von Österreich. - Verh. Geol. Bundesanst., 1977: 415-426. - Wien.
- KNOBLOCH, E. 1981. Megasporen, Samen und Früchte aus dem österreichischen Tertiär. - Vest. Ustr. Ust. Geol., 56, 2: 87-97, 1 Abb., 1 Tab. - Praha.
- KUBART, B. 1924. Beiträge zur Tertiärflora der Steiermark. - Arb. phytopaläont. Labor. Univ. Graz, I: 62 S., 8 Fig., 2 Taf. - Graz.
- MOTTL, M. 1970. Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südost-Österreich. - Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Technik, Landesmus. Joanneum, 31: 92 S., 7 Abb. - Graz.
- POHL, W. 1976. Zur Geologie des Braunkohlenbeckens von Köflach -Voitsberg (Steiermark). - Berg- u. Hüttenmänn.Mh., 121, 10: 420 -427, 5 Abb. - Wien.
- STUR, D. 1872. *Carya andriani* nov.sp. im Hangenden des Kohlenstockes in Tregist. - Verh. Geol. Reichsanst., 1872: 122. - Wien.
- STUR, D. 1873. *Carya ventricosa* BGT. im Hangendtone bei Tregist im Köflacher Becken. - Verh. Geol. Reichsanst., 1873: 19. - Wien.
- WEBER, L. & WEISS, A. 1983. Bergbaugeschichte und Geologie der Österreichischen Braunkohlenvorkommen. - Arch. f. Lagerstättenforschung., 4: 1-317, 110 Abb., 174 Tab. - Wien.

Tafel 1

Fig.1-6 Material aus dem Tagebau Oberdorf, West-Mulde.

Fig.1 *Cephalotaxus miocenica* (KRÄUSEL 1920) GREGOR 1979, NHM Wien 1990/158/1, 4x

Fig.2 *Sequoia langsdorfii* (BRONG.1828) HEER 1855, NHM Wien 1990/158/2, 3x

Fig.3 *Cercidiphyllum helveticum* (HEER 1855) JÄHNICHEN, MAI & WALTHER 1980, NHM Wien 1990/158/3, 4x

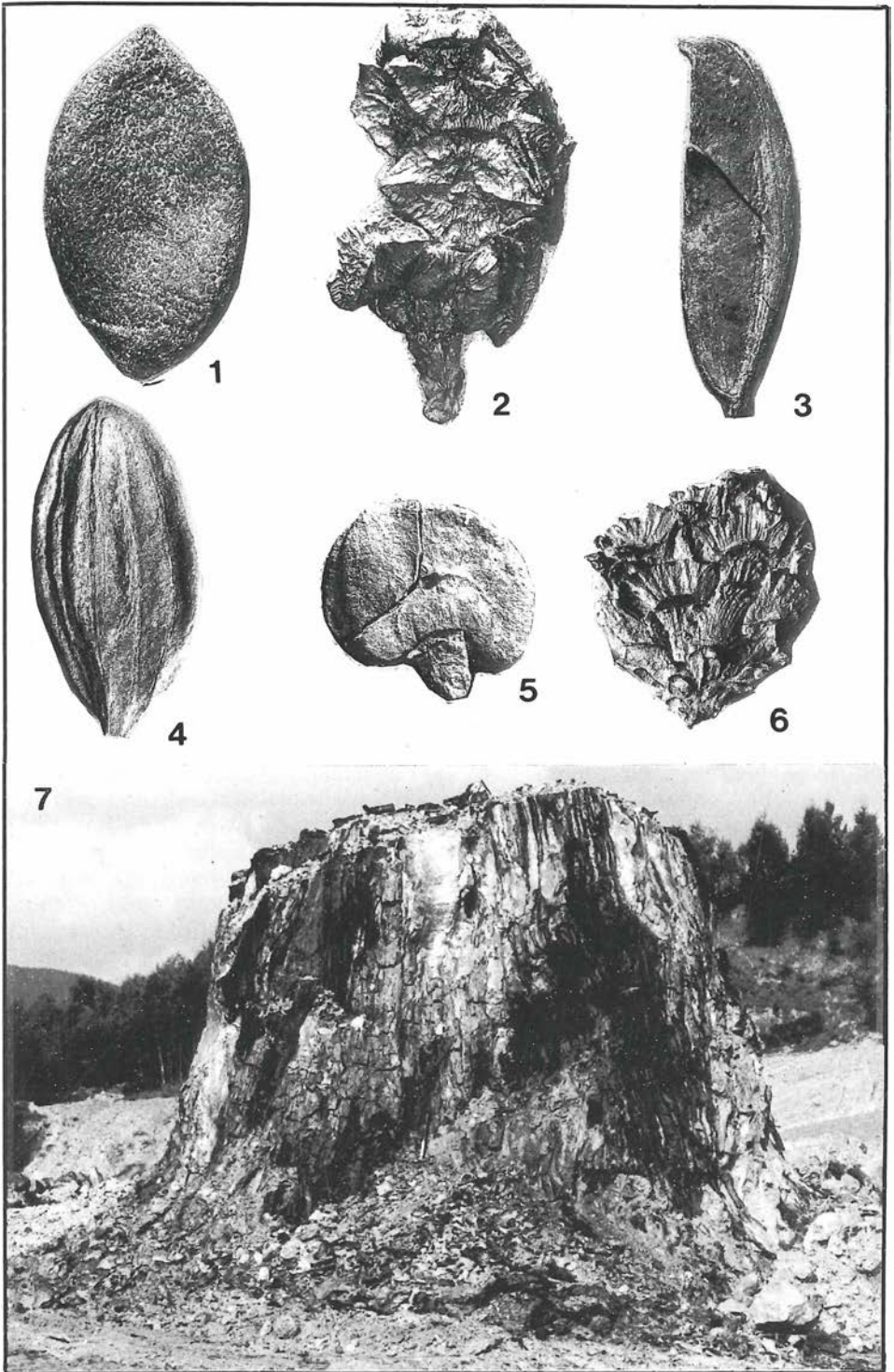
Fig.4 *Nyssa ornithobroma* UNGER 1861, NHM Wien 1990/158/4, 4x

Fig.5 *Tetraclinis* sp, NHM Wien 1991/124/1, 4x

Fig.6 *Glyptostrobus europaea* (BRONG. 1833) UNGER 1850, NHM Wien 1991/2/1, 2x

Fig.7 Baumstubben aus dem Tagebau West

NHM Wien = Naturhistorisches Museum Wien



Xerophytic plant forms in Palaeogene floras of the western Balkan-peninsula

Dorde MIHAJLOVIC

Institute of Regional Geology and Palaeontology, University of Belgrade, Kamenicka St.6, 11000-Belgrade, Yugoslavia

with 2 figures

Introduction

Even at the earliest investigation stage of the Palaeogene floras of the western Balkan-peninsula, quite a number of species considered to have lived in areas with a predominantly arid climate were singled out. UNGER (1850) and ETTINGSHAUSEN (1855, 1858, 1872, 1877, 1885) compared some plant species from Sotzka, Mt. Promina and Sagor to the present-day plants growing in arid subtropical-tropical regions (Australia, Africa). The authors mainly considered them to be related with representatives of the families Proteaceae (*Banksia*, *Dryandra*, *Dryandroides*, *Hakea*, *Grevillea*), Myrtaceae (*Eucalyptus*, *Callistemon*, *Callistemophyllum*, *Eugenia*, etc.) and with various representatives of the order Fabales (*Mimosites*, *Cassia*, *Getonia*, *Caesalpinia*, *Colutea*, *Phaseolites*, *Sophora*, *Dalbergia*, *Acacia*, etc.).

The generally accepted view today is that representatives of the old palaeobotanic school singled out, often uncritically, a large number of new taxa; not enough attention was paid to leaf polymorphism and to the usually great similarity in gross architecture of lamina in representatives of different plant groups. At present, the determination of fossil plants is approached with much more caution and attention. The goal is to make generic and specific determinations (based on as many data as possible) with the greatest possible precision. Well preserved remains of seeds and fruits are examined and, whenever possible, their organic connection to other plant organs is established. In order to make more accurate determinations of leaf remains, the method of analysing the leaf epidermal layer structure has recently been applied. Such studies have resulted in numerous taxonomic innovations and revisions of former determinations, particularly of those made by earlier authors. These investigations have enabled a more solid comparison with the most similar present-day species and consequently more precise palaeoecological and palaeoclimatic reconstructions.

Unfortunately, in many cases palaeobotanists must deal with such poorly preserved plant remains (leaves, seeds, fruits) that a study by means of refined methods is quite impossible. These are typically leaf remains with only some of the lamina architecture elements (often with no venation of higher order, or with details of lamina margins barely discernible). Often, seeds and fruits are only preserved as impressions, which makes them hardly determinable. Bad experience in the past made palaeobotanists either give up determining certain plant fossils in detail (Dicotyledoneae indet. or *Dicotylophyllum*, for instance), or - on the basis of leaf shape and size as well as margin and venation characteristics - to classify plant forms into widely encompassing morphological groups (Lauraceae, Betulaceae or Leguminosae-type of leaves). Another alternative was to use the names of certain leaf forms given by older authors; here, the name of the genus is enclosed in quotation marks ("*Ficus*", "*Laurus*", "*Cassia*", etc.), thus clearly

indicating their uncertain systematical position. The point of such an atypical quotation of genera names is merely to direct the reader to the most similar fossil forms mentioned in the earlier literature. Components of phyto-associations determined within such general limits offer data of far less use in palaeoecological and palaeoclimatic interpretations than those fossil associations including well defined plant species that, according to the actuality principle (which should also be applied with utmost caution), can be correlated with the most similar present-day genera and species. The latter contribute to better palaeoecological and palaeoclimatic reconstructions. Much more precious, but unfortunately quite rare, are those leaf forms the lamina architecture of which indicates, beyond any doubt, the generic membership (*Acer*, *Liquidambar*, *Zelkova*, *Zizyphus*, *Comptonia* and some others).

A relatively new method in palaeoclimatic investigations has been developed over the last decades. It follows the pioneer works of BAILEY and SINNOTT and is based on the characteristics of foliar physiognomy (architecture and size of the lamina), without strict ties to the taxonomic classification. Based on the study of modern flora, it has been established that: "Basically foliar physiognomy is a direct reflection on the vegetation and hence the climate" (WOLFE, 1971). The method has been increasingly applied in the interpretation of Tertiary floras. It was particularly developed in the papers by WOLFE (1971) and DILCHER (1973, 1974). In investigations of European floras the method was applied to varying degrees in papers by ZASTAWNIAK (1980), MAI & WALTHER (1985), MIHAJLOVIC (1985), HABLY (1986, 1988) and other authors. BERGER (several papers, BERGER & ZABUSCH, 1953, being especially remarkable) and PANTIC (1956) based their palaeoclimatic interpretation on similar theses.

The Palaeogene xerophytic plants

Mainly in floras of the Eocene and Oligocene age (see the review in MIHAJLOVIC, 1990) plants considered to be xerophytes (also partly sub-xerophytes) were abundant. Among them, the species *Zizyphus zizyphoides* (UNGER) WEYLAND exceeds other plants in abundance in almost all Palaeogene localities; it is often remarkably predominant. This species, distinguished by a very characteristic leaf architecture, only occurs, with rare exceptions, in the Tethyan phytogeographic province during the Palaeogene. Another relevant plant component of the Eocene and Oligocene phytoassociation of the western Balkan-peninsula is the representative of the family Myricaceae - *Comptonia schrankii* (STERNBERG) BERRY. It has a quite characteristic appearance (linear lamina with large teeth and deep sinuses reaching almost up to the midvein). Another representative of the family Myricaceae - *Myrica longifolia* UNGER - comprises numerous forms given different names by older authors (Proteaceae were often included, usually as the genus *Banksia*). At present, *Myrica longifolia* is generally considered to be a xerophyte or subxerophyte. It is incorrect to relate this species with certain Neogene and present-day species of the genus *Myrica* occurring in subtropical, humid regions. The lamina is linear with needle-shaped teeth. The lamina of such a habitus is adapted to more arid climatic conditions; this is indirectly proved by abundant occurrences of other xerophytes in the same associations.

Numerous leaves of a rather uncertain systematical position have been found in many localities. They are usually assigned to the Leguminosae-type

leaf group. As far as the surface area is concerned, the lamina belong to leptophyllous, nannophyllous and smaller microphyllous leaves (lamina $<10,25 \text{ cm}^2$). The lamina differ in shape: elliptic, ovate, obovate. The margin of the lamina is entire. The base can be normal acute, normal cuneate, normal obtuse and rounded. The apex is either acute, rounded, emarginate or less frequently, acuminate and attenuate. In the earlier literature such leaves were assigned to Leguminosae, which later sometimes proved to be unlikely. Some leaves of such a habitus were also determined as *Bumelia*, *Sapotacites*, *Santalum*, *Celastrus*, *Pyrus*, etc. The common character of these leaves are the extremely small lamina and their entire margins; this indicates that most of these forms belong to xerophytic plants.

A great number of plant species, whose lamina shapes are linear to oblong lorate or ovate lanceolate, is known from the Palaeogene of the western Balkan-peninsula. Their systematical classification is rather disputed. Initially, leaves of such shape were considered to mostly belong to the family Myrtaceae (*Callistemon*, *Callistemophyllum*, *Eucalyptus*, *Eugenia*), to the genus *Andromeda*, etc.. All belong to the groups of nanophyllous and microphyllous leaves with entire margins. They are usually frequent in the phytoassociations dominated by xerophytic plant species.

It can be assumed that at least a certain number of the leaf types determined as *Quercus*, *Celastrus*, *Ilex*, *Callicoma*, etc., belong to the xerophytic or subxerophytic plants. They have nanophyllous and microphyllous leaves with a toothed margin.

The numerical relation of the xerophytic plant types to those apparently belonging to species from regions with a subtropical-tropical, humid climate is particularly noticeable in a few Late Eocene and Early Oligocene localities in Serbia (several finds of flora in the Pcinja Basin, Ralin, Strezovci and elsewhere) ¹. A domination of xerophytes over plant forms having larger lamina (larger microphyllous and infrequently notophyllous leaves) is obvious. A higher degree of aridity can be proved indirectly in the following manner: the genus *Daphnogene* (which without doubt represents a significant component of the subtropical, humid climate) was observed to be relatively scarce in the Palaeogene floras in Serbia and, when it occurs, it is mainly represented by the species *Daphnogene lanceolata* UNGER. The ovate lanceolate leaf of this species has a somewhat reduced lamina versus other species of the genus *Daphnogene*, i.e. its habitus is xeromorphic. A very illustrative example of the small-leaved xerophytic vegetation is the abundant (several hundreds of specimens) fossil flora in the Ljiljanska Reka locality (Pcinja Basin; MIHAJLOVIC, 1985) presented in fig.1. There is not a single occurrence of *Daphnogene* or large leaves in this locality. Numerous specimens of *Zizyphus zizyphoides* are characterized by very small leaves, much smaller than in specimens of the same species from other localities.

Concluding remarks

The numerous xerophytes occurring in the Eocene and Oligocene of the western Balkan-peninsula are a fairly common phenomenon in Europe and even beyond its borders. A number of localities containing associations of a similar character are known from the Tethyan phytogeographic province

¹ The finds in Serbia have been thoroughly studied over the last decades; in analysing the composition of associations, special attention has been paid to the quantitative relation of various association components.

(Aix en Provence, Häring in Tyrol, a few localities in Ukraine and Kazahstan, for example). Such floras occupied the archipelagoes, areas around deep bays and the coastal region on the northern Tethyan margin.

A research team should thoroughly investigate all localities in Europe and the former USSR in order to determine the areal distribution (particularly in the North-South direction) of various plant species in certain geological periods and the percentage of their participations in associations. This would enable the ecological value of certain plant species to be estimated, for example of: *Platanus neptuni* (ETTINGSHAUSEN) BUZEK, HOLY & KVACEK (quite rare in the Tethyan province finds), *Dryophyllum furcinerve* (ROSSMAESSLER) SCHMALHAUSEN (not very frequent in southern Europe versus the Mid-European localities), *Zizyphus zizyphoides* (UNGER) WEYLAND (almost exclusively limited to the Tethyan province), *Comptonia schrankii* (STERNBERG) BERRY (more frequent in the Tethyan province) and others.

References

- BERGER, W. & ZABUSCH, F. 1953. Die obermiozäne (sarmatische) Flora der Türkenschanze in Wien. - N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **98**, 2: 226-276. - Stuttgart.
- DILCHER, D. 1973. A palaeoclimatic interpretation of the Eocene floras of Southeastern North America. - In: GRAHAM, A. (Ed.), Vegetation and vegetational history of Northern Latin America: 39-59. - Elsevier Publ. Co., Amsterdam.
- " - 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. - Bot. Rev., **40**: 1-157. - New York.
- ETTINGSHAUSEN, C. 1855. Die eozäne Flora des Monte Promina. - Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **8**: 1-28. - Wien.
- " - 1858. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora von Sotzka. - Sitz.-Ber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **28**, 6: 1-99. - Wien.
- " - 1872. Die fossile Flora von Sagor. - Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **32**: 159-202. - Wien.
- " - 1877. Die fossile Flora von Sagor. - Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **37**: 161-216. - Wien.
- " - 1885. Die fossile Flora von Sagor. - Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **50**: 1-56. - Wien.
- HABLY, L. 1986. Analysis of leaf size of the Ipolytarnóc flora from a climatological point of view. - Stud. Bot. Hung., **19**: 23-52. - Budapest.
- " - 1988. Egerian fossil flora from Kosztölc, NW Hungary. - Stud. Bot. Hung., **20**: 33-61. - Budapest.
- MAI, D.H. & WALTHER, H. 1985. Die obereozänen Floren des Weißelster-Beckens und seiner Randgebiete. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol., **33**: 1-260. - Dresden.
- MIHAJLOVIC, D. 1985. Fosilne flora paleogena Srbije (Paleogene fossil Flora of Serbia). - Ann. Géol. Pénin. Balk., **49**: 299-434. - Beograd.

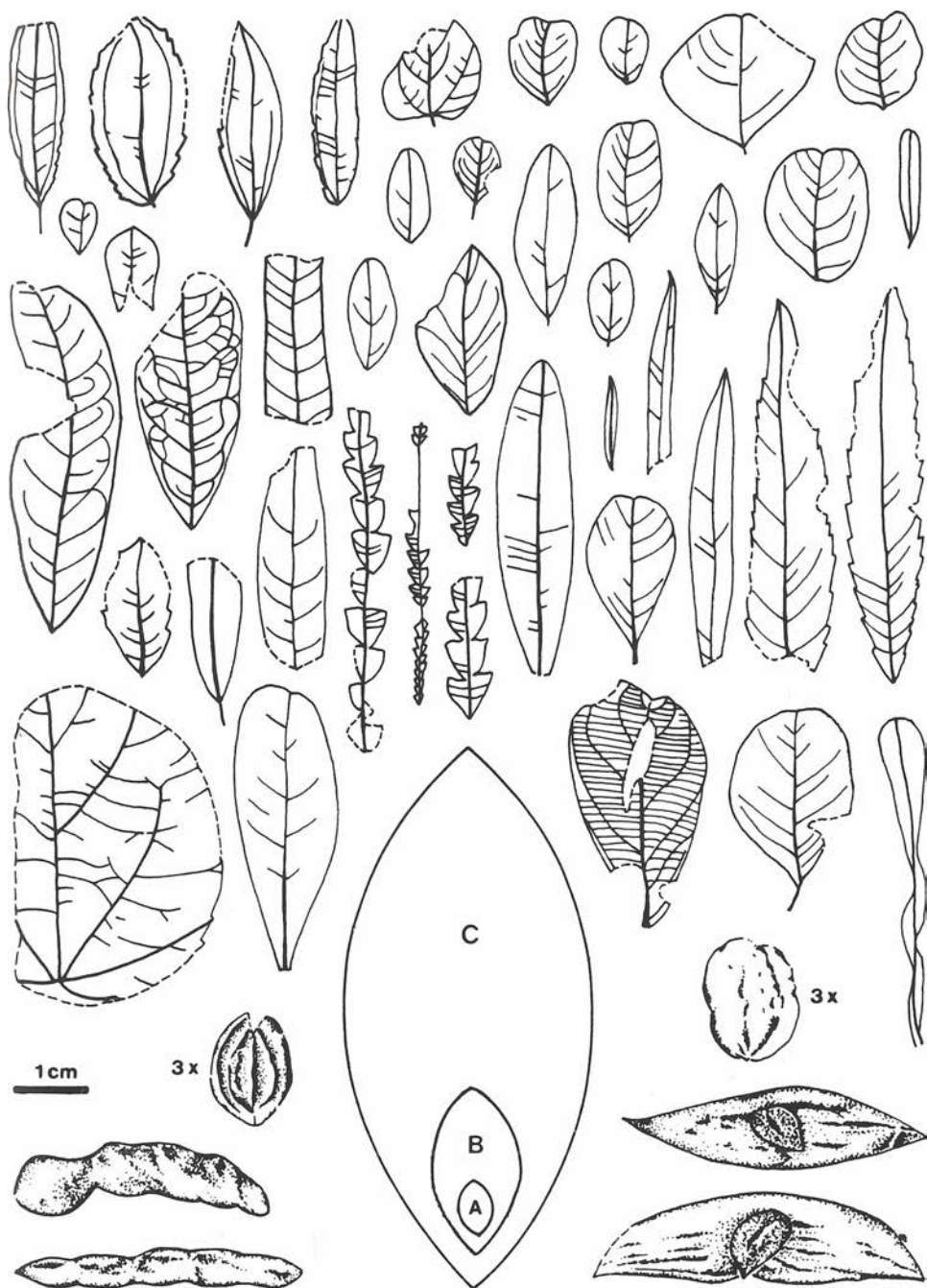


fig. 1: The fossil flora from the Ljiljanska Reka locality - a classic example of the microphyllous xerophytic vegetation. (A) - leptophyllous leaf size class, (B) - nanophyllous leaf size class, (C) - microphyllous leaf size class.



fig. 2: (see page before)

- 1,9,11,12: "*Andromeda*" *protogaea* UNGER
 2-6,34: "*Eucalyptus*" *oceanica* UNGER
 7: "*Cassia*" *berenices* UNGER
 8,16: "*Cassia*" *phaesolites* UNGER
 10,23: *Sapotacites daphnes* UNGER
 13: "*Callistemon*" *eocenicum* ETT.
 14: "*Bumelia*" *scabra* ETT.
 15: "*Getonia*" *grandis* UNGER
 17: "*Cassia*" *hyperborea* UNGER
 18,47: "*Sophora*" *europaea* UNGER
 19: "*Styphonolobium*" *europaeum* ETT.
 20,21,81: Dicotyledoneae indet.
 22: "*Neritinium*" *majus* UNGER
 24: "*Andromeda*" *saportana* ETT.
 25: "*Cassia*" *sagoriana* ETT.
 26: "*Celastrus*" *europaeus* UNGER
 27: "*Pyrus*" *euphemes* UNGER
 28,50: "*Glycyrrhiza*" *deperdita* UNGER
 29: "*Vaccinium*" *acheronticum* UNGER
 30: "*Loranthus*" *extinctus* ETT.
 31,48: *Phaesolites orbicularis* UNGER
 32,44,45,59,61-63,66,67,85,89,99,100: Leguminosae-type of leaves
 33: "*Bumelia*" *oblongifolia* ETT.
 35: *Callistemophyllum melaleucaeforme* ETT.
 36: *Callistemophyllum* sp.
 37: "*Celastrus*" *hippolyti* ETT.
 38: *Callistemophyllum speciosum* ETT.
 39,55: "*Grevillea*" *haeringiana* ETT.
 40: *Phaesolites eriosemaefolium* UNGER
 41: *Callistemophyllum verum* ETT.
 42: "*Pyrus*" *minor* UNGER
 43,72: "*Bumelia*" *oreadam* UNGER
 46: *Leguminosites* cf. *strangulatus* HEER
 49: "*Bumelia*" *plejadum* UNGER
 51: *Chrysophyllum olympicum* UNGER
 52: "*Bumelia*" *pygmaeorum* UNGER
 53: *Callistemophyllum* cf. *acuminatum* ETT.
 54: "*Andromeda*" *vaccinifolia* UNGER
 56,57,75-77: *Myrica longifolia* UNGER
 58: "*Labaria*" *salicites* WESSEL & WEBER
 60,98: "*Acacia*" *sotzkiana* UNGER
 64: "*Bumelia*" *minor* UNGER
 65: *Sapotacites chamaedryis* UNGER
 68,92: "*Dalbergia*" *podocarpa* UNGER
 69: "*Celastrus*" *elaenus* UNGER
 70: *Apocynophyllum angustum* UNGER
 71: *Sapotacites emarginatus* HEER
 73: *Dryandroides hakaefolia* UNGER
 74: *Dryandroides grandis* UNGER
 78,79: *Comptonia schrankii* (STERNB.) BERRY
 80: "*Celastrus*" *andromedae* UNGER
 82: "*Celastrus*" cf. *noaticus* UNGER
 83: "*Myrsine*" *draconum* UNGER
 84: *Sapotacites ambiguus* ETT.
 86: "*Santalum*" *osyrium* ETT.
 87,88,97: "*Mimosites*" *haeringiana* ETT.
 90: "*Myrsine*" *chamaedryis* UNGER
 91: "*Caesalpinia*" *norica* UNGER
 93-95,103-106: *Zizyphus zizyphoides* (UNGER) WEYL.
 96: "*Caesalpinia*" *heerii* ETT.
 101: "*Glycyrrhiza*" *blandusiae* UNGER
 102: *Palaeolobium haeringianum* UNGER

Localities:

- Sotzka: 1,2,4,7,15,16,18,27-29,31,40,42,43,54,60,68,69,73,74,76-78,80,83,90-93,95,98,102 (UNGER, 1850), 13 (ETTINGSHAUSEN, 1858).
 Bogovina: 3,55 (PANTIC, 1956).
 Zagorje: 8-10,14,19,24-26,30,37,49,50,64,65,70-72,96,97,101 (ETTINGSHAUSEN, 1877, 1885).
 Mt. Promina: 6,17,23,33,35,57,79,84,86,106 (ETTINGSHAUSEN, 1855).
 Divljana: 12,21,22,34,36,41,48,51,52,87,104 (MIHAJLOVIC, 1985).
 Ralin: 11,39,44-46,63,75,81,88,89,99 (MIHAJLOVIC, 1985).
 Pcinja: 59 (Pcinja 4),5,32,38,61,82,85,95,100,105 (Pcinja 5), 47,56,58,67,103 (Pcinja 6), 20,53 (Pcinja 7) (MIHAJLOVIC, 1985).
 Poljanica: 62,66 (MIHAJLOVIC, 1985).

Nrs.: 32,41,46,58,59,67,85,87-89,99 enlarged 2 x

Nrs.: 22,36,39,41,44,45,56,61,63,66,75,81,100 enlarged 1,5 x

- MIHAJLOVIC, D. 1990. Paleogene Flora of Yugoslavia (a review). - In: KNOBLOCH, E. & KVACEK, Z. (Eds.), Proc. Symp. Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary; Geol. Surv. Publ.: 141-146. - Prague.
- PANTIC, N. 1956. Biostratigrafija tercijarne flore Srbije (Biostratigraphie des flores tertiaires de Serbia). - Ann. Géol. Pénin. Balk., 24: 199-321. - Beograd.
- UNGER, F. 1850. Die fossile Flora von Sotzka. - Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., 2: 1-67. - Wien.
- WOLFE, J.A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. - Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol., 9: 27-57. - Amsterdam.
- ZASTAWNIAK, E 1980. Sarmatian leaf flora from the southern margin of the Holy Cross Mts. (South Poland). - Prace Muz. Ziemi, Paleobot., 33: 39-107. - Warszawa.

Diatom biostratigraphy and comparative core correlation within the Sofia Basin, Bulgaria

Nadja OGNJANOVA ¹ and Evgenija D. POPOVA ²

¹ Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Geology, Dept. of Palaeontology and Stratigraphy, Acad. G. Bonchev str., Bldg. 21, 1113 Sofia, Bulgaria

² Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Biophysics, Division of Math. Modeling in Biology, Acad. G. Bonchev str., Bldg. 21, 1113 Sofia, Bulgaria

with 2 figures

Introduction

The Sofia Basin is situated in South Bulgaria. It was moulded as a result of negative movements in the faults in the Late Miocene und Pliocene. Four lithostratigraphic units have been described in the Neogene from the Sofia Basin: The variegated Terrigenous Formation and the Sofia Group consisting of three formations: Gniljane, Novi Iskar and Lozenec (KAMENOV & KOJUMDJIEVA, 1983).

Material and methods

356 samples from 14 core drills and outcrops were investigated. 116 of them contained fossil diatoms. The quantity of the diatoms in the samples was defined relatively by SCHRADER's scale (SCHRADER, 1973).

Minimum-variance clustering (WARD's method) based on squared Euclidean distance was used for the stratigraphic subdivision and correlation with the basin. Separate analyses were performed for the species and the sample clustering. Sample clustering includes all samples used in diatom analysis - 116: from C-14, Katina, C-1113, C-1128, Dobroslavci, C-52, Ravno pole, C-1, Goljanovci and the outcrop near Dragovishtica. Species clustering includes all representatives of the class Centrophyceae with determinant stratigraphic significance (64 species, varieties and forms) and 32 species, varieties and forms of the class Pennatophyceae, which are known only as fossils and could be used as index species (TEMNISKOVA-TOPALOVA et al., 1991). All computations were performed using SPSS/PC+ (1986).

Results and discussion

The nonmarine diatom flora is rich and interesting - 365 species, varieties and forms. They belong to 2 classes, 19 families, 5 orders, 46 genera, 209 species, 109 varieties and 22 forms.

The diatom flora consists of recent species - 83,3%. 16,6% are known only as fossils. Some of them are abundant in the sediments of the Novi Iskar Formation: *Cyclotella iris* var. *integra* PERAG. & HERIB., *C. ovata* TYNNI, *Actinocyclus gorbunovii* (SHESH.) BRADB. & KREBS, *A. aff. lobatus* (RUB.) OGNJAN., *Ellerbeckia kochii* (PANT.) OGNJAN., *Diploneis carpathorum* PANT., *Navicula arenariaeformis* var. *major* GASSE, etc. The class Centrophyceae is represented by 3 orders, 7 families, 11 genera, 37 species, 15 varieties and 6 forms (17,5%). The species of this class are predominant in the samples. There is a wide variety of the family Stephanodiscaceae - 4 genera are identified - *Cyclotella* KUTZ., *Cyclostephanos* ROUND, *Stephano-*

discus EHR., *Concentrodiscus* CHURS., MOISS. & SUCH. The genus *Aulacosira* is represented by the greatest number of species - 19 species, varieties and forms. More of the forms "*curvata*" are described as new taxonomical combinations. The taxonomical status of this group remains unclear. The species variety in the diatom flora is due to the species of the class Pennatophyceae (82,5%). The family Naviculaceae is represented by 11 genera: *Navicula* BORY, *Sellaphora* MERESCHK., *Pinnularia* EHR., *Staironeis* EHR., *Anomoeoneis* Pfitz., *Caloneis* CL., *Mastogloia* THW., *Diploneis* EHR., *Frustulia* RABH., *Neidium* PFITZ., *Gyrosigma* HASS. The genera *Navicula* (51), *Fragilaria* LINGB. (38), *Achnanthes* BORY (24), *Cymbella* AG. (22), *Pinnularia* (16), *Surirella* TURP. (14), *Gomphonema* EHR. (13) are represented by the largest number of species. Of interest is the identification of a recently described genus *Reimeria* KOC. & STOERM. The most evolutionarily developed genera *Surirella* and *Campylodiscus* EHR. are common.

The characteristic diatom assemblages have been determined. The index genera of the class Centrophyceae and the index species outline four biostratigraphic zones. The results of the diatom analysis are calibrated against stratigraphic data provided by vertebrate faunas, molluscs and the karpoflora (KAMENOV & KOJUMDJEVA, 1983; PALAMAREV, 1991).

The cores within the Sofia Basin are correlated comparatively on the basis of diatom and cluster analyses (figs. 1, 2).

The results of the cluster analyses are presented in the combination diagram (fig. 2) which shows dendrograms for both the analysis of species and the analysis of samples (KOVACH, 1989). The data matrix is displayed between the two dendrograms in graphic form, so that the structure in the original data can be seen along with the dendrograms.

Samples 43 and 44 (C-14, depth 190-198 m) are very isolated. The specific diatom flora is used to define the taxon-acrozone *Ectodictyon varians*. Apart from species of the genus *Actinocyclus*, the other abundant species are *Aulacosira agassizii* var. *malayensis* (HUST.) SIM., *Cyclotella ovata*, *C. iris* var. *combiensis* SER., and *C. iris* var. *charetonii* (HERIB.) SER. The diatom flora has a very poor species composition; all other species are rare. The chronostratigraphic range of this zone is Portaferian substage, Pontian stage.

Very distinct is the cluster A₂ of all samples of the C-1, Goljanovci, outcrop near Dragovishtica, and those from a depth of 150-190 m, C-14, Katina, and 270-280 m, C-1113, Dobroslavci. The corresponding species cluster groups together the typical *Concentrodiscus* sp. A, many different species of the genus *Actinocyclus* - *A. makarovae* TEMN. & OGNJAN., *A. aff. lobatus*, *Actinocyclus* sp. 1 - and the species *Diploneis carpathorum*, *Cyclotella iris* var. *minuta* OGNJAN., *Navicula arenariaeformis* var. *major*, *Cymatopleura* sp., *Melosira undulata* var. *normanni* ARNOTT, and *Ellerbeckia kochii*. The diatom flora is rich and varied. On the basis of the established diatoms the taxon-acrozone *Concentrodiscus* sp. A is determined. The chronostratigraphic range is Portaferian substage, Pontian stage. In some of the samples - cluster A₂ - *Concentrodiscus* sp. A is not found, but the species of the zonal association are abundantly represented.

The boundary between the Miocene/Pliocene is very difficult to distinguish. Using molluscs, it is defined between the levels containing the index species *Dreissena superfoetata* BRUS. and *Viviparus bulgaricus* BRUS. Using diatoms, the boundary is determined by the index species change of the biostratigraphic zones: *Actinocyclus variabilis* - *Actinocyclus krasskei* var. mio-

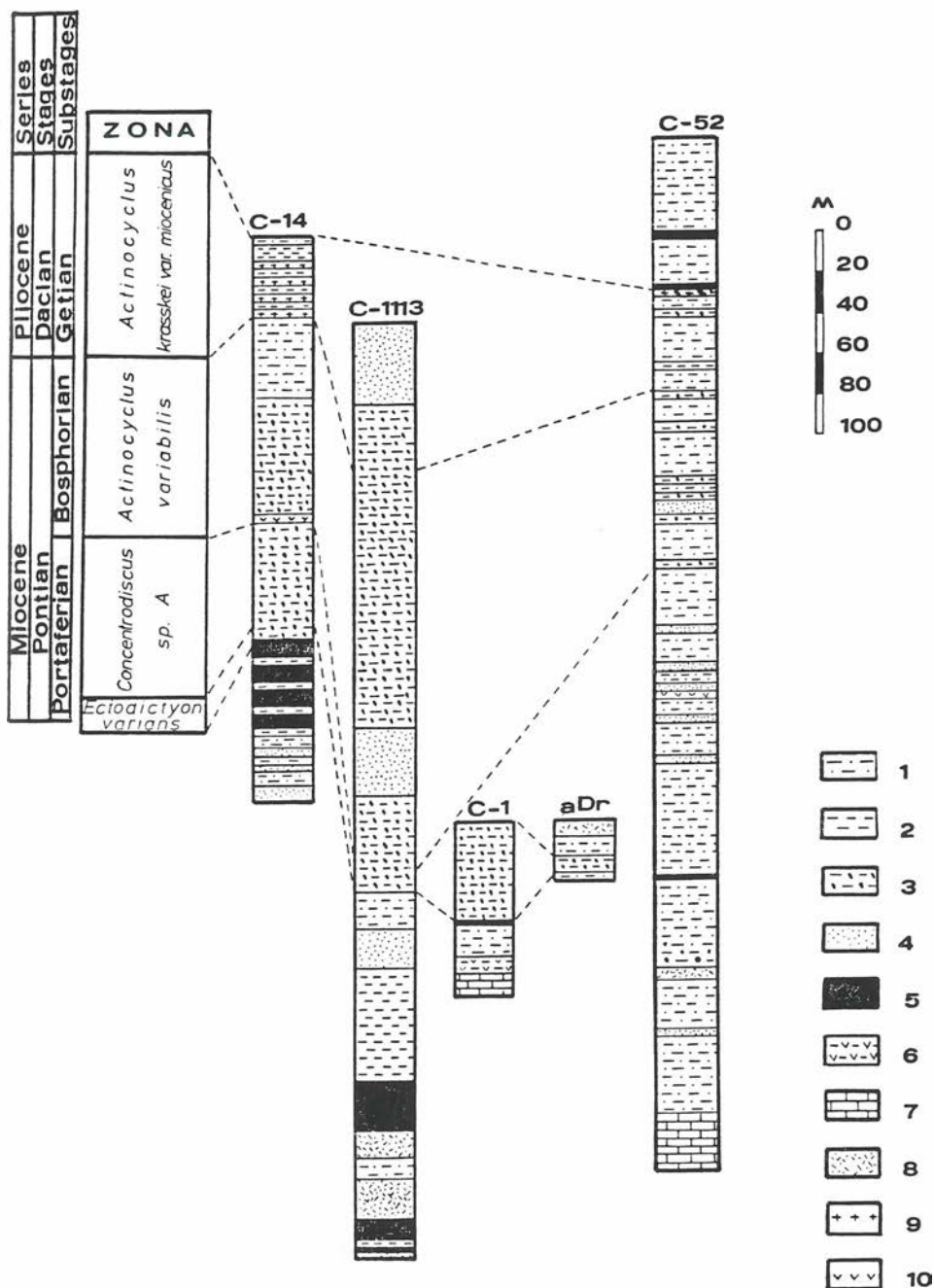


fig. 1: Correlative scheme of the investigated axial sections by diatoms. 1. clayey sands, 2. clays, 3. diatomaceous clays, 4. sands, 5. lignite, 6. coal clays, 7. base rocks, 8. sandy clays with gravels, 9. seam contained *Viviparus bulgaricus* BRUS., 10. seam contained *Dreissena superfoetata* BRUS.

cenicus (KRASSKE) BRADB. The other large cluster joins the samples belonging to these two zones.

The zonal association of the zone *Actinocyclus variabilis* is represented by the species cluster B₃ formed by *Campylodiscus* sp., *Ellerbeckia kochii*, *Cyclotella iris* var. *integra* PERAG. & HERIB., *C. iris* var. *cocconeiformis* BRUN. & HERIB., *Stephanodiscus oregonica* (EHR.) HAK., and *Aulacosira temperei* (PANT.) OGNJAN. Corresponding is the cluster A₃ which consists of the samples C-14, Katina, depth 43-150 m, and C-1113, Dobroslavci, depth 130-270 m. The chronostratigraphic range is Bosphorian substage, Pontian stage.

The group B₄ of the index species *Actinocyclus krasskei* var. *miocenicus* is formed by *Aulacosira italica* f. *curvata* (PANT.) OGNJAN., *A. italica* var. *valida* (GRUN.) SIM., *A. distans* (EHR.) SIM., *A. ambigua* f. *curvata* (SKABITSH.) OGNJAN., *A. agassizii* (OSTENF.) SIM., *Actinocyclus* sp. 3, and *Cyclostephanos dubius* (FRICK.) ROUND. This cluster corresponds to the top level of C-14, Katina, depth 16-40 m and C-52, Ravno pole, depth 170-185 m forming cluster A₄. The chronostratigraphic range is Getian substage, Dacian stage.

Some small clusters and isolated samples (e.g. 70 and 71) are gathered incorrectly due to the vague Miocene/Pliocene boundary. This will be discussed in detail in a further work incorporating ecological data as well.

References

- KAMENOV, B. & KOMJUMDJIEVA, E. 1983. Stratigraphy of the Neogene in Sofia basin. - Paleont., Stratigr. Lithol., **18**: 69-85. - Sofia (in Bulgarian).
- KOVACH, W. 1989. Comparisons of multivariate analytical techniques for use in pre-Quaternary plant paleoecol. - Rev. Palaeobot. Palynol., **60**: 255-282. - Amsterdam.
- PALAMAREV, E. 1991. Composition, structure and basic stages in the evolution of the Miocene paleoflora. - Doctor Thesis, Bot. Inst., Bulg. Acad. Sci., 497 p. - Sofia (in Bulgarian).
- SCHRADER, H.-J. 1973. Proposal for a standardized method of cleaning diatom bearing deep-sea and land-exposed marine sediments. - Beih. Nova Hedwigia, **45**: 403-409. - Koenigstein.
- SPSS for the IBM PC/XT/AT. 1986. SPSS Inc.
- TEMNISKOVA-TOPALOVA, D., OGNJANOVA-RUMENOVA, N. & VALEVA, M. 1991. Nonmarine biostratigraphy of some genera of subclass Centrophyceae, South Bulgaria. - in: Proc. 11th Internat. Diatom Sympos., San Francisco, 1990. - (in press).

fig 2: Combination diagram showing the dendrograms for both the analysis of species and the analysis of samples. The quantity of the species in the sample is noted by a letter: r - rare, f - frequent, c - common, a - abundant.

- 179 *Eunotia oretzkyi* CHURS.
 363 *Tetracyclus stellare* HERIB.
 234 *Gomphonema intricatum* var. *fossile* PANT.
 325 *Pinnularia meisteri* f. *armenica* PORETZ.
 18 *Aulacosira sphaerica* HERIB.
 134 *Cymbellaymbiformis* var. *producta* PANT.
 360 *Tetracyclus ellipticus* var. *lancea* (EHR.) HUST.
 153 *Diatoma costatum* REH.
 152 *Reimeria sinuata* f. *antiqua* (GRUN.) KOC. & STOERM.
 32 *Cyclotella iris* var. *ovalis* BRUN. & HERIB.
 39 *Cyclotella* sp.
 42 *Stephanodiscus* aff. *armenicus* CHURS. & PIRUM.
 161 *Eunotia* aff. *lavrovii* CERAM.
 222 *Fragilaria zeileri* HERIB.
 355 *Rhopalodia gracilis* O. MULL.
 24 *Alveolophora jouseana* (MOISS.) MOISS.
 61 *Actinocyclus normanii* f. *subsalsa* (JUHLIN. DANF.) HUST.
 142 *Cymbella inflexa* PANT.
 207 *Navicula radiosa* var. *dubravicensis* GRUN.
 34 *Cyclotella* aff. *ocellata* PANT.
 25 *Cyclotella andancensis* EHRLICH
 146 *Cymbella obtusa* PANT.
 206 *Fragilaria leptostauron* var. *elongata* HAJOS emend. REH.
 255 *Navicula bituminosa* PANT.
 336 *Rhopalodia gracilis* var. *impressa* (O. MULL.) O. MULL.
 33 *Cyclotella kutzingiana* var. *planetophora* FRICKE
 326 *Pinnularia nobilis* var. *neogena* (GRUN.) CL.
 238 *Gomphonema transylvanicum* PANT.
 36 *Cyclotella radiosa* (GRUN.) LEMM.
 37 *Cyclotella radiosa* var. *lichvinensis* (JOUSE) OGNJAN.
 51 *Stephanodiscus* aff. *subtransylvanicus* GASSE
 223 *Fragilaria zeileri* var. *elliptica* GASSE
 58 *Actinocyclus* aff. *kutzingii* A. SCHM.
 17 *Aulacosira lirata* var. *alpigena* (GRUN.) HAWORTH
 20 *Melosira undulata* (EHR.) KUTZ.
 41 *Cyclostephanos omarensis* (KUPTZ.) CHURS. & LOG.
 50 *Stephanodiscus niagarae* EHR.
 54 *Mesodictyon* sp.
 44 *Stephanodiscus carconensis* GRUN.
 183 *Eunotia polyglyphoides* SHESH.
 38 *Cyclotella radiosa* var. *pliocaenica* (KRASSKE) HAK.
 43 *Stephanodiscus astraea* var. *intermedius* FRICKE
 47 *Stephanodiscus hantzschii* f. *tenuis* (HUST.) HAK. & STOERM.
 48 *Stephanodiscus minutula* (KTZ.) ROUND.
 29 *Cyclotella iris* var. *combiensis* SER.
 55 *Ectodictyon varians* CHURS. & TSCHERN.
 35 *Cyclotella ovata* TYNNI
 2 *Aulacosira agassizii* var. *malayensis* (HUST.) SIM.
 27 *Cyclotella iris* var. *charetoni* (HERIB.) SER.
 1 *Aulacosira agassizii* (OSTENF.) SIM.
 14 *Aulacosira italica* var. *valida* (GRUN.) SIM.
 40 *Cyclostephanos dubius* (FRICKE) ROUND
 65 *Actinocyclus* sp. 3
 13 *Aulacosira italica* f. *curvata* (PANT.) OGN.
 57 *Actinocyclus krasskei* var. *miocenicus* BRADB. & KREBS
 12 *Aulacosira italica* (EHR.) SIM.
 5 *Aulacosira distans* (EHR.) SIM.
 4 *Aulacosira ambigua* f. *curvata* (SKABITSCH.) OGNJAN.
 22 *Ellerbeckia arenaria* (MOORE) CRAWF.
 45 *Stephanodiscus carconensis* var. *pusillus* GRUN.
 52 *Stephanodiscus* sp.
 9 *Aulacosira granulata* var. *muzzanensis* (MEIST.) SIM.
 15 *Aulacosira lirata* (EHR.) ROSS.
 16 *Aulacosira lirata* f. *curvata* OGNJAN.
 8 *Aulacosira granulata* var. *angustissima* (O. MULL.) SIM.
 11 *Aulacosira islandica* f. *curvata* (O. MULL.) OGNJAN.
 7 *Aulacosira granulata* f. *curvata* (GRUN.) OGNJAN.
 64 *Actinocyclus* sp. 2
 327 *Pinnularia scythica* (PANT.) REH.
 31 *Cyclotella iris* var. *minuta* OGNJAN.
 128 *Cymatopleura* sp.
 214 *Fragilaria transylvanica* PANT.
 21 *Melosira undulata* var. *normanni* ARNOTT.
 46 *Stephanodiscus hantzschii* GRUN.
 207 *Fragilaria leptostauron* var. *fossilis* PANT.
 315 *Opephora martyi* var. *capitata* HERIB.
 19 *Aulacosira temperei* (PANT.) OGNJAN.
 28 *Cyclotella iris* var. *coconeiformis* BRUN. & HERIB.
 56 *Actinocyclus gorbunovii* (SHESH.) BRADB. & KREBS.
 26 *Cyclotella iris* BRUN. & HERIB.
 49 *Stephanodiscus oregonica* (EHR.) HUST.
 30 *Cyclotella iris* var. *integra* PERAG. & HERIB.
 62 *Actinocyclus variabilis* (FRENG.) BRADB. & KREBS.
 113 *Campylodiscus* sp.
 23 *Ellerbeckia kochii* (PANT.) OGNJAN.
 209 *Fragilaria leptostauron* var.
 6 *Aulacosira granulata* (EHR.) SIM.
 10 *Aulacosira islandica* (O. MULL.) SIM.
 187 *Fragilaria bituminosa* PANT.
 60 *Actinocyclus makarova* (TEMN. & OGNJAN.) OGNJAN.
 63 *Actinocyclus* sp. 1
 33 *Concentrodiscus* sp.
 59 *Actinocyclus* aff. *lobatus* (RUB.) OGN.
 154 *Diploneis carpathorum* PANT.
 252 *Navicula arenariaeformis* var. *major* GASSE
 3 *Aulacosira ambigua* (GRUN.) SIM.

List of the species included in the species clustering in fig. 2

Über die vergessenen sarmatischen Floren Radoboj und Sused, ihre paläophytogeographische und biostratigraphische Bedeutung

Nikola K. PANTIC

Zavod za geologiju i paleontologiju RGF, Kamenicka 6, 11000 Beograd, Jugoslawien

mit 2 Figuren

In den letzten Jahrzehnten wurde immer deutlicher, daß man sich bei Rekonstruktionen der Entwicklung festländischer Vegetation im Laufe des Tertiärs, in erster Linie auf Floren, deren Alter durch andere paläontologische Daten (hauptsächlich marine Faunen) festgestellt wurde, bzw. auf "fixed"-Floren, stützen kann (PANTIC 1956, 1967, 1990). Lange Zeit waren jedoch solche Untersuchungen auf Korrelation untereinander ähnlicher Floren begründet, was oft zu falschen (vor allem phytostratigraphischen) Daten geführt hat. Gesichert scheint heute, daß im eurasiatischen Raum während des Tertiärs, besonders in Nord-Süd-Richtung unterschiedliche Floren zur selben Zeit existiert haben.

Ebenfalls hinreichend dokumentiert ist die intensive Verengung der warmen Klimazonen während der letzten 30 Millionen Jahre, was zur raschen Migration der wärmeliebenden festländischen Vegetation von Norden nach Süden geführt hat (PANTIC 1990). Diese Erkenntnisse beeinflussen die Erstellung neuer Grundlagen für die Phytostratigraphie. Es ist unverständlich, daß es für die richtige Deutung unterschiedlicher festländischer Floren einer Periode seit langem genügend richtige Angaben gibt, dieselben jedoch vernachlässigt oder falsch interpretiert wurden.

Als Beweis für diese Behauptung können seit langem bekannte Floren sarmatischen Alters in Kroatien dienen: jene von Radoboj (UNGER 1897, VUKOTINOVIC 1874 u. a.) sowie Sused (PILAR 1883). Die sarmatischen Sedimente, aus welchen die beiden fossilen Floren stammen, besitzen auch eine charakteristische marine Fauna. Dennoch wurde diesen Floren auf Grund der Korrelation mit einigen ähnlichen aus nördlicheren europäischen Gebieten ehemals ein beträchtlich höheres Alter zugeschrieben.

Radoboj

Ausnahmsweise reiches, fossiles Pflanzenmaterial, größtenteils noch Mitte des vergangenen Jahrhunderts gesammelt, stammt aus Schichten, die zur damaligen Zeit der Schwefelgewinnung dienten. Das Liegende der pflanzenführenden Serie bilden Leithakalke mit zahlreichen Fossilien, die auf mittelmiozänes Alter (Badenien) hinweisen. Über den Leithakalken folgen graue Sandmergel und darauf ein Flöz, in dem Schwefelkonkretionen auftreten. Darüber liegen die pflanzenreichen Mergel, die auch wegen ihres Reichtums an fossilen Insekten bekannt sind (HEER 1850). Bereits UNGER hat aus diesen Schichten über 250 Arten fossiler Pflanzen beschrieben (Profil von Radoboj siehe Fig.1 A). Gemäß UNGER ist der Charakter dieser Flora tropisch und subtropisch, weil wie er meint, dies durch das Vorhandensein fossiler Arten bewiesen wird, deren Verwandte heute in tropischen und subtropischen Regionen leben (Palmen: *Sabal*, *Phoenicites*, mehrere Arten von *Myrsine* und Arten der Gattungen "*Gilbertia*", "*Engelhardia*", "*Mimosa*",

"*Acacia*", ...). Die anderen Arten bringt UNGER mit Floren der warmen Regionen von Nordamerika, Mexiko, den Azoren und Kanaren in Zusammenhang. Auch wenn die alten taxonomischen Bestimmungen noch einer Revision bedürfen, ein Blick auf die Zusammensetzung in den Blattformen bestätigt einen ausgeprägt warmen Charakter der Radoboj-Flora. Die Existenz eines solchen Lebensraumes beweist auch die reiche, von UNGER (1850) beschriebene, Insektenfauna. Aus HEERs Analyse einer erheblichen Anzahl von Käfern, Ameisen, Bienen, Fliegen und anderen Insekten geht zweifellos hervor, daß das Klima zur Zeit der Existenz dieser Insekten und der Vegetation tropisch war, weil wie er feststellt, einige der ähnlichen Insekten "nur in der Tropenwelt vorkommen" oder an anderer Stelle "wir sie jetzt nur noch aus Brasilien kennen".

All dies weist zweifellos darauf hin, daß die Vegetation von Radoboj mit ihren sogenannten "paläogenen" Charakteristiken auf den Inseln der südlichen Teile des warmen sarmatischen Meeres existierte. Es ist offensichtlich, daß die sarmatische Flora von Radoboj als typische "fixed"-Flora die paläophytogeographischen Verhältnisse während des Sarmatien in diesem Teil Europas auf eine spezifische Weise zu rekonstruieren ermöglicht. Andererseits bestätigt dies, wie mehrmals bereits erwähnt wurde, daß wir Florenähnlichkeit nicht zu phytostratigraphischer Korrelation heranziehen können - besonders nicht auf große geographische Entfernung (z.B. zwischen Nordeuropa und der Türkei).

Aus der Flora von Radoboj geht deutlich hervor, daß der Charakter dieser sarmatischen Vegetation aus südlichen Teilen des Pannonischen Beckens beträchtlich von jenen der sarmatischen festländischen Vegetation, die in Nordeuropa existierte, verschieden war.

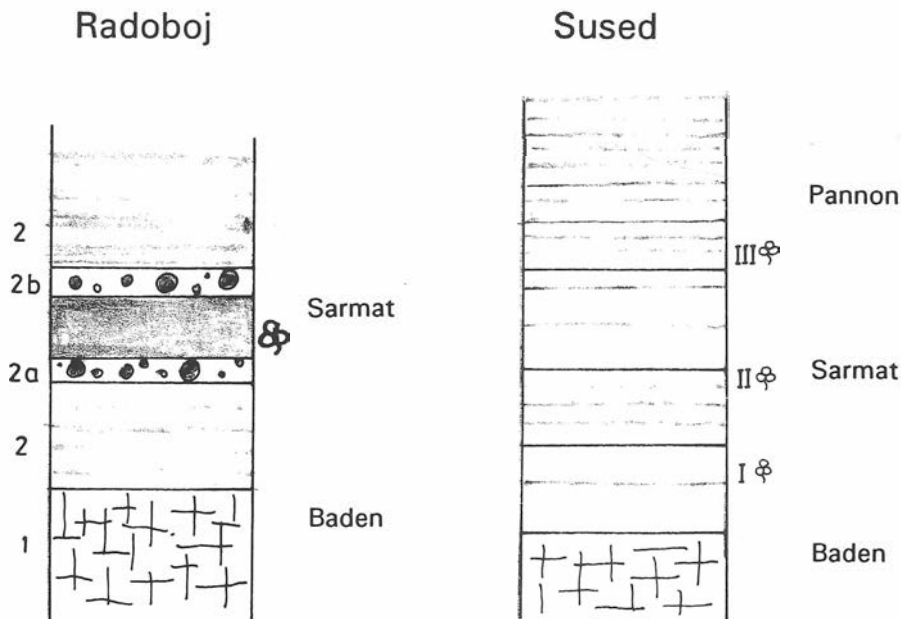


Fig. 1: Schematisches Profil der stratigraphischen Verhältnisse in Radoboj und Sused

Sused

PILAR hat im Jahre 1883 in seiner bekannten Arbeit "Flora fossilis susedana" die sarmatische Flora der Umgebung von Zagreb beschrieben. Er unterscheidet dabei drei Niveaus: I. Flora aus den Übergangsschichten, II. Flora der Sarmat-Schichten, III. Flora der weißen Mergel (unteres Pannonien).

Das Liegende der pflanzenführenden Serie aller Lokalitäten aus der Umgebung von Zagreb, die PILAR beschreibt, bilden Leithakalke des Badenien. Sarmatisches Alter der fossilen festländischen Flora wurde durch reiche Assoziationen der marinen Fauna dokumentiert, wie z.B. in "Sused" vorhanden. Zahlreiche Vertreter von *Ostrea*, *Telina*, *Lucina* und in "Dolje" eine reiche Fauna mit *Cerithium pictum*, *C. rubiginosum* u. a. sind dokumentiert (zu den geologischen Lagerungsverhältnissen siehe Fig. 1B).

An allen Fundstellen dominieren wärmeliebende Gattungen und Arten (*Laurus*, *Magnolia*, *Daphnogene*, *Myrica*,...), aber es kommen auch einige Arten trockener Standorte (*Zizyphus*, "Acacia" u. a.) vor. Laubwerfende Arten fehlen nahezu vollständig. PILAR folgert aus diesen Umständen, der Mangel laubwerfender Arten sei wahrscheinlich eine Folge der Abwesenheit höherer Bergregionen auf den Inseln. Erwähnenswert ist jedoch das Auftreten mariner Algen (besonders *Cystoseira partschii* STERNBERG, *Cystoseira seussii* PILAR, *Fucus sulekianus* PILAR u. a.), welche die Einschwemmung der Landpflanzen-Reste in marines Ablagerungsmilieu beweisen. Blattreste eventuell vorhandener laubwerfender Taxa könnten dabei durch diesen Transport vernichtet worden sein.

Diskussion

Die Analysen aller bis jetzt bekannten fossilen Floren, gesichert untersarmatischen Alters in Kroatien, Serbien und Bosnien (UNGER 1869, PILAR 1883, VUKOTINOVIC 1878, PANTIC 1956, 1967, 1986, 1990, PANTIC & MIHAJLOVIC 1987, 1989) ermöglichen die Rekonstruktion verschiedener Vegetationstypen in einer relativ kurzen Zeitperiode - dem Untersarmatien. Die verschiedenen Typen festländischer Vegetation zu jeder Zeit, wurden durch geographische Eigenschaften (geographische Lage, Klima, Relief, usw.) und die vorhergehende Vegetationsgeschichte des jeweiligen Gebietes bedingt.

In paläobotanischen Untersuchungen ist jedoch eine Erkenntnis von entscheidender Bedeutung, daß es sich bei den fossilen Floren fast immer um parautochthone und allochthone Thanatozönosen handelt, um Reste der fossilen festländischen Pflanzen verschiedener Standorte, welche in Ablagerungsmilieu über größere oder geringere Entfernungen eingeschwemmt wurden. Deswegen hängt die Zusammensetzung einer Thanatozönose von den jeweils lokalen Standortverhältnissen ab, aber in erheblichem Maße auch von den Transportumständen, unter welchen die pflanzlichen Teile aus den Lebensräumen in die Ablagerungsräume transportiert wurden.

Basierend auf den bis jetzt bekannten untersarmatischen Floren der westlichen Balkanhalbinsel (südliche Teile des ehemaligen sarmatischen Meeres im Gebiet des Pannonischen Beckens) können folgende Modelle der Entstehung verschiedener Thanatozönosen rekonstruiert werden.

In Abhängigkeit vom Klima (feucht oder trocken) können die Modelle in zwei Grundgruppen eingeteilt werden.

A. Thanatozönose einer Phase feuchten Klimas (Fig. 2)

1. Thanatozönose um eine Insel mit abgeflachtem Relief, ohne gebirgige Regionen im sarmatischen Meer (IA).

Es dominieren tropische und subtropische Pflanzenformen. Es fehlen, oder sind in nur geringer Anzahl laubwerfende Pflanzenarten vorhanden. Eine bemerkenswerte Stellung in den Thanatozönosen besitzen manchmal die Meeressalgen. Transport von Pflanzenmaterial wird durch die Tätigkeit von Wellen und Meeresströmungen bestimmt. Diese Verhältnisse sind für Radoboj anzunehmen.

2. Thanatozönosen um Inseln im sarmatischen Meer mit ausgeprägt gebirgigen Regionen (IB).

Zahlreiche tropische und subtropische Pflanzen sind vorhanden, sehr häufig aber auch laubwerfende Formen. Der Transport von Pflanzenresten erfolgt aus höheren gebirgigen Regionen durch Bäche und kleinere Flüsse, und danach durch die Tätigkeit von Wellen und Meeresströmungen. Diese Verhältnisse entsprechen den Lokalitäten Bozdarevac und Borak bei Belgrad.

3. Thanatozönosen in Flußdeltaregionen mit Mündung ins Meer (IIB).

Oft dominieren laubwerfende Pflanzenarten. Besonders typische Thanatozönosen dieses Typs entstehen, wenn die Meeresküste steil und hoch ist. Lokalität Saranovo bei Natalinci (Serbien).

Entsprechende Transportmechanismen heute wurden an der Mündung des Flusses Krka bei Omis in das Adriatische Meer geprüft. Dabei wurde beobachtet, daß während der Regenperioden massenhaft Blätter laubwerfender Arten in Buchten angeschwemmt werden.

4. Autochthones Pflanzenmaterial (IIA),

das in Sümpfen küstennaher Ebenen angereichert wird. Transport des Materials findet kaum oder nicht statt (Lokalität Saranovo in Serbien, Kohleflöz). Es ist wesentlich, daß mit dem Anstieg des Meeresspiegels ein Thanatozönose-Typ durch einen anderen abgelöst werden kann. Der interessanteste Fall ist gegeben, wenn die küstennahen Ebenen (mit Sümpfen) ganz bis hin zum steileren, gebirgigen Relief überschwemmt werden. Dann befinden sich in Sedimenten unmittelbar übereinander verschiedene fossile Assoziationen einerseits des warmen subtropischen Charakters andererseits darüber Thanatozönosen mit der Dominanz von Resten laubwerfender Vegetation (Lokalität Saranovo - Serbien).

Dieser Fall wurde in pontischen Ablagerungen im nordöstlichen Bosnien geprüft (PANTIC 1989).

5. Die während des Sarmatien in Sedimenten intramontaner Seen entstandenen Thanatozönosen (III).

Sie haben ihre ausdrucksvollen Eigenschaften in der Zusammensetzung der Pflanzenassoziationen.

Der Charakter der Pflanzenreste hängt in erster Linie von Seehöhe und Ausprägung des umgebenden Reliefs ab.

Die Transportvorgänge sind spezifisch und von den hydrologischen Gegebenheiten abhängig. In der Regel haben die Thanatozönosen bedingt durch den Umgebungscharakter geringeren ausdrücklich subtropisch-tropischen Charakter. Es dominieren laubwerfende Pflanzen.

B. Thanatozönosen einer Phase trockenen Klimas

Während des älteren Sarmatien gibt es am südlichen Rand des Pannonischen Meeres charakteristische Thanatozönosen. Diese können im Grunde auf dieselbe Weise wie Thanatozönosen aus Perioden feuchten Klimas eingeteilt

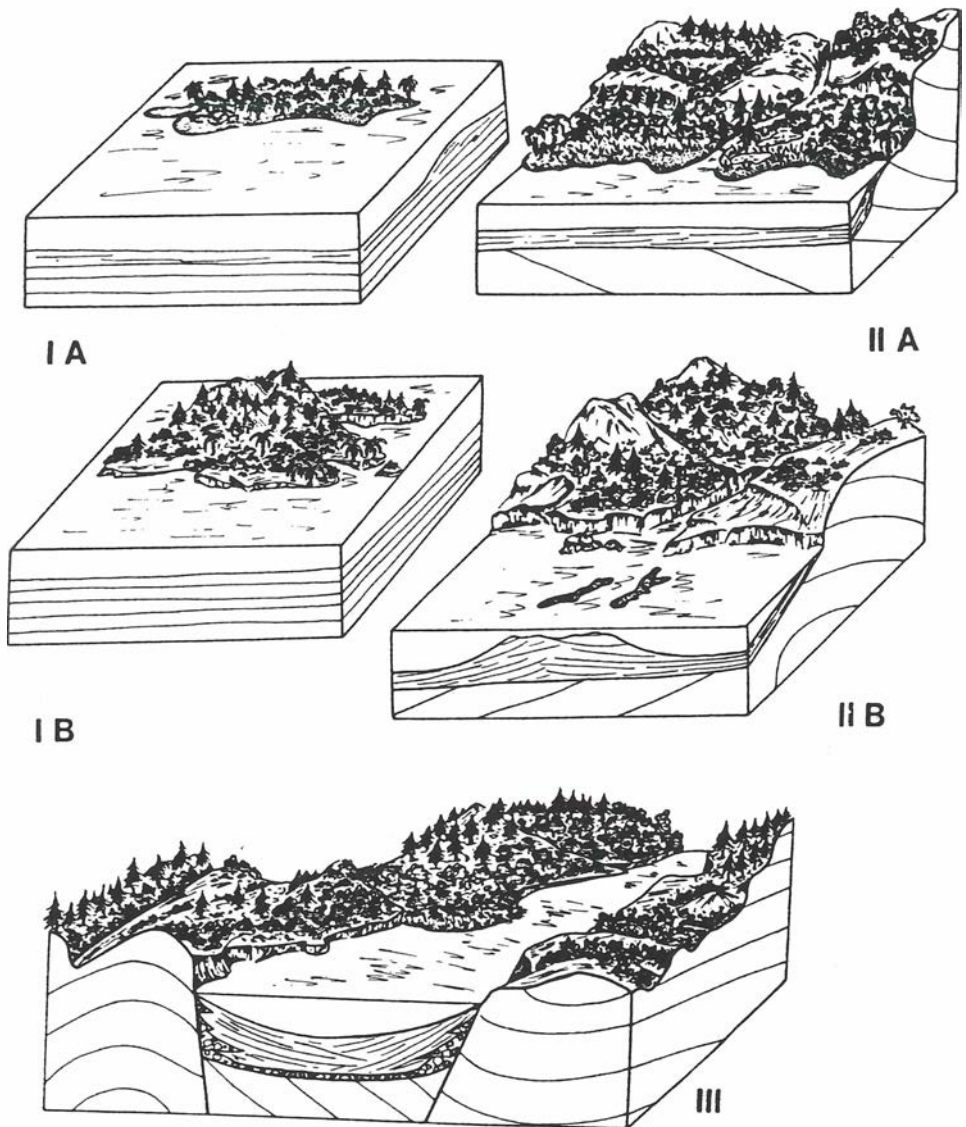


Fig. 2: Mögliche Grundmodelle der Bildung allochthoner Thantozönosen, durch welche Verschiedenartigkeiten von Vegetationstypen in einer geologischen Zeit erklärt werden. (Erläuterungen im Text)

werden. Dies bezieht sich auf geographische Verhältnisse: niedrige Inseln, Inseln mit felsigem und gebirgigem Relief, küstennahe Ebenen, usw. Infolge des trockenen Klimas entwickelt sich unter den selben geographischen Bedingungen eine andere Vegetation.

Eines der bekannten Modelle vermutet einen küstennahen galerieartigen Wald und savannenartige Gebiete auf dem Festland. Die Thanatozönosen enthalten Blätter subtropischer Pflanzen (*Lauraceae*, *Zizyphus*, *Tetraclinis*)

und eine größere Anzahl unterschiedlicher Taxa vom Leguminosen-Typ (Lokalitäten Pancevo-Brücke an der Donau bei Belgrad, Bela Stena bei Valjevo).

Alle diese Modelle sind in der Untersuchungsphase. Die vollständigen Ergebnisse sowie die kritische taxonomische Revision werden in einer eigenen Publikation dargestellt werden.

Das Ziel dieser Arbeiten ist, mögliche Verschiedenartigkeiten von Vegetationstypen in einer geologischen Zeit aufzuzeigen. Ferner soll die Rekonstruktion festländischer Vegetation einer Zeit basierend auf einer möglichst großen Anzahl von "fixed"-Floren begründet werden.

Bisher wurden nur grundlegende Typen allochthoner Thanatozönosen dargestellt. Künftige Untersuchungen sollen auch mögliche Übergangstypen erfassen.

Literatur

- PANTIC, N. 1956. Biostratigraphie des flores Tertiaires de Serbia (in Serbocroatian with summary in French).- Ann. Géol. Pénin. Balk., **24**: 199-321.- Beograd.
- " - . 1967. Die jungtertiären Floren und der Klimawechsel im Balkanraum.- Abh. Zentr. Geol. Inst., **10**: 145-154.- Berlin.
- " - . 1986. Global Tertiary climatic changes, palaeophytography and palaeostratigraphy.- Lecture Notes in Earth Sciences, 8: Global Bio-Events. A Critical Approach. Proc. First Inter. Meet. IGCP Project 216: Global biological events in earth history. WALLISER, O.H.(Ed.): 419-427.- Berlin-Heidelberg.
- " - . 1989. Environmental changes, land vegetation and coal formation on the southern margin of the Pannonian Basin. In: Chronostratigraphie und Neostatotypen, Pontien, Band VIII, STEVANOVIC, P. (Ed.): 294-300.- Zagreb-Beograd.
- PANTIC, N. & MIHAJLOVIC, D. 1977. Neogene floras of the Balkan land areas and their bearing of the study of paleoclimatology, paleobiogeography and biostratigraphy (Part 2). The lower Samartian flora of Beograd (loc. Pancovo bridge) (in Serbocroatian with summary in English).- Ann. Géol. Pénins. Balk., **41**: 159-173.- Beograd.
- " - . 1979/80. Neogene floras of "Balkan land" and their significance for paleoclimatology, paleobiogeography and biostratigraphy, III. The importance of dry climate period identification for stratigraphic correlations (in Serbocroatian with summary in English).- Ann. Géol. Pénins. Balk., **43/44**: 239-261.- Beograd.
- PILAR, D. 1883. Flora fossilis Susedana.- Djela Jugosl. akad. znan. umjetn., **4**: VIII, 163 pp.- Zagrabie.
- UNGER, F. 1869. Die fossile Flora von Radoboj in ihrer Gesamtheit und nach ihrem Verhältnisse zur Entwicklung der Vegetation der Tertiärzeit.- Denkschr. Akad. Wiss., math.-nat., Cl., **29**: 125-170.- Wien.
- VUKOTINOVIC, L. 1874. Geoloski i paleontoloski odnosaji u Radoboju.- Rasprave Jug. Akad., **XXVIII**: 111-146.- Zagreb.

Problem of the Miocene/Pliocene boundary as arising from palynostratigraphic studies from Gnojna (South-western Poland)

Anna SADOWSKA

University of Wrocław, Institute of Geological Sciences, Cybulski str. 36, 50-205 Wrocław, Poland

with 3 figures and 1 table

Geological introduction

Gnojna region is situated in the eastern part of the Fore-Sudetic Block, on the elevated watershed area between the Carpathian Foredeep and the Polish Lowland Basin (fig. 1). According to DYJOR's stratigraphic study (1987), the formation of the Poznan series, with a thickness over 70 m, was deposited here. The Gozdnica series, the youngest sediments of the Tertiary, is situated above this. It consists of sands and gravels, intercalated

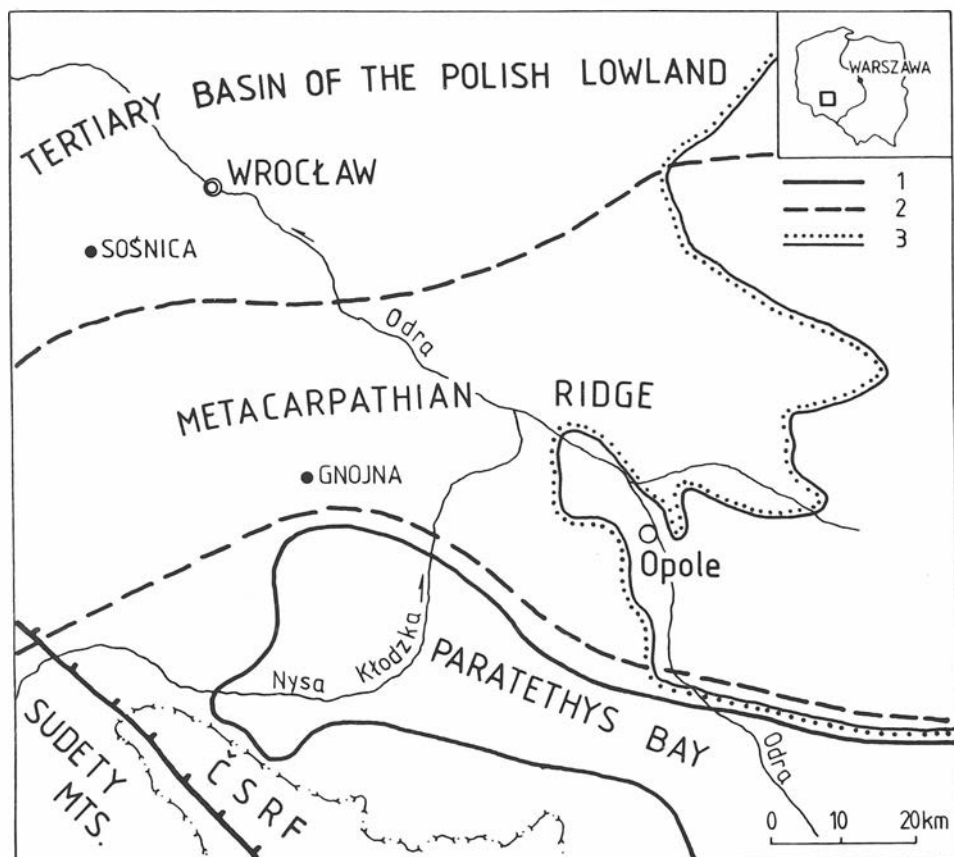


fig. 1: Location of Gnojna and distribution of Neogene deposits in SW Poland (1 - extent of marine deposits of the Paratethys, 2 - extent of the Fore-Sudetic part of the Metacarpathian Ridge, 3 - extent of continuous cover of Poznan series)

by caoline loams, clays and muds of Sudetic origin. Sedimentological research by TEISSEYRE (1987) shows that the Gozdnica series in Gnojna is deposited within the area of a lacustrine deltaic fan of the pre-Nysa Klodzka river. Its sedimentation is connected with the vanishing of the Poznan series basin, whose shore gradually regressed from the Fore-Sudetic region to the Silesia Lowland. The profile of these deposits in Gnojna has a thickness of 8 metres (fig. 2). In its lower part, layers of grey clays, 3,5 m thick, containing leaf impressions, were found. These deposits were the subject of my palynological investigations. According to the introductory analysis of the leaf flora by KRAJEWSKA (Polish Academy of Science, Museum of the Earth in Warsaw), the leaves of trees and shrubs predominate here, mainly those of *Carpinus grandis* UNGER, *Alnus* sp. div., *Betula* sp. div., *Ulmus pyramidalis* GOEPPERT, *Ulmus plurinervia* UNGER, *Parrotia pristina*

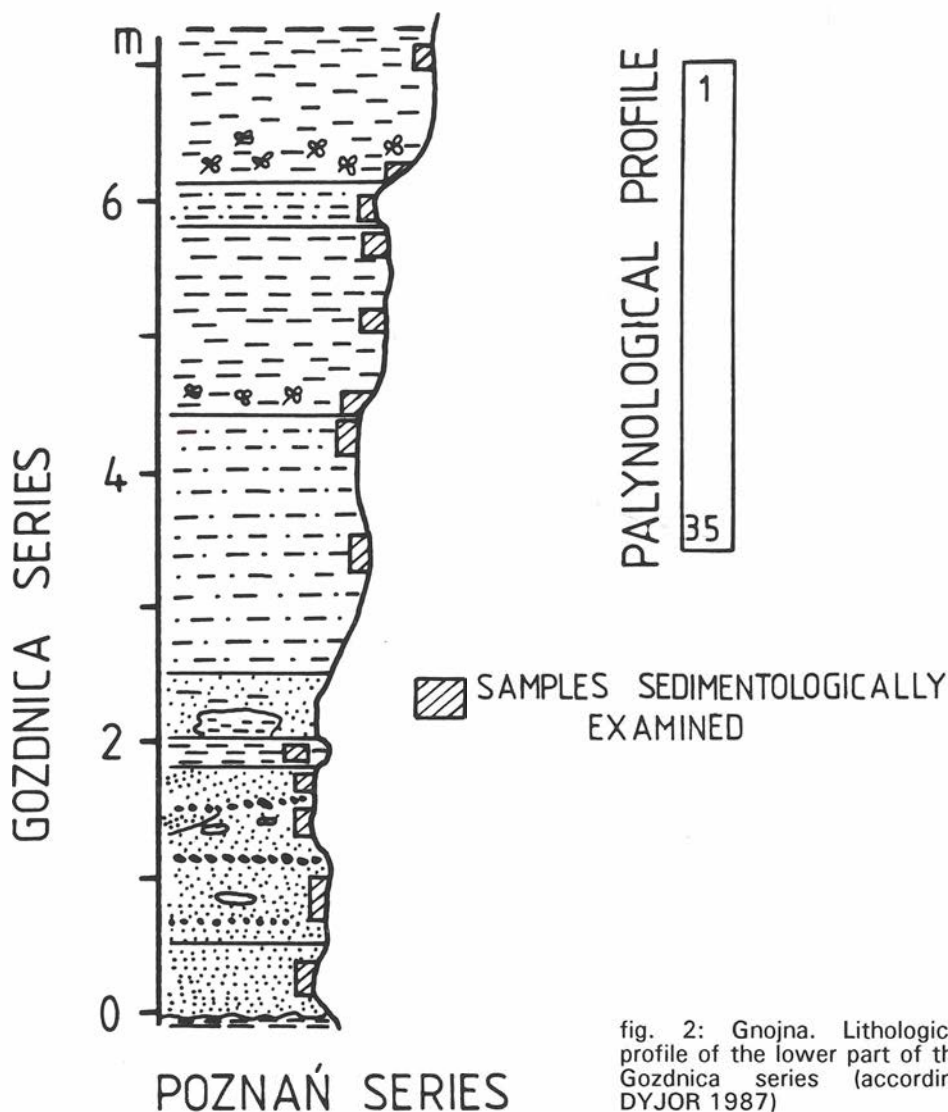


fig. 2: Gnojna. Lithological profile of the lower part of the Gozdnica series (according DYJOR 1987)

(ETTINGSHAUSEN) STUR, *Liquidambar europaea* A. BRAUN, *Acer aegopodifolium* (GOEPPERT) BAIKOVSKAJA, as well as twigs of *Taxodium dubium* (STERNBERG) HEER. The remains of Fagaceae, Salicaceae and *Trapa* sp. are also present.

The palynoflora of Gnojna

In the pollen diagram of these sediments (fig. 3), coniferous trees prevail; these include *Pinus* (with a distinct predominance of *Pinus sylvestris* type), *Abies*, *Picea*, Taxodiaceae-Cupressaceae, as well as a small percentage of *Tsuga* and *Sciadopitys*. Among deciduous trees, *Ulmus*, *Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Betula* and *Carya* are the most important. As far as herbaceous plants are concerned, Gramineae, Labiatae, Liliaceae, *Sphagnum* and Polypodiaceae are the most numerous.

This vegetation, especially the significant participation of Coniferae saccatae pollen grains, proves that a water basin existed in the Gnojna region during sedimentation of the investigated deposits; its shores were characterized by small swampy and wet communities of *Taxodium*, *Alnus*, *Salix*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Cercidiphyllum*, *Ulmus*, *Pterocarya* and *Carya*, with peatmosses and ferns in the undergrowth. In this region, mesophytic forest was a predominant community, with a prevalence of trees such as *Carpinus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Betula*, *Pinus*, *Abies* and *Picea*, which now grow in Middle Europe. Deciduous and mixed forests grew over the various, mainly moderately wet habitats, with an undergrowth of shrubs and climbers of the following genera and families: *Ilex*, *Rhus*, *Staphylea*, Caprifoliaceae, Ericaceae, Leguminosae, Oleaceae, Rosaceae, and others. The composition of these forests, in which Tertiary taxa were still numerous, points to the mild, warm-temperate and temperate, wet climate.

The pollen profile of Gnojna (fig. 3) shows changes in the participation of some taxa, which were most probably due to water level oscillations in the basin. In the lower part of the profile the amount of swampy plants (except for Taxodiaceae-Cupressaceae) is small, and Coniferae saccatae prevail, with the simultaneous presence of numerous dinoflagellate cysts. This points to the deep and wide water basin where the material from other deposits was transported by the river. In the middle part of the profile, maximum values of Taxodiaceae-Cupressaceae, *Ulmus* and *Fagus*, as well as small amounts of Coniferae saccatae pollen grains indicate a shallowing of the basin and its overgrowth by marshy and swampy vegetation. At the top of the profile, the number of swampy taxa distinctly decreases, the values of Taxodiaceae-Cupressaceae are particularly low, and only the amount of alder increases. At the same time, deciduous forest components come to prevail, especially *Carpinus*, *Quercus* and *Parrotia*. The values of Coniferae saccatae increases again. This palynological picture, as well as the mentioned sedimentological investigations, point to a repeated deepening of the basin; the pollen of trees from more distant habitats fell on its surface.

Discussion of the stratigraphical position

The composition of the flora in Gnojna and its comparison with the Miocene and Pliocene pollen floras of western and southern Poland and with the neighbouring regions of Central Europe allows its age to be determined as the Early Pliocene. This is indicated by the prevalence of temperate zone

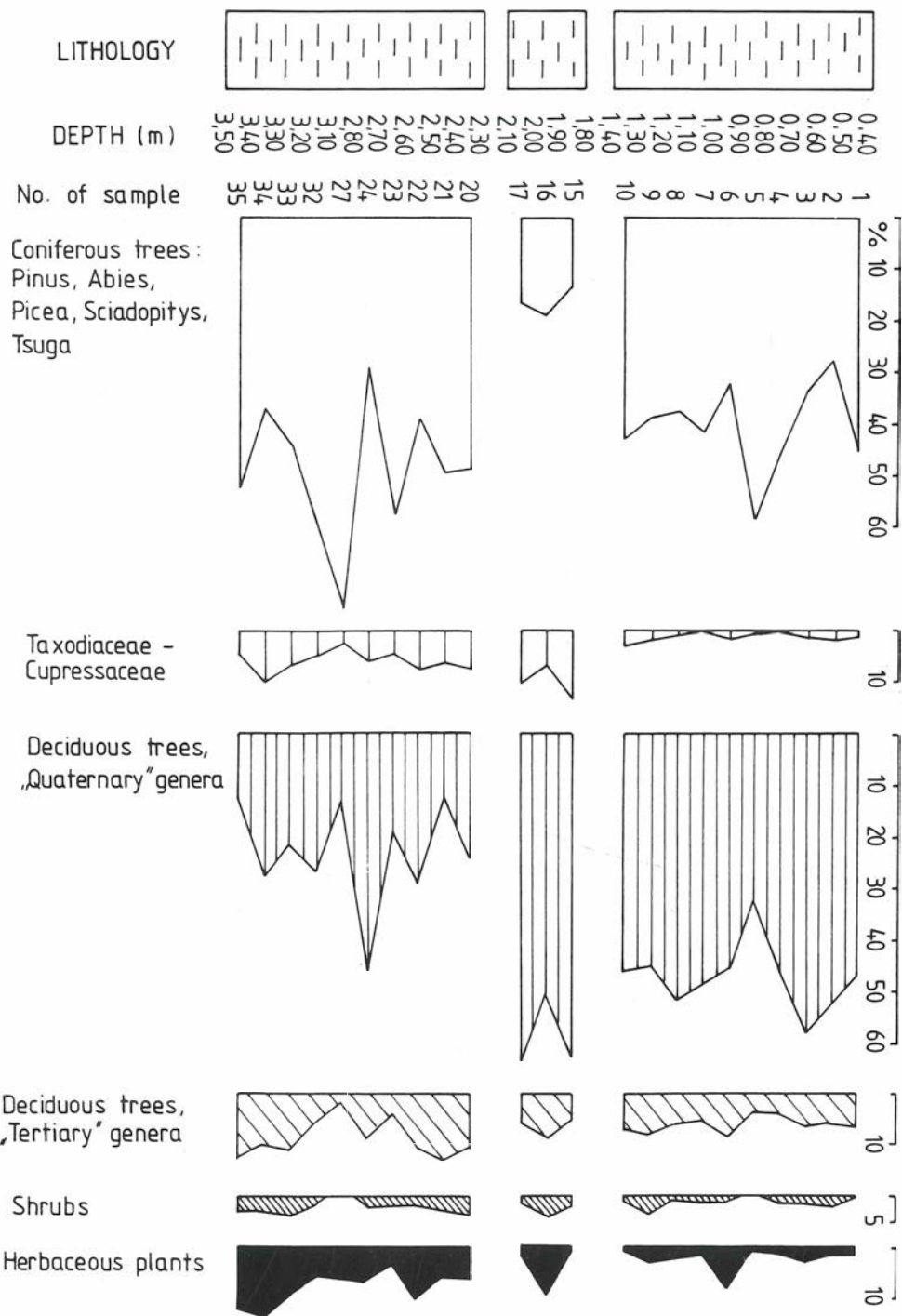


fig. 3: Gnojna, simplified pollen diagram

trees, the so-called Quaternary genera, where spruce deserves special attention. The most important of the Tertiary taxa are Taxodiaceae-Cupressaceae and genera characteristic for the Pliocene such as *Aesculus*, *Carya*, *Liquidambar*, *Ostrya*, *Parrotia*, *Pinus haploxylon*, *Pterocarya*, *Tsuga*, *Sciadopitys*. Miocene thermophilous taxa such as *Arceuthobium*, *Engelhardtia*, *Magnolia*, *Reevesia*, *Rhus*, *Symplocos*, *Tricolporopollenites edmundi*, *Tricolporopollenites liblarensis* occur sporadically and usually in amounts below 1%. Thus, the flora lacks the distinctly thermophilous plants existing today in subtropical climates. The participation of herbaceous plants is higher here than in Miocene profiles and averages 7,8%.

The composition of the Gnojna flora is strikingly similar to the well known flora from Sosnica near Wrocław. On the basis of palynological research, the age of the latter has been estimated to be Lower Pliocene (STACHURSKA et al. 1973). In both profiles the same genera predominate, among which a considerable amount of *Parrotia* should be noted. The amounts of respective taxa are similar. The average proportion of herbaceous plants is almost identical in both profiles (tab. 1). The picture of the plant communities, as reconstructed on the basis of the pollen flora and leaf flora, is analogous. A somewhat greater percentage of Coniferae saccatae pollen grains (*Pinus*, *Abies*, *Picea*) in Gnojna may indicate either a

Taxon	Gnojna	Sosnica
<i>Pinus sylvestris</i>	24,5	19,5
<i>Pinus haploxylon</i>	8,1	17,7
<i>Abies</i>	4,0	1,3
<i>Tsuga</i>	1,0	0,3
<i>Sciadopitys</i>	0,7	0,4
Taxodiaceae-Cupressaceae	4,2	1,4
<i>Betula</i>	1,7	2,3
<i>Alnus</i>	2,8	2,3
<i>Carpinus</i>	8,3	9,9
<i>Fagus</i>	6,5	2,5
<i>Quercus</i>	9,1	5,0
<i>Ulmus</i>	8,3	8,5
<i>Celtis</i>	0,1	0,4
<i>Tilia</i>	0,2	0,8
<i>Acer</i>	0,6	0,6
<i>Carya</i>	2,0	3,0
<i>Pterocarya</i>	1,0	3,7
<i>Engelhardtia</i>	0,5	4,0
<i>Eucommia</i>	0,05	0,05
<i>Arceuthobium</i>	0,01	0,01
<i>Liquidambar</i>	1,4	3,6
<i>Parrotia</i>	0,8	2,2
<i>Nyssa</i>	0,3	0,2
<i>Rhus</i>	0,3	0,2
<i>Ilex</i>	0,2	0,3
Ericaceae	0,1	0,1
<i>Symplocos</i>	0,1	0,1
<i>Tricolporopollenites edmundi</i>	0,1	0,6
<i>Tricolporopollenites liblarensis</i>	0,01	--
Filicinae	2,2	5,5
herbaceous plants	7,8	7,3

tab. 1: Average percentage of more significant sporomorphs in the profiles from Gnojna and Sosnica; calculated on the basis of all the samples from both localities.

wider water basin in the region or a higher participation of the conifers here. The flora from Sosnica was deposited in the upper part of the Poznan series, below the Gozdnica series. As stated above, the Gnojna flora is situated in the lower horizon of the Gozdnica series. Such a significant similarity of fossil floras from two different geological series proves that the time of their origin is not far apart.

According to this study, broad-leaved deciduous forests and mixed mesophytic forests were widespread in the area of southwestern Poland in the Early Pliocene. Pollen floras of the same period from southern Poland (OSZAST & STUCHLIK 1977, STUCHLIK 1980, 1987) as well as from Slovakia (PLANDEROVA 1972) have a similar expression. Such types of forests are considered by MAI (1981) to be the most typical for the Pliocene, pointing to the moderately warm climate of this stage. The criteria in pollen diagrams marking the borderlines between the Miocene and Pliocene of the mentioned regions are analogous. These criteria are: the decrease of taxa such as Taxodiaceae-Cupressaceae, *Engelhardtia*, *Ilex*, *Myrica* and *Nyssa* as compared with the Miocene, as well as the increase of Arcto-Tertiary taxa and herbaceous plants (PLANDEROVA 1972, 1978, SADOWSKA 1977, 1987). The Early Pliocene floras of southern Europe, southwestern Europe (Mediterranean region) and northwestern Europe have a higher amount of Tertiary taxa and contain numerous thermophilous relicts, which indicate a much warmer climate.

In the new stratigraphic division of the Paratethys Neogene, the stratigraphy of many Neogene localities has changed. Palynological reconstructions of Sosnica and Gnojna floras are clearly Pliocene, whereas the leaf flora from Sosnica is correlated with the Pontian. At present, this stage is considered to belong to the Latest Miocene. Thus, the question arises whether the commonly accepted criteria for distinguishing the pollen of Miocene and Pliocene floras should be altered or whether the Pontian should rather be included into the Early Pliocene, as was previously the case.

References

- DYJOR, S. 1987. Budowa geologiczna rejonu Gnojnjej. - Mat. Konf.: Pliocenska i eoplejstocenska siec rzeczna i zwiazane z nia kompleksy osadow gruboklastycznych w Polsce. Wyd. PAN,; 83-88. - Wroclaw.
- MAI, D.H. 1981. Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. - *Flora*, **171**: 525-582. - Jena.
- OSZAST, J. & STUCHLIK, L. 1977. Roslinnosc Podhala w Neogenie. - *Acta Palaeobot.*, **18**, 1: 45-84. - Warszawa-Kraków.
- PLANDEROVA, E. 1972. Pliocene sporomorphs from the West Carpathians Mountains and their stratigraphic interpretation. - *Geol. Pr.*, **59**: 209-283. - Bratislava.
- " - 1978. Microflorizonas in Neogene of Central Paratethys. - *Zapadne Karpaty*, ser. geol., **3**: 7-34. - Bratislava.
- SADOWSKA, A. 1977. Roslinnosc i stratygrafia gornomiocenskich pokladow Polski poludniowo-zachodniej. - *Acta Palaeobot.*, **18**, 1: 87-122. - Warszawa-Kraków.
- " - 1987. Pliocenske flory poludniowo-zachodniej Polski. Problemy mlodszege neogenu i eoplejstocenu w Polsce,; 43-52. - Ossolineum, Wroclaw.

- STACHURSKA, A., SADOWSKA, A. & DYJOR, S. 1973. The Neogene flora at Sosnica near Wrocław in the light of geological and palynological investigations. - *Acta Palaeobot.*, **14**, 3: 147-172. - Warszawa-Kraków.
- STUCHLIK, L. 1980. Chronostratygrafia neogenu Polski południowej (północna część Paratetydy Centralnej) na podstawie badań paleobotanicznych. - *Przegląd Geol.*, **8**: 443-448. - Wrocław.
- " - 1987. Przegląd badań paleobotanicznych osadów pliocenских i wczesnoplejstocenских Polski środkowej i południowej. - *Problemy młodszego neogenu i eoplejstocenu w Polsce*,: 53-63. - Ossolineum, Wrocław.
- TEISSEYRE, A.K. 1987. Charakterystyka sedymentologiczna serii Gozdnicy w rejonie Gnojnej. - *Mat. Konf.: Pliocenska i eoplejstocenska siec rzeczna i związane z nia kompleksy osadów gruboklastycznych w Polsce*. Wyd. PAN,,: 89-93. - Wrocław.

Koniferen-Cuticulae der miozänen Flöze der Niederlausitz

Wilfrid SCHNEIDER

Am Bahnhofplatz 17, D-E-7700 Hoyerswerda, Deutschland

mit 2 Figuren und 1 Tafel

Einleitung

Zur Anatomie und Taxonomie der tertiären Koniferen-Kutikulen liegen detaillierte Darstellungen in der Literatur vor (SVESNIKOVA 1963, ZALEWSKA 1961, KILPPER 1968, SCHNEIDER 1974, 1986). Dagegen erscheinen die sich aus der profil- und flächenbezogenen Erfassung disperser Kutikulen in ca. 300 Bohrprofilen in den miozänen Flözen der Lausitz ergebenden Aussagen die folgende Darstellung wert.

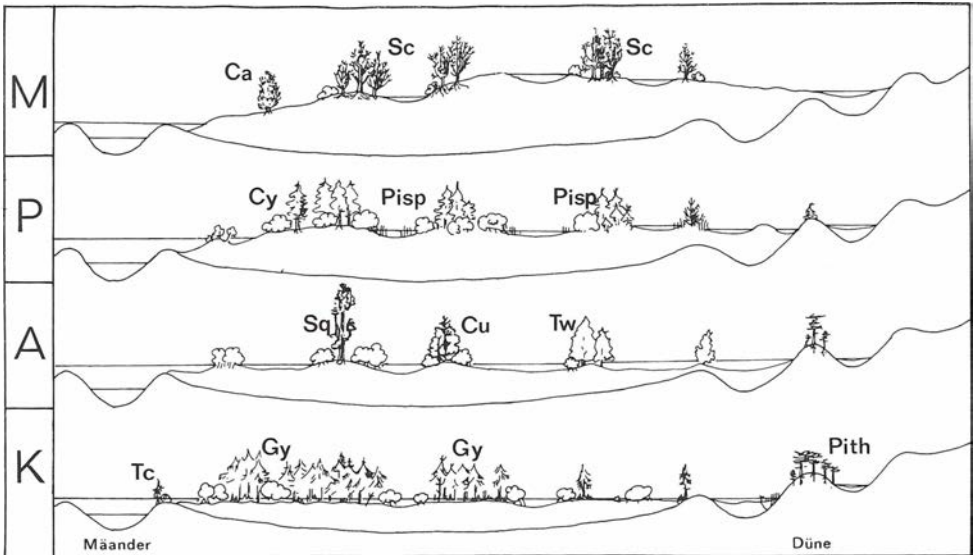


Fig. 1: Sukzession der Waldmoor-Faziestypen in den miozänen Flözen Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. Faziestypen: K = *Glyptostrobus*-Sumpfwald-Fazies, A = Angiospermen-Buschmoor-Fazies, P = *Pinus*-Waldmoor-Fazies, M = *Sciadopitys*-Hochmoor-Fazies ("Marcoduria-Fazies").

Koniferen: Gy = *Glyptostrobus europaea*, Tc = *Tetraclinis salicornoides*, Pith = *Pinus hampeana*, Sq = *Sequoia abietina*, Cu = *Cunninghamia miocenica*, Tw = *Taiwania* sp., Cy = *Cryptomeria rhenana*, Pisp (Pi in Fig. 2) = *Pinus spinosa*, Ca = *Cathaya roseleti*, Sc = *Sciadopitys tertiaria*.

1. *Glyptostrobus*-Sumpfwald-Fazies ("K-Fazies")

Glyptostrobus europaea (BRONGNIART) HEER

Kutikula: *Enormicutis medicavata* SCHNEIDER (Taf. 1 Fig. 3)

Die Gattung *Glyptostrobus* war bereits im Alttertiär, möglicherweise schon in der Oberkreide (SVESNIKOVA 1967) circumpolar verbreitet. In den verlandenden Vorsenken der im mittleren Tertiär entstehenden alpidischen

Gebirge boten sich flächenhaft Standorte für einen *Glyptostrobus*-Sumpfwald an. Die ihn speisenden Flußläufe waren von Auenwäldern aus überwiegend laubwerfenden "arktoterziären" Arten begleitet, die *Glyptostrobus* jedoch nicht auf das Torfsubstrat folgten. Die dicotyle Begleitflora des eigentlichen Sumpfwaldes blieb daher laurophyll, so daß sich der wohl ursprüngliche "paläotropische" Charakter des *Glyptostrobus*-Sumpfwaldes nicht änderte.

Das miozäne Areal von *Glyptostrobus* hat sein Persistenzgebiet in Moorstandorten der Innensenken der entstehenden Gebirge. Von hier aus expandierte die Art in den epirogenen Flözbildungsphasen nach Norden.

Als Sumpfwald-Konifere wird in Analogie zu den Florida-Sümpfen oft *Taxodium* angesehen. Zweigreste finden sich - gemeinsam mit *Nyssa*-Kernen - in schluffig-kohligen Sedimenten. Kutikulenfunde (*Enormicutis angusticavata* SCHNEIDER (Taf.1 Fig. 10) in reiner Kohle sind jedoch selten.

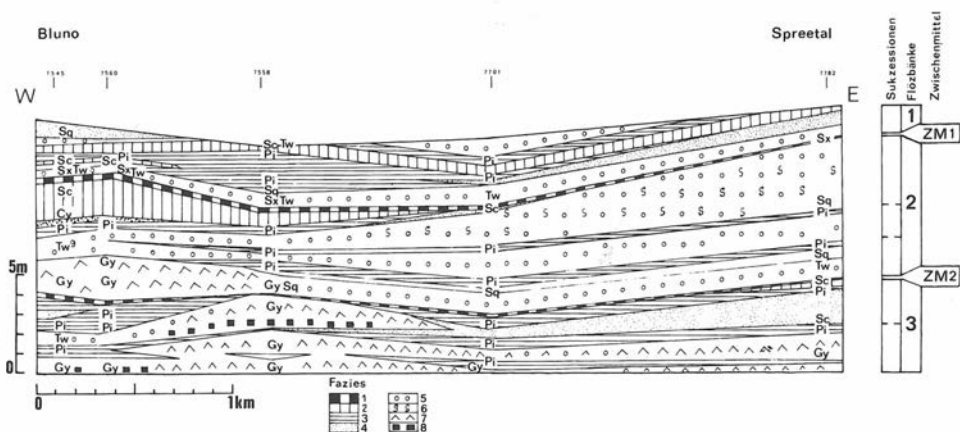


Fig. 2: Faziesschnitt im 2. Miozänen Flöz der Lausitz

Faziestypen: 1 = Helles Band (Äquivalent des Zwischenmittels, Sukzessionsgrenze), 2 = *Sciadopitys*-Hochmoor-Fazies, 3 = *Pinus*-Waldmoor-Fazies, 4 = Riedmoor-Fazies, 5 = Angiospermen-Buschmoor-Fazies, 6 = Palmen-Dominanz in 5., 7 = *Glyptostrobus*-Sumpfwald-Fazies, 8 = *Alnus*-Auwald-Fazies, Sx = *Enormicutis-saxonica* Niveau. ZM 1, ZM 2 = Zwischenmittel-Niveaus (brackisch)

2. Bauminseln in der Angiospermen - Buschmoor - Fazies ("A = Fazies")

(Lorbeer-Koniferen-Wald nach MAI 1981 pro parte)

Taiwania sp.

Kutikula: *Enormicutis ovalicavata* SCHNEIDER (Taf. 1 Fig. 6)

Cunninghamia miocenica ETTINGSHAUSEN (Taf.1 Fig. 5)

Sequoia abietina (BRONGNIART) KNOBLOCH

Kutikula: *Enormicutis amplicavata* SCHNEIDER (Taf. 1 Fig. 4)

Taiwania und *Cunninghamia* stehen sich hinsichtlich Arealgeschichte, Klima-Anspruch und Standort sehr nahe und werden in der Literatur oft gemeinsam betrachtet (z.B. KILPPER 1968, PALAMAREV u.a. 1978, WALTHER 1989). Bereits im tiefmiozänen 4. Lausitzer (= Bitterfelder) Flöz waren die von beiden Koniferen gemeinsam oder alternierend dominierten palustren Coenosen gut definiert. Es waren Bauminseln ("hammocks"), die sich aus dem *Glyptostrobus*-Sumpfwald heraus entwickelten. Das die

"hammocks" umgebende Moorgebiet wurde periodisch überflutet. Dabei erfolgte eine weitgehende Destruktion des phytogenen Materials.

Wurden von *Cunninghamia* im Bitterfelder Flöz noch gelegentlich Zweigfragmente gefunden, liegen aus dem 2. und auch aus dem 1. Lausitzer Flöz nur sehr kleine aber durchaus zahlreiche Cuticulae dispersae vor. Kutikula-Funde konnten auch durch kongruente Maxima von *Inaperturopollenites concedipites* WODEH. bestätigt werden.

Die von WALTHER (1989) als "Florenkomplex Witznitz" beschriebene Sukzession zeigt als Endphase eine *Cunninghamia-Taiwania*-Lauraceen-Taphocoenose, die mit den Kutikulenfloraen der intrapalustren "hammocks" ("A-Fazies") identisch ist. Daß der "Florenkomplex Witznitz" in fluviatilen Sedimenten abgelagert ist, weist auf Synchronität von andernorts bereits ablaufender Flözbildung (Bitterfelder Flöz) und dem Thierbacher Flußsediment hin. Das Beispiel beweist zudem, daß in der "A-Fazies" Flußläufe durchaus noch regelmäßig Zugang zu palustren Standorten hatten. Die Einordnung der *Sequoia*-Kutikulen in die palustre Sukzession ließ sich erst in jüngster Zeit mit größerer Sicherheit vornehmen. *Sequoia* nahm ebenfalls Standorte auf Bauminselfen in der "A-Fazies" ein, stellte aber besondere Ansprüche an das Substrat, so daß die Präsenzgemeinschaft mit *Taiwania* und *Cunninghamia* nur locker ist. Standorte auf totem Moorboden sind ebenfalls bekannt. Die daraus bisher abgeleitete moorfazielle Nachbarschaft von *Sciadopitys* und *Sequoia* bestand offensichtlich nicht.

3. *Pinus* - Waldmoor - Fazies ("P-Fazies")

(Kiefern-Lorbeer-Wald nach MAI 1981 pro parte)

Pinus spinosa HERBST

Kutikula: *Pinicutis hexacytica* SCHNEIDER (Taf. 1 Fig. 7)

Korkgewebe: "WISBAR-Zellen" (THIERGART 1937)

Cryptomeria rhenana KILPPER

Kutikula: *Enormicutis conferta* SCHNEIDER (Taf. 1 Fig.8)

Flözbildenden Kiefern-Lorbeer-Wald nennt MAI (1981) bereits für das Eozän. Im Geiseltal vertritt nach MAI (1976) der Zapfen *Pinus dixonii* (BOWERB.) GARDNER ein Zwischenmoorstadium. In den Flözen des Weißelsterbeckens sind Nadelteppiche mit *Pinus* cf. *robustifolia* SAPORTA (MAI & WALTHER 1978) entsprechend zu deuten. Bereits im Eozän ist eine Differenzierung der *Pinus*-Arten nach Standorten im oligotrophen Zwischenmoor und auf Sandböden erfolgt. Im Neogen vertritt *Pinus spinosa* das Zwischenmoor und *Pinus hampeana* die sandigen Böden. Biotopwechsel sind nicht bekannt geworden.

Pinus spinosa ist eine dreinadelige "long leave pine" mit dicker, zur Wasserspeicherung geeigneter Borke. Sie bildete wahrscheinlich unterschiedliche Wuchsformen. Stammquerschnitte >30 cm sind in der Lausitz selten, am Niederrhein häufiger (WEYLAND & SCHÖNFELD 1958). Die *Pinus*-Fazies hat den Charakter eines Zwischenmoores. Es griff auf Riedmoor und auch auf die inzwischen oligotrophierten und nur noch von sabaloiden Palmen bestandenen "hammocks" über und bereitete das Substrat für das *Sciadopitys*-Hochmoor.

Im Gegensatz zu den Koniferen der ersten, topogenen Sukzessionsstadien müssen für *Pinus spinosa* und wohl auch für *Cryptomeria* die Rückzugsareale für die Zeitabschnitte zwischen den Flözbildungsphasen in

der Nordumrandung des mitteleuropäischen Vermoorungsgebietes gelegen haben. Hier überstanden die Arten auch die ariden Phasen des Obermiozäns. *Cryptomeria*-Kutikulen treten alternativ zu *Pinus spinosa* in ansonsten gleicher Coenose und petrographischer Fazies auf.

Der "*Cryptomeria*-dominante Lorbeer-Kiefer-Wald" (MAI 1981) zeigt somit eher Affinität zu den "Kiefern-Lorbeer-Wäldern". Bemerkenswert ist, daß sich bei *Pinus* wie auch bei *Cryptomeria* auf konstantem Standort an der Grenze Paläogen/Neogen lediglich eine Änderung im Artniveau vollzog. Die Florenwanderungen dieser Epoche übten offenbar keinen Einfluß auf die Floristik der palustren Coenosen aus.

4. *Sciadopitys* - Hochmoor - Fazies ("*Marcoduria*-Fazies", "M-Fazies")

(Kiefern-Lorbeer-Wald nach MAI 1981 pro parte)

Sciadopitys tertiaria MENZEL (Taf. 1 Fig. 9)

Gewebe der Primärwurzeln: *Marcoduria inopinata* WEYLAND emend. SCHNEIDER

Cathaya roselti SCHNEIDER

Sciadopitys ist die Hochmoor-Konifere des mitteleuropäischen Neogens. Der Pollen ist in eozänen Ablagerungen Mitteleuropas bereits nachweisbar. An der Wende Oligozän/Miozän (4. Flöz = Bitterfelder Flöz) expandierte die Art deutlich, ohne daß eine "Einwanderung" nachweisbar ist.

Flözgenetisch bedeutsam war die Erkenntnis, daß *Marcoduria inopinata* WEYLAND auf die histologische Struktur der *Sciadopitys*-Primärwurzel begründet ist (SCHNEIDER 1990b). Die Wurzelstruktur, die mit abweichenden Merkmalen auch bei anderen Taxodiaceen zu beobachten ist, weist auf zwei wesentliche Funktionen dieser Organe hin:

Das Aerenchym gestattete die Atmung der *Sciadopitys*-Wurzeln im sauerstofffreien Substrat und stand nach dem Absterben als beträchtliche Speicherkapazität für Regenwasser im Torfboden zur Verfügung. Der Anteil an Hochmoorstraten bzw. *Marcoduria*-Fazies in einem Flöz kann als Maßstab für Humidität dienen: Im tiefstmiozänen 4. Lausitzer Flöz ist *Sciadopitys* präsent. Typische *Marcoduria*-Kohlen sind jedoch nur mit Anteilen <5% vertreten. Im mittelmiozänen 2. Flöz bilden *Marcoduria*-Kohlen 20% des Flözinhalt. Im 1. Lausitzer Flöz ("Oberflöz") fehlen Bildungen eines *Sciadopitys*-Hochmoores, obwohl *Sciadopitys*-Kutikeln im Oberbegleiter des 2. Flözes (Flöz 1/2) und in den zwischen beiden Flözen abgelagerten Flußsanden noch vorkommen. Es ist also im Liegendbereich des 1. Flözes eine sehr abrupte Einschränkung des *Sciadopitys*-Areal als Folge zunehmender Aridität eingetreten. In östlicher Richtung ist bereits im Niveau des 2. Flözes ein Rückgang der *Sciadopitys*-Frequenz erkennbar. Für das Flöz von Belchatów bei Lodz (Polen), das vom salinaren Sedimentationsmilieu der Paratethys nur gering entfernt ist, sind Einzelfunde von *Sciadopitys*-Kutikulen bekannt, aber keine durchgängige *Sciadopitys*-Entwicklung. Da das *Sciadopitys*-Areal keinen Rückzugsbereich südlich der mitteleuropäischen Vulkankette erkennen läßt, müssen diese Gebiete, wie schon für *Pinus spinosa* vermutet, im Norden gelegen haben. Die obermiozäne Aridität hat offenbar auch dieses Areal so dezimiert, daß *Sciadopitys* erst im Verlaufe des Pliozäns sein vorheriges Areal und auch seine Standorte in oligotrophen Mooren wieder einnehmen konnte.

Die Pinacee *Cathaya* ist wegen ihrer sehr zarten Kutikula im Mazerat dispers nicht nachweisbar. Dank der Fazieskartierungen durch BÖNISCH (1987) kann der Standort dieser Konifere genau beschrieben werden. Die leicht kenntlichen *Cathaya*-Nadeln fanden sich gehäuft längs der Uferlinie des auf bereits totem und teilweise schon destruierten *Sciadopitys*-Hochmoortorf übergreifenden Meeres.

5. *Cupressospermum - saxonicum* - Sumpfwald - Fazies

Samen: *Cupressospermum saxonicum* MAI

Kutikula: *Enormicutis saxonica* SCHNEIDER (Taf. 1 Fig. 10)

Die Betrachtung dieser phytofaziellen Einheit erfolgt als Anhang; denn sie ist nicht Teil der flözbildenden Sukzession.

Der *Cupressospermum-saxonicum*-Sumpfwald bildete geringmächtige, unreine, jedoch über große Flächen verbreitete kohlige Lagen: "Flöz Breitenfeld", "Flöz Striesa", "Flöz Lübbenau".

Diese "Flöze" entwickelten sich nicht entsprechend der beschriebenen palustren Sukzession fort. Es waren somit unterschiedliche geologische Startbedingungen gegeben, die einmal *Glyptostrobus*-Sumpfwald - mit nachfolgender A-P-M-Sukzession - und zum anderen *Cupressospermum*-Sumpfwald ermöglichten. Letzterer zeigt brackisches Milieu an. Das Sediment ist bernsteinhöffig (MAI & SCHNEIDER 1988). Ein *Enormicutis-saxonica*-Niveau konnte auch im 2. Miozänen Flöz der Niederlausitz über eine Entfernung von mindestens 85 km verfolgt werden (Fig. 2, siehe auch MICHEL & RASCHER 1987). Es überlagert einen aschereichen Fusit- und Kokshorizont. Die Konifere gehörte in diesem Fall zu einer sekundären Sukzession als Reaktion auf einen großflächigen Moorbrand. Durch die dabei freiwerdenden Mineralstoffe entstanden pseudobrackische Bedingungen, die ähnliche Standorte wie in den "Bernsteinflözen" ermöglichten.

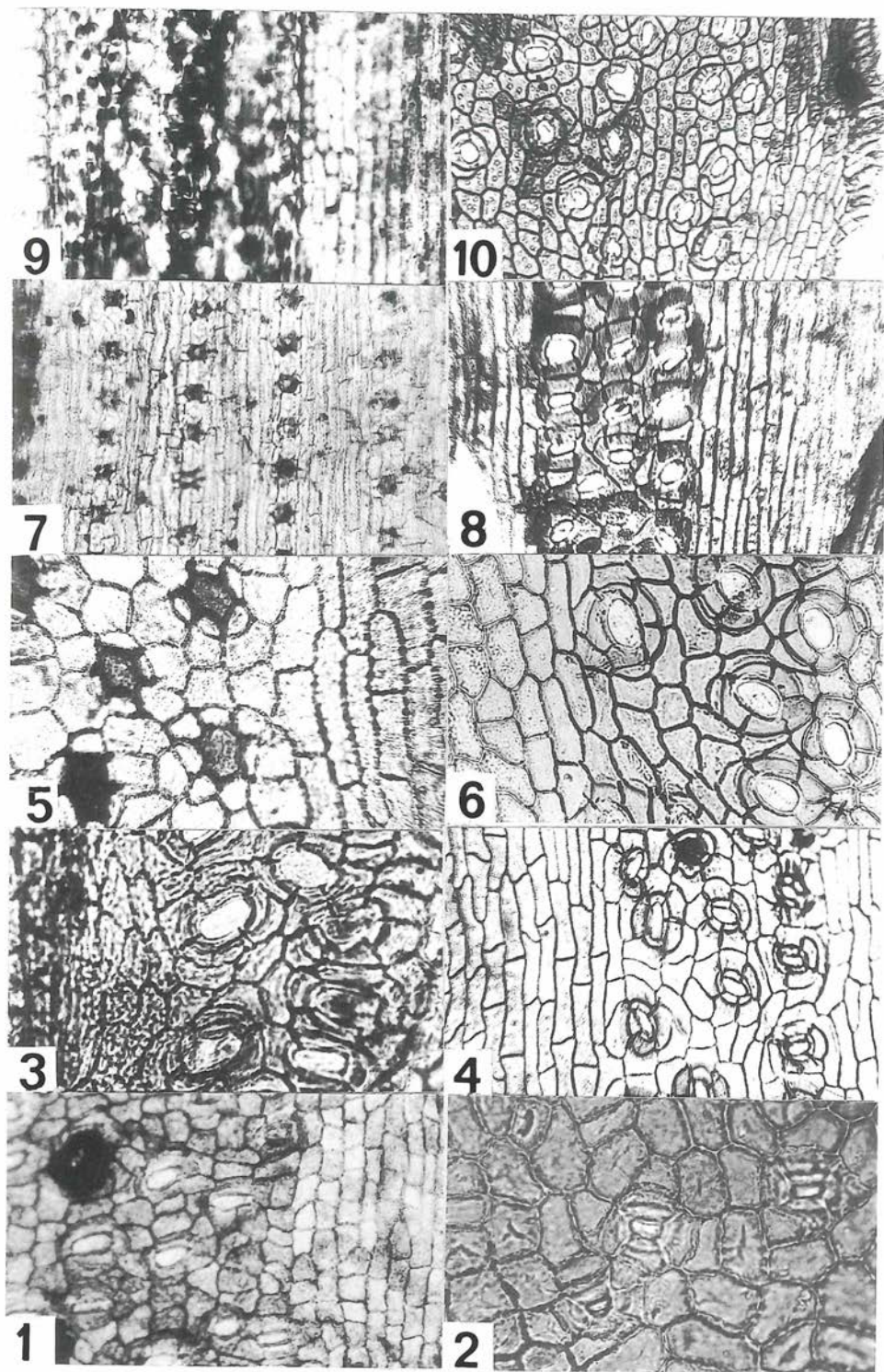
Literatur

- BÖNISCH, R. 1990. Zur Verbeitung von *Cathaya roseli* SCHNEIDER im 2. Lausitzer Flöz. - Z. geol. Wiss., **18**, 10: 889-896, 6 Fig. - Berlin.
- KILPPER, K. 1968. Koniferen aus den tertiären Deckschichten des Niederrheinischen Hauptflözes. 3. Taxodiaceae und Cupressaceae. - Palaeontogr. Abt. B, **124**: 102-111, 6 Taf., 4 Abb. - Stuttgart.
- MAI, D.H. 1981. Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. - Flora, **171**: 525-582, 18 Abb., 6 Tab. - Jena.
- MAI, D.H. & SCHNEIDER, W. 1988. Über eine altertümlische Konifere im Jungtertiär und deren Bedeutung für Braunkohlen- und Bernsteinbildung. - Fed. Repert., **99**, 3-4: 101-112, 4 Taf., 7 Abb. - Berlin.
- MAI, D.H. & WALTHER, H. 1978. Die Floren der Haselbacher Serie im Weißelster-Becken (Bezirk Leipzig, DDR). - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol., **28**: 1-200, 50 Taf., 1 Abb., 6 Tab. - Leipzig.
- MICHEL, G. & RASCHER, J. 1990. Mitteilung über Funde von *Enormicutis saxonica* SCHNEIDER in jungtertiären Braunkohlenflözen. - Z. geol. Wiss., **18**, 10: 897-901, 3 Abb. - Berlin.

- PALAMAREV, E., PETKOVA, A. & USUNOVA, K. 1978. Prinos km istorijata na rodovete *Taiwania* HAY. i *Cunninghamia* R.BR. v Golarktika. - Blgarska Akad. na Naukite, Fitilologija, **9**: 3-16, 4 Taf., 4 Abb., 2 Tab. - Sofia.
- SCHNEIDER, W. 1974. Über tertiäre Koniferenreste, insbesondere aus der oberoligozänen Braunkohle von Bitterfeld. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol., **21**: 121-144, 4 Taf., 2 Abb. - Dresden.
- SCHNEIDER, W. 1986. *Cryptomeria* DON (Taxodiaceae) - ein Kohlenbildner im mitteleuropäischen Tertiär. - Z. geol. Wiss., **14**: 735-744, 2 Taf., 3 Abb. - Berlin.
- SCHNEIDER, W. 1990a. Floral successions in miocene bogs of Central Europe. - Proc. Symp. "Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary 1989": 205-212, 4 fig. - Prag.
- SCHNEIDER, W. 1990b. Die neue Deutung von *Marcoduria inopinata* WEYLAND 1957 und ihre kohlengeologische Konsequenz. - Z. geol. Wiss., **18**, 10: 911-918, 2 Taf., 1 Abb. - Berlin.
- SVESNIKOVA, I.N. 1963. Opredelitel sovremennyh i iskopaemyh predstavitelej Sciadopityaceae i Taxodiaceae po epiderme listév. - Trudy Bot. Inst. A. N. SSSR, für 1963, ser. 8, vyp. **4**: 205-237, 17 Taf., 4 Abb. - Moskau.
- " - 1967. Pozdnelovye chvoynnye sovjetskogo sojuza. I. Isokopajemyje chvoynnye Viljujskoj Sineklizy. - Trudy Bot. Inst. im V. L. Komarova A.N. SSR, ser. VIII, vyp. VI: 179-203, 12 Taf., 1 Abb. - Leningrad.
- THIERGART, F. 1937. Die Pollenflora der Niederlausitzer Braunkohle, besonders im Profil der Grube Marga bei Senftenberg. - Jb. Preuß. Geol. Landesamt, **58**: 282-352, 5 Taf., 4 Tab. - Berlin.
- WALTHER, H. 1989. *Cunninghamia miocenica* ETTINGSHAUSEN, eine wichtige Taxodiaceae im Tertiär Mitteleuropas. - Flora, **182**: 287-311, 12 Taf., 2 Tab. - Jena.
- WEYLAND, H. & SCHÖNFELD, E. 1958. *Pinus marcoduria* n. sp., eine neue Kieferform aus der Braunkohle der Ville. - Palaeontogr. Abt. B, **102**: 138-150, 4 Taf., 4 Abb., 1 Tab. - Stuttgart.
- ZALEWSKA, Z. 1961. Coniferae, in: CZECZOTT, H., SKIRGIELLO, A. & ZALEWSKA, Z.: Flora kopalna Turowa kolo Bogatyni II. - Prace Muz. Ziemi, **4**: 117 S., 24 Taf. - Warszawa.

Tafel 1

- Fig. 1 *Enormicutis angusticavata* (*Taxodium dubium*), Plessa, 200x
 Fig. 2 *Tetraclinis salicornoides*, Jänschwalde, 400x
 Fig. 3 *Enormicutis medicavata* (*Glyptostrobus europaea*), Merka, 200x
 Fig. 4 *Enormicutis amplicavata* (*Sequoia abietina*), Holzweißig, 200x
 Fig. 5 *Cunninghamia miocenica*, Lübtheen, 200x
 Fig. 6 *Enormicutis ovalicavata* (*Taiwania* sp.), Holzweißig, 200x
 Fig. 7 *Pinicutis hexacytica* (*Pinus spinosa*), Seese, 100x
 Fig. 8 *Enormicutis conferta* (*Cryptomeria rhenana*), Scado, 100x
 Fig. 9 *Sciadopitys tertiaria*, Klettwitz, 100x
 Fig. 10 *Enormicutis saxonica* (*Cupressospermum saxonicum*), Piskowitz, 100x



Landscape-forming oaks of the Tertiary floras of Colchis

Alexandra K. SHAKRYL

Sukhumi Botanical Garden, Academy of Sciences of the Georgian SSR, Chavchavadze 22, 384900 Sukhumi, CIS

The extraordinary richness of the Tertiary Colchidian floras - both in number of species and in abundance of leaf fossils - allowed the recognition of several species of oaks as landscape-forming trees. In this respect, the richest Pliocene flora of Abkhazia is noteworthy.

Quercus kodorica KOLAKOVSKII (1964) in association with *Carya denticulata* (WEBER) ILJINSKAJA represent the trees in the riparian flooded forest. Well-preserved accessory elements in leaf assemblages include *Quercus kubinyii* (KOVATS & ETTINGSHAUSEN) CZECZOTT., *Castanea pliosativa* KOLAKOVSKII, *Hovenia dulcis* THUNB. *fossilis*, *Salix varians* GOEPPERT, *Lindera ovata* KOLAKOVSKII, etc. The great extent of these fossiliferous deposits and the associations of similar organs in the thin-bedded clays testify that the oak-hickory forest represented the original vegetation in habitats influenced by annual high floods of the river-channel. *Quercus kodorica* was a deciduous tree characteristic of the humid temperate climate. Its contemporary equivalent, *Q. hartwissiana* STEVEN, is a representative of the Colchidian forest flora of the lower mountain zone.

A unique type of the sclerophyllous oak forest formation of *Q. sosnowskyi* KOLAKOVSKII (1955) can be observed in the Pontian (Lower Pliocene) of Kodor. The record of about 1000 leaf impressions demonstrates its landscape-forming role in the Pliocene forests of Abkhazia. *Carpinus cuspidens* (SAPORTA) KOLAKOVSKII, *C. uniserrata* (KOLAKOVSKII) KOLAKOVSKII & RATIANI, and *C. pliofauriei* RATIANI appear as co-dominants. It is floristically the richest forest formation of the oak-hornbeam type, with a significant admixture of the typically Mediterranean semixerophile flora: *Arbutus elegans* KOLAKOVSKII, *Pistacia terebinthus* L. foss., *Ceratonia emarginata* A. BRAUN, *Smilax aspera* L. foss., *Cotinus coggygria* SCOPOLI foss., *Myrtus rectinervis* SAPORTA, *Laurus nobilis* L. foss. and the underwood of the "Colchidian" type: *Camelia abchasica* KOLAKOVSKII, *Ilex falsani* SAPORTA & MARION, *Hedera* sp. cf. *H. colchica* C. KOCH. Numerous representatives of evergreen Lauraceae are also present: *Laurus pliocenica* (SAPORTA & MARION) KOLAKOVSKII, various species of *Litsea*, *Lindera*, *Persea*, *Ocotea*, and *Cinnamomum*.

Q. sosnowskyi was an evergreen sclerophyllous tree, characteristic of the Mediterranean type of climate. It is closely related to the coriaceous oaks of the Sect. *Heterobalanus*. KOLAKOVSKII supposes that the West Mediterranean mountain species *Q. alnifolia* POECH, *Q. suber* L. and the Himalayan-Chinese *Q. semicarpifolia* SMITH from the East Mediterranean mountain region, to which the extinct species is closely allied, evolved from the highly polymorphous population of *Q. sosnowskyi* in the process of evolution. *Q. sosnowskyi* was also recorded in the Pontian of Romania (GIVULESCU 1969) and in Miocene deposits near Ankara (KASAPLIGIL, 1981) together with *Q. semicarpifolia* SMITH foss. These findings confirm mutual genetic relationship of the ancient Mediterranean mountain species from the Sect. *Heterobalanus*.

Quercus cerris foss. KOLAKOVSKII, which is richly represented in the Upper Pliocene flora of Sukhumi (KOLAKOVSKII 1952), completely corresponds to its living analogue *Q. cerris* L. This indicator of the "Colchidian" type apparently played a significant role in the post-Pliocene flora of Colchis. In this younger period, exotic floristic elements disappeared and the elements of the contemporary Colchidian oak forest became characteristic: *Acer pseudomonspessulanum* UNGER, *Arbutus andrachne* L. foss., *Carpinus orientalis* MILL. foss., *Cotinus coggygria* foss. (SCOP.) KOLAKOVSKII, *Hypericum xylosteifolium* (SPACH.) ROBSON foss., and *Rhododendron luteum* STEV. foss.

Quercus kubinyi (KOVATS) CZECZOTT was a deciduous tree typical of a humid subtropical climate of the Colchidian type. It completely corresponds to its living East-Asian equivalent *Q. acutissima* CARRIERE from the Sect. Cerris. A great number of rather well-preserved leaf impressions also suggests a considerable participation in the structure of Colchis forest formation.

Quercus pseudocastanea GOEPPERT was a deciduous tree which served mainly as an indicator of the mountain forests; it is closely allied to the living Hyrcanian form *Q. castaneifolia* C.A. MEYER from the Sect. Cerris and to the Algerian *Q. afares* POMMEL (MENITSKY 1984). This fossil was apparently widely distributed in the Tertiary period in the Tethys region. However, the small number of leaf impressions collected in the Sarmatian and the Pontian of Abkhazia provides little reason to consider it as a landscape-forming species.

Quercus pseudorobur KOVATS has only rarely been observed in Colchis from the Miocene up to the Pliocene. Yet this very limited number of leaf impressions still allows us to determine its similarity to the living *Q. robur* L. and *Q. petraea* L. from the Sect. Robur.

Quercus mediterranea UNGER was an evergreen tree and a typical representative of the semixerophile sclerophyllous forest. It is similar to the living *Q. ilex* L. and *Q. coccifera* L. from the Sect. Ilex, which are characteristic components of the maquis. In the Tertiary, the Mediterranean oak complex apparently occupied extensive territories along the Mediterranean coasts and survived in Colchis up to the Pliocene (KOLAKOVSKII 1967).

The presence of ancient evergreen oaks of the genera *Cyclobalanopsis* and *Lithocarpus* in the Colchidian flora should be noted. In such a floristic complex, *Mastixia* and the most ancient genus *Trigonobalanus* have been observed in the European floras. The presence of these oaks and the species of *Castanopsis* also indicate the possible past unity of the subtropical flora throughout the Eurasian part of the Mediterranean mountain region.

References

- GIVULESCU, R. 1969. Neue fossile Pflanzen in der Umgebung von Baia Mare (Rumänien). - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1969 (3): 133-137.- Stuttgart.
- KASAPLIGIL, B. 1981. Past and present oaks of Turkey. Part 1. - Phytologia, **49** (2): 95-146.
- KOLAKOVSKII, A.A. 1952. Pliocenovaja flora Sukhumi. - Trudy Sukhum. bot. sada, **7**: 100-112.- Sukhumi.
- " - . 1955. Pliocenovaja flora Meore-Atara. - Trudy Sukhum. bot. sada, **8**: 211-302.- Sukhumi.
- " - . 1964. Pliocenovaya flora Kodora. - 200pp. - Sukhumi.
- " - . 1967. Frataria sredizemnomorskogo *Quercus mediterranea* UNGER. - Bot. Zhurn., **52** (4): 531-535.- Leningrad.
- MENITSKY, J.L. 1984. Duby Azii. - 315pp. - Leningrad.

Vegetation and volcanism in the Neogene of the Transcarpathians

Svetlana SYABRYAJ

Institute of Botany A. S., Repina street 2, 25 2601-Kiev, Ukraine

The vegetation in the Transcarpathians changed periodically during the Neogene, namely from subtropical humid to temperate. One of the endogenous factors - the orogenic acid volcanism - influenced this development. It can be assumed that due to this explosive acid volcanism, great quantities of pyroclastic material - volcanic ash - in the atmosphere diminished the effects of solar radiation and increased the albedo of the Earth's surface.

BRUKS (1952) stated that solar radiation may be reduced by 10 - 15%, that ash in the atmosphere can increase the albedo of the Earth's surface, and that glaciation may be initiated. This influence of volcanism is probably somewhat exaggerated, but a causal relationship between volcanism and the intensity of temperature oscillations does exist. LEBEDEV (1982) considers that in the Ochotsk-Tchukotsk and Sichote-Alyn volcanic belts the climatic optimums correspond to periods of sharply decreasing volcanism, while climatic deteriorations correspond to periods of volcanic activity. It is known that after major contemporary eruptions, temperature drops were considerable (BUDYKO, 1980).

I have traced the changes of vegetation during the periods of volcanic activity. The acid explosive volcanism took place at the end of the Oligocene, when Carpathians were rising. The acid eruptions occurred at the final stage of the orogenesis. The great quantity of volcanic ash was obviously one of the causes of climatic changes. According to SINITSYN (1965) the temperature fell by eight degrees after the Oligocene-Miocene phase of Alpine orogenesis in the whole Carpathian region; the role of warm-temperate elements increased in the Egerian subtropical flora. After the rising of the mountains, the Transcarpathian flexure formed as a region of intensive orogenic volcanism. These processes lasted from the end of the Early Miocene to the Pleistocene and included four phases.

The first phase began at the end of the Eggenburgian and lasted to the Badenian; the second from the Early Badenian to the Pannonian; the third during the Early Romanian; and the fourth at the end of the Romanian. In the Eggenburgian, after the transgression of the warm sea, the climate was warm and humid (SYABRYAJ, 1981). The role of subtropical and tropical elements increased, but a complete restoration of the entire Oligocene flora was not achieved. This represents the first Miocene climatic optimum.

The first volcanic phase in the Transcarpathians was so intensive that it had catastrophic effects (MALEEV, 1964). The area of the Transcarpathians was 3500 km²; the volume of pyroclastic material at the beginning of the first phase was 1050 km³ and the whole volume of pyroclastic material in this phase was 4000-5000 km³. As usual, volcanic ash does not spread over a distance of more than 300 km (MALEEV, 1964). Therefore both air pollution and the decline of solar radiation was local as well. The Transcarpathians were a region which lacked elements of Mastixian Flora in the Late Karpatian - Early Badenian, while in the Carpathian region the Young Mastixian Flora existed up to the Early Badenian. The

Transcarpathian floristic complexes were more temperate than other synchronous Carpathian ones or the Eggenburgian complex (SYABRYAJ, 1990). During the Badenian numerous volcanic eruptions took place. The thickness of volcanic tuffs in the Transcarpathians is 600 - 700 m, while in Hungary it only measures 50 - 100 m and in Romania 70 - 80 m (MALEEV, 1964). The plant taphocoenoses in the Transcarpathians were poorer than those in the adjacent territory, where volcanism was not as strong. Perhaps, altitudinal vegetation zones descended at that time.

The second phase included several subphases, which were more local and less intensive. In the first subphase at the Late Badenian - Early Sarmatian, no considerable temperature drop was apparent. The wide transgression and weak volcanism favoured the development of subtropical coastal forests with *Cinnamomum*, various *Myrica*, Myrtaceae, and macrothermic ferns. At the end of the Early Sarmatian, volcanism became more active and a warm-temperate vegetation with a small quantity of subtropical elements existed in the Transcarpathians. The beech belt was probably formed at this time (SYABRYAJ & VODOP'YAN, 1976).

In the Middle Sarmatian the volcanism was very weak, the atmosphere became more transparent, and the solar radiation increased; together with a short-time transgression, this resulted in a warming in the Middle Sarmatian. This represents the last Miocene climatic optimum, when the representatives of Araucariaceae (*Agathis*) and Palmae were found for the last time. Our finds of representatives of Araucariaceae (*Agathis*) are not unique. SIMONCSICS (1963) reported pollen grains of the Araucariaceae type in the Sarmatian deposits of northeastern Hungary in Damak not far from the Transcarpathians. He designated this form as *Araucaria* in his diagram. The remains of *Araucarites taxiformis* (STERNBERG) KNOBLOCH in the Badenian-Sarmatian deposits were found by STAMPY and TICLEANU in Piflage and by PETRESCU and NUTU in Timpa (GIVULESCU & TICLEANU, 1977). These were relic, remnant forms.

The marsh-forests at that time were spreading and the formation of peat became very intensive (SYABRYAJ, 1978).

The vegetation and climate in the Pannonian were similar to those of the Middle Sarmatian, although somewhat cooler. The volcanism was weak and without acid explosion.

The Pontian vegetation changed sharply. Coniferous forests became dominant and the role of dark-coniferous species increased. They probably formed a separate zone. *Picea* cf. *excelsa* LINK. appeared in that period for the first time. The boundary of broad-leaved forests was at a lower altitude than in the Late Miocene. Subtropical species almost disappeared. The temperature decline was probably due to the acid eruption which occurred along the Chop-Beregovo-Baia-Mare fault. This cooling effect was more distinct in the high mountain zones, where dark-coniferous taiga elements expanded. A decrease in solar radiation due to ash along with sufficient air humidity favoured the growth of shade- and humidity-requiring, dark-coniferous forests.

The third and fourth phases in the Pliocene gave rise to the Vygorlat-Gutin mountain ridge. During the Dacian and Romanian, five coal-bearing strata were formed. In this period, monotonous warm-temperate broad-leaved forests with some tropical elements as well as coniferous forests existed in the Transcarpathians and marsh forests were widespread. Only during the

period in which the third coal seam was formed, did the impoverishment of broad-leaved forests by thermophile elements take place. The third coal seam lies on the thick ash-tuff seam, and the coal contains much tuffogenic material. The influence of volcanic processes then becomes abruptly evident. The volcanism subsequently weakened and *Castanea*, *Platycarya*, *Engelhardia* and the photophilic *Celtis* reappeared in the broad-leaved forests. Only marsh-forests remained unchanged during the Romanian. At the end of the Romanian the flora became poorer, with quaternary elements dominating. The main factor responsible for the vegetation change at that time was a general European cooling prior to the Günz glaciation. The volcanism in this phase had no profound influence on the climate. Not only ash explosions, but also eruptions took place. The volcanism probably reinforced the temperature drop in the Transcarpathians.

Volcanic processes caused mass extinction of plant cover, but only over a limited range. The lava streams and volcanic poison gases influenced the plant cover in the Transcarpathians only locally. The volcanism, however, did not only have a negative influence. The Romanian broad-leaved forests on the Vygortat-Gutin mountain ridge probably expanded due to the products of volcanism, which accumulated at the foot of volcanos. Such processes can be observed today in areas of modern volcanic activity, e. g., Kamchatka and Indonesia.

The evolution of the flora and vegetation in the Transcarpathians is connected with many primary dynamic factors (KRISHTOVOFICH, 1959): orogenesis, transgression-regression cycles, global climatic changes, and secondary dynamic factors. The latter include swamping and draining, formation of mountain zones, erosion. Obviously, not all floristic and climatic changes in the different stages of the Neogene in the Ukrainian Carpathians can be explained by the influence of the volcanic processes. This would be a serious mistake; at the same time it would be an equally serious omission to neglect the local climate-forming influence of this abiotical factor.

References

- BRUKS, K. 1952. Klimaty proshlovo.- Izd. Inostrannaya literatura.- Moskva.
- BUDYKO, M.I. 1980. Klimaty v proshlom i budushchem.- Goshidrometeoizdat, 325 pp.- Leningrad.
- GIVULESCU, R. & TICLEANU, N. 1976. La flore fossile de l'Egerien-Sarmatien (sensu Suess) de Romanie.- *Dari seama sedintel.*, 6/3: 125-149.- Bucuresti.
- KRISHTOVOFICH, A.N. 1959. Izbrannye trudy. t.1, Izd. AN SSSR, 510 pp.- Moskva-Leningrad.
- LEBEDEV, E.L. 1982. Vulkanizm i klimat melovovo perioda.- *Sov. geol.* 4: 67-70.
- MALEEV, E.F. 1964. Neogenoviy vulkanizm Zakarpat'ya.- Izd. Nauka, 250 pp.- Moskva.

- SIMONCSICS, P. 1963. Palynologische Untersuchungen der neogenen Kernbohrung von Damak.- Grana Palynol., **4**(3): 410-432.
- SINITSYN, B.M. 1965. Drevnie klimaty Evrazii.- Izd. LGU, t.1, 166 pp.- Leningrad.
- SYABRYAJ, S.V. 1978. Etapy rozvytku sarmatskoy roslinnosti Zakarpat'ya (Summary: The stages of development of Sarmatian vegetation in the Transcarpathians).- Ukr. bot. zhurn. **34**(3): 302-307.- Kiev.
- " - . 1981. Istoriya rozvytku roslinnosti v period formuvannya porid burkalovskoi svity Zakarpat'ya. (Summary: The history of the development of vegetation in the period of burcalovski suit rock formation in the Transcarpathians).- Ukr. bot. zhurn. **28**(1): 44-49.- Kiev.
- " - . 1990. Rannebadenskaya flora Ukrainskikh Karpat (po dannym sporovoply'cevykh issledovaniy). V sb.: Materialy po palinologii Ukrainy. Dep. VINITI N 1015 - V90.
- SYABRYAJ, S.V. & VODOP'YAN, N.S. 1976. Roslinnost'ta paleogeografichni umovy seredniovo sarmatu Zakarpat'ya na pidstavi sporovo-pilkovovo ta diatomovovo analizu. (Summary: The vegetation and paleogeographic conditions of the Middle Sarmatian in the Transcarpathians on the base of pollen and spore and diatomic analyses).- Ukr. bot. zhurn. **33**(1): 71-74.- Kiev.
- SYABRYAJ, S.V. & SHCHEKINA, N.A. 1983. Istoriya rozvitiya rastitel'no-pokrova Ukrainy v Miocene.- Naukova Dumka, 172 pp.- Kiev.

Zur Faziesentwicklung im Neogen der Niederrheinischen Bucht

Thorsten UTESCHER¹, Abdul R. ASHRAF¹ und Volker MOSBRUGGER²

¹ Institut für Paläontologie, Nußallee 8, D-W-5300 Bonn, Deutschland

² Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstr. 10, D-W-7400 Tübingen, Deutschland

mit 5 Figuren

Einführung

Die Niederrheinische Bucht ist ein tertiäres Senkungsfeld, das sich etwa 80 km tief in das Rheinische Schiefergebirge einschneidet (Fig. 1). Im großtektonischen Maßstab gesehen ist die Niederrheinische Bucht Bestandteil eines umfangreichen Riftsystems, das sich in Europa vom Rhone-Graben über das Oberrheintal, den Mittelrhein und die Niederrheinische Bucht bis in den Zentral-Graben und Viking-Graben erstreckt. Dieses Riftsystem ist auch im Bereich der Niederrheinischen Bucht mit erheblichen Senkungsbeträgen vor allem ab dem Unteroligozän aktiv; die tertiäre Schichtenfolge erreicht hier eine Gesamtmächtigkeit von über 1000 m, wobei das gesamte Neogen weitgehend lückenlos dokumentiert ist.

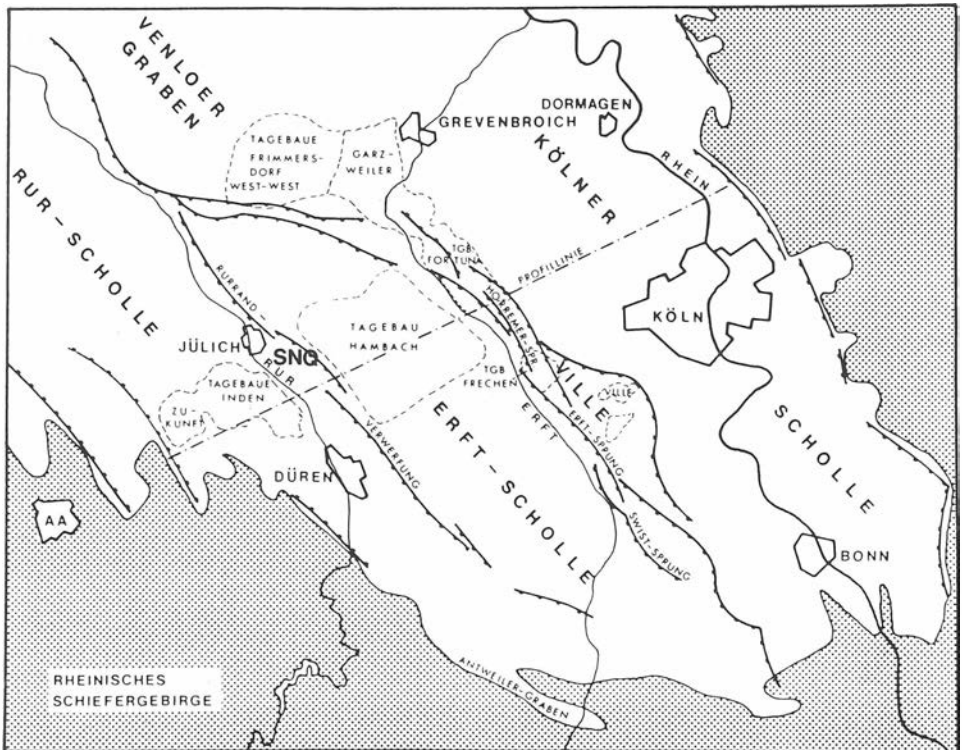


Fig. 1: Vereinfachte Übersichtsskizze zur Lage und tektonischen Gliederung der Niederrheinischen Bucht (nach QUITZOW 1976).

Tektonisch gliedert sich die Niederrheinische Bucht im wesentlichen in drei SE-NW streichende Schollen, die Rur-Scholle im W, die Erft-Scholle in der Mitte und schließlich die Köln- mit der Vile-Scholle und Venlo-Scholle im Osten. Die einzelnen Schollen grenzen mit steil stehenden Verwerfungsflächen aneinander und zeigen z.T. sehr unterschiedliche Sedimentmächtigkeiten. Neben dem Schollenbau ist in der Niederrheinischen Bucht die ursprüngliche Einmuldung des Senkungsfeldes mit einem leichten Einfallen der Schichten zur Beckenmitte hin zu beobachten. Dieses Beckenzentrum liegt in der Nähe von Bergheim im Bereich der Vile und ist durch die größte Sedimentmächtigkeit gekennzeichnet.

Ihre besondere Bedeutung hat die Niederrheinische Bucht dadurch erlangt, daß ihre jungtertiäre Schichtenfolge rund 55 Milliarden Tonnen Braunkohle enthält. Diese Braunkohle wird in mehreren großen Tagebauen abgebaut, wobei im Beckenzentrum die Flözmächtigkeit 100 m (entsprechend einer Torfmächtigkeit von 270m) erreichen kann. Entsprechend dieser wirtschaftlichen Bedeutung ist die Niederrheinische Bucht auch geologisch vergleichsweise gut untersucht (vgl. z.B. BOERSMA et al. 1981, GROSS et al. 1989, HAGER 1981, HAGER & PRÜFERT 1988, ZAGWIJN 1989).

Nachfolgend sollen erstmals für die Niederrheinische Bucht Fazieskarten vorgestellt werden, die für einige Horizonte des Neogens die räumliche und zeitliche Faziesentwicklung zeigen. Die Untersuchungen sind Teil einer umfangreichen geologisch-paläontologischen und paläoklimatischen Bearbeitung des Neogens der Niederrheinischen Bucht (vgl. dazu auch die Beiträge ASHRAF et al. und BELZ et al., dieser Band). Die Fazieskarten können dabei als Grundlage für die weitergehende Analyse der raumzeitlichen Vegetations- und Klimadifferenzierung in der Niederrheinischen Bucht dienen.

Neogene Schichtenfolge und Lithostratigraphie

Die neogene Sedimentation in der Niederrheinischen Bucht ist durch regressive und transgressive Zyklen gekennzeichnet. Der NW-Teil des Sedimentationsraumes (nördlicher Niederrhein, nördliches deutsch-niederländisches Grenzgebiet) ist bis in das Pliozän bzw. bis zum Beginn des Pleistozän durch randmarine siliziklastische Ablagerungen gekennzeichnet. Dieser Abfolge stehen im SE-Teil (südlicher Niederrhein) überwiegend fluvio-limnische Sedimente mit mächtiger Kohlebildung gegenüber, deren stratigraphische Gliederung Probleme bereitet. Bewährt hat sich hier neben der klassischen lithostratigraphischen Gliederung in Formationen eine Gliederung nach SCHNEIDER & THIELE 1965, die die einzelnen Schichtglieder von unten nach oben durchnummeriert. Dabei handelt es sich um eine hydrogeologisch orientierte Gliederung nach den einzelnen grundwasserstauenden Horizonten. Damit ist innerhalb der Niederrheinischen Bucht eine recht zuverlässige Korrelation möglich. Das Hauptproblem bleibt jedoch eine chronostratigraphische Einstufung und damit die Parallelisierung mit Profilen aus dem nördlich anschließenden marinen Bereich der tertiären Nordsee.

Die hier bearbeitete Schichtenfolge beginnt mit den Vile-Schichten (= Hauptflözgruppe; Schichten 6A-6E nach SCHNEIDER & THIELE 1965), die vom höheren Untermiozän bis in das frühe Obermiozän reichen. Sie enthalten das im Beckenzentrum bis zu 100 m Mächtigkeit erreichende Rheinische Hauptflöz, das im W und N durch klastische, teils marine, teils fluviale Zwischenmittel in die Teilflöze Morken, Frimmersdorf und Garzweiler aufgespalten ist. Über den Vile-Schichten folgen die durch feinsandig-tonige Sedimentation geprägten Inden-Schichten (Schichten 7A-7F), die ebenfalls noch in das

Obermiozän gestellt werden. Die sedimentäre Fazies kann Marschengebieten mit gelegentlichen marinen Überflutungen und mäandrierenden Flußsystemen zugeordnet werden (vgl. ASHRAF et al., dieser Band). Die Indenschichten enthalten das nur regional bauwürdige Oberflöz mit den drei Teilflözen Friesheim, Kirchberg und Schophoven. Diese Kohlehorizonte verzahnen sich lateral mit tonig-sandigen Sedimenten.

Die überlagernde Hauptkies-Serie (Schicht 8) liefert in verzweigten Flußsystemen überwiegend grobe Sande und belegt damit eine Intensivierung des Reliefs zwischen dem Rheinischen Schiefergebirge und der Niederrheinischen Bucht. Ihr genaues stratigraphisches Alter ist umstritten. Darüber folgt die sicher ins Unterpliozän zu stellende Rotton-Serie (Schichten 9A-9C) mit einer Wechselfolge von Sanden, bunten Tonen und Torfen. Mit der oberpliozänen Reuver-Serie (Schichten 10, 11) endet das Tertiär. Die Reuver-Serie besteht im S aus fluviatilen Sanden und Kiesen, im N herrscht tonige Sedimentation, regional auch Torfbildung vor. Über diesen Einheiten folgen dann bereits die grobklastischen Sedimente der pleistozänen Hauptterrasse, frühe Bildungen des Rheins und der Maas.

Fazieskarten einiger ausgewählter Zeitscheiben

Die Fazieskarten wurden als Grundlage für das eingangs erwähnte Gesamtprojekt für ausgewählte Zeitintervalle vom Miozän bis Pliozän erstellt. Sie sollen fortlaufend die Ergebnisse der sedimentologischen, paläoökologischen und paläoklimatischen Untersuchungen aufnehmen. Die Karten basieren auf der Auswertung von ca. 70 Profilschnitten im Maßstab 1:5000 der Rheinischen Braunkohle AG. Den Profilschnitten liegen überwiegend die Daten aus den zahlreichen abgeteufte Bohrungen zu Grunde. Daneben wurden auch Daten aus Flözmächtigkeitkarten und hydrogeologischen Karten der Firma Rheinbraun verarbeitet.

Auskartiert wurden im wesentlichen die grundlegenden Faziestypen Kohle, Ton und Sand sowie einige Übergangstypen. Stark vereinfacht lassen sich diese auch bestimmten Vegetationstypen zuordnen. So entspricht die Kohlefazies einem relativ lockeren Torfwald, die tonige Fazies einem variationsreichen Auwaldsystem mit Altwasserbereichen und die sandige Fazies dem eigentlichen Entwässerungssystem.

Flöz Garzweiler (6E) (Fig. 2):

Im Horizont 6E ist die Torf-Fazies vor allem im mittleren Teil und im S der Niederrheinischen Bucht verbreitet. Die heutige Begrenzung des Vorkommens an den großen Randverwerfungen ist durch Erosion bedingt. Die ehemalige Verbreitung der das Flöz Garzweiler aufbauenden Torfe umfaßte sicherlich weite Bereiche der Köln-Scholle. Das Hauptentwässerungssystem zur Bildungszeit von Flöz Garzweiler verläuft, aus der Richtung der heutigen Sieg kommend, am Gebirgsrand auf dem W-Teil der Rur-Scholle. Es handelt sich um ein mäandrierendes Flußsystem mit geringer Hydrodynamik, wie die vorwiegend tonigen Sedimente zeigen. Die Küstenlinie verläuft im Bereich der nördlichen Erft-Scholle. Der Verlauf der maximalen Meeresingression wird durch die Flözaufspaltungslinie des Flözes Garzweiler nachgezeichnet. Dort schaltet sich ein mariner Sand als Zwischenmittel ein und spaltet das Flöz in bis zu drei Teilflöze auf.

Flöz Friesheim (7B) (Fig. 3):

Die Karte Flöz Friesheim (7B) stellt die Faziesverteilung zur Zeit des untersten Teilflözes der Inden-Schichten dar. Der Verbreitungsschwerpunkt der Torfbildung liegt, wie in allen anderen Teilflözen der Oberflözgruppe, nun gerade dort, wo in der Hauptflözgruppe nur geringe Torfmächtigkeiten vorhanden waren, also auf der Rur-Scholle. Dies ist vermutlich durch die starke Kompaktion der Torflagen bedingt, die durch die Auflast der Sedimente des in den Senkungsbereich eindringenden Flußsystems noch beschleunigt wurde. Das Hauptentwässerungssystem verläuft nun im Beckenzentrum. Die tonige Sedimentation überwiegt hier, daneben sind auch Sandlinsen zu beobachten, die vielleicht Erosionsresten der sich ständig verlagernden Mäanderbögen entsprechen. Die Küstenlinie hat sich nun weiter nach N verlagert. Im Bereich der deutsch-niederländischen Grenze verzahnen sich die Inden-Schichten mit den marinen Sanden von Oploo. Der Bereich der nördlichen Köln-Scholle hat im Obermiozän bis Pliozän Schwellen-Charakter mit nur geringen Senkungsbeträgen. Die stratigraphische Einstufung der dort in der Karte eingetragenen Sande ist unsicher. In den geologischen Schnitten sind sie nach der Gliederung von SCHNEIDER & THIELE (1965) mit 6D (Neurather Sand) indiziert. Es ist jedoch durchaus wahrscheinlich, daß in diesem Raum auch zeitliche Äquivalente der Inden-Schichten vorhanden sind.

Flöz Schophoven (7F) (Fig. 4):

Die Fazieskarte für Flöz Schophoven zeigt eine sehr ähnliche Konfiguration wie für Flöz Friesheim. Die Ausdehnung der Torf-Fazies ist etwas geringer, vor allem im südlichen Teil der Erft-Scholle. Der Verlauf des Hauptentwässerungssystems ist weitgehend unverändert. Im Bereich der nördlichen Erft-Scholle sind die Rinnensysteme und die flankierenden niederenergetischen Fazieszonen gut zu erkennen.

Unterer Rotton (9A) (Fig. 5):

Das Faziesmuster zeigt vorwiegend feinklastische fluviolimnische Sedimente. Vor allem in dem durch Bohrungen besonders gut erkundeten Bereich um den Tagebau Hambach sind die Sandlinsen der Mäanderbögen des Flußsystems gut zu erkennen. Die Küstenlinie liegt nun weit im N außerhalb des Kartenblattes. Der Untere Rotton ist weit verbreitet und setzt sich in den Niederlanden als Unterer Brunssum-Ton fort. Torfbildungen sind zur Zeit von 9A nur regional von Bedeutung, wie etwa das bauwürdige Flöz Bergheim am Rand des Ville-Rückens. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß variszische Strukturen des Untergrundes hier offenbar die Sedimentation beeinflussen: Im Bereich der nördlichen Erft-Scholle wurden in einem Gebiet geringerer Absenkung gröbere Sedimente bei offensichtlich erhöhter Fließgeschwindigkeit abgelagert. In der variszisch streichenden Verlängerung der Paffrather Mulde bestand im Bereich der südlichen Erft-Scholle eine Stillwasserfazies, in der mächtige Tonserien zum Absatz kamen.

Ausblick

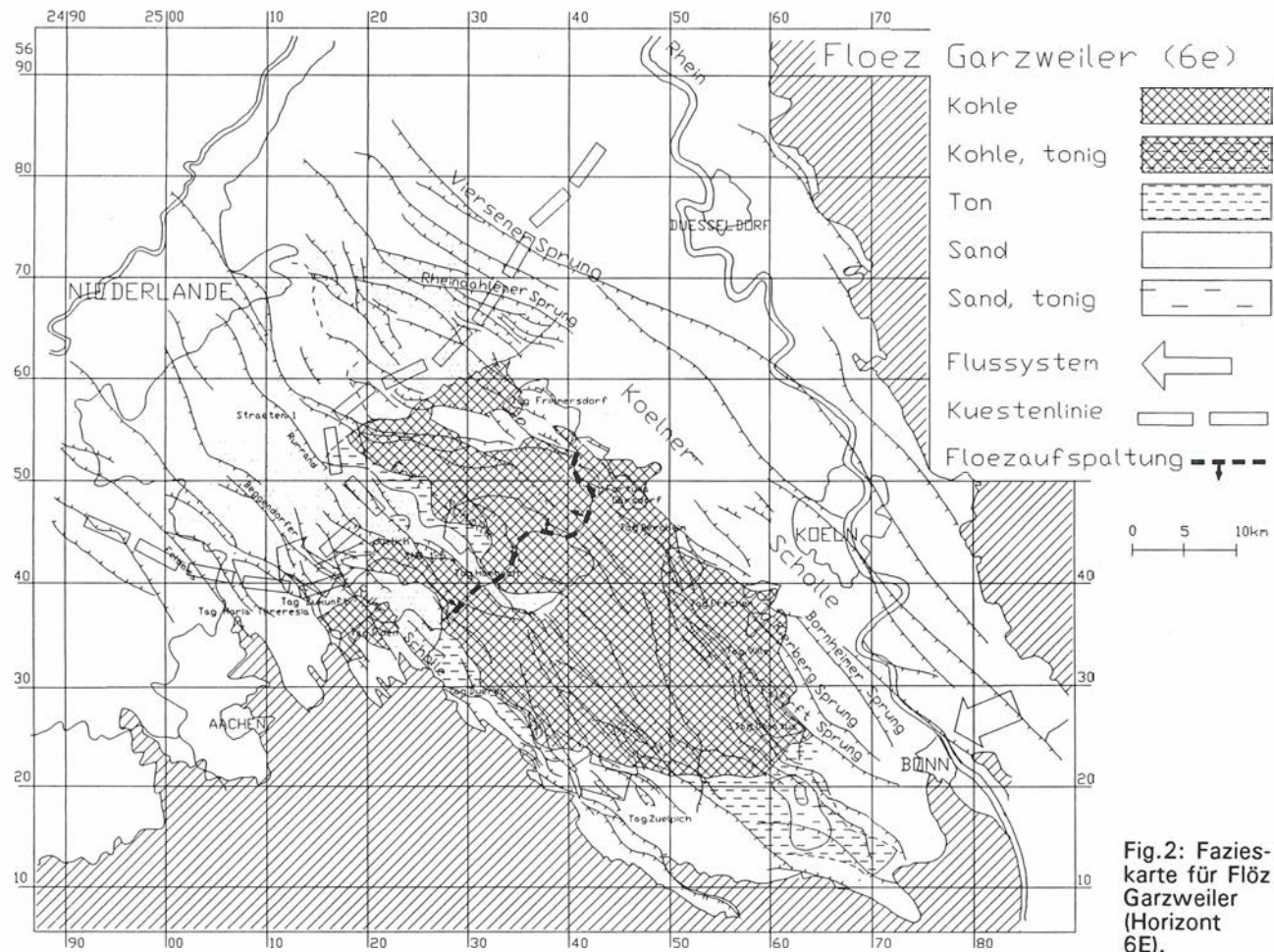
Für die Niederrheinische Bucht wurden erstmals Fazieskarten erstellt, die eine einigermaßen realitätsnahe und detailgetreue paläogeographische Rekonstruktion erlauben, die aber auch noch zahlreiche Unsicherheiten enthalten und laufend verbessert werden müssen. Diese Fazieskarten sind außerordentlich hilfreich, einerseits bei sedimentologischen Untersuchungen, andererseits bei paläoökologischen und paläoklimatischen Analysen. So erlauben die Karten auch die Rekonstruktion und Darstellung der raumzeitlichen Veränderung der Vegetation. Die Untersuchungen stehen hier allerdings erst am Anfang; Fernziel ist es, diese Karten mit einem detaillierten Vegetationsbild zu füllen. Bereits das jetzt vorliegende Material deutet darauf hin, daß selbst innerhalb der Niederrheinischen Bucht und in einer Schicht Vegetationsunterschiede auftreten, die nicht nur ökologisch-faziell, sondern auch klimatisch bedingt sind.

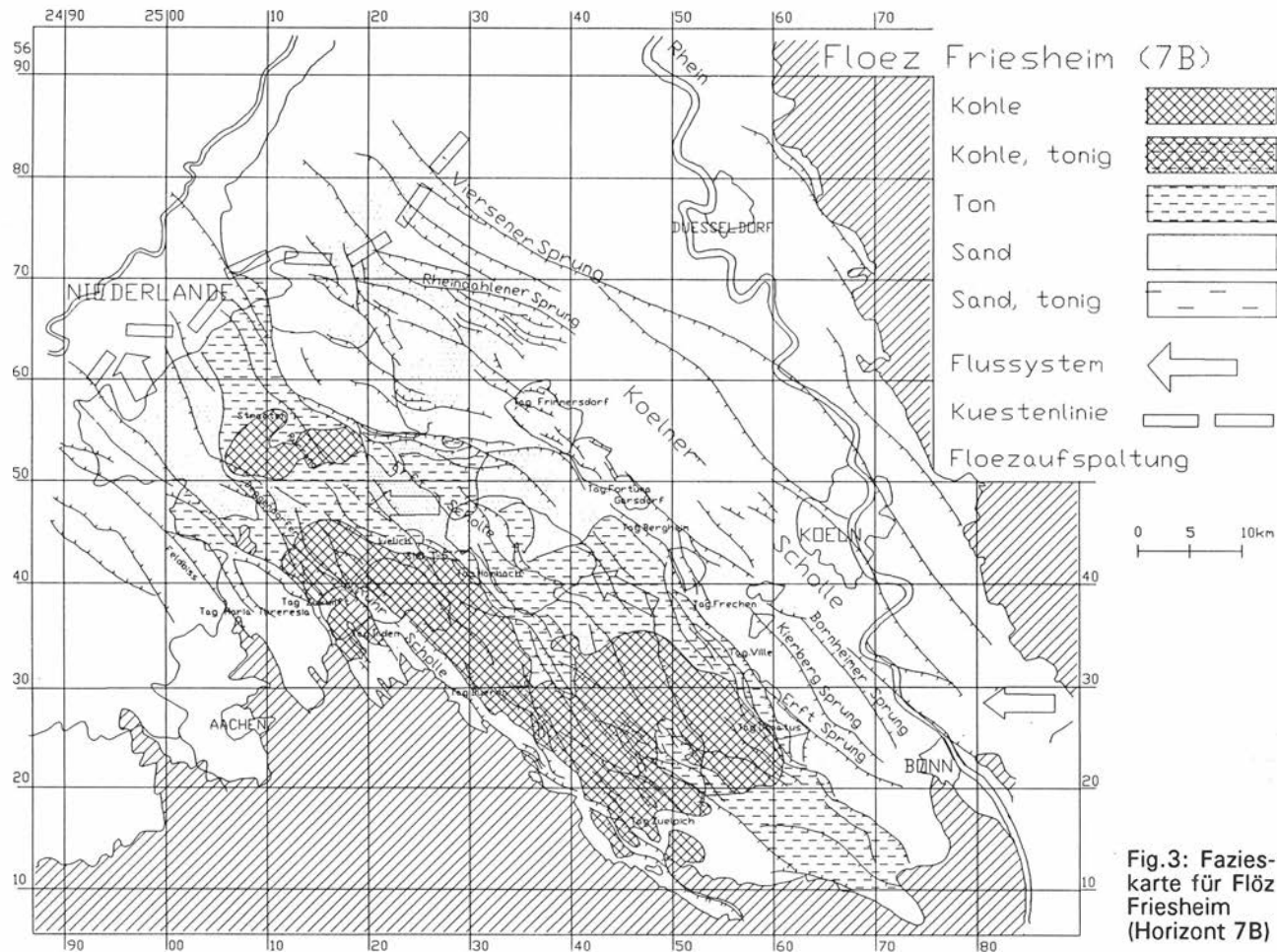
Danksagung

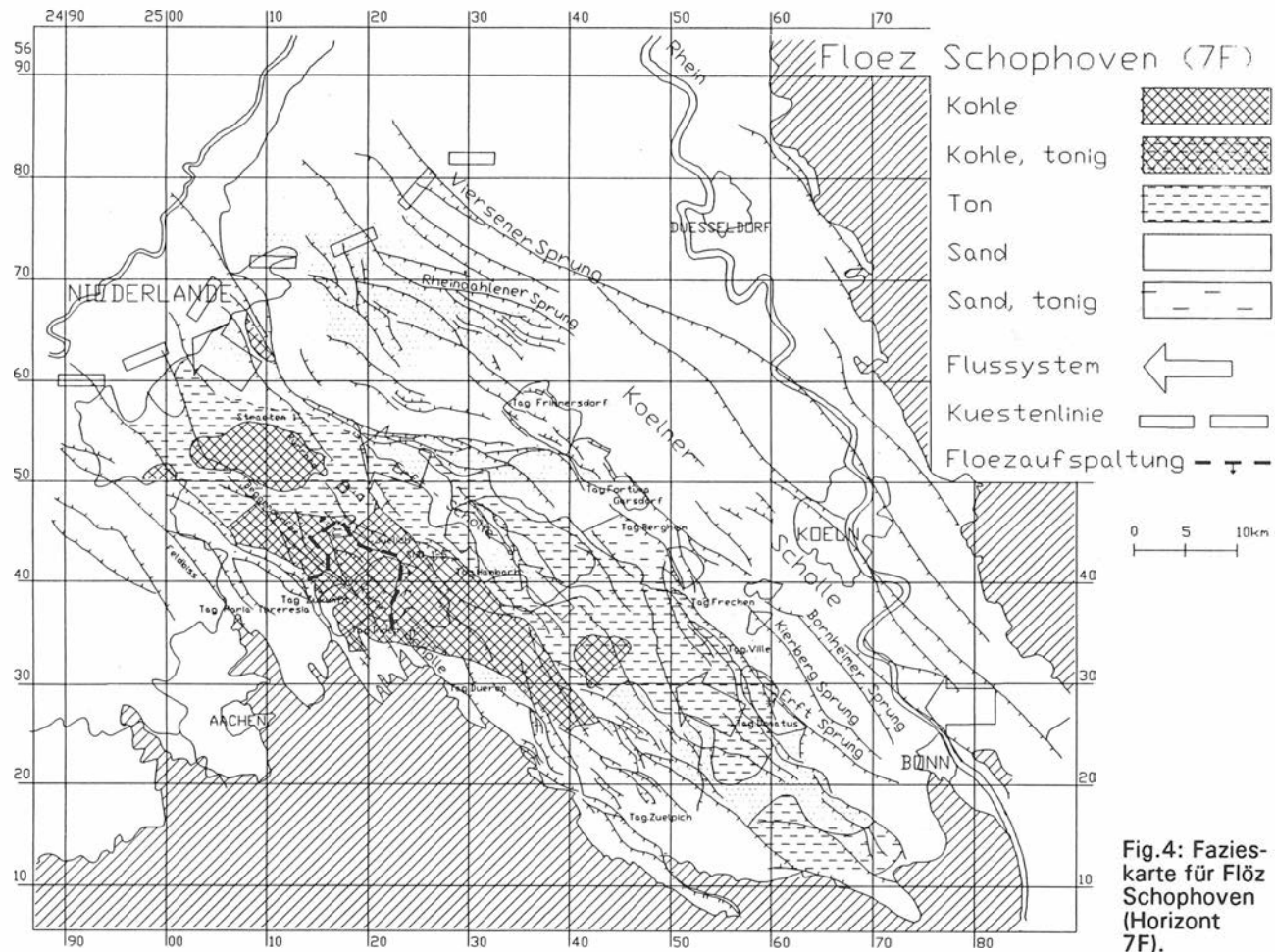
Der Rheinbraun AG sind wir sehr zu Dank verpflichtet für die großzügige Erlaubnis zur Einsichtnahme in geologische Schnitte und Karten sowie für die Unterstützung und Hilfe bei deren Auswertung. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Gewährung einer Sachbeihilfe bestens gedankt.

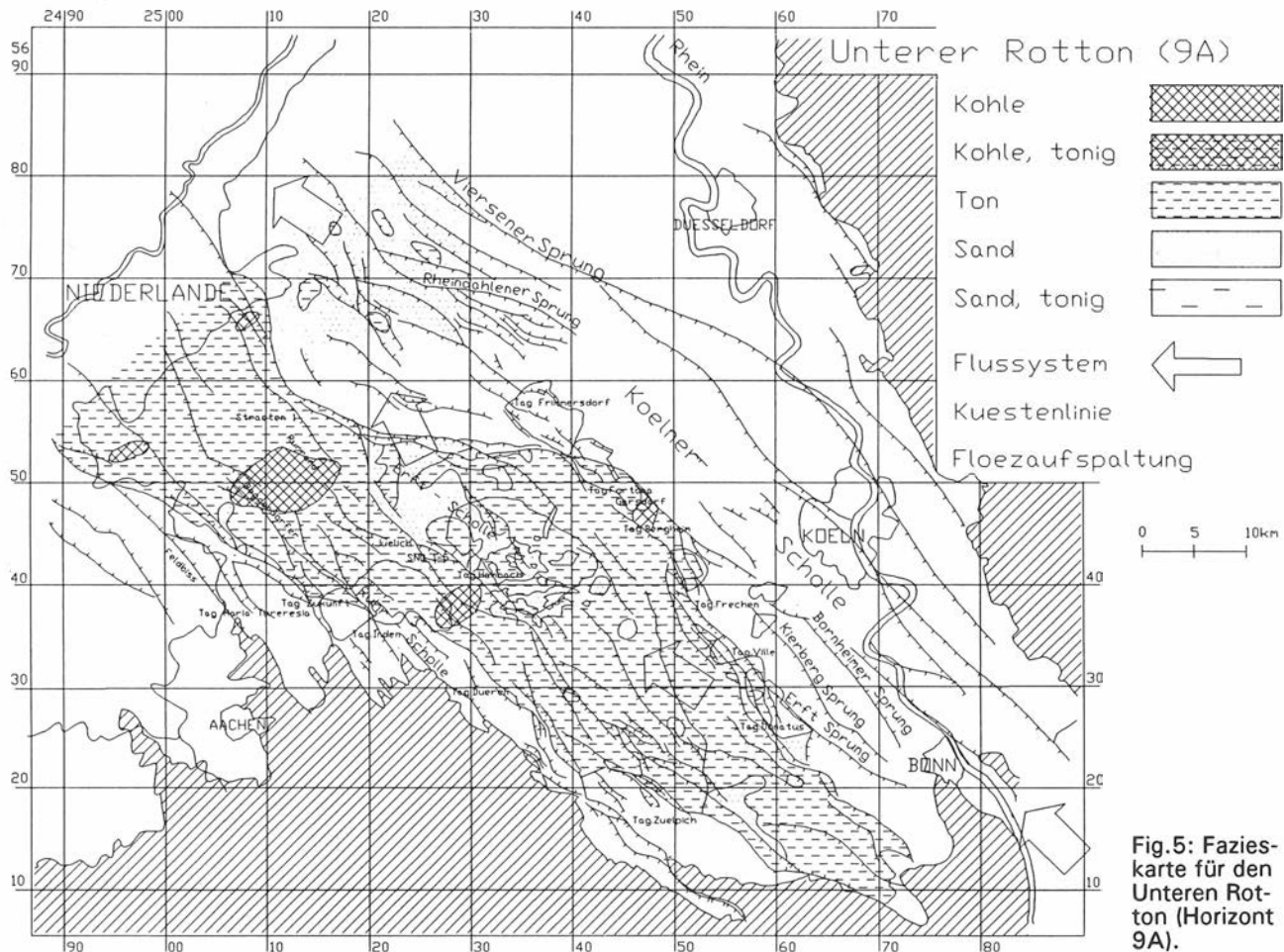
Literaturverzeichnis

- BOERSMA, J. R., GELDER, A. van, DE GROOT, T. & PUIGDEFABREGAS, C. 1981. Formen fluviatiler Sedimentation im Neogen und jüngeren Ablagerungen im Braunkohlentagebau Frechen (NRB). - Fortschr. Geol. Rheinl. u. Westf., **29**: 275-307. - Krefeld.
- GROSS, G., MOSBRUGGER, V., SCHÄFER, A. & WUTZLER, B. 1989. Niederrheinische Braunkohle. Exkursion in Tagebauen der Rheinbraun AG in der südlichen Niederrheinischen Bucht. - 44 S., Exkursion 1.10.89 anlässlich der 59. Jahrestagung der paläontologischen Gesellschaft. - Bonn.
- HAGER, H. 1981. Das Tertiär des Rheinischen Braunkohlereviere - Ergebnisse und Probleme.- Fortschr. Geol. Rheinl. u. Westf., **29**: 529-564. - Krefeld.
- HAGER, H. & PRÜFERT, J. 1988. Tertiär. - In: HILDEN, H. D. (ed.): Geologie am Niederrhein. 4. Aufl.- 32-40 - Krefeld.
- QUITZOW, H.W. 1976. Die Lagerungsverhältnisse.- In: Exkursionsführer zur Tagung europäischer Paläobotaniker, Bonn, 5.-10.4.1976, S. 7-11. - Bonn.
- SCHNEIDER, H. & THIELE, S. 1965. Geohydrologie des Erftgebietes. - 185 S., Min. für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten NRW. - Düsseldorf.
- ZAGWIJN, W.H. 1989. The Netherlands during the Tertiary and the Quaternary: a case history of coastal lowland evolution.- Geologie en Mijnbouw, **68**: 107-120. - Dordrecht.









Untersuchungen an Pollenkorntetraden der Gattung *Erica* aus miozänen Fundstellen Österreichs

Investigation of pollen grain tetrads of the genus *Erica* from Miocene localities of Austria

Reinhard ZETTER

Institut für Paläontologie, Universität Wien, Universitätsstraße 7/2, A-1010 Wien, Österreich

mit 1 Tafel

Zusammenfassung

Bei der Bearbeitung verschiedener miozäner Mikrofloren Österreichs finden sich häufig Tetraden von Pollen aus dem Ericaceae-Verwandtschaftskreis. Zahlreiche dieser Tetraden können durch zusätzliche pollenmorphologische Details, welche mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops (REM) dargestellt werden konnten, der Gattung *Erica* L. zugeordnet werden.

Summary

Investigating fossil microfloras of Austria, the author frequently found well preserved pollen grain tetrads of the family Ericaceae. Additionally, SEM studies show, that a large number of these tetrads belong to the genus *Erica* L.

Einleitung

In den meisten europäischen tertiären Palynofloren finden sich Tetraden von Pollen aus dem Ericaceae-Verwandtschaftskreis. Bis heute werden diese Funde nur ungenügend bestimmt und bestenfalls den Ericaceae zugeordnet oder zum fossilen Generotypus *Ericipites* WODEHOUSE gestellt.

Aus diesem Grund ist es auch nicht verwunderlich, daß die nicht näher bestimmten Ericaceae-Pollenkorntetraden lediglich auf das Vorhandensein dieser heute kosmopolitisch verbreiteten Familie in den europäischen Tertiärfloren hinweisen (KVACEK & WALTHER, 1990). Neuere pollenmorphologische Bearbeitungen von Ericaceae-Pollenkorntetraden (DIEZ & FERNANDEZ, 1989; FOSS & DOYLE, 1988; VISSET, 1971, 1972, 1975) bestätigen die Ansicht des Autors, daß auch fossile Ericaceae-Pollenkorntetraden neben anderen Merkmalen, insbesondere durch Details der Skulpturierung unterschieden, bestimmt und häufig sogar einzelnen Gattungen zugeordnet werden können. Dies gilt auch für Ericaceae-Pollenkorntetraden aus verschiedenen österreichischen Miozän-Fundstellen. Als Beispiel wurden für die vorliegende Publikation Ericaceae-Pollenkorntetraden, die auf Grund pollenmorphologischer Details eindeutig zur Gattung *Erica* L. gestellt werden können, ausgewählt.

Material und Methode

Das fossile Pollenmaterial stammt aus verschiedenen miozänen Fundstellen Österreichs:

1. Weingraben (Burgenland) - Mittel-Miozän (Badenien)
2. St. Stefan/Lavanttal (Kärnten) - Unter-Sarmatien
3. Badersdorf (Burgenland) - Pannonien bzw. Pontien F

Die vorliegenden Proben, meist Kohlentone, wurden nach der üblichen Methode mit HF und HCl behandelt, danach erfolgte die Acetolyse. Die Beseitigung störender anorganischer Partikel erfolgte im Anschluß daran mit einer schweren Flüssigkeit (Bromoform CHBr_3) nach der Methode von KLAUS (1972).

Nach der routinemäßigen lichtmikroskopischen Untersuchung wurden die ausgesuchten Ericaceae-Pollenkorn-tetraden auf "SEM-stubs" übertragen und nach Entfernung des Glycerins besputtert.

Die Präparate des fossilen Materials (REM-stubs, Einzelkornpräparate) sind am Institut für Paläontologie, 1010 Wien, Universitätsstraße 7/2, hinterlegt.

Untersuchungsergebnisse

Pollenmorphologische Details fossiler Ericaceae-Pollenkorn-tetraden:

1. *Erica* sp. - Weingraben - Burgenland (Taf. 1, Fig. 1-3)

Der Durchmesser der aus der Fundstelle Weingraben stammenden Tetraden, die häufig durch den Überlagerungsdruck der Sedimente leicht abgeflacht vorliegen, liegt zwischen 25 und 33 μm . Die Dicke der Exine beträgt 1,5-2 μm , wobei das Verhältnis der Dicke von Endexine zu Ektexine etwa bei 1:1,5 liegt. Betrachtet man die Exinenoberfläche, so wird diese aus einheitlich sphäroidal gebauten Tectumelementen aufgebaut. Die Größe dieser Elemente schwankt nur sehr geringfügig (Durchmesser: 0,4-0,6 μm). Weiters sind die sphäroidalen Tectumelemente dicht mit Mikrogranulae besetzt (Taf. 1, Fig. 3). Die Pollenkörner sind tricolporat - tricolporoidat. Die Länge der Colpen bewegt sich zwischen 11-13 μm .

2. *Erica* sp. - St. Stefan/Lavanttal - Kärnten (Taf. 1, Fig. 4-6)

Die Tetraden stammen aus Phosphoritknollen, die räumlich erhaltene, nicht abgeplattete Pollenkörner enthalten. Dies trifft auch für die vorliegenden Ericaceae-Tetraden zu. Der Durchmesser dieser Tetraden liegt zwischen 25 und 30 μm . Die Dicke der Exine bewegt sich zwischen 1-1,5 μm . Das Verhältnis der Dicke von Endexine zu Ektexine beträgt 1:2. Die Exinenoberfläche wird auch bei dieser Form von sphäroidalen Tectumelementen gebildet (Verrucae). Auf den Tectumelementen sitzen in sehr regelmäßiger Ausbildungsform Microgranulae (Taf. 1, Fig. 6).

Die Größe der Tectumelemente ist bei dieser Form unterschiedlich. So sind diese in der Regel im Bereich des Apocolpiums größer als im Bereich des Intercolpiums. Der Bereich der Keimstellenränder ist auf Grund von Verschmelzungen einzelner Tectumelemente deutlich von den übrigen Bereichen abgehoben (Taf. 1, Fig. 5). Die Pollenkörner der Tetraden sind tricolporat - tricolporoidat. Der Porusbereich (Endexine) ist nur sehr selten un-deutlich zu erkennen. Die Colpen sind in der Regel 10-12 μm lang.

3. *Erica* sp. - Badersdorf - Burgenland (Taf. 1, Fig. 7-12)

Am Beispiel von Tetraden aus der Fundstelle Badersdorf soll eine Form dargestellt werden, welche sich in zahlreichen ober-miozänen Fundstellen Österreichs nachweisen läßt. Der Durchmesser dieser Tetraden liegt zwischen 28 und 35 μm . Die Dicke der Exine bewegt sich zwischen 1-2 μm ,

wobei das Verhältnis von Endexine zu Ektexine bei 1:3 liegt. Die Exinenoberfläche setzt sich wiederum aus sphäroidalen Tectumelementen zusammen. Auch bei dieser Form sind die Tectumelemente sehr regelmäßig mit gleichförmig gebauten Mikrogranulae besetzt (Taf. 1, Fig. 9). Die Größe der Tectumelemente schwankt nur unwesentlich. Es ist auch kein deutlicher Größenunterschied zwischen Tectumelementen aus dem Bereich des Apocolpiums und des Intercolpiums festzustellen. Um die Colpusränder ist bei dieser Form ebenfalls keine markante Veränderung von Gestalt und Größe der Tectumelemente zu beobachten (Taf. 1, Fig. 11-12).

Die Einzelpollenkörner der Tetraden sind tricolporat - tricolporoidat. Der Porus ist sehr klein und undeutlich ausgebildet. Die Colpen sind zwischen 10 und 12 μm lang.

Diskussion

Lange Zeit galt die Bestimmung und Zuordnung von Ericaceae-Pollenkorntetraden zu bestimmten Gattungen mit Hilfe des Lichtmikroskops sowohl im Rezent- als auch im Fossilbereich als schwierig (OVERBECK, 1934; OLDFIELD, 1959). Erst durch zusätzliche Informationen, die durch die Verwendung des Rasterelektronenmikroskops gewonnen werden konnten, war es möglich, Ericaceae - Gattungen und Arten auf Basis ihres Pollens eindeutig zu bestimmen (VISSET, 1971a,b, 1972, 1975; FOSS & DOYLE, 1988; DIEZ & FERNANDEZ, 1989).

Versuche fossile Ericaceae-Pollenkorntetraden in entsprechender Weise zu bearbeiten und zu bestimmen gab es bis dato nicht! So ist es selbst bei der Bearbeitung quartärer Sedimente mit wenigen Ausnahmen nicht üblich Ericaceae-Pollenkorntetraden bestimmten Gattungen zuzuordnen. Dies, obwohl viele Ericaceae-Taxa verschiedenste ökologische Ansprüche stellen (HUNTLEY & BIRKS, 1983). In ähnlicher Weise trifft dies auch auf tertiäre Mikrofloren zu. In nahezu allen beschriebenen europäischen Mikrofloren finden sich Ericaceae-Tetraden. Der Versuch aber, diese näher zu bestimmen, unterblieb in den meisten Fällen. Eigene Untersuchungen zeigen jedoch, daß mit einer detaillierten Untersuchung sowohl mit dem LM als auch mit dem REM an tertiären Ericaceae-Pollenkorntetraden botanische Bestimmungen möglich sind, wie es in der vorliegenden Arbeit für die Gattung *Erica* L. dokumentiert wird.

Die Gattung *Erica* L. besitzt, nach der Gattung *Rhododendron*, die zweitgrößte Anzahl an Arten (500-600).

Deren Verbreitung zeigt eine bemerkenswerte Häufung von Spezies (450) im südlichen Afrika. Die übrigen Arten sind über weitere Gebiete Afrikas, Westeuropas und des Mittelmeergebietes verbreitet (HEYWOOD, 1982). Nach HUNTLEY & BIRKS (1983) produzieren *Erica*-Arten im Vergleich zu Arten anderer Ericaceae-Gattungen größere Mengen an Pollen. Dies ist die Voraussetzung für eine weitere Verbreitung und eine dadurch bedingte bessere fossile Überlieferung des Pollens.

Schon seit dem Unter-Miozän beinhalten verschiedene Mikrofloren Österreichs Tetraden dieser Gattung.

Obwohl es die pollenmorphologischen Details erlauben würden, die vorliegenden Formen auch als Arten zu klassifizieren, wird vorerst davon Abstand genommen, um durch weitere intensive Untersuchung solcher Tetraden aus verschiedenen Fundstellen zu weiteren Informationen zu gelangen. Auffällig ist nach den bisherigen Untersuchungen die große

Übereinstimmung der pollenmorphologischen Details der fossilen *Erica* sp.-Formen mit jener rezenter *Erica*-Arten (*Erica scoparia*, *Erica arborea*), die im Mediterrangebiet und den Kanaren verbreitet sind.

Literatur

- DIEZ, M. J. & FERNANDEZ, I. 1989. Identificación de las Ericáceas Españolas por su morfología polínica.- *Pollen et Spores*, **31** (3-4): 215-227.- Paris.
- FOSS, P. J. & DOYLE, G. J. 1988. A palynological study of the Irish Ericaceae and *Empetrum*.- *Pollen et Spores*, **30** (2): 151-175.- Paris.
- HEYWOOD, V. H. 1982. Blütenpflanzen der Welt.- Birkhäuser Verlag.
- HUNTLEY, B. & BIRKS, H. J. B. 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago.- Cambridge University Press.
- KLAUS, W. 1972. Zur Aufbereitungstechnik und Stratigraphie von Trias-Sporen.- *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, **21**: 427-435.- Wien.
- KVACEK, Z. & WALTHER, H. 1990. Neue Ericaceen aus dem Tertiär Europas.- *Fedd. Repert.* **101** (1990) 11-12: 577-589.- Berlin.
- OLDFIELD, F. 1959. The pollen morphology of some of the west European Ericales.- *Pollen et Spores*, **1**: 19-48.- Paris.
- OVERBECK, F. 1934. Zur Kenntnis der Pollen mittel- und nordeuropäischer Ericales.- Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, **51** (II): 566-583.- Kassel, sp. Jena.
- VISSET, L. 1971a. Quelques pollens actuels en microscopie électronique à balayage.- *C. R. Acad. Sci. Paris*, **273**: 946-948.- Paris.
- " - 1971b. Les pollens d'Ericacées du Massif Armoricaïn au microscope électronique à balayage.- *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, **XLVI**: 193-204.- Rennes.
- " - 1972. Compléments pour la détermination au microscope électronique à balayage des Ericacées du Massif Armoricaïn.- *Bull. Soc. Sci. nat. Quest France*, **LXX**: 13-16.- Nantes.
- " - 1975. Scanning electron microscopy of pollen grains of the European *Erica* spp.- *Bull. Soc. Bot. France*, **122** (5-6): 203-216.- Paris.

Tafel 1

Fig. 1-3 *Erica* sp. aus dem Mittel-Miozän von Weingraben, Burgenland

Fig. 1 Polansicht; LM x800

Fig. 2 Äquatorialansicht; REM x1700

Fig. 3 Tectumdetail aus dem Bereich des Intercolpiums, sphäroidale Tectumelemente (Verrucae) mit scabrater Supraskulptur (Microgranulae) REM x10000

Fig. 4-6 *Erica* sp. aus dem unteren Samartien (Mittel-Miozän) des Lavanttales (St. Stefan), Kärnten.

Fig. 4 Polansicht; LM x800

Fig. 5 Polansicht; REM x1800

Fig. 6 Tectumdetail aus dem Bereich des Apocolpiums - sphäroidale Tectumelemente (Verrucae) mit scabrater Supraskulptur (Microgranulae) REM x10000

Fig. 7-12 *Erica* sp. aus dem oberen Miozän (Pontien bzw. Pannonien F)

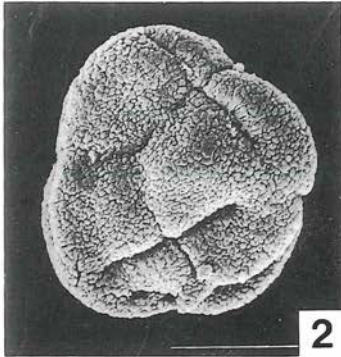
Fig. 7, 10 Äquatorialansicht, LM x800

Fig. 8, 11 Äquatorialansicht, REM x 1500

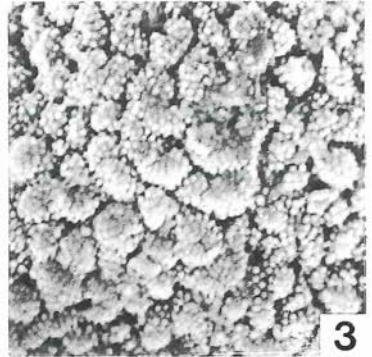
Fig. 9, 12 Tectumdetails - sphäroidale Tectumelemente (Verrucae) mit scabrater Supraskulptur (Microgranulae) REM x10000



1



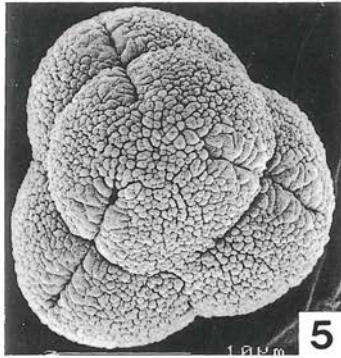
2



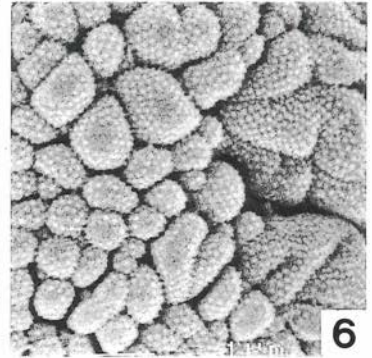
3



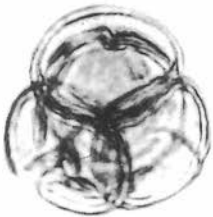
4



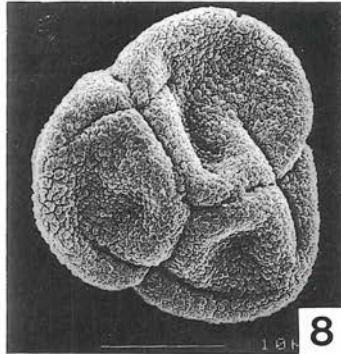
5



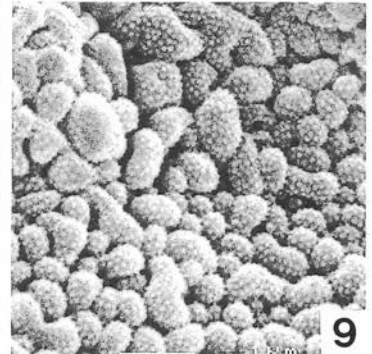
6



7



8



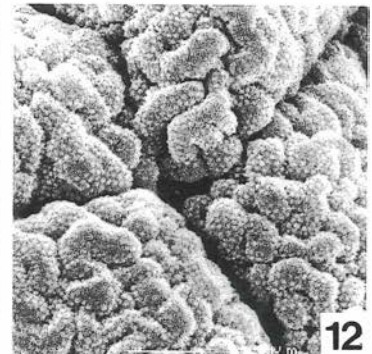
9



10



11



12

Lower Miocene succession of plant communities in Turow (Poland)

Maria ZIEMBINSKA-TWORZYDLO

Institute of Geology, Warsaw University, Al. Zwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa, Poland

with 2 figures

Geological introduction

The Turow or more precisely Zytawa (Zittau) Basin is a fault structure at the contact line between the Sudety and Kruszcowe (Erzgebirge) Mountains. It developed upon an earlier tectonic base rejuvenated during Tertiary alpine movements. The basin's basement is mainly crystalline and the basin itself is filled by Tertiary sedimentation of the lignite formation. The sediments have an approximate depth of 300 m and consist of alternating detritic, clayey and phytogenetic complexes which were deposited during five (BIENIECKI 1966) or six (KASINSKI 1983) sedimentation sequences, each of them overlain by a lignite layer.

These repetitive sequences constitute sedimentation megacycles, their origin linked to various stages of late alpine movements. In periods of dynamic balance between the subsidence rate and the intensity of phytogenetic sediment formation, thick lignite layers were formed.

The phytogenetic sediment formation was particularly intense during the final stages of the second and fourth megacycle, producing 45 and 60 m thick lignite layers, respectively, known as the lower and upper lignite layers of the Zytawa Basin (according to Polish terminology) or lower and main Zytawa layer (German terminology). Sediments of the fifth megacycle have different features. Grobe-detritus clayey and coaly series are absent, while the entire profile of this cycle assumed a limno-fluvial facial form. The profile abounds in sandy lenses, clayey-silty layers and slight lens-like lignite deposits. On the basis of the diagonally banded stratification and orientation of xylites, KASINSKI (1983) has shown that they originated from meandering rivers.

Sediments of the last megacycle have the form of gravely-sandy fluvial cones with no telematic deposits.

The Zytawa Depression has been a mining site since the late 18th century. In 1835 the first open cut lignite mining began at Hartau. The second mine, at Turoszow, named Hercules, became operative in 1904. At this time, the first finds of fossil plants were made in Zittau coals; this became the object of research for numerous German, Czech and Polish palaeobotanists.

The Turow flora

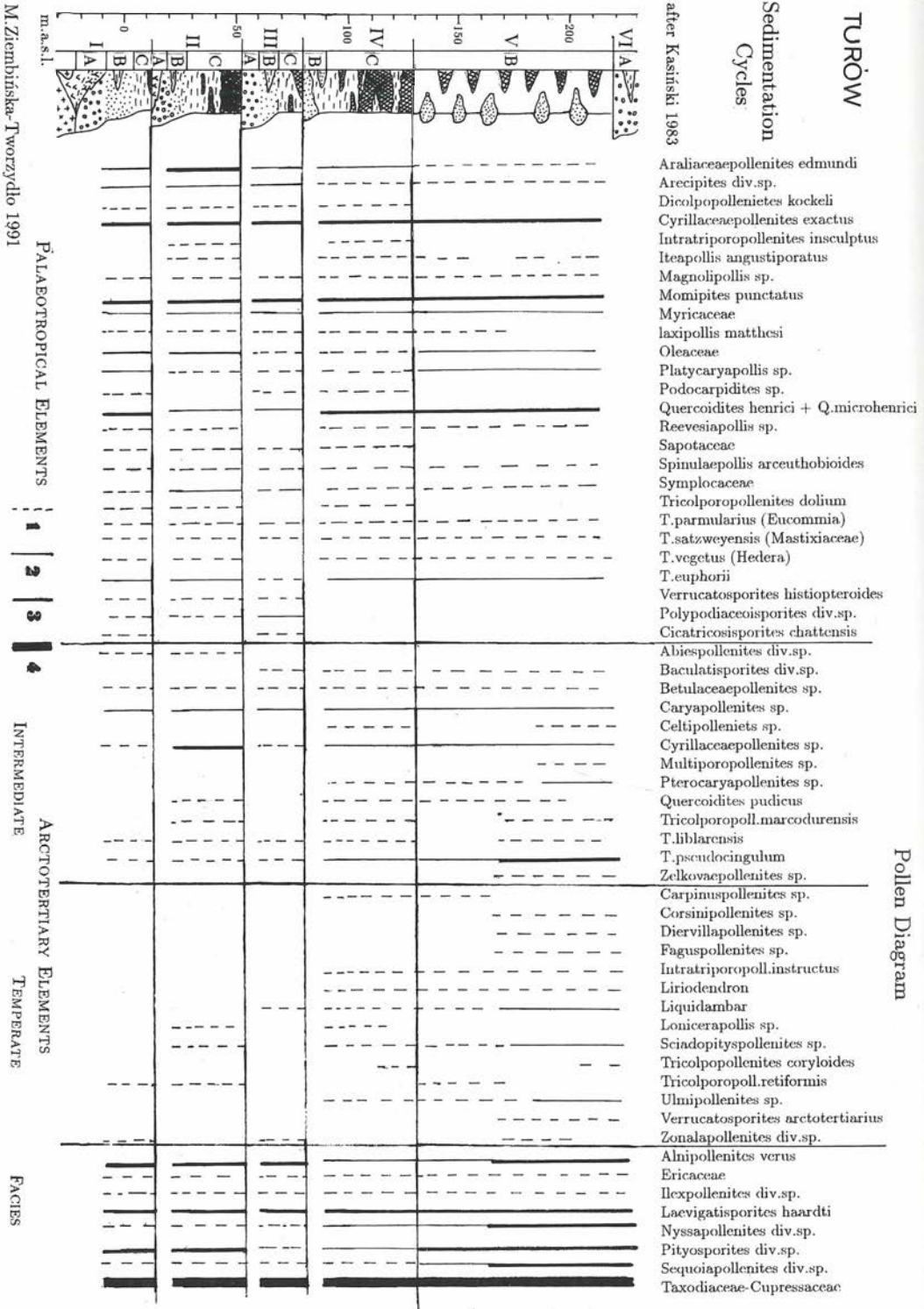
In Poland the rich flora of the Turow Basin area has been under investigation for 40 years. Initially, macrofossils (fruits, seeds and leaves) were studied. Palynological analyses were launched nearly a dozen years ago. Sampling for this palynological research was done in the central part of the deposit of the outcrops Turow I and Turow II and from boreholes situated in the same part of the depression. On the basis of almost 500 analyzed samples a comprehensive, if simplified, palynological diagram was drawn to illustrate

TURÓW

Sedimentation
Cycles

after Kasirski 1983

Pollen Diagram



M.Ziembinska-Tworzydło 1991

the changes in the vegetation mantle of the Turow Basin and adjacent hills during the period of lignite formation (fig. 1).

The pollen flora, as determined in the profiles, represents a very rich and varied and rather thermophilous vegetation. Over 300 species were defined from pollen grains of sporomorphs; only selected species have been included in the diagram. In naming sporomorph species, a morphological terminology was followed, with genus and family level being quoted according to botanical classification.

The vegetational succession recorded in the lignite sedimentation should be viewed (according to THIELE-PFEIFFER 1980) from two angles: (1) the general vegetation change observed primarily outside the sedimentation basin, associated with over-all climatic changes, and (2) peat-bog and swamp vegetation changes linked to fluctuating water conditions in the sedimentation basin, viz. the transformation of plant associations responsible for the creation of lignite-bearing deposits.

Definitely autochthonous elements include the spores of ferns, lycopods and herbaceous plants. Among trees, the pollen of *Alnus*, *Nyssa*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Myrica* and *Betula* are autochthonous. In the diagram all these taxa have been designated as facial elements.

The swampy basin, rich in flora of variable associations, was surrounded by mesophyllous forest. This forest contained representatives of many families and genera, characteristic today in the subtropics, e.g. Anacardiaceae, Araliaceae, Leguminosaceae-Papilionaceae, Mastixiaceae, Olacaceae, Palmae, Restionaceae, Sapotaceae, Sterculiaceae, etc. In the Turow flora of seeds and fruits (CZECZOTT & SKIRGIELLO 1959-1975), representatives of the above families also occurred in gravel sediments stemming from elevated ground outside the swamp. Such representatives constitute the palaeotropical element and have accordingly been included in the diagram (thermophilous elements). Pollen of the arctotertiary element have been divided into two climatic groups: (1) intermediate and (2) temperate.

The lower layer and the lower portion of the upper layer present a very similar spore-pollen picture. It consists of a thermophilous flora with major participation of thermophytes, including Sapotaceae and palms. Differentiation of species according to their pollen is the principal feature here. The pollen of the arctotertiary element was sporadically encountered - isolated grains of *Carpinus*, *Fagus*, *Ulmus*; *Tsuga* and *Sciadopitys* were almost totally absent. The flora of the middle part of the upper layer is similarly thermophilous, while the list of plants recorded here invites comparison with the vegetation of the climatic stage VI of MAI (1967).

In the upper part of the profile, pollen of temperate plants become more abundant while those of thermophilous plants diminish. The pollen of *Tsuga*, *Sciadopitys*, *Ulmus*, *Carpinus* and Juglandaceae occur fairly frequently. Later, the continuous phytogenic sedimentation was upset and became interrupted. These involve the sediments of the fifth megacycle (KASINSKI 1983), where pollen spectra of thin coaly intercalations are scarce and defy interpretation.

A comparison of the Turow pollen flora with the microfloristic zones of the Central Paratethys, as defined and characterized by PLANDEROVA (1990), justifies its reference to the MF 3 zone corresponding to the Ottnangian.

fig.1: Palynological diagram

1 = 0,1-0,5 %; 2 = 0,5-2,0 %; 3 = 2,1-10,0 %; 4 > 10 %

One exception should, however, be made here: the isolated, mountain valley Zytawa Basin vegetation, developing under peculiar climatic and geological conditions, could survive the climate deterioration in the form of relict species. The dating of the Zytawa Basin sedimentation on the basis of palaeobotanical data has been under discussion since ENGELHARDT (1870) initially dated them as Lower Miocene. The differences of opinion range from Upper Oligocene (KICHHHEIMER 1940) to Middle Miocene (RANIECKA-BOBROWSKA 1965).

Apart from sedimentation megacycles, sedimentation cycles within coal deposits are also apparent. These are manifested in the alternative occurrence of thin clayey layers variously intercalated with different types of coal (xylite, xylite-earthly, earthly, piropissyte).

A complete sedimentation cycle within a coal layer may be connected with the process of plant overgrowth of the water basin. The shifting hydrodynamic conditions caused changes in vegetation zones and a shift of plant associations from aquatic and reed vegetation to a climax complex involving a mesophilous forest association.

Complete cycles of such transformation are very rare. The disturbance of dynamic equilibrium between sediment accumulation and bottom subsidence leads to peat-bog flooding, or the precedence of phytosedimentation processes causes the peat-bog to dry up. The subsidence rate varies and, being linked to diastrophic movements, often has a saltatory character. The rate of accumulation also varies. These phenomena thus tend to interrupt the complete sedimentation cycle or eliminate some of its stages.

Reconstruction of the palaeovegetation

Pollen analyses help to trace changes in peat-producing vegetation and the succession of associations in the peat-bog. The author conducted such analyses on several levels exhibiting a marked variability within coal and lithotypes, notably light-coloured and dark layers, which could be identified macroscopically. For this purpose the facial and autochthonous plants' pollen was divided into facial groups. On this basis, the following associations can be identified:

(1) Littoral and aquatic environments, represented by pollen of *Typha*, *Sparganium* and *Potamogeton* as well as freshwater plankton containing aplanospores of algae (Zygonemataceae). This association is linked with eutrophic waters and mid-peat lakes and occurs universally in yellow (piropissyte) coals;

(2) Peat-bog associations, most frequently represented by bush associations featuring Cyrillaceae, Myricaceae, *Salix*, *Betula*, Ericaceae and Clethraceae. Such pollen complexes are most frequently present in earthly coal;

(3) Swamp forest associations on very humid soil; these distinctly fall into two types: (a) those with *Taxodium*, *Nyssa*, *Glyptostrobus*, *Osmunda* and *Typha* and (b) those dominated by *Alnus* and Polypodiaceae, resembling alder swamp associations. Pollen from these two types of associations predominate in xylite and xylite-earthly coal;

(4) An association resembling meadow forests; this is featured in humid, but not waterlogged stations and contains *Liquidambar*, *Ulmus*, *Celtis*, *Olea*, *Fraxinus*, etc. Pollen associations of this composition are most frequently present in light-coloured earthly coals, with pollen grains often being poorly preserved and corroded;

(5) Reed associations featuring *Phragmites*, Cyperaceae and Bryales; these are scarce in the Turow profile.

In reconstructions of zones of coal-bearing peat-bogs (JUX 1966, TEICHMÜLLER 1958), the *Sequoia* forest has been named as yet another association. In profiles in Poland (SADOWSKA 1977) and particular in Turow, there are no data substantiating a link between *Sequoia* forests and peat-bogs. Xylite analyses of upright trunks in the Turow layer (KOSTYNIUK 1967) indicate that *Sequoia* wood stems from trees rooted in clastic sediments, while *Taxodium* or *Glyptostrobus* trees (classical peat-bog conifers) were rooted in coal. A model of the swampy depositional environments in the Turow Basin is presented in fig.2.

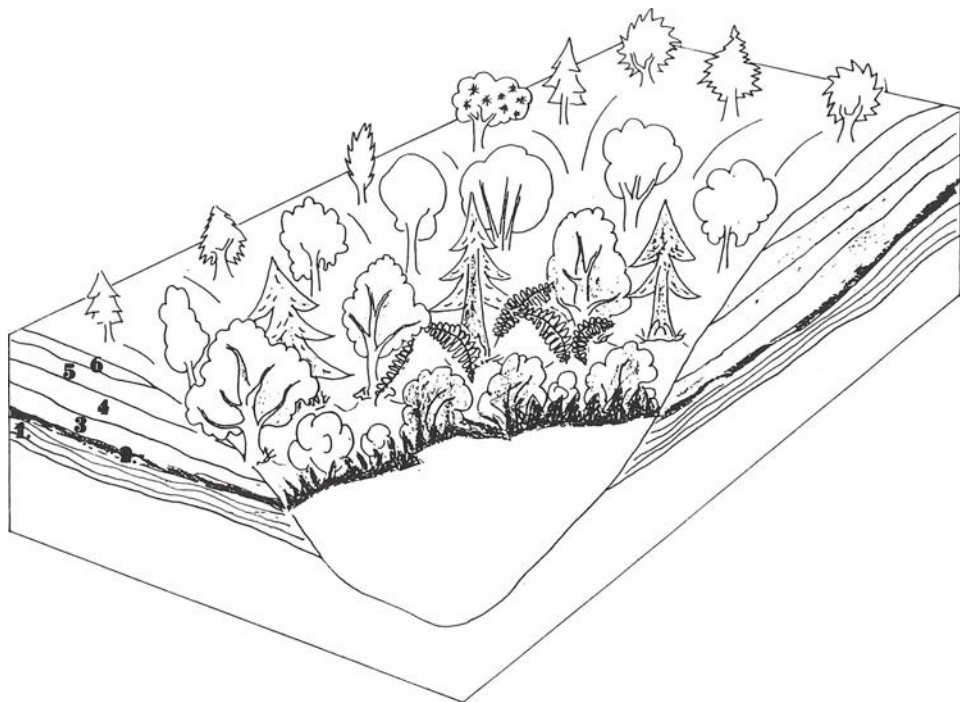


fig. 2: Model of swampy depositional environments in the Turow Basin.

1. Littoral and aquatic environment - yellow-coal sediments; - 2. Reed association (very rare in Turow) - black-coal sediments; - 3. Peat-bog with bush association - earth-coal sediments; - 4. Swamp forest associations on very humid soil-xylite-earth coal sediments: a- *Taxodium*, *Nyssa*, *Glyptostrobus*, b- *Alnus*, *Polypodiaceae*; - 5. Deciduous forest containing *Liquidambar*, *Ulmus*, *Celtis*, etc. - light-coloured coal sediments; - 6. Mixed forest with *Sequoia* situated on drier sites - xylite-coal sediments.

References

- BIENIEWSKI, J. 1966. Powstanie i rozwój węgla brunatnego w polskiej części niecki zytawskiej.- Geol. Sudet., 2: 401-429.- Wrocław.
- CZECZOTT, H. & SKIRGIELLO, A. 1959 - 1980. The fossil flora of Turow near Bogatynia. Systematic description of plant remains. Part 1 - 5.- Prace Muz. Ziemi, 3, 4, 10, 24, 33.- Warszawa.
- ENGELHARDT, H. 1870. Flora der Braunkohlenformation im Königsreich Sachsen.- Preisschr. Jablonowski Ges., XVI: 1-69.- Leipzig.
- JUX, U. 1966. Torfe des rheinischen Tertiärs im Vergleich mit heutigen Bildungen an der amerikanischen Ostküste. Z. dt. Geol. Ges., 118: 69 - 101. - Stuttgart.
- KASINSKI, J. R. 1983. Sedymentacja formacji brunatnowęglowej w niecce zytawskiej. Materiały z sesji naukowej poświęconej pamięci prof.- Hanny Czeczottowej. Muz.Ziemi: 237-243.- Warszawa.
- KIRCHHEIMER, F. 1940. Zum Alter des ostdeutschen Braunkohlentertiärs.- Centralbl. Min, Abt.B.: 307-308.- Stuttgart.
- KOSTYNIUK, M. 1967. Pnie drzew iglastych z górnego pokładu węgla brunatnego w Turowie.- Prace Muz.Ziemi, 10: 3-79.- Warszawa.
- MAI, D.H. 1967. Die Florenzonen, der Florenwechsel und die Vorstellung über den Klimaablauf im Jungtertiär der DDR.- Abh. Zentr. Geol. Inst., 10. - Berlin.
- PLANDEROVA, E. 1990. Microfloristic changes during the Miocene in Central Paratethys region. Proc Symp. "Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary" 1989: 215-223.- Prague.
- RANIECKA-BOBROWSKA, J. 1965. Kilka uwag o wieku kopalnej flory z Osieczowa oraz węgla brunatnego z Turowa.- Prz.Geol., 11: 469.- Warszawa.
- SADOWSKA, H. 1977. Roslinność i stratygrafia górnomiocenskich pokładów węgla Polski południowo-zachodniej.- Acta Palaeobot., XVIII (1): 87-122.- Krakow.
- TEICHMÜLLER, M. 1958. Rekonstruktion verschiedener Moortypen des Hauptflözes der niederrheinischen Braunkohle.- Fortschr. Geol. Reinld. u. Westf., 2: 599-612.- Krefeld.
- THIELE-PFEIFFER, H. 1980. Die miozäne Mikroflora aus dem Braunkohlentagebau Oder bei Wackersdorf/ Oberpfalz.- Palaeontogr. B, 174: 95-224.- Stuttgart.

MESOZOIC

The Liassic seed ferns of the Mecsek Mountains (S-Hungary)

Maria BARBACKA

Botanical Department of the Hungarian Natural History Museum, Pf.222, H-1476 Budapest, Hungary

with 1 plate

The genus *Sagenopteris* is rather common all over the world (Europe, India, Alaska, Greenland, USA - Oregon) and has a wide range (Rhaetic - Cretaceous) (JONGMANS & DIJKSTRA, 1963). Although numerous species have been described over the last 150 years, the genus remains poorly known. This is particularly evident in the lack of sufficient information on cuticle structure, which is very important because of small differences in leaf morphology and the variability within the species.

Three species presented in this paper originate from the Lower Liassic in the region of Komló (Mecsek Mountains in South Hungary).

GYMNOSPERMAE

Pteridospermopsida

Caytoniales

Sagenopteris PRESL

Sagenopteris nilssoniana (BRONGNIART) WARD

1828 *Glossopteris Nilssoniana* - BRONGNIART, p. 225, pl. 63, fig. 3

1867 *Sagenopteris rhoifolia* PRESL - SCHENK, p. 57, pl. 12, figs. 1-6; pl. 13, figs. 4-10

1910 *Sagenopteris Nilssoniana* (BRONGN.) - HALLE, p. 6, pl. 1, fig. 24, pl. 2, figs. 15-23

1924 *S. Nilssoniana* (BRONGN.) WARD - CHOW, p. 4, pl. 1, figs. 7-10

1926 *S. nilssoniana* (BRONGN.) WARD - HARRIS, p. 77, fig. 12 H, pl. 8, figs. 4-9

1932 *S. nilssoniana* (BRONGN.) WARD - HARRIS, p. 5, fig. 1 A-L, 2 A-F

Material: BP 89.230.1.D., 89.231.1.B., 89.232.1., 89.234.1

Locality: Komló, Beta shaft - dump

Sagenopteris hallei HARRIS

1932 *Sagenopteris hallei* - HARRIS, p. 10, figs. 2 G - J, pl. 1, figs. 1, 3-5 (with synonyms)

Material: BP 89.230.1.A, 89.231.1.A, H, I, 89.233.1.A, 89.234.1.B, 89.235.1.A, 89.235.1.B

Locality: Komló, Beta shaft - dump

Sagenopteris pilosa sp. nov.

pl. 1, figs. 1, 2

Type specimen: BP 89.238.1.

Material: BP 89.231.1.C, 89.231.1.D (these specimens exist only in slides No. 183 and 199; the leaflets are destroyed)

Locality: Komló, Beta shaft - dump

Leaf composed of 4 leaflets. The two middle leaflets are 4 and 4,7 cm long and 1,3 cm wide. Margins entire, apex acute. The midrib is asymmetric, the lateral veins run to the midrib at a 20° angle and anastomose. The essential difference from the other known *Sagenopteris* species is in the cuticle. It is thicker than in *S. hallei*; on the upper surface, the cells are polygonal, the cellwalls well marked, straight, over the veins considerably elongated and narrow. On the lower surface the cells are similar. Stomata oval, situated over the veins; their length is 35-40 μm , width 26 μm . Over the veins the cellwalls are strongly cutinized and there are numerous one-cell hair bases among them.

The presence of papillae in *S. pilosa* could connect this species with *S. hallei* HARRIS, but the dense hair over the veins and the structure of the hair bases make this species different from *S. hallei* and from the other known species of this genus.

Traditionally, the genus *Thinnfeldia* was represented by pinnate or bipinnate leaves with simple or forked rhachis and lanceolate or elliptical-lanceolate leaflets with flabellate or pinnate venation (ETTINGSHAUSEN 1853, GOTHAN 1912, 1914). This group, very variable with regard to morphology, appears inhomogenous in cuticular structure as well. GOTHAN (1912) separated the *Dicroidium* genus with forked rhachis, which was later retained and revised by ANTEVS (1914). DOLUDENKO (1969) again revised specimens of the genus *Thinnfeldia* and included some of them to the genus *Pachypteris* BRONGNIART. She identified both genera and acknowledged *Pachypteris* as younger synonym of *Thinnfeldia*. However, some specimens described earlier under the name *Thinnfeldia* were overlooked and DOLUDENKO provided no information about their systematic position. Moreover, the cuticular structure of the original *Thinnfeldia rhomboidalis* type specimen of ETTINGSHAUSEN was not examined because it was considered to be lost (DOLUDENKO, 1971). As the use of the name *Thinnfeldia* is very common, specimens that were not assigned to *Dicroidium* or *Pachypteris* and some new specimens from the region of Komló were left under *Thinnfeldia*.

Pteridospermales

Thinnfeldia ETTINGSHAUSEN

Thinnfeldia rhomboidalis ETTINGSHAUSEN

1852 *Thinnfeldia rhomboidalis* - ETTINGSHAUSEN, p. 2, pl. 1, figs. 4-7

1914 *Th. rhomboidalis* ETT. - GOTHAN, p. 118, pl. 20, fig. 3, pl. 22, fig. 1, pl. 36, figs. 1, 2

1914 *Th. rhomboidalis* ETT. - ANTEVS, p. 27, pl. 4, fig. 4

Material: BP 89.269.1.B, 89.272.1.A, 89.274.1.B, 89.276.1.B,
89.279.1.B, 89.284.1., 89.288.1.A, C

Locality: Komló, Beta shaft - dump

Thinnfeldia nordenskiöldi NATHORST

1912 *Thinnfeldia Nordenskiöldi* NATH. - GOTHAN, p. 61, pl.14, fig. 2

1914 *Th. Nordenskiöldi* NATH. - ANTEVS, p. 32, pl. 1, figs. 2, 3, pl. 2, fig. 4,
pl. 3, fig. 3

Material: BP 89.272.1.A, 89.275.1., 89.288.1.B

Locality: Komló, Beta shaft - dump

***Thinnfeldia* sp. No. 1**

pl. 1, fig. 3

1914 *Thinnfeldia rhomboidalis* ETT. - GOTHAN, p. 30, pl. 21, fig. 1

Material: BP 89.37.1., 89.301.1.

Locality: Komlo, Beta shaft - dump

The leaf pinnate. The leaflets large, 8-10 cm long and 2,5-4 cm wide, running to the rhachis at an angle of 40-50°. Margin entire or undulate, apex obtuse. The base narrow, confluent. Apical margin, as well as the basal one, more or less symmetrically converge to the midrib near the base. The midrib is well marked, running along the middle of the leaflet. It may be slightly pointed like the rhachis. The venation is typical, pinnate, veins simple or devided, archedly curved toward the margins. The cuticle is thick, on the upper surface the cells are polygonal with straight walls. Stomata lacking. On the lower (thinner) cuticle the cells are polygonal, along the veins rectangular, but not elongated. Stomata occur between the veins, but are not very dense. Stomata surrounded by 5-6 strongly cutinized subsidiary cells. The encircling cells are typically highly cutinized as well; together they form a polygonal dark collar around hemispherical guard cells. The stomatal aperture is 18-25 μm wide.

The morphology of the specimens from the region of Komló is very similar to *Th. rhomboidalis* as described and illustrated by GOTHAN (1914, pl. 21, fig. 1.), although the cuticular structure is unknown. Because of the great morphological similarity of these specimens with each other, they may belong to the same species, one that is not *Th. rhomboidalis*.

***Thinnfeldia* sp. No. 2**

pl. 1, fig. 4

Material: BP 89.269.1.A, 89.271.1., 89.273.1., 89.281.1., 89.285.1.

Locality: Komlo, Beta shaft - dump

Leaf pinnate. Leaflets elliptical-lanceolate, 5-7 cm long and 1,5-3 cm wide in different specimens. Apex not preserved, margins entire, base symmetrically, gradually narrowed, confluent. Venation pinnate, slightly marked, the midrib narrow, rather in the middle of the leaflet or nearer the basal margin. The rhachis is 3-4 mm wide, irregularly pointed. The cuticle is considerably thinner than in the other species. On the upper (thicker) cuticle, the cells are polygonal, over the veins rectangular. The lower (thinner) cuticle is similar, with stomata occurring between the veins in narrow stripes, narrowed like in the other species. Stomata surrounded by 5-6 subsidiary cells with very poorly distinguishable cellwalls. They form a dark circular or oval ring around the aperture. The stomatal aperture is 25-38 μm wide.

***Thinnfeldia* sp. No. 3**

pl. 1, fig. 5

Material: BP 89.279.1.A, 89.287.1., 89.289.1.

Locality: Komlo, Beta shaft - dump

Leaf pinnate. Leaflets lanceolate, 5-8 cm long and 1-2 cm wide in different specimens. Margin entire, apex subacute or obtuse. The base sitting, broad, confluent. Venation pinnate. The midrib is well marked, may be pointed along with the rhachis. Rhachis 2-3 mm wide. The cuticle differs from the other species in its dense sculpture over the whole surface. On the upper (thicker) cuticle cells are polygonal, on the lower (thinner) cuticle polygonal, and, over the veins, rectangular. Stomata oriented between the veins, rare and irregularly scattered. They consist of 6-8 small subsidiary cells with well-cutinized outer and lateral cellwalls and a slightly marked inner one. Guard cells delicate, semicircular. The stomatal aperture is 15-25 μm wide.

***Thinnfeldia* sp. No. 4**

pl. 1, fig. 6

Material: BP 89.276.1.A, 89.280.1.A

Locality: Komlo, Beta shaft - dump

Leaf pinnate, leaflets large, elliptical-lanceolate, margin undulated, apex unknown. Both margins are strongly symmetrical and converge near the base, entirely to the midrib; the basal margin is confluent. Venation very strongly marked, pinnate. The midrib is symmetrical in the middle of leaflet. The rhachis is 3 mm wide, striped along the length. Cuticle thin, cells polygonal, on both surfaces rectangular over the veins; between the veins with thin and more or less sinusoid cellwalls. On the lower (thinner) cuticle, most cells have well marked median papillae over the veins. Stomata densely scattered between the veins. The subsidiary cells (5-7) are more cutinized than the other ones and are concentrically arranged around the stomatal aperture. Ventral walls of the guard cells are occasionally visible.

These four kinds of leaves are within the *Thinnfeldia* type in general morphological and anatomical (cuticle) structure. Due to their great size and the various shapes of the leaflets and their bases, they differ from the *Thinnfeldia* species described to date and from the genus *Pachypteris* as well. Its assignment to *Thinnfeldia* genus is founded on the general shape of the leaf, venation, confluent base, as well as the orientation and structure of stomata. Within this genus, four groups of leaves were described above. The fact that they differ considerably from each other suggests that they are separate species.

References

- ANTEVS, E. 1914. Die Gattungen *Thinnfeldia* ETT. und *Dicroidium* GOTH.- Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., **51** (6): 3-71.- Uppsala, Stockholm.
- BRONGNIART, A. 1828. Histoire des Végétaux Fossiles (Text and Atlas).- Libraires Éditeurs, Paris.
- CHOW, T.C. 1924. The Lower Liassic Flora of Sofiero and Dompang in Scania.- Arkiv Bot., **19** (4): 1-19.- Stockholm.
- DOLUDENKO, M.P. 1969. Pteridosperms of the Upper Palaeozoic and Mesozoic (in Russian).- Acad. Sci. USSR, Translations, **190**: 14-34, Moscow.

- DOLUDENKO, M.P. 1971. *Thinnfeldia* - the younger synonym of *Pachypteris* (in Russian).- Palaeont. J., 2: 99-101.- Luov, Moskow.
- ETTINGSHAUSEN, C. 1853. Begründung einiger neuer oder nicht genau bekannter Arten der Lias und der Oolithflora.- Abh. kaiserl. königl. Geol. Reichsanst I., 3(3): 1-10.- Wien.
- GOTHAN, W. 1912. Über die Gattung *Thinnfeldia* ETT.- Abh. Natur-Hist. Ges. Nürnberg, 19: 67-80.- Nürnberg.
- GOTHAN, W. 1914. Die unter-liassische (rhaetische) Flora der Umgegend von Nürnberg.- Abh. Natur-Hist. Ges. Nürnberg, 19: 91-187.- Nürnberg.
- HALLE, Th. G. 1910. On the Swedish species of *Sagenopteris* PRESL and *Hydropterangium* nov. gen.- Kugl. Sv. Vet. Akad. Handl. 45(7): 3-13.- Uppsala, Stockholm.
- HARRIS, T. M. 1926. The Rhaetic Flora of Scoresby Sound, East Greenland.- Medd. Greenland 68: 46-143.- Kobenhavn.
- HARRIS, T. M. 1932. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland.- 2. Medd. Greenland, 85(3): 3-109.- Kobenhavn.
- JONGMAN & DIJKSTRA. 1963. Fossilium Catalogus II: Plantae, 58(31): 2912-2926.- Uitgeverij Dr. W. JUNK's-Gravenhage.
- SCHENK, A. 1867. Die fossile Flora der Grenzsichten des Keupers und Lias Frankens.- Kreidel's Verl., Wiesbaden.

Plate 1

Fig.1 *Sagenopteris pilosa* sp. nov. - the cuticle between the veins (slide No. 204)

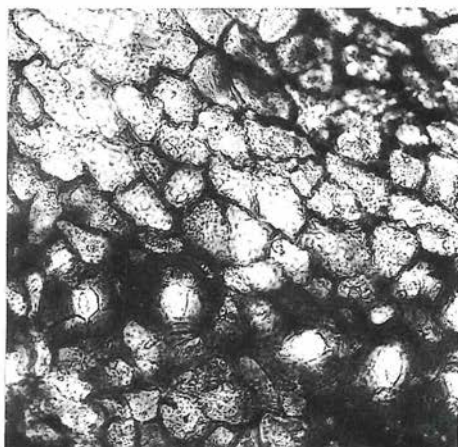
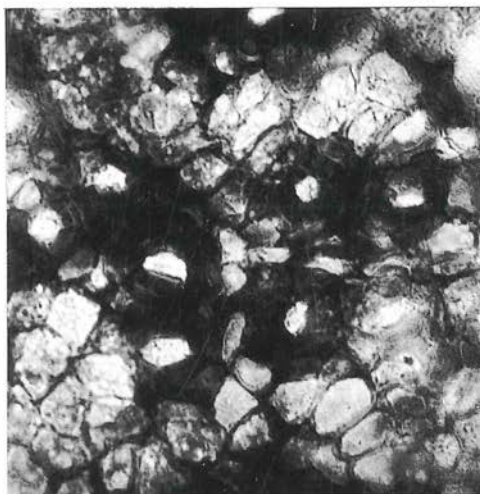
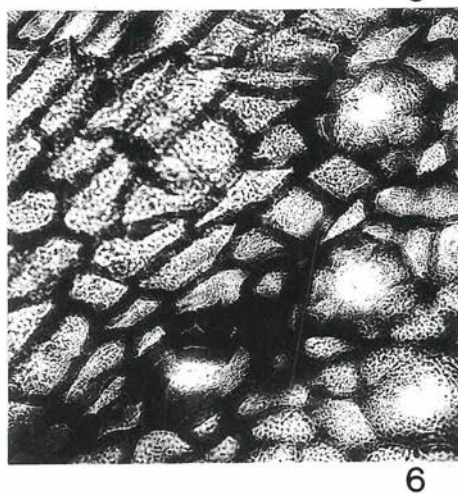
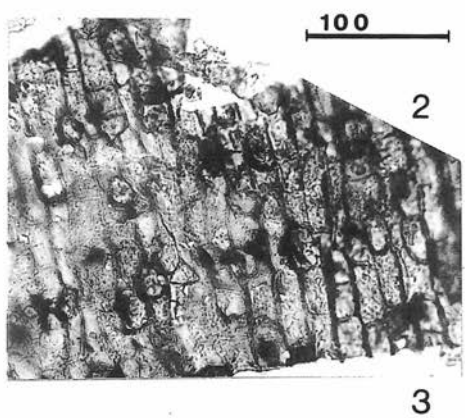
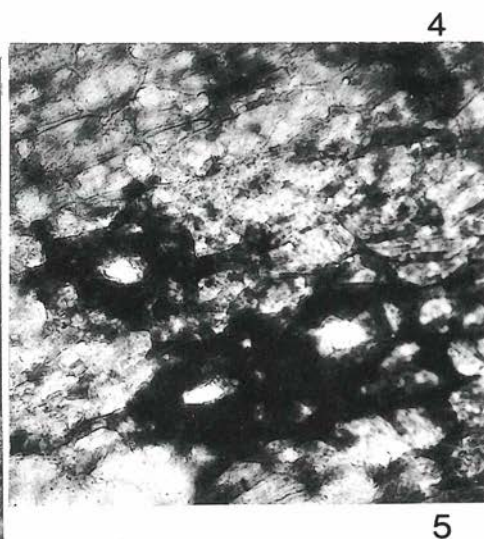
Fig.2 *Sagenopteris pilosa* - the upper cuticle over the vein (slide No. 204)

Fig.3 *Thinnfeldia* sp. No. 1 (slide No. 277)

Fig.4 *Thinnfeldia* sp. No. 2 (slide No. 275)

Fig.5 *Thinnfeldia* sp. No. 3 (slide No. 254)

Fig.6 *Thinnfeldia* sp. No. 4 (slide No. 287)



On the angiosperm genera *Credneria*, *Arthollia* and *Populites* from the Upper Cretaceous of the North Pacific region

Alexey B. HERMAN

Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Pyzhevky per. 7, 109017 - Moscow, Russian Republic, C.I.S.

with 4 figures

The genus *Credneria* was established by ZENKER in 1833 for dispersed angiosperm leaves from the Senonian of Harz (Germany). This genus included four species: *C. integerrima* ZENKER (fig. 1 b), *C. denticulata* ZENKER (fig. 1 a), *C. biloba* ZENKER and *C. subtriloba* ZENKER. Later, some other species of *Credneria* were described from the same deposits of Europe. This genus includes fossil leaves with elliptic, elliptic-pentagonal, or obovate leaf lamina, rounded or truncate leaf base, and palmate-pinnate venation. The basal veins are very strong, terminating in the upper part of the leaf lamina. Below these are two or three pairs of fine secondary veins which are almost perpendicular to the primary vein.

Numerous new species of the genus *Credneria* were described by HOLLICK (1930) from the Upper Cretaceous of Alaska (fig. 2 a, b). After this publication, the genus *Credneria* was established in the Upper Cretaceous floras of the northern rim of the Pacific ocean (North Pacific region) (fig. 2 c) and adjacent territories (BELL, 1963; KRYSHTOFOVICH, 1958; KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAYA, 1966; etc.).

Meanwhile, as mentioned by BAIKOVSKAYA (1963) and VAKHRAMEEV (1976), there is a considerable difference between European *Credneria* species and the fossil leaves from the North Pacific region assigned to the genus under consideration. The European *Credneria* species are characterized by the entire-margined leaves, in some case with rare marginal teeth in the upper part of the leaf lamina and by camptodromous (eucamptodromous) and brochidodromous vein termination - except for the veins terminating in the marginal teeth (fig. 1). The North Pacific *Credneria* leaves have a toothed leaf margin for the space from the petiole to the leaf apex and craspedodromous venation (fig. 2). These facts indicate that it is not possible to assign both European and North Pacific leaves to one genus, and the generic name *Credneria* should be referred to the European species.

The platanaceous angiosperm genus *Arthollia* was founded by HERMAN and GOLOVNEVA in 1988 based on fossil leaves from the Upper Cretaceous of northeastern Asia (fig. 3). The genus presently includes three species characterized by simple elliptic or ovate leaves with rounded, truncate or slightly cordate base, acute, obtuse, or slightly acuminate apex, toothed leaf margin, and palmate-pinnate craspedodromous venation. There are only insignificant differences between this genus and fossil leaves from the North Pacific region assigned to *Credneria*. The distinguishing features of North Pacific "*Credneria*" are obovate leaf shape, rounded or truncate apex, and strong basal veins going to the upper part of the leaf lamina. Nevertheless it may be suggested that these features are of specific level and do not prevent the assignment of the fossil leaves under consideration to *Arthollia*.

Together with "*Credneria*" species, HOLLICK (1930) described seven new species of the angiosperm genus *Populites* based on poorly preserved fossil leaves of platanaceous morphology (fig. 4 c, d). BAIKOVSKAYA (1956) mentioned that these leaves belong to plane-trees. BELL (1963) described a new species *Populites wickendeni* BELL from the Senonian of western Canada (fig. 4 e) and mentioned that the species may be compared not only with *Populites* species, but also with some forms assigned to *Protophyllum*. It must be stressed that the assignment of this leaf type to the genus *Populites* is based on a confusion. This genus was founded by VIVIANI in 1833. He described a small, palmately 5-veined fossil leaf *Populites phaetonis* VIVIANI (fig. 4 a) from the Tertiary of Italy ("...foliis cordatis abbreviato ovatis, acutis quinquenerviis, margine obsolete crenulato" (VIVIANI, 1833: 133).

Independently, in 1852 the generic name *Populites* was utilized by GOEPPERT, who presumably was unaware about the previous use of the name by VIVIANI. It was taken by GOEPPERT as a new generic name based on pinnately veined fossil leaf *Populites platyphyllus* GOEPP. (fig. 4 b) ("... foliis coriaceis ovato-rotundatis crenatis penninerviis nervis secundariis parum exsculptis patentibus adscendentibus haun excurrentibus sed in maculas majores diffluentibus.": GOEPPERT, 1852: 276).

As mentioned by HOLLICK (1930: 64), "the name, therefore, should be credited to VIVIANI by reason of priority of publication and, if strictly applied, should include only leaves with basilar, quinquepalmate nervation...and...a new name should be adopted for the genus defined by GOEPPERT and amended by LESQUEREUX...". However, HOLLICK reserved the name *Populites* both for subpinnate veined leaves described by LESQUEREUX and for the new species from the Upper Cretaceous of Alaska, because "...the name has become so familiar in American palaeobotanic literature that considerable confusion would result if a new name were to be added to those already in use." (HOLLICK, 1930: 64).

Nevertheless, this decision is not correct under a strict application of the rules of botanical nomenclature, and from this point of view it is necessary to revise all fossil leaves assigned to *Populites*. On the other hand the species of this genus from the Cretaceous of Alaska and western Canada (HOLLICK, 1930; BELL, 1963) are very similar with *Arthollia* species, especially with *A. pacifica* HERMAN, although poor preservation of the leaves under consideration prevent an exact determination of their generic affinity.

Conclusions

1. The genus *Credneria* ought to include European species only. Fossil leaves from the Cretaceous of the North Pacific region, assigned to this genus, should be eliminated from *Credneria*.
2. The genus *Arthollia* includes both species from the Upper Cretaceous of northeastern Asia (HERMAN & GOLOVNEVA, 1988) and species from Alaska and western Canada, previously assigned to *Credneria*: *A. inordinata* (HOLLICK) comb. nov., *A. grewiopsoides* (HOLLICK) comb. nov., *A. mixta* (HOLLICK) comb. nov., *A. truncatodenticulata* (BELL) comb. nov., etc.
3. The genus *Populites* VIVIANI was founded upon a poorly preserved leaf with palmately 5-nerved venation, and fossil leaves with pinnate and palmate-pinnate venation and platanoid leaf morphology should not be

referred to this genus. "*Populites*" species from the Upper Cretaceous of Alaska and western Canada presumably should be assigned to *Arthollia*.

References

- BELL, W.A. 1963. Upper Cretaceous floras of the Dunvegan, Bad Heart, and Milk River formations of western Canada.- Geol. Surv. Canada Bull., **94**: 76 pp.- Ottawa.
- BAIKOVSKAYA, T.N. 1956. Upper Cretaceous floras of North Asia (in Russ.).- Proc. Bot. Inst. Acad. Sci., ser. 8 "Palaeobotany", **2**: 47-194.- Moscow-Leningrad.
- BAIKOVSKAYA, T.N. 1963. Family Platanaceae DUMORTIER, 1829 (in Russ.). In: Osnovy Palaeontologii. Golosemnyye i pokrytosemnyye (Fundamentals of Palaeontology. Gymnosperms and angiosperms.) Ed. TAKHTAJAN, A.L. VAKHRAMEEV, V.A. & RADCHENKO, G.P..- Nedra: 454-458.- Moscow.
- GOEPPERT, H.R. 1852. Beiträge zur Tertiärflora Schlesiens.- Palaeontogr. **2**: 259-285.- Cassel.
- HERMAN, A.B. & GOLOVNEVA, L.B. 1988. A new genus of the late Cretaceous platanoid plants from Northeast of the USSR (in Russ.).- Bot. J., **73**, 10: 1456-1467.- Leningrad.
- HOLLICK, A. 1930. Upper Cretaceous floras of Alaska.- US Geol. Surv. Prof. Pap., **159**: 116 p.- Washington.
- KRYSHTOFOVICH, A.N. 1958. Cretaceous flora of the Anadyr river basin (in Russ.).- Proc. Bot. Inst. Acad. Sci., ser. 8 "Palaeobotany", **3**: 7-70.- Moscow-Leningrad.
- KRYSHTOFOVICH, A.N. & BAIKOVSKAYA, T.N. 1966. Upper Cretaceous Tsagayan flora in the Amur area (in Russ.).- Selected publ. KRYSHTOFOVICH, A.N., **3**: 184-320.- Moscow, Leningrad, Nauka.
- VAKHRAMEEV, V.A. 1976. Late Cretaceous *Platanus*-like plants (in Russ.).- Rev. geol. palaeont. Far East: 66-78.- Vladivostok, Far East Sci. Center.
- VIVIANI, V. 1833. Lettre de M. le professeur VIVIANI à M. PARETO, sur les restes de plantes fossiles trouvés dans les gypses Tertiaires de la Stradella, près Pavie.- Mém. Soc. Géol. France, I, part 1: 129-134.- Paris.
- ZENKER, J.C. 1833. Beiträge zur Naturgeschichte der Urwelt.- 67 S.- Jena.

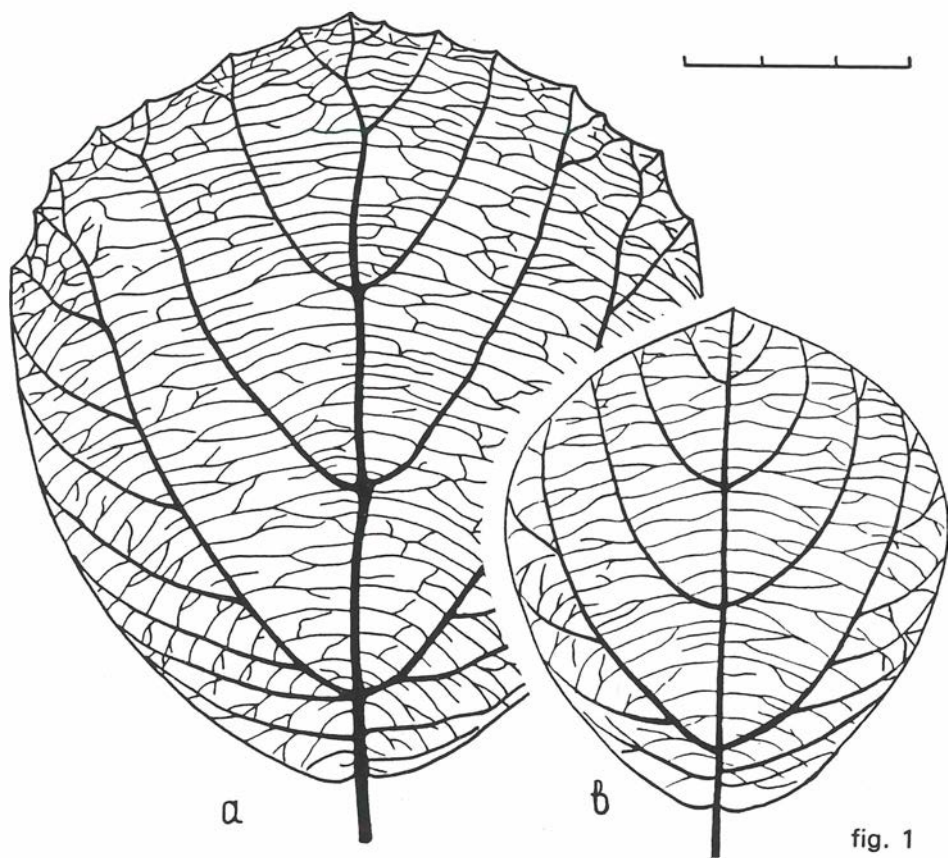


fig. 1: European *Credneria*: a - *C. denticulata* ZENKER (ZENKER, 1833, pl. II, fig. E), b - *C. integerrima* ZENKER, type species of the genus (ZENKER, 1833, pl. II, fig. F). Scale in cm.

fig. 2: "*Credneria*" species from Alaska and western Canada: a - *C. inordinata* HOLLICK, 1930, pl. 57, fig. 2), b - *C. mixta* HOLLICK (HOLLICK, 1930, pl. 56, fig. 4), c - *C. truncatodenticulata* BELL (BELL, 1963, pl. 29, fig. 1). Scale in cm.

fig. 3: *Arthollia* species from the Cretaceous of northeastern Asia: a-c - *A. pacifica* HERMAN, type species of the genus, d - *A. insignis* HERMAN. Scale in cm.

fig. 4: Fossil leaves assigned to *Populites*: a - *P. phaetonis* VIVIANI, type species of the genus (VIVIANI, 1833, pl. X, fig. 2), b - *P. platyphyllus* GOEPPERT (GOEPPERT, 1852, pl. 35, fig. 5), c - *P. vitiformis* HOLLICK (HOLLICK, 1930, pl. 34, fig. 4), d - *P. platanoides* HOLLICK (HOLLICK, 1930, pl. 34, fig. 5), e - *P. wickendeni* BELL (BELL, 1963, pl. XX, fig. 2). Scale in cm.

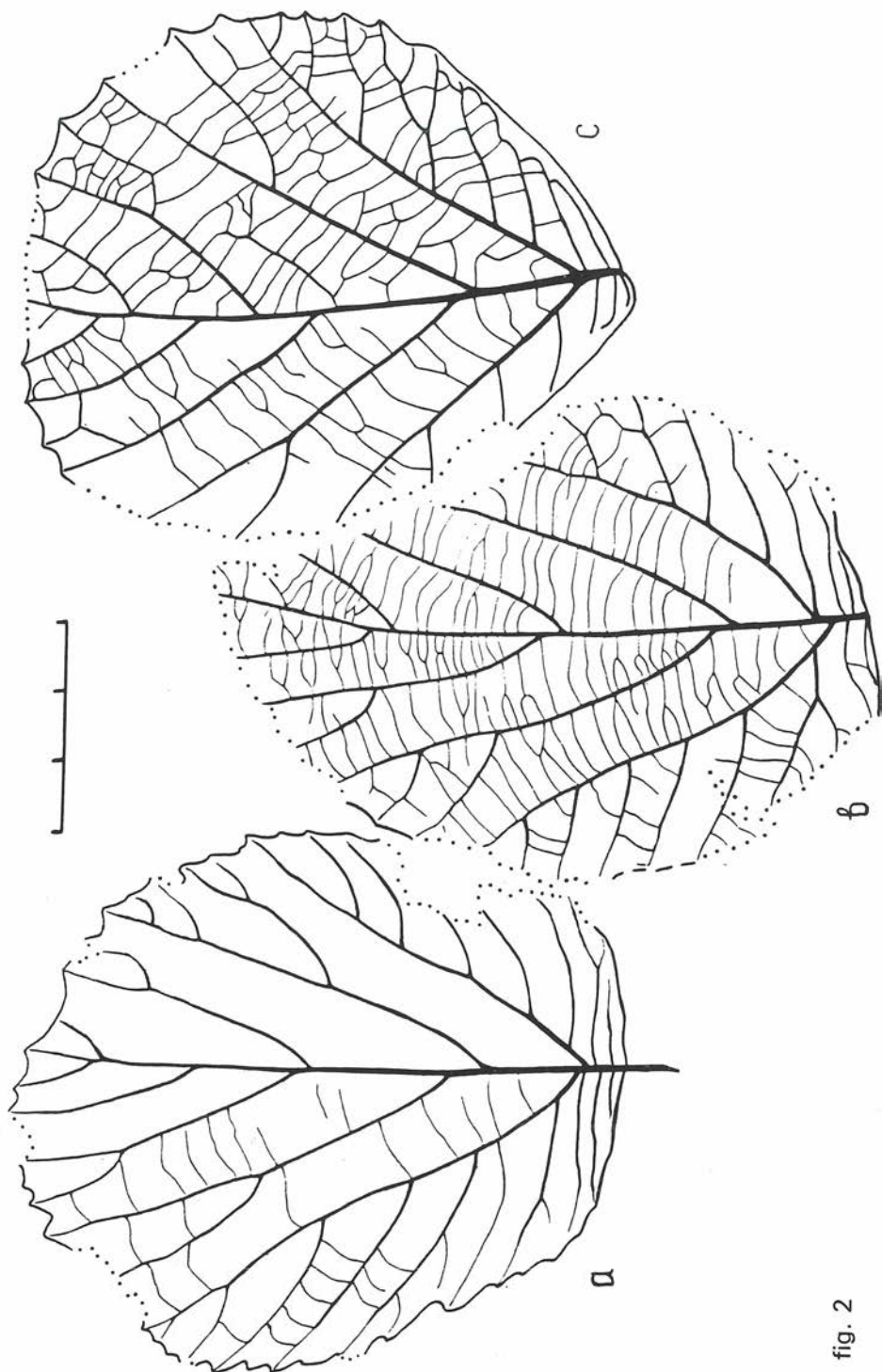


fig. 2

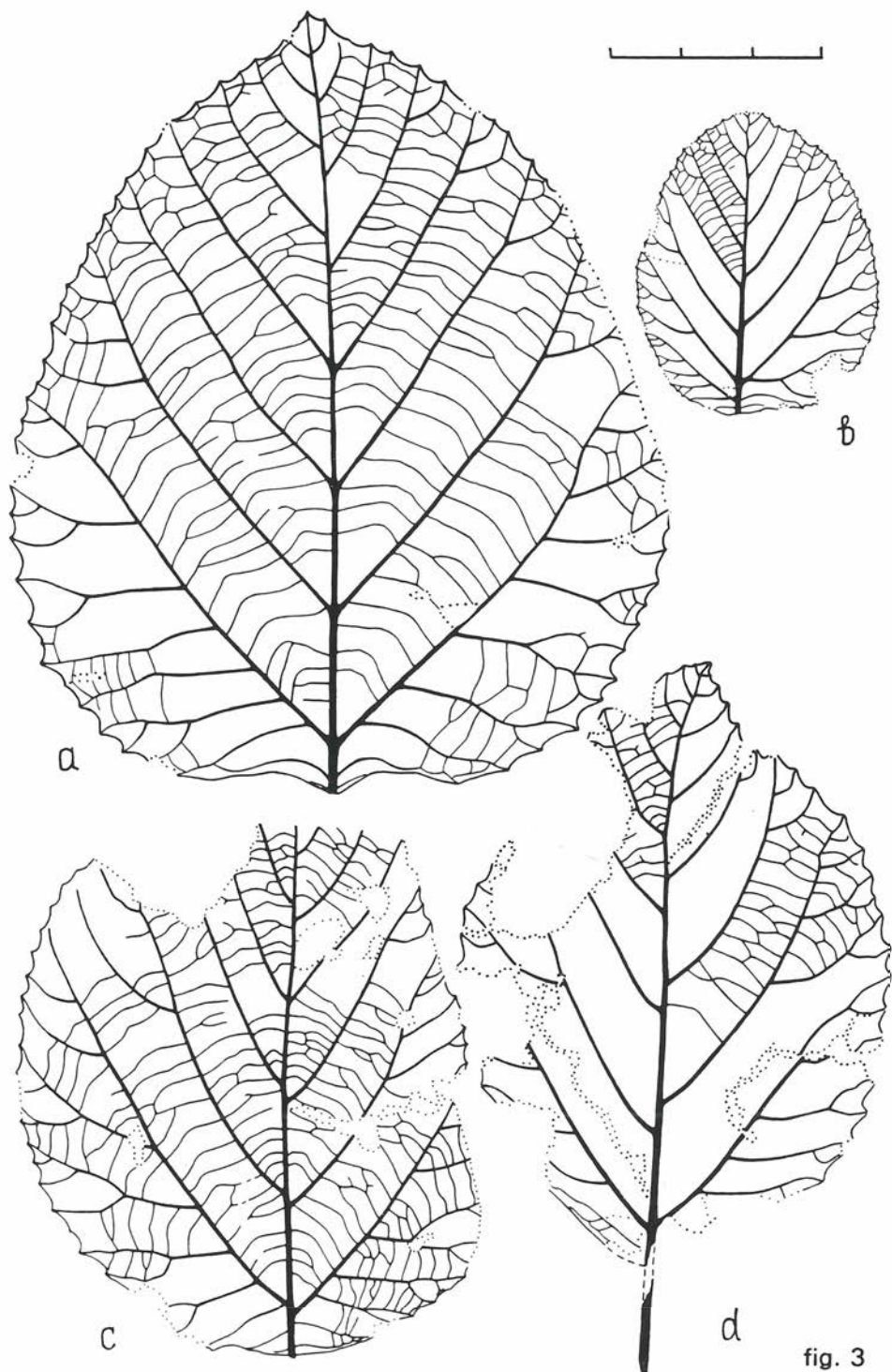


fig. 3

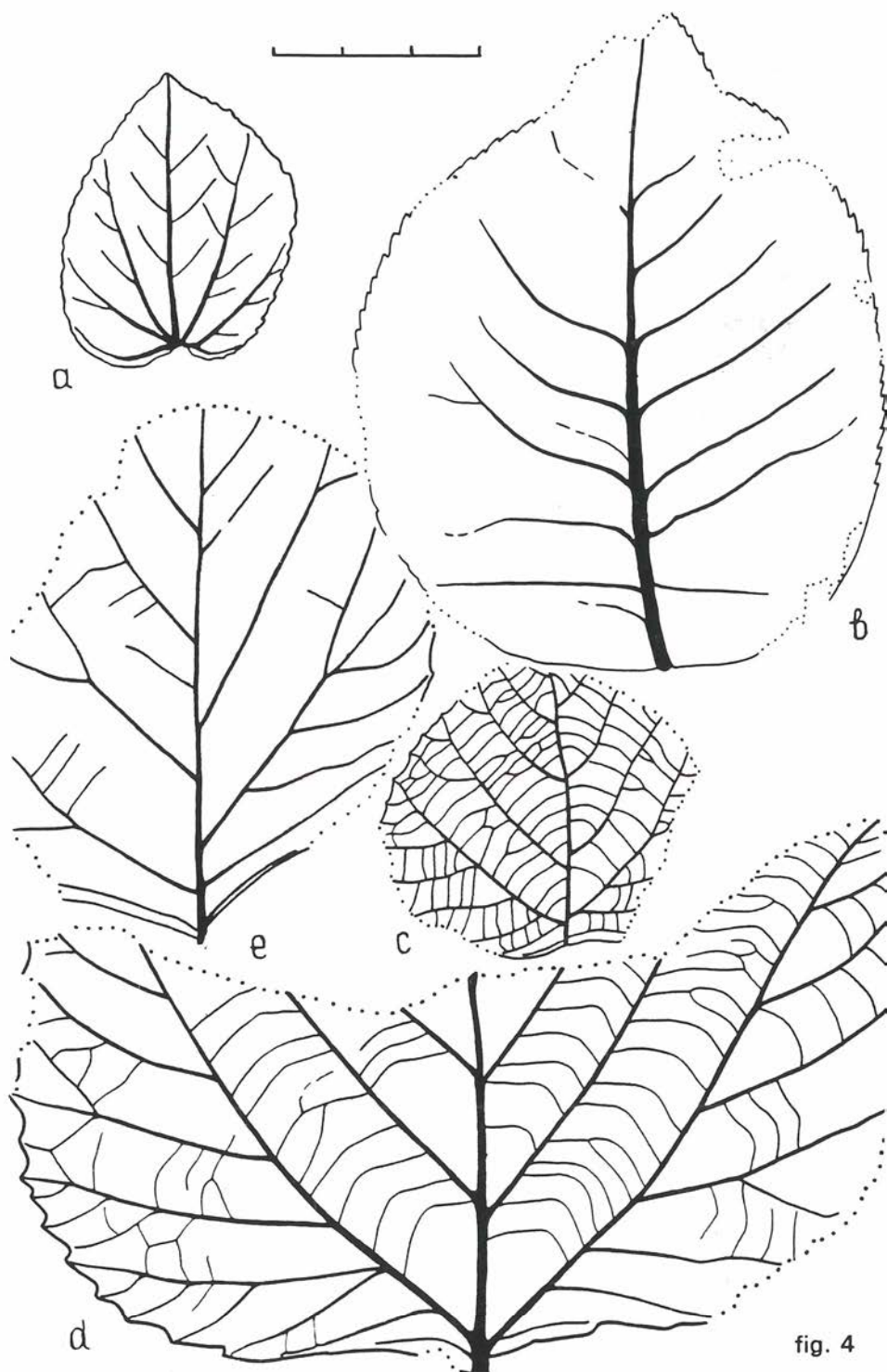


fig. 4

The Mid - Cretaceous flora of the Anadyr river basin (Tchukotka, NE Siberia)

Alexey B.HERMAN¹ and Sergey V. SHCZEPETOV²

1 Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Pyzhevsky per.7, 109017 Moscow, Russia, C.I.S.

2 Northeastern Integrated Research Institute (SVKNII), Russian Academy of Sciences, Portovaya str. 16, 685000 Magadan, Russia, C.I.S.

with 1 figure and 2 tables

Introduction

On the right bank of the Anadyr river, northeast Siberia, the flora-bearing deposits of the Krivorechenskaya formation extend through the basins of the Grebenka and Orlovka rivers (fig.1). This formation overlies Valanginian and Hauterivian rocks with an angular discordance and is divided into two subformations. The lower, 400 to 600 m thick subformation is largely composed of conglomerates and contains no palaeontologic remains. The upper subformation is represented by conglomerates, gravelites, sandstones, and aleurolites featuring both the deposits of continental origin having numerous and diverse fossil plants and marine layers bearing fossil molluscs. DEVYATILOVA concludes that the upper subformation on the right bank of the Anadyr river is divisible into two members (certain publications treat these members as subformations); a lower one composed exclusively of continental deposits and an upper one differing from the former by the presence of beds with marine fauna (DEVYATILOVA & al. 1980). Our research has shown that the poor exposure of the deposits under consideration does not provide enough evidence to exactly determine the stratigraphically upper position of the marine fauna-containing strata in relation to continental flora-bearing strata of the Krivorechenskaya formation. According to the data of DEVYATILOVA, the thickness of the upper subformation is 700 to 900 m. The Krivorechenskaya formation is disconformably overlain by the deposits of Maastrichtian - Eocene age.

To update our information on the composition and age of the fossil flora from the Krivorechenskaya formation on the right bank of the Anadyr river we have collected and examined fossil plants both from continental deposits and marine beds where plant impressions have been found along with ammonites and inocerams.

Grebenka flora - Elisseev locality

The flora of the Krivorechenskaya formation, which was named the Grebenka flora after the Grebenka river, derives from several outcrops of the region under consideration (fig.1). The best known locality (named the Elisseev locality in honour of the geologist B.N.ELISSEEV), which contains almost all taxa of the Grebenka flora (tab.1), is situated on the Grebenka river (fig.1, loc.1) and includes a number of flora-bearing beds. However, this locality is composed exclusively of continental deposits. As judged from the correlation of these deposits with marine beds of Lower Cenomanian age (Gornaya river locality), the Elisseev locality is assumed to be of Upper Albian-Lower Cenomanian age (tab.2).

Based on the number of species, the Elisseev locality taphoflora is dominated by angiosperms followed by conifers, ferns and other plant groups, (tab.1). Among ferns, *Coniopteris* is the most widespread, with *Birisia*, *Hausmannia*, and *Cladophlebis* also being typical. Cycadophytes are numerous and *Nilssonia* is the most diverse among them. Burials occasionally have leaf accumulations of *N.alaskana* HOLLICK and *Cycadites hyperborea* (KRYSHTOFOVICH) LEBEDEV, while shoots of *Nilssoniocladus* sp. are few in number. Ginkgoales, i.e. the genera *Ginkgo* and *Sphenobaiera*, were encountered frequently. Czekanowskiales are represented by rare impressions of *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia* HEER, whereas Caytoniales are represented by the leaflets of *Sagenopteris*. Among conifers, *Taxites* (especially *T.intermedius* (HOLLICK) SAMYLINA) predominates over *Araucarites*, *Elatocladus*, *Pityophyllum*. *Florinia*, *Pagiophyllum*, *Tollia*, etc. have also been reported. *Menispermities*, *Platanus*, *Scheffleraephyllum*, and *Grebenkia* are the most abundant angiosperms, with *Cissites*, *Dalembia*, and *Dicotylophyllum* sp. cf. *Palaeonuphar nordenskioldii* (HEER) BELL also being typical. Fossil leaves of *Trochodendroides arctica* (HEER) BERRY are few in number. Several fossil leaves of dicots have been tentatively assigned to the genus *Dicotylophyllum*.

For the first time the palynological data from three flora-bearing beds within the Elisseev locality were obtained (SHCZEPETOV & al., in press). The ages of these spore-pollen assemblages are Albian and Albian-Cenomanian.

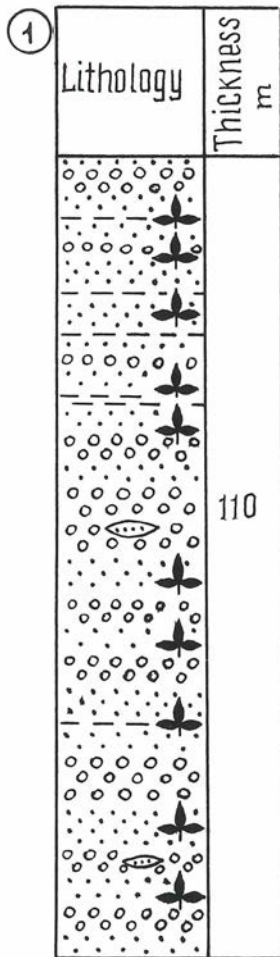
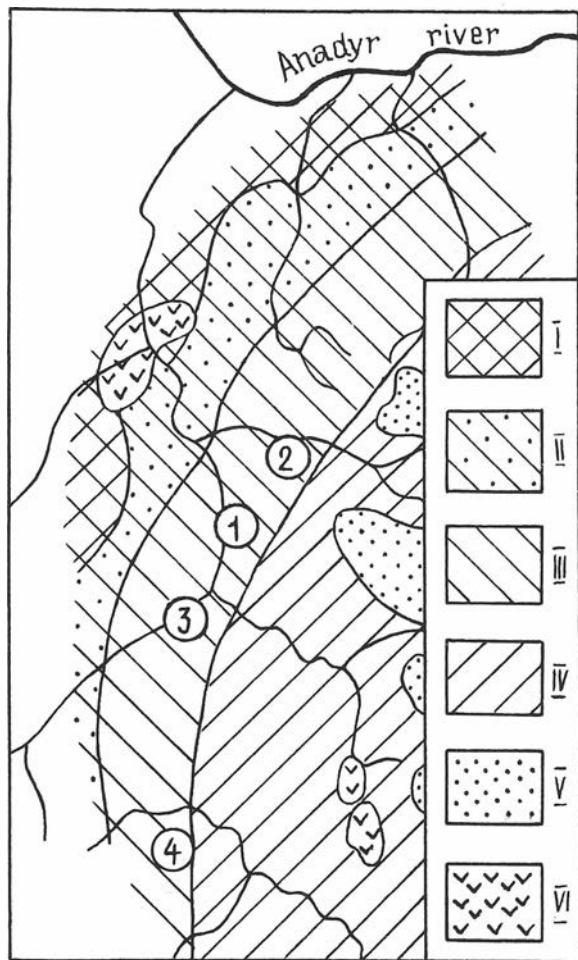
Gornaya river locality

The second locality is situated in the middle reaches of the Gornaya river (fig.1, loc.2). Fossil plants (tab.1) have been found here together with mollusc remains (*Mariella (Mariella) cenomanensis* (SCHLUTER), *Hypoturrilites gravesianus* (d'ORBIGNY), *Inoceramus dunveganensis aiensis* ZONOVA, etc.). According to POKHIALAYNEN and ALABUSHEV, they allow us to consider the locality beds to be equivalent to the *Mantelliceras orbigny* zone of the standard scale and to the beds with *Inoceramus dunveganensis* from North Alaska (Lower Cenomanian) (tab.2).

Malaya Grebenka river locality

Another locality is spread over the area of the Malaya Grebenka river (fig.1, loc.3). There, too, plant impressions (tab.1) have been collected along with fossil molluscs as *Inoceramus* sp. of the type *nipponicus* (NAG. & MAT.), *Apiotrigonia minor* (YABE & NAG.), etc. indicating the late Albian- Early Cenomanian age of these layers (tab.2).

fig.1: Cretaceous flora-bearing deposits of the right bank of the Anadyr river (according to SHCZEPETOV, HERMAN & BELAYA, in press, and the data of DEYYATILOVA); scale 1 : 500000. Numbered are: I - Valanginian and Hauterivian deposits , II, III - Krivorechenskaya formation (II - lower subformation, III upper subformation), IV Markov formation, V - Russkogorskaya formation, VI - magmatic rocks; numbers on the map and in the circles near stratigraphic columns designate the following localities: 1 - Elisseev locality, 2 Gornaya river locality, 3 - Malaya Grebenka river locality, 4 Orlovka mountain locality.



②

Lithology	Thickness m
	0,9
	1,7
	1,2

③

Lithology	Thickness m
	1,5
	2
	3

④

Lithology	Thickness m
	30
	25
	17
	25
	15
	9
	5

Orlovka mountain locality

The last of the Grebenka flora localities studied by us is situated near Orlovka mountain (fig.1, loc.4). Plant fossils (tab.1) there were accompanied by inocerams (e.g. *Pergamentia parallelus* POCH.). According to POKHIALAYNEN, rocks containing these inocerams correspond to the *Inoceramus nipponicus* zone pertaining to the second half of the Cenomanian and, probably, to the Lower Turonian (tab.2).

Conclusions

All three taphofloras from the marine deposits of the Krivorechenskaya formation, although significantly impoverished compared with the continental bed taphoflora from the Elisseev locality, have some affinity to it; this defies the description of these taphofloras as being of dramatically different age. Combining this information with palynology and field-correlation data, the age of the classic Elisseev locality taphoflora can therefore be determined as latest Albian-Cenomanian, and that of the entire Grebenka flora as Cenomanian, including the latest Albian and, perhaps, early Turonian (tab.2).

The Grebenka flora exhibits numerous thermophilic plants such as *Cycadites*, *Nilssonia*, entire-margined *Magnoliaephyllum*, *Araliaephyllum*, etc. It also contains fossil shoots with scale-like leaves of *Pagiophyllum*, which is a characteristic representative of the Late Jurassic and Early Cretaceous subtropical floras from the European-Sinian region (VAKHRAMEEV 1991). These facts indicate a climatic warming in the Cenomanian in the wake of the thermal minimum close to the Early and Late Cretaceous boundary (SAMYLINA 1988). The next climatic cooling corresponds with Turonian and Coniacian floras of North-East Asia (HERMAN 1990, HERMAN & LEBEDEV 1991).

References

- DEVYATILOVA, A.D., NEVRETDINOV, E.B. & PHILIPPOVA, G.G. 1980. Upper Cretaceous stratigraphy of the middle reaches of the Anadyr river basin. (in Russ.) - Geol. Geophys., 12: 62-70 - Novosibirsk.
- HERMAN, A.B. 1990. Late Cretaceous floras and climate of the Anadyr-Koryakian subregion (North-East USSR). - Proceed. Symp. "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary" Prague, 1989, Geol. Surv. Publ.: 73-79. - Prague.
- HERMAN, A.B. & LEBEDEV, E.L. 1991. Stratigraphy and flora of the Cretaceous deposits of North-West Kamtchatka. (in Russ.) - Nauka: 189 p. - Moscow.
- SAMYLINA, V.A. 1988. Arkaghala stratoflora of North-East Asia. (in Russ.) - Nauka: 130 p. - Leningrad.
- SHCZEPETOV, S.V., HERMAN, A.B. & BELAYA, B.V. in press. Mid-Cretaceous flora of the Anadyr river basin. Systematics, stratigraphic position, fossil plant atlas. (in Russ.) - SVKNII DVO AN SSSR. - Magadan.
- VAKHRAMEEV, V.A. 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. -318 p. - Cambridge Univ.Press.

tab.1: Fossil plant distribution in the Grebenka flora localities. 1 - Elisseev, 2 - Gornaya river, 3 - M.Grebenka river, 4 - Orlovka mountain

	1	2	3	4
<i>Thallites</i> sp.1			*	
<i>Thallites</i> sp.2	*			
<i>Thallites</i> sp. cf. <i>Marchantites jimboi</i> (KRYSHTOFOVICH) KRYSHTOFOVICH	*			
<i>Equisetites</i> sp.	*			*
<i>Gleichenia pseudocrenata</i> LEBEDEV	*			
<i>Gleichenites zippei</i> (CORDA) SEWARD	*	*		
<i>Gleichenites asiatica</i> PHILIPPOVA	*	*		
<i>Birisia jelisejevii</i> (KRYSHTOFOVICH) PHILIPPOVA	*			
<i>Birisia ochotica</i> SAMYLINA	*			*
<i>Birisia</i> (?) <i>oerstedtii</i> (HEER) LEBEDEV	*			
<i>Birisia</i> sp.			*	
<i>Coniopteris anadyrensis</i> PHILIPPOVA	*			
<i>Coniopteris</i> (<i>Birisia</i> ?) <i>grebenkaensis</i> PHILIPPOVA	*			
<i>Coniopteris</i> sp.	*			
<i>Arctopteris penzhinensis</i> LEBEDEV	*			*
<i>Asplenium dicksonianum</i> HEER	*	*		
<i>Asplenium rigidum</i> VASSILEVSKAYA				*
<i>Hausmannia bipartita</i> SAMYLINA & SHCZEPETOV	*			*
<i>Schizea</i> sp.			*	
<i>Cladophlebis</i> cf. <i>frigida</i> (HEER) SEWARD				*
<i>Cladophlebis</i> aff. <i>septentrionalis</i> HOLLICK	*			*
<i>Cladophlebis</i> sp.1	*	*		
<i>Cladophlebis</i> sp.2	*	*		
<i>Cladophlebis</i> sp.3	*			
<i>Cladophlebis</i> sp.4			*	*
<i>Sphenopteris</i> sp.1	*			
<i>Sphenopteris</i> sp.2	*			
<i>Sagenopteris variabilis</i> (VELENOVSKY) VELENOVSKY	*	*	*	
<i>Sagenopteris</i> (?) sp.			*	
<i>Taeniopteris</i> ex gr. <i>lundgreni</i> NATHORST			*	
<i>Taeniopteris</i> sp.				*
<i>Cycadites hyperborea</i> (KRYSHTOFOVICH) LEBEDEV	*			
<i>Nilssonia alaskana</i> HOLLICK	*	*		*
<i>Nilssonia serotina</i> HEER	*		*	*
<i>Nilssonia</i> cf. <i>yukonensis</i> HOLLICK				*
<i>Nilssonia</i> sp.	*	*	*	
<i>Nilssoniocladus</i> sp.	*			
<i>Ginkgo</i> ex gr. <i>adiantoides</i> (UNGER) HEER	*	*		
<i>Ginkgo</i> ex gr. <i>lepida</i> HEER	*			*
<i>Ginkgo</i> sp.				*
<i>Sphenobaiera vera</i> SAMYLINA & SHCZEPETOV	*			*
<i>Pseudotorellia</i> (?) sp.	*			
<i>Phoenicopsis</i> ex gr. <i>angustifolia</i> HEER	*			
<i>Taxites</i> ex gr. <i>heterophyllus</i> (HOLLICK) SAMYLINA	*			
<i>Taxites</i> ex gr. <i>intermedius</i> (HOLLICK) SAMYLINA	*	*		
<i>Taxites</i> (<i>Florinia</i> ?) sp.			*	
<i>Florinia</i> (?) sp.	*			
<i>Cephalotaxus</i> (?) sp.			*	
<i>Araucarites anadyrensis</i> KRYSHTOFOVICH	*			
<i>Pagiophyllum triangulare</i> PRYNADA	*	*	*	*
<i>Pseudolarix</i> (?) sp.	*			
<i>Picea</i> (?) sp.			*	
<i>Pityophyllum</i> ex gr. <i>nordenskioldii</i> (HEER) NATHORST	*		*	*
<i>Pityophyllum</i> ex gr. <i>staratschinii</i> (HEER) NATHORST	*			*
<i>Pityospermum</i> aff. <i>piniformis</i> SAMYLINA	*			
<i>Pityospermum semiovale</i> SAMYLINA	*			

	1	2	3	4
<i>Pityostrobus</i> sp.1	*	*		
<i>Pityostrobus</i> sp.2	*			
<i>Pityolepis</i> sp.		*		
<i>Athrotaxis</i> cf. <i>expansa</i> FONTAINE				*
<i>Sequoia</i> cf. <i>minuta</i> SVESHNIKOVA	*			*
<i>Sequoia</i> ex gr. <i>reichenbachii</i> (GEINITZ) HEER	*			*
<i>Sequoia</i> sp. (cone)	*			
<i>Sequoia</i> sp. (scale)	*			
<i>Tollia</i> sp.	*	*		
<i>Parataxodium</i> sp.		*		
<i>Thuja cretacea</i> (HEER) NEWBERRY		*		
<i>Elatocladus gracillimus</i> (HOLLICK) SVESHNIKOVA			*	
<i>Elatocladus smittinia</i> (HEER) SEWARD	*			*
<i>Elatocladus</i> sp.				*
<i>Magnoliaephyllum alternans</i> (HEER) SEWARD	*			
" <i>Cocculus</i> " cf. <i>extinctus</i> VELENOVSKY				*
<i>Cocculophyllum</i> cf. <i>furcinerve</i> KRASSILOV		*		
<i>Menispermities</i> ex gr. <i>kryshstofovichii</i> VAKHRAMEEV		*		
<i>Menispermities marcovoensis</i> PHILIPPOVA	*			
<i>Menispermities minutus</i> (KRYSHTOFOVICH) HERMAN	*			
<i>Menispermities</i> ex gr. <i>septentrionalis</i> HOLLICK	*			
<i>Menispermities</i> sp.		*		
<i>Platanus</i> aff. <i>embicola</i> VAKHRAMEEV	*			
<i>Platanus</i> sp.	*			
Platanaceae gen. indet.	*			
" <i>Diospyros</i> " aff. <i>steenstrupi</i> HEER	*			
<i>Sorbites asiatica</i> PHILIPPOVA	*			
<i>Myrtophyllum acuminata</i> (PHILIPPOVA) HERMAN	*			
<i>Celastrophyllum</i> sp.1	*			
<i>Celastrophyllum</i> sp.2			*	*
" <i>Araliaephyllum</i> " <i>dentatum</i> PHILIPPOVA	*			
<i>Araliaephyllum medium</i> (PHILIPPOVA) HERMAN	*			
<i>Araliaephyllum</i> (?) sp.				*
<i>Scheffleraephyllum venustum</i> (PHILIPPOVA) PHILIPPOVA	*	*	*	
<i>Scheffleraephyllum</i> sp.	*			
<i>Trochodendroides arctica</i> (HEER) BERRY	*			
<i>Zizyphus</i> sp.	*			
<i>Crataegites</i> (<i>Cissites</i> ?) sp.				*
<i>Cissites orbiculatus</i> PHILIPPOVA		*		
<i>Cissites</i> sp.1	*			
<i>Cissites</i> sp.2	*		*	
<i>Cissites</i> sp.3	*			
<i>Dalembia vachrameevii</i> LEBEDEV & HERMAN	*			
<i>Grebenkia anadyrensis</i> (KRYSHTOFOVICH) LEBEDEV	*			
<i>Dicotylophyllum</i> sp. cf. <i>Palaeonuphar nordenskioldii</i> (HEER) BELL	*	*		*
<i>Dicotylophyllum</i> (<i>Lindera</i> ?) sp.				*
<i>Dicotylophyllum</i> (<i>Menispermities</i> ?) sp.				*
<i>Dicotylophyllum</i> (<i>Cissites</i> ?) sp.			*	
<i>Dicotylophyllum</i> sp.1	*			
<i>Dicotylophyllum</i> sp.2	*			
<i>Dicotylophyllum</i> sp.3		*		
<i>Dicotylophyllum</i> sp.4		*		
<i>Dicotylophyllum</i> sp.5			*	
<i>Dicotylophyllum</i> sp.6			*	
<i>Dicotylophyllum</i> sp.7				*
<i>Carpolithes</i> sp.1	*	*		
<i>Carpolithes</i> sp.2		*		
<i>Carpolithes</i> sp.3		*		

Global stratigraphic scale			Regional stratigraphic units - local zone and bed with fossils			Flora-bearing beds of studied localities		
Stage	Substage	Zone	According to ammonites	According to inoceramams	According to ammonites and inoceramams	According to palynologic data		
Cenomanian	Lower	Mammites nodosoides Watinoceras coloradoense	Bed w. Marshallites ex gr. voyanus	Inoceramus nipponicus	Orlovka mountain			
	Upper	Metoicoceras geslinianum Eucalycoceras pentagonum Galycoceras cenomanense						
	Middle	Acanthoceras jukesbrownei Turrilites acutus Turrilites costatus	Bed w. Turrilites costatus	Inoceramus pressulus				
Albien	Lower	Mantelliceras orbigny Mantelliceras saxbi Hypoturrilites carcitanensis	Bed w. Neogastroplites spp., Marshallites columbianus	Bed w. Inoceramus subovatus, I. aff. crippsi	Gornaya riv.			
	Upper	Stoliczkaia dispar Mortoniceras inflatum			Malaya Grebenka river			

tab.2: Stratigraphic position of the Grebenka flora localities, northeast Siberia, (according to SHCZEPETOV, HERMAN & BELAYA, in press, and data of G.P.TEREKHOVA and V.P.POKHIALAYNEN).

Some aspects on the classification of *Salpingoporella pygmaea* (Calcareous Algae) from the Ernstbrunn Limestone (Tithonian) of Lower Austria

Thomas HOFMANN

Geologische Bundesanstalt, Rasumofskygasse 23, A-1031 Vienna, Austria

with 2 figures and 1 plate

Summary

Simple statistical methods applied on a rich material from the Tithonian Ernstbrunn Limestone (Waschbergzone, Lower Austria) demonstrate, that in the case of *Salpingoporella pygmaea* natural variation will probably include also *Salpingoporella johnsoni* and *Salpingoporella etalloni*, which are both upper Jurassic species.

Zusammenfassung

Einfache statistische Untersuchungsmethoden an zahlreichen Dünnschliffen aus dem Ernstbrunner Kalk (Tithon, Waschbergzone, Niederösterreich) zeigen, daß die beiden oberjurassischen Arten *Salpingoporella johnsoni* und *Salpingoporella etalloni* wahrscheinlich in den Bereich der natürlichen Variabilität von *Salpingoporella pygmaea* fallen.

1. Introduction

For more than 200 years (HAIDINGER 1785) scientists are studying the fossiliferous Ernstbrunn Limestone. In this century two theses (BACHMAYER 1940, DÜRRMAYER 1931) dealt with macrofossils. BACHMAYER (1941) found two new species of dasyclad algae, KAMPTNER (1951) described *Cayeuxia doerflesiana* (Cyanophyceae) from the localities of Dörfles. Recent microfacial analysis (HOFMANN 1990) showed the necessity to work on some problems of dasyclad algae.

2. Geology and stratigraphy

The Tithonian Ernstbrunn Limestone (ZEISS & BACHMAYER 1989, ammonites, REHANEK 1987 calpionellids) represents together with the marly Klentnice beds the oldest overground members of the highly faulted Waschbergzone, a klippenzone, which continues in Czechoslovakia as Zdanice Unit. The Waschbergzone lies between the Molassezone in the west, where it is overthrust and the northern part of the Vienna Basin in the east.

The working area are five quarries at Dörfles, a little village north west of Ernstbrunn (fig. 1).

The Ernstbrunn Limestone in the area around Dörfles was deposited in a shallow, tropical lagoon (HOFMANN 1990), as an inner part of a carbonate platform (ELIAS & ELIASOVA 1986).

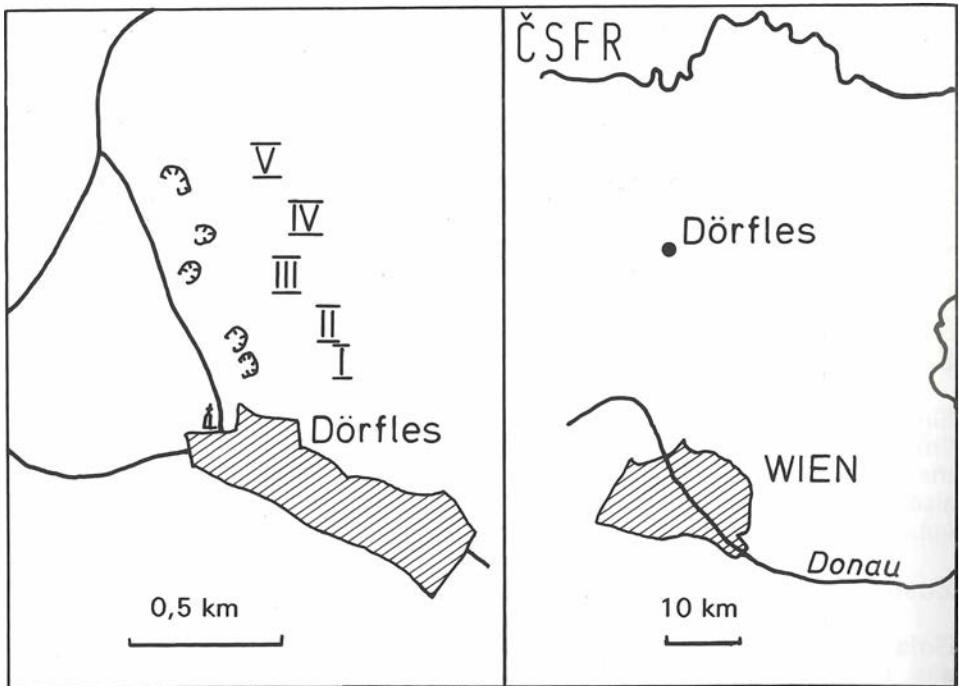


fig. 1: Location of the working area

3. Historical review

1891 GÜMBEL (in BASSOULLET et al. 1978) described *Gyroporella pygmaea* from the upper Jurassic of Bavaria.

1925 PIA redescribed this form from upper Jurassic limestones near Kehlheim as *Macroporella pygmaea*, gave exact parameters ($D = 0,72 - 0,43$ mm, $d = 0,26 - 0,17$ mm, $w = 16 - 19$) and defined even the morphology of the thallus (cylindrical shape) and the branches (the inner diameter is reduced (0,02 mm),...the diameter widens (0,09 mm) in the outer part).

1971 DRAGASTAN created *Pianella johnsoni*, a small species ($D = 0,20 - 0,31$ mm, $d = 0,10 - 0,15$ mm, $w = 14 - 20$) from the upper Jurassic from Romania.

1972 CONRAD et al. demonstrated that the genus *Pianella* shall be transferred to *Salpingoporella*. So *Pianella johnsoni* became *Salpingoporella johnsoni*.

1978 BASSOULLET et al. transferred *Macroporella pygmaea* to *Salpingoporella pygmaea*, because of characteristic morphological features.

1984 BERNIER described from the French Jura another two new species of *Salpingoporella*. *Salpingoporella etalloni*, a small form ($D = 0,325 - 0,450$ mm, $d = 0,1 - 0,137$ mm, $w = 20$) and *Salpingoporella enayi* a large form ($D = 0,867 - 0,950$ mm, $d = 0,325 - 0,425$ mm, $w = 30$).

There are even some other species, like e. g. *Salpingoporella verticillata* SOKAC & NIKLER 1973, *Macroporella incerta* SOKAC & NIKLER 1973 and *Salpingoporella bucuri* DRAGASTAN 1989, but the dimensions of these species are larger, therefore they cannot be compared in this recent

investigation. In addition to this, the first two of the above mentioned species are described from lower Cretaceous sediments, and not from upper Jurassic.

4. Methods

As *Salpingoporella* is a genus with few morphological criteria (simple cylindrical thallus, undivided, bearing whorls of phloiophorus euspodyl arranged branches only belonging to the first order), the outer diameter (D) and the inner diameter (d) were measured at 87 specimens of different samples from the Tithonian Ernstbrunn Limestone. These data and the regression line are shown at a diagram (fig. 2). The three square dots represent the measured data of the three specimens of *Macroporella pygmaea* by PIA 1925.

The homogenous distribution and the high correlation coefficient (0,82) give evidence, that all investigated sections may be attributed to the variation of only one species.

5. Discussion

This recent investigation on a great number of samples shows clearly that the relation of the outer diameter (D) versus the inner diameter (d) as it was used by BERNIER 1984 (p. 475) to distinguish *Salpingoporella etalloni* and

Salpingoporella pygmaea

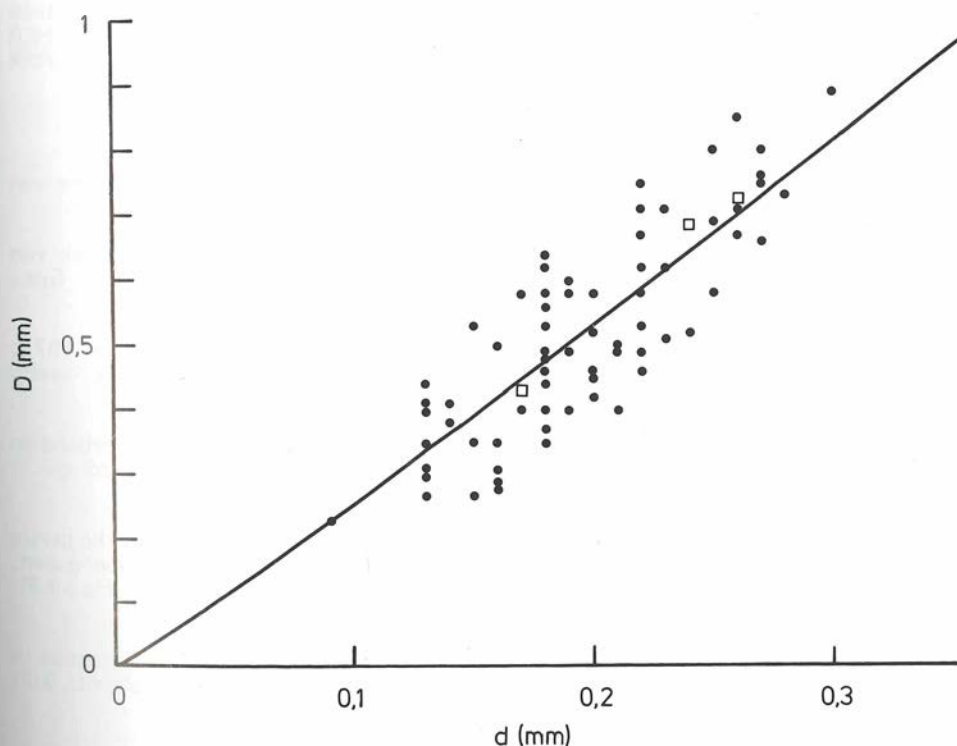


fig. 2: d/D - Diagramm (d = inner diameter, D = outer diameter), square dots represent the data of *Macroporella pygmaea* by PIA (1925)

Salpingoporella enayi from *Salpingoporella pygmaea* is not useful for classification. In this work all these specimens are called *Salpingoporella pygmaea*, according to BASSOULLETT et al. (1978) who transferred *Macroporella pygmaea* to *Salpingoporella pygmaea*, and due to the fact, that the three specimens of PIA (1925) are correlated very well with the recent investigation. Furthermore this work indicates that *Salpingoporella johnsoni* and *Salpingoporella etalloni* which are two "small" forms might be interpreted as synonyms of *Salpingoporella pygmaea*. As a reason for this, natural variation and different ontogenetic stages might be responsible for this.

For the problem of the "big" species, such as *Salpingoporella enayi* and *Salpingoporella bucuri* this investigation has not enough individuals to make any clear statement.

6. Conclusion

Based on statistical investigations on a high number of samples it is suggested that *Salpingoporella johnsoni* and *Salpingoporella etalloni* are synonymous with *Salpingoporella pygmaea*. It is demonstrated that, the d/D relation as it was used by BERNIER (1984) is not useful for creating new species.

Acknowledgements

I would like to thank Ass. Prof. Dr. Werner PILLER for his support of my algal studies and Dipl. Ing. Heinrich REUSS, the owner of the examined quarries for his allowance to work in the deer - park. My special thanks are due to Alice SCHUMACHER (Naturhistorisches Museum, Vienna) for her help with the photographs and to Jacek RUTHNER (Geologische Bundesanstalt, Vienna) for his help with the drawings.

References

- BACHMAYER, F. 1940. Beiträge zur Kenntnis der Tithonfauna aus dem Raume von Ernstbrunn, Niederdonau.- Diss. Univ. Wien, 15 375: 73 S., 15 Taf.- Wien.
- BACHMAYER, F. 1941 . Zwei neue Siphoneae verticillatae aus dem Jurakalk von Dörfles und Klafterbrunn (Nieder - Donau). - Verh. Zool. - Bot. Ges., LXXX/LXXXI: 237-240, 6 Fig. - Wien.
- BASSOULLETT, J.P., BERNIER, P., DELOFFRE, R., GENOT, P. & JAFFREZO, M. 1978. Les Algues Dasycladales du Jurassique et du Cretacé.- Géobios, Mem. spec., 2: 1-330, 40 Pls. - Lyon.
- BERNIER, P. 1984. Les Formations carbonatées du Kimmeridgien et du Portlandien dans le Jura Meridional -Stratigraphie, Micropaléontologie, Sédimentologie. - Doc. Lab. Géol. Lyon, 92, fasc. 2: 445-803, 36 Pls. - Lyon.
- CONRAD, M.A., PRATURLON, A. & RADOICIC, R. 1972. Reinstatement of the genus *Salpingoporella* PIA (Dasycladaceae), followed by *Salpingoporella steinhauseri*, n. sp. - C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 7, fasc. 2-3: 103-111, 1 Fig., 1 Pl. - Genève.
- DRAGASTAN, O. 1971. New Algae in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous in the Bicaz Valley, East Carpathians (Romania). - Rev. Esp. de Micropaleont., 3/2: 155-192, 12 Pls.. - Madrid.
- DRAGASTAN, O. 1989. Calcareous Algae (new and revised), Microproblematicae and Foraminiferida of Jurassic - Lower Cretaceous deposits from the Carpathian Area.- Rev. Esp. de Micropaleont., XXI/ 1: 5-65, 21 Pls. - Madrid.

- DÜRRMAYER, W. 1931. Die Fauna von Ernstbrunn. - Diss. Univ. Wien, **11 208**: 175 S., 10 Pls. - Wien.
- ELIAS, M. & ELIASOVA, H. 1986. Elevation Facies of the Malm in Moravia. - Geol. Zbornik, Geol. Carpathica, **37/ 4**: 533-550, 8 Pls. - Bratislava.
- HAIDINGER, K. 1785. Beschreibung einer seltenen Versteinerung aus dem Geschlechte der Gienmuscheln. - Physik. Arbeiten der einträchtigen Freunde in Wien (Aufgesamm. von Ignaz Edlen von Born).- 1. Jahrg., 3. Quart., 2. Pls. - Wien.
- HOFMANN, T. 1990. Der Ernstbrunner Kalk (Tithon) im Raum Dörfles (Niederösterreich): Mikrofazies und Kalkalgen.- Nachr. Deut. Geol. Ges., **43**: 45-46. - Hannover.
- KAMPTNER, E. 1951. Über das Auftreten der Codiaceen - Gattung *Cayeuxia* FROLLO im Ober - Jura von Ernstbrunn (Niederösterreich). - Sitz. Ber. österr. Akad. Wiss., math. - naturwiss. Kl., Abt. I, **160**, H.3/4: 177 -197, 1 Taf. - Wien.
- PIA, J. 1925. Einige neue oder ungenügend bekannte Siphoneae verticillatae aus dem mitteleuropäischen Malm.- Ann. Naturhist. Mus. Wien, **38**: 82-88, 1 Taf. - Wien.
- REHANEK, J. 1987. Facialni vyvoj a biostratigrafie ernstbrunnnych vapencu (stredni - svrchni tithon, jizni Morava) (Engl. summ.).- Geol. prace, Spravy, **87**: 27-60, Pl. 8-21. - Bratislava.
- SOKAC, B. & NIKLER, L. 1973. Calcareous Algae from the Lower Cretaceous of the environs of the Niksic, Crna Gora (Montenegro).- Palaeont. Jugoslav., **13**: 57 S., 16 Pl. - Zagreb.
- ZEISS, A. & BACHMAYER, F. 1989. Zum Alter der Ernstbrunner Kalke (Tithon; Niederösterreich).- Ann. Naturhist. Mus. Wien, **90 A**: 103-109, 1 Fig. - Wien.

Plate 1

fig. 1 *Salpingoporella pygmaea* (E 152) x37

fig. 2 *Salpingoporella pygmaea* (Döll/a) x37

fig. 3 *Salpingoporella pygmaea* (Döll/22) x37

fig. 4 *Salpingoporella pygmaea* (E 153) x37

fig. 5 *Salpingoporella pygmaea* (E 153) x37

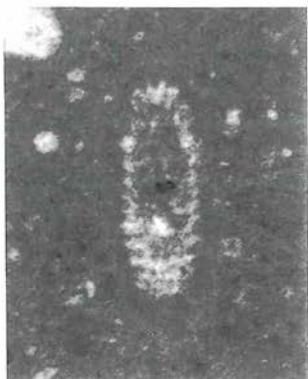
fig. 6 *Salpingoporella pygmaea* (DöllV/19) x37

fig. 7 *Salpingoporella pygmaea* (E 153) x37

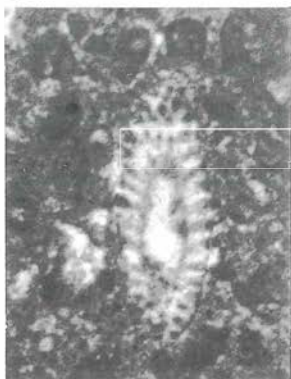
fig. 8 *Salpingoporella pygmaea* (Döll/22) x 37. The left specimen contains questionable spores in the central cavity (endosporous).



1



2



3



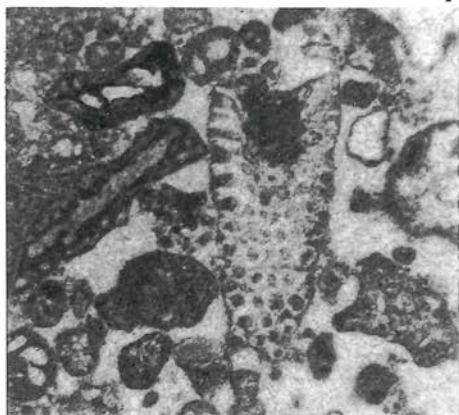
4



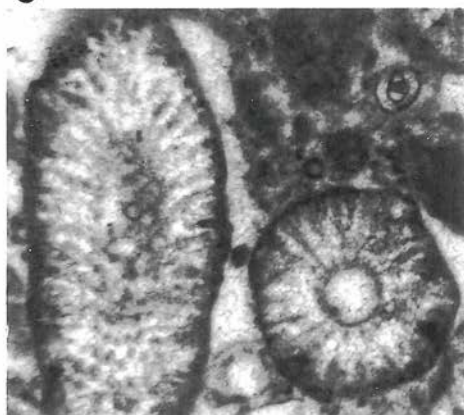
5



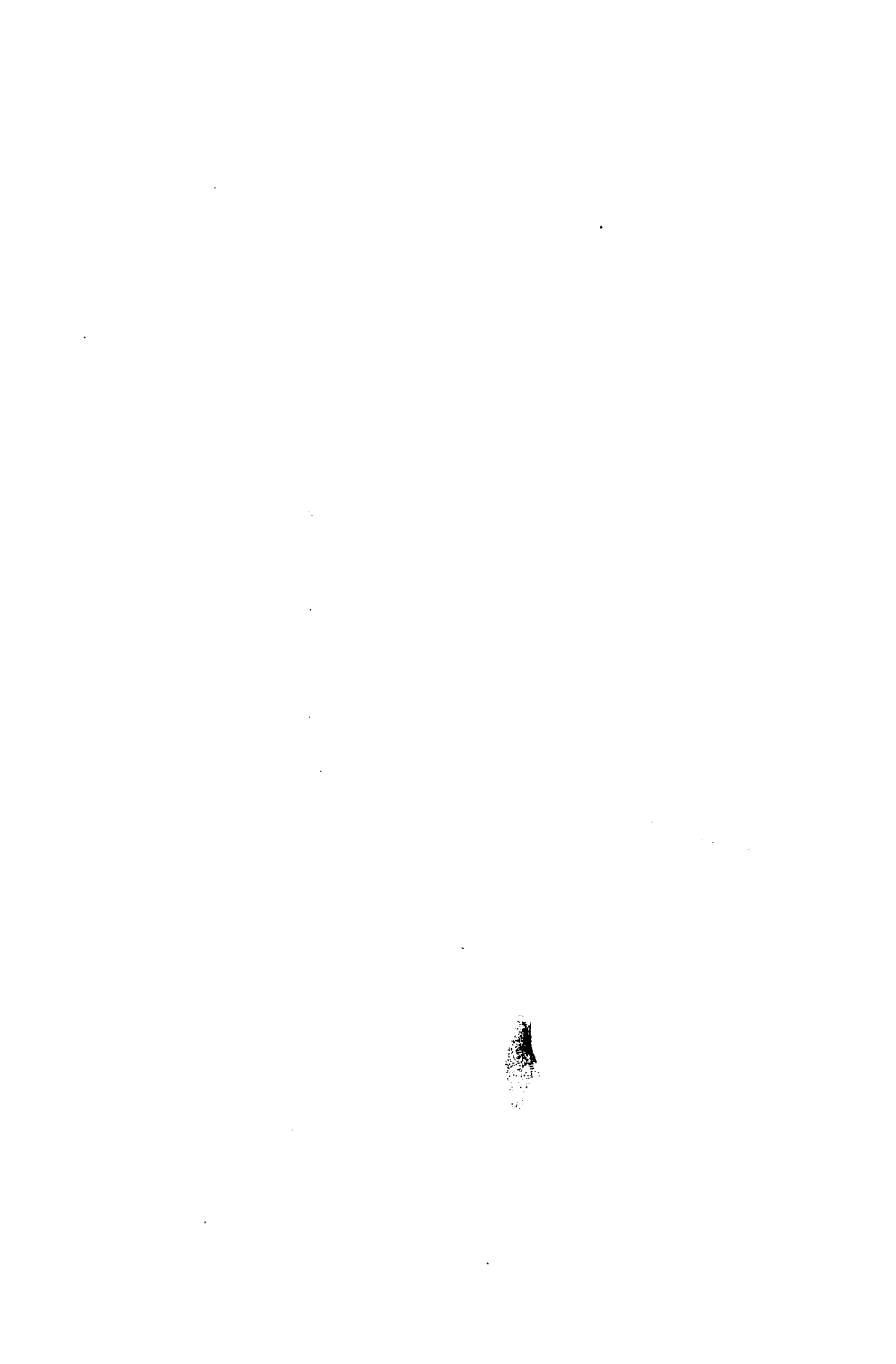
6



7



8



Der dreidimensionale Bau der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus* (Equisetopsida, Equisetales) aus dem Unteren Keuper (Trias, Ladin)

Klaus-Peter KELBER

Mineralogisches Institut der Universität, Am Hubland, D-8700 Würzburg

mit 2 Figuren und 2 Tafeln

Abstract

Equisetites arenaceus (JAEGER) SCHENK is the most frequently encountered horse-tail being represented by numerous specimens in the Lower Keuper (Triassic, Ladinian) of South Germany. Distal leaf parts of well preserved leaf-sheaths from Schleerieth and Ochsenfurt (Franconia) are three-dimensional cup-like shaped. Raised pyramidal and thick-textured leaf-apexes terminate in spiny-like teeth which are often broken off. The multiple pheno-types of leaf tips are mainly caused by different states of fossil preservation.

Einleitung

Durch seine im Vergleich zu den heutigen Equisetaceen gigantischen Proportionen sowie durch das große Fossilisationspotential in den Ablagerungen der germanischen Obertrias gehört *Equisetites arenaceus* (JAEGER) SCHENK zu den markantesten Schachtelhalmgewächsen des Mesozoikums. Neben Sporophyllständen, Diaphragmen sowie den Markrohrsteinkernen und Abdrücken der gegliederten Achsen sind die zu Blattscheiden verwachsenen Einzelblätter (vergl. SCHOENLEIN 1865, Taf. 3, Fig. 2; KELBER 1990, Abb. 32, 39) bei *Equisetites arenaceus* besonders kennzeichnend und für eine taxonomische Ansprache der sterilen Achsenteile das entscheidende Indiz (FRENTZEN 1922, 1933, KRÄUSEL 1959). Manche Abbildungen von Blattscheiden in der Literatur erwecken allerdings den Verdacht, daß die apikalen Blattsegmente komplexer gebaut waren als allgemein angenommen: Angeschwollene (oder adaxial umgeschlagene?) Blattspitzen können z. B. bei SCHOENLEIN (1865, Taf. 4, Fig. 1, 3; Taf. 6, Fig. 6) und bei HEER (1877, Taf. 27, Fig. 1) erkannt werden. Auch KRÄUSEL (1959: 11) bemerkt bei einem Exemplar flach wulstig gerundete Blattzähne.

Durch mehrjährige Grabungsunternehmungen und Aufsammlungen liegen mittlerweile gut erhaltene Neufunde aus dem Unteren Keuper Süddeutschlands vor, die bisher unbekannt Details der Blattspitzen zeigen. Die Kombination von Einzelbeobachtungen an diesem Material erlaubt - unter Berücksichtigung der bei der Fossilgenese erfolgten Prozesse und der Eliminierung der hieraus resultierenden Verzerrung der Fossilien (REX & CHALONER 1983, REX 1986) - die räumliche Rekonstruktion der terminalen Blattsegmente bei *Equisetites arenaceus*.

Fundorte und geologische Situation

Alle in diese Untersuchung mit einbezogenen Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* entstammen dem Werksandsteinbruch westlich von Schleerieth

(Blatt 5926 Geldersheim, R 35 78 140, H 55 43 160) und der Straßenbaustelle der B 13 aus den Jahren 1983/84 am Wolfgangsborg bei Ochsenfurt (Blatt 6326 Ochsenfurt, R 35 77 870, H 55 02 220). Die *Equisetites*-Reste wurden zusammen mit weiterer Makroflora aus dem Anstehenden der basalen "Blauen und Grünen Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen" geborgen. Beide Fundorte gehören in den Unteren Keuper der Germanischen Trias (Ladin). Weitere Informationen und Profile der Fundschichten bei HAUNSCHILD (1986: 44) und bei KELBER (1983, 1987). Zur Palökologie und Diversität der Unterkeuperflora siehe KELBER (1990) und MADER (1990).

Beschreibung der unterschiedlichen Erhaltungszustände

Die auf Taf. 1 und 2 abgebildeten Blattscheidenfragmente sind als charakteristische Typen der unterschiedlichen Fossilienbettung aufzufassen. Sie beziehen sich auf die schematische Darstellung und Klassifizierung in Fig. 1, aus der die räumliche Lage der jeweiligen fotografischen Ansicht entnommen werden kann. Tatsächlich liegt dem Rekonstruktionsversuch der Blattspitzen von *Equisetites arenaceus* jedoch ein weit umfangreicheres Fundgut von den Lokalitäten Schleierth und Wolfgangsborg/Ochsenfurt zugrunde, in welchem sich sowohl die hier dargestellten Einbettungssituationen wiederholen, darüber hinaus aber auch Modifikationen und Übergänge zwischen den hier ausgeschiedenen Erhaltungstypen festzustellen sind.

Bei den meisten Fundstücken brachte erst die vorsichtige Entfernung des bröseligen Kohlebelags die nötige Klarheit über den räumlichen Blattbau. Entsprechend den guten Erfahrungen bei CHALONER & COLLINSON (1975) wurden bei manchen Stücken Latex-Abformungen hergestellt, die einen besseren räumlichen Eindruck der Gesamtmorphologie vermitteln und auch Details der Mikro-Ornamentation erkennen lassen (Taf. 1, Fig. 11; Taf. 2, Fig. 3-4, 9).

Erhaltungszustand A, Taf. 1, Fig. 1

Die laterale Ansicht, Blickrichtung adaxial, zeigt den kohligen Abdruck mit noch annähernd unverdrückter Ausbildung des Kohlebelags, besonders verdickt und ausgeprägt an den dreieckig-scharfkantig abgesetzten Flanken der Kommissurfurchen. Eine Grenzlinie oder Grenzzone der Stachelbasis ist im kohligen Gewebe nicht erkennbar. Die abaxiale Oberfläche der Stachelspitze liegt in der gleichen Ebene des Blattsegmentes. Bei vielen Stücken sind die scharfen Kanten zu den Kommissurfurchen durch Sedimentkompaktion oder durch Abrieb des feinbröseligen Kohlebelags abgeschwächt oder nicht mehr vorhanden.

Diskussion: Diese Erhaltungsform mag als Grundlage der Strichzeichnung bei FRENTZEN (1922: 12) gedient haben. In schlechterer Erhaltung und mit stärkerem Abrieb des Kohlebelags bei KRÄUSEL (1959, Taf. 3, Fig. 28, 29) und bei KELBER (1990, Abb. 30) abgebildet.

Erhaltungszustand B, Taf. 1, Fig. 2, 4-5

Laterale Ansicht, Blickrichtung adaxial. Situation von A nach Entfernung des Kohlefilms. Kennzeichnend ist der Hohlraum der Stachelbasis zwischen dem

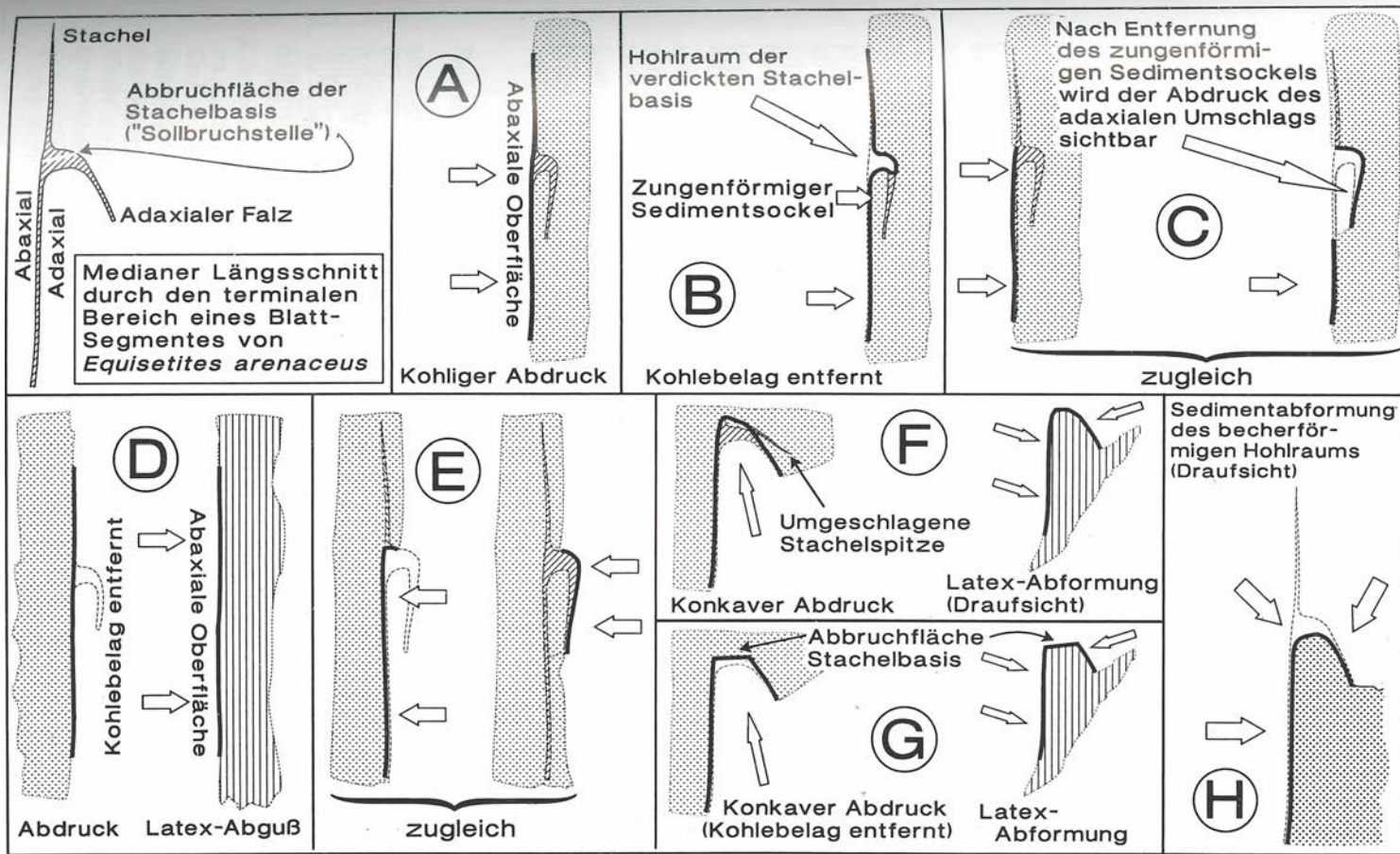


Fig. 1: Erläuterungsschema (Profilriß) zum Verständnis der unterschiedlichen fossilen Überlieferung der terminalen Blattsegmente von *Equisetites arenaceus* auf Tafel 1 und 2. Die Morphologie der jeweiligen Ansichten ist durch eine dicke Linie dargestellt. Die terminalen Blattbereiche (diagonale Schraffur) sind in Lebendstellung orientiert. Bei den Situationen A bis E ist der umgedreht-becherförmige Hohlraum durch die Kompaktion des Sediments lateral zusammengedrückt. Weitere Erläuterungen im Text.

flächigen Abdruck des Blattsegmentes und dem der Stachelspitze. Dessen Tiefe ist abhängig von der Dicke des zungenförmigen Sedimentsockels, d. h. von der Feinkörnigkeit und der Menge der in den becherförmigen Hohlraum eingespülten Sedimentpartikel sowie dem Grad der Sedimentkompaktion. Bei lateraler Einbettung erscheint die Oberkante der Sedimentausfüllung der bechergestaltigen Blattspitze meistens gerade mit leicht abgerundeten Ecken (Taf. 1, Fig. 3, 5-7, siehe auch KELBER 1990, Abb. 23c, 31), zuweilen auch leicht dreieckig zugespitzt (Taf. 1, Fig. 2, 4). Manchmal blieben an der Spitze des zungenförmigen Sedimentsockels kleine rundliche Spitzen aus Brauneisen erhalten (Taf. 1, Fig. 2). Hierbei handelt es sich offensichtlich um ursprünglich durch Pyrit vererzte Bereiche. Die Abdrücke der Stachelspitzen sind im Unterschied zur Mikro-Skulptur der flächigen Blattsegmente und der flächigen Blattscheiden durch parallele Längselemente beprägt (s. auch Taf. 1, Fig. 8).

Diskussion: Die stärkere Anreicherung des inkohlten Pflanzenmaterials an den Blattspitzen kann - abgesehen von einer allgemeinen Verdickung des pflanzlichen Gewebes in diesem Bereich und durch die reichliche Kohlenmasse der verdickten Stachelbasis - auch durch die aufeinander gepreßten ad- und abaxialen Wände des becherförmigen Blattspitzen-Hohlraums (ohne Sedimenteinschwemmung) erklärt werden (letzteres z. B. bei KELBER 1990, Abb. 32, 99a). Tiefere Eindrücke sowie stärkere Reste der Kohle an den Blattspitzen von *Equisetites arenaceus* wurden bereits durch SCHENK (1864: 67) beschrieben, führten jedoch durch die Annahme einer ausschließlich flächigen Blattarchitektur zu einer irrtümlichen Interpretation: Danach sollen sich die Blattsäbne (stärkerer Kohlebelag) durch einen derberen und festeren Bau vom zarteren Zellgewebe der Stachelspitzen unterscheiden.

Erhaltungszustand C, Taf. 1, Fig. 3, 6-7

Laterale Ansicht, Blickrichtung adaxial. Nach gewaltsamer Entfernung des zungenförmigen Sedimentsockels ist der Abdruck der adaxialen Rückwand des verkehrt-becherförmigen Hohlraums sichtbar, zugleich mit der abaxialen Blattscheiden-Oberfläche oder deren Abdruck.

Erhaltungszustand D, Taf. 1, Fig. 8-9, 11

Laterale Ansicht, Außenabdruck und dessen Latex-Abguß in Blickrichtung adaxial. Der Latex-Abguß (Taf. 1, Fig. 11) ist identisch mit Situation A. Die Basis der Stachelspitzen erscheint durch die Fossileinbettung schräg gekippt worden zu sein, besonders bei Taf. 1, Fig. 8. Zuweilen blieb die asymmetrisch angeordnete Ornamentation einer sich in Längsrichtung erstreckenden Leiste im Bereich der pyramidenförmigen Blattspitzen erhalten (Taf. 1, Fig. 8-9, 11).

Erhaltungszustand E, Taf. 1, Fig. 10

Laterale Ansicht Blickrichtung abaxial. Am gleichen Exemplar ist der Außenabdruck der Blattsegmente (rechter Bildbereich) mit dem Abdruck der scharfbegrenzten adaxial gelegenen Rückwände der becherförmigen Hohlräume (linker Bildbereich) dokumentiert. Die Stachelspitzen fehlen oder sind durch Sediment verdeckt.

Erhaltungszustand F, Taf. 2, Fig. 1-6

Blickrichtung von schräg-unten in die Sedimentabformung der nahezu unverdrückten pyramidal-becherförmigen terminalen Blattsegmente, die teilweise noch mit dem inkohlten Material der verdickten Stachelbasis ausgefüllt sind (G in Taf. 2, Fig. 2 markiert die Grenzfläche zum Sediment). Der apikale Blattspitzenbereich erscheint durch die Fossileinbettung leicht abgewinkelt. Nach vollständiger Entfernung der kohligen Masse wird bei einigen Exemplaren der Abdruck der adaxial umgeschlagenen Stachelspitzen am Grunde des Hohlraums erkennbar (Taf. 2, Fig. 1, 5-6). Der Latex-Ausguß der Sedimentabformung (Taf. 2, Fig. 3-4) ermöglicht die Beobachtung der scharfkantig begrenzten pyramidenförmigen Blattspitzen von verschiedenen Seiten. Typisch ist eine schmale, sich in Längsrichtung erstreckende leistenartige Beprägung im Bereich des becherförmigen Hohlraums an den ad- und abaxialen Seiten (Taf. 2, Fig. 1-5, siehe auch Taf. 2, Fig. 8).

Erhaltungszustand G, Taf. 2, Fig. 7-9

Blickrichtung von schräg unten. Durch die annähernd vertikale Fossileinbettung wurde der apikale Bereich der Blattsegmente abaxialwärtig abgewinkelt. Situation nahezu identisch mit F, doch enden hier die Blattsegmente an annähernd quadratisch- bis trapezförmigen granulierten Flächen, die als Abbruchflächen der Stachelbasis gedeutet werden. Die Stachelspitzen müssen in diesem Falle schon vor der Fossileinbettung abgefallen sein.

Erhaltungszustand H, Taf. 2, Fig. 10-11

Draufsicht auf die schwach pyramidenförmige Sedimentausfüllung mit abgerundeten Kanten des annähernd ventral eingebetteten becherförmigen Hohlraums der Blattsegmente, weitgehend ohne Kohlebelag. Die gleiche Einbettungssituation wurde schon bei KELBER (1990, Abb. 37) abgebildet. Bei Taf. 2, Fig. 11 blieben in der linken Bildhälfte noch die abaxialwärtig inserierten Stachelspitzen in schlechter Erhaltung überliefert.

Rekonstruktion der Blattspitzen

Die Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* bestehen aus miteinander verwachsenen Einzelblättern, die den Schachtelhalmschaft manschettenartig umfassen. Distale Blattsegmente sind durch dreieckig reliefierte Kommissuralfurchen voneinander getrennt, die sich proximal verjüngen. Insgesamt ist das pflanzliche Gewebe im stärker gegliederten Blattspitzenbereich etwas dicker als an den flächigen basalen Blattscheiden.

Die Blattspitzen haben einen mehr oder weniger quadratischen bis leicht trapezförmigen Grundriß. Ihr räumlicher Bau erinnert an einen umgestülpten Becher von annähernd pyramidenförmiger Gestalt, der adaxial an der Einzelblattspitze befestigt ist (Fig. 2a-2b, 2e). Die Länge dieses dreidimensional ausgebildeten becherförmigen Hohlraums kann 4 bis 6 mm betragen, bei einer basalen Weite von ca. 4 mal 4 mm. Auffällig ist die gut ausgeprägte und abwechslungsreiche Mikro-Ornamentation der Epidermis, die aber in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt werden soll. Kennzeichnend ist weiterhin die Ausformung einer meist asymmetrisch

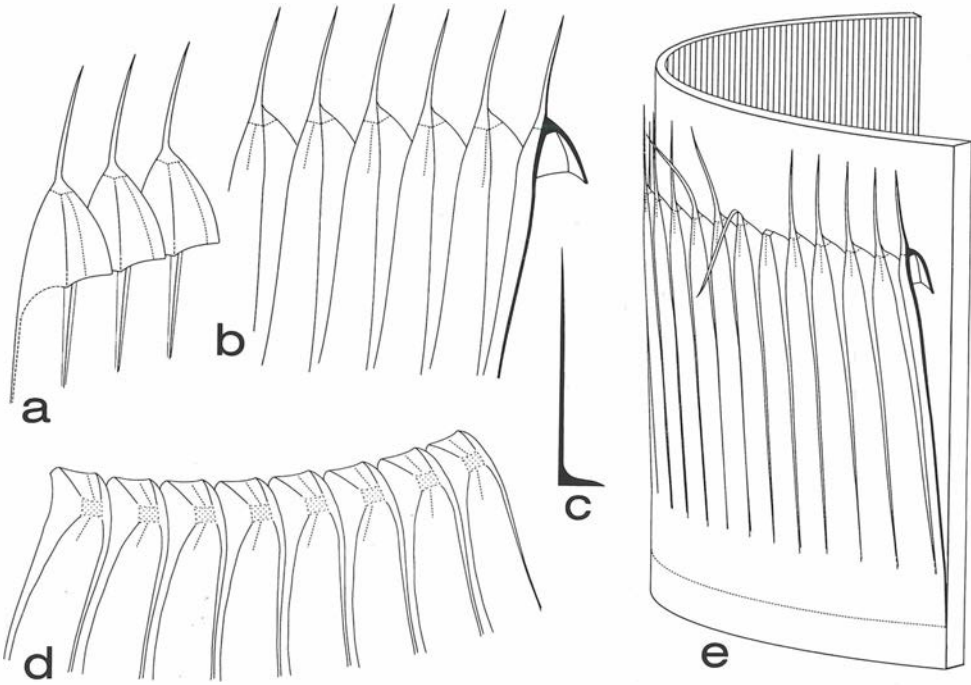


Fig. 2: Rekonstruktion des räumlichen Baus der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus*. a: Schräg abaxiale Ansicht; b: Schräg adaxiale Ansicht; c: Profilansicht der Stachelspitze mit gerader basaler Abbruchfläche; d: Blattscheidenfragment der Sproßgipfelregion, Draufsicht bei abgebrochenen Stachelspitzen; e: Orientierung der Blattscheide am Schaft.

plazierten, senkrecht ausgerichteten Leiste an den ad- und abaxialen Außenwänden.

Die Einzelblattsegmente sind mit pfriemartig-flächigen Stachelspitzen besetzt, welche leicht adaxial um ihre Längsachse zurückgewölbt sind. Diese gehen nicht aus der Pyramidenmitte der umgekehrt-becherförmigen Blattspitzen hervor, sie sind vielmehr scharnierartig an der abaxialen Seite der Stachelbasis inseriert (Fig. 2c). Dies ist auch bei den Exemplaren mit den adaxial umgefalteten Stacheln zu erkennen (Taf. 2, Fig. 1, 5-6). Die massive Stachelbasis ist durch eine mehr oder weniger quadratische und plane Abbruchfläche (Sollbruchstelle) mit granuliertem Muster mit dem gleichfalls abgeplatteten Dach des umgedreht-becherförmigen Blattspitzenhohlraums verbunden (Fig. 2c, Taf.2, Fig. 7-9).

Hinzuweisen ist auf die offensichtliche Gleichartigkeit eines Bauplanes von becherförmigen Blattspitzen bei *Equisetites naitoi*, *E. nariwensis* und *E. mimensis* (KON'NO 1962: 38, 40, 37). Die von der letztgenannten Spezies gegebene Rekonstruktion eines Blattsegmentes (KON'NO 1962, Abb. 5c) stimmt in ihren Grundzügen mit der abaxialen Ansicht in Fig. 2a überein. Desweiteren kann ein dreidimensionaler, möglicherweise auch becherförmiger Bau der Blattspitzen bei *E. laevis* und *E. scanicus* (HALLE 1908, Taf. 3, Fig. 8-9, Taf. 7, Fig. 12, 14) sowie bei *E. iwamuroensis* (KIMURA & TSUJII 1980, Abb. 1i; Taf. 38, Fig. 6-9, Taf. 39, Fig. 3-4) aufgrund der angeschwollenen Blattspitzen vermutet werden: Möglicherweise wurden hier

zumindest teilweise die vertikalen Ansichten terminaler Blattscheiden mit solchen der Diaphragmen verwechselt.

Literatur

- CHALONER, W.G. & COLLINSON, M.E. 1975. Application of SEM to a Sigillarian impression fossil.- Rev. Paleobot. Palynol., **20**: 85-101, 2 Taf.- Amsterdam.
- FRENTZEN, K. 1922. Die Keuperflora Badens.- Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe, **28**: 1-76, 4 Taf.- Karlsruhe.
- " - . 1933. Equisetaceen des germanischen Keupers.- Palaeont. Z., **15**: 30-45, 3 Abb., 2 Taf.- Berlin.
- HALLE, T.G. 1908. Zur Kenntnis der mesozoischen Equisetales Schwedens.- Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., **43/1**: 1-37, 9 Taf.- Uppsala, Stockholm.
- HAUNSCHILD, H. 1986. Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1: 25 000 Blatt Nr. 6326 Ochsenfurt. 152 S., 19 Abb., 7 Tab., 5 Beil.- München.
- HEER, O. 1877. Die vorweltliche Flora der Schweiz.- 182 S., 70 Taf.- Wurster & Comp., Zürich .
- KELBER, K.-P. 1983. *Schizoneura paradoxa* SCHIMP. & MOUG. aus dem Unteren Keuper Frankens.- Naturwiss.-Jb. Schweinfurt, **1**: 19-33, 4 Abb., 2 Taf.- Schweinfurt.
- " - . 1987. Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria) auf Pflanzen des Unteren Keupers - Ein Beitrag zur Phyto-Taphonomie.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **175/3**: 261-294, 36 Abb., 2 Tab.- Stuttgart.
- " - . 1990. Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren - Makroflora aus dem Germanischen Unterkeuper.- Beringeria, Sonderh. 1: 67 S., 100 Abb.- Würzburg.
- KIMURA, T. & TSUJII, M. 1980. Early Jurassic plants in Japan, part 1.- Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., **119**: 339-358, 4 Abb., Taf. 38-40.- Tokyo.
- KON'NO, E. 1962. Some species of *Neocalamites* and *Equisetites* in Japan and Korea.- Sc. Rep. Tohoku Univ., Sendai, Japan, 2nd Ser. (Geol.), Spec. Vol. **5**: 21-47, 5 Abb., 1 Tab., Taf. 9-18.- Tokyo.
- KRÄUSEL, R. 1959. Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel 111: Equisetaceen.- Schweiz. Paläont. Abh., **77**: 1-19, 3 Abb., 7 Taf.- Basel.
- MADER, D. 1990. Palaeoecology of the flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe.- Bd. 1: Buntsandstein.- LXXVI S. + S. 1-936, 66 Abb, 46 Tab., 78 Taf.- Bd. 2: Keuper and Index.- XII S. + S. 937-1582, 5 Abb., 17 Tab., 25 Taf.- G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York.
- REX, C.M. 1986. Experimental modelling as an aid to interpreting the original three-dimensional structures of compressions.- In: SPICER, R.A. & THOMAS, B.A. (Eds.): Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany; The Syst. Ass. Spec. Vol., **31**: 17-38, 6 Abb.- Clarendon press, Oxford.
- REX, G.M. & CHALONER, W.G. 1983. The experimental formation of plant compression fossils.- Palaeont., **26**: 231-252, 8 Abb., 4 Taf.- London.
- SCHENK, A. 1864. Beiträge zur Flora des Keupers und der rhaetischen Formation.- Ber. d. naturforsch. Ges. Bamberg, **7**: 51-142, 8 Taf.- Bamberg.
- SCHOENLEIN, J.L. 1865. [Text A. SCHENK]: Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens.- 22 S., 13 Taf.- Kridel's Verl., Wiesbaden.

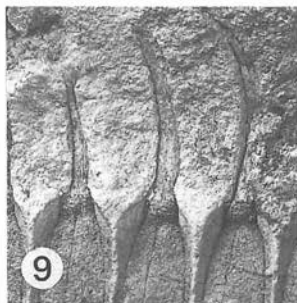
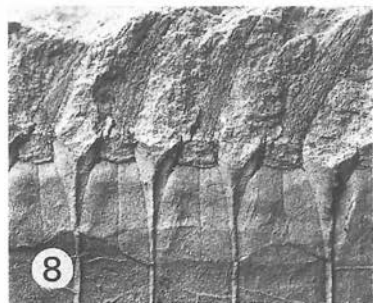
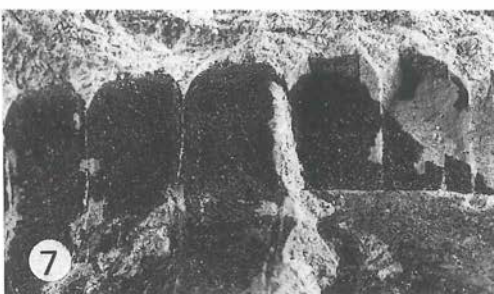
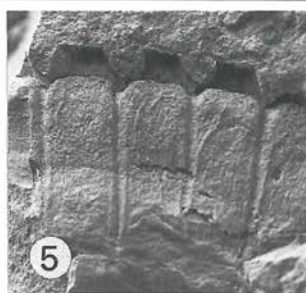
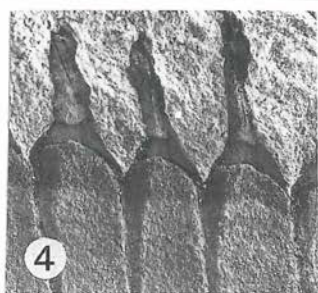
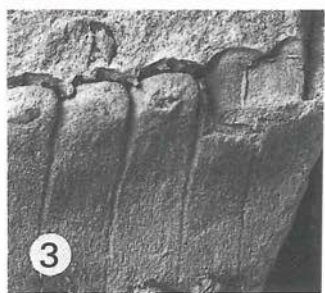
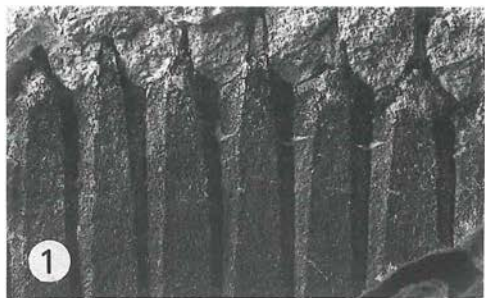
Tafelerklärungen

Die Buchstabenkürzel am Beginn der Sammlungsnummern der abgebildeten Exemplare auf Tafel 1 und 2 bezeichnen den jeweiligen Fundort: SCHL-... = Werksandsteinbruch Schleierieth, OCH-... = Straßenbaustelle am Wolfgangsberg bei Ochsenfurt. Alle Fundstücke sind in der Sammlung KELBER, D-8702 Burggrumbach hinterlegt.

Tafel 1

Fig. 1-11 Terminale Blattsegmente von *Equisetites arenaceus* (JAEGER) SCHENK

- Fig. 1 Erhaltungszustand A, SCHL-1027a, 3,5 fache Vergr.;
- Fig. 2 Erhaltungszustand B, SCHL-949, 1,9 fache Vergr.;
- Fig. 3 Erhaltungszustand C, SCHL-1051, 4 fache Vergr.;
- Fig. 4 Erhaltungszustand B, SCHL-961, 3 fache Vergr.;
- Fig. 5 Erhaltungszustand B, OCH-130, 4,5 fache Vergr.;
- Fig. 6 Erhaltungszustand C, OCH-121, 3,8 fache Vergr.;
- Fig. 7 Erhaltungszustand C, SCHL-786, 3,4 fache Vergr.;
- Fig. 8 Erhaltungszustand D, SCHL-988, 3,8 fache Vergr.;
- Fig. 9 Erhaltungszustand D, SCHL-780, 2,7 fache Vergr.;
- Fig. 10 Erhaltungszustand E, SCHL-967, 2,7 fache Vergr.;
- Fig. 11 Erhaltungszustand D, Latex-Abguß von SCHL-780, 2,3 fache Vergr.;



Tafel 2

Fig. 1-11 Terminale Blattsegmente von *Equisetites arenaceus* (JAEGER) SCHENK

Fig. 1 Erhaltungszustand F, umgeschlagene Stachelspitzen; OCH-133, 6,5 fache Vergr.;

Fig. 2 Erhaltungszustand F, teilweise noch mit Kohlefüllung; G = Grenzfläche zur Sedimentausfüllung des umgedreht-becherförmigen Hohlraums. SCHL-935b, 4,4 fache Vergr.;

Fig. 3 Erhaltungszustand F, Latex-Ausguß von SCHL-935b, Draufsicht; 3,3 fache Vergr.;

Fig. 4 Erhaltungszustand F, Latex-Ausguß von SCHL-935h, adaxiale Wände der umgedreht-becherförmigen Hohlräume; 3,3 fache Vergr.;

Fig. 5 Erhaltungszustand F, umgeschlagene Stachelspitzen; SCHL-1033b, 7,5 fache Vergr.;

Fig. 6 Erhaltungszustand F, umgeschlagene Stachelspitzen; S = Stachelspitzen freigelegt, A = Sedimentrest der Abformung des pyramidenförmigen Segment-Apex; SCHL-929c, 5,2 fache Vergr.;

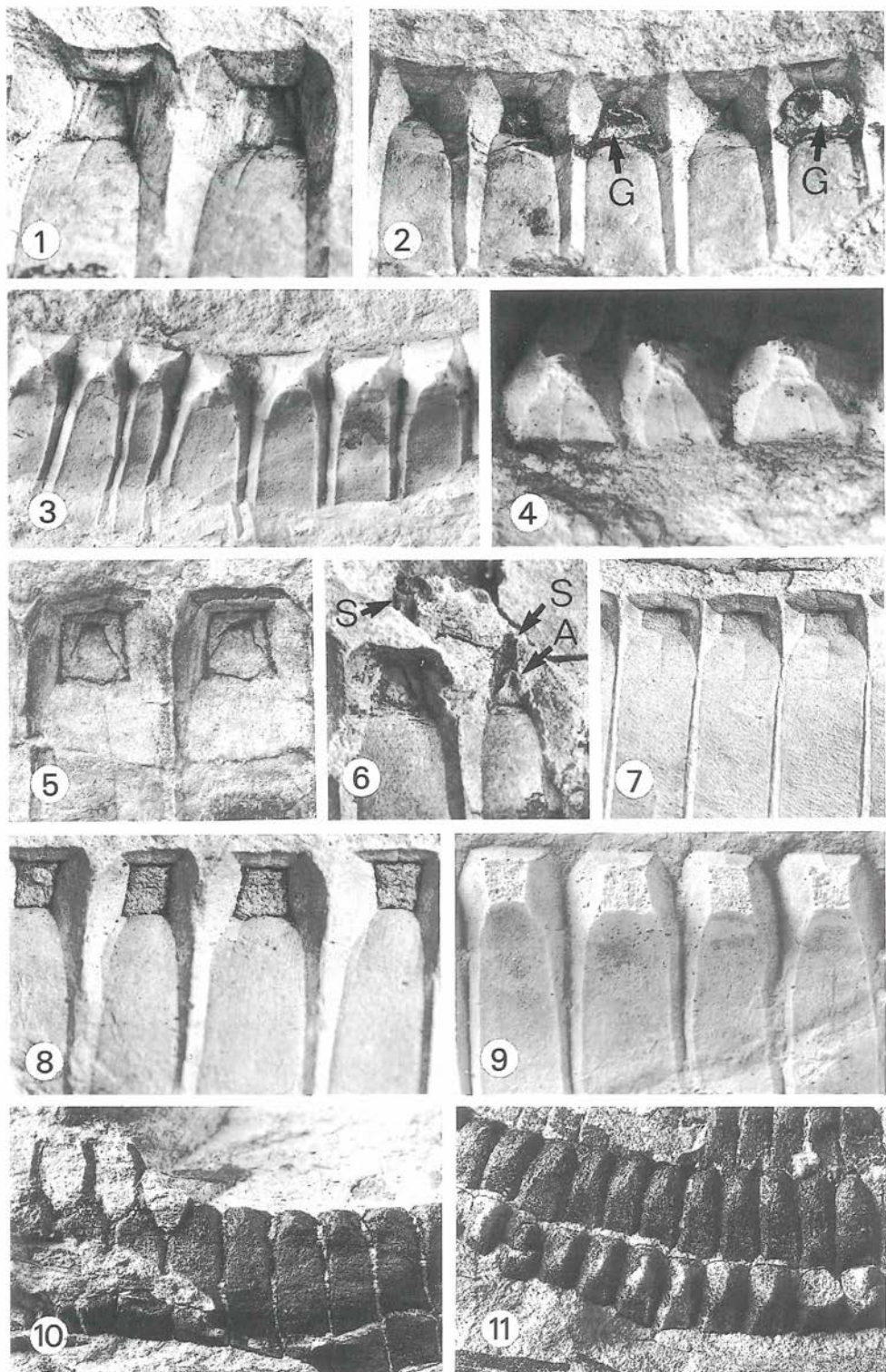
Fig. 7 Erhaltungszustand G, granuliert Abbruchflächen der Stachelbasen, SCHL-750b, 4,5 fache Vergr.;

Fig. 8 Erhaltungszustand G, granuliert Abbruchflächen der Stachelbasen, SCHL-932b, 4,9 fache Vergr.;

Fig. 9 Erhaltungszustand G, Latex-Ausguß von SCHL-932b, 4,7 fache Vergr.;

Fig. 10 Erhaltungszustand H, SCHL-799, 3,2 fache Vergr.;

Fig. 11 Erhaltungszustand H, Sproßgipfelbereich; SCHL-028a, 2,7 fache Vergr.;



Leaf and fruit compressions from the Bohemian Cenomanian

Jiri KVACEK

National Museum, Vaclavske nam.68, Prague 1, 11579 Czechoslovakia

with 1 plate

The new locality Hute in Prague-Hloubetín (Czechoslovakia) has yielded a well differentiated assemblage of Cenomanian plants: compressions of fern fronds, conifer branches, cones, infructescences, fruits, seeds and leaf compressions of angiosperms with cuticles.

The site belongs to the Peruc Member and is situated near both VELENOVSKY's previous locality Hloubetín and HLUSTIK's locality Hloubetín-brick-kiln (VELENOVSKY 1889, HLUSTIK 1974, 1977, 1986). The fossils occur in black and brown claystones. Additionally, gray, white and black sandstones with some coal matter also occur.

Aliquots from large fresh samples of claystone were disaggregated by washing with hydrogen peroxide. The isolated compressions were stored in glycerine on preparation glasses. The cuticles were macerated with SCHULZE's solution and hydroxide.

The preliminary study of the plant material has revealed the following taphocenosis:

Gleichenites delicatula (HEER) SEWARD

Gleichenites zippei (CORDA) SEWARD

Cunninghamites oxycedrus PRESL in STERNBERG

Cyparissidium sp.

"*Sequoia*" *heterophylla* VELENOVSKY

"*Sequoia*" *major* VELENOVSKY

Araliophyllum daphnophyllum (VELENOVSKY) VELENOVSKY

cf. *Cocculophyllum cinnamomeum* (VELENOVSKY) VELENOVSKY

Grevilleophyllum constans (VELENOVSKY) VELENOVSKY

Myrtophyllum geinitzii HEER

Proteophyllum araliopsis VELENOVSKY & VINIKLAR

Proteophyllum minutum VELENOVSKY & VINIKLAR

cf. *Myricanthium amentaceum* VELENOVSKY

Gleichenites zippei (CORDA) SEWARD

This fern occurs frequently, usually in association with "*Sequoia*" *heterophylla* VELENOVSKY. The material includes leaf fragments, pseudodichotomously branched axes, as well as complete fronds up to 30 cm long. The bipinnate fronds are composed of obtuse pinnules approximately 10 mm long. The cuticles are extremely thin; they usually disintegrate after treatment in hydrogen peroxide.

Gleichenites delicatula (HEER) SEWARD

This species occurs less frequently than *G. zippei*, usually as frond fragments. The bipinnate fronds are smaller than those of *G. zippei*, and the pinnules are similar in form but only up to 5 mm long. The cuticle is so delicate that no useful preparation has yet been obtained.

"*Sequoia*" major VELENOVSKY

pl. 1, figs. 2, 4

The foliage of this species occurs very frequently, occasionally with attached cones; detached cones and cone scales also occur. The cupressoid twigs of the *Brachyphyllum* - type bear helically arranged, appressed, 8-10 mm long leaves of firm texture. The cuticle is of medium thickness. The stomata occur in dense groups; they are usually monocyclic (to incompletely amphicyclic). The stomatal pits are isometric, bordered by a rim of distal papillae on subsidiary cells. The ordinary epidermal cells display a range of dimensions; some are isometric while others have a long axis double the length of the short axis.

"*Sequoia*" heterophylla VELENOVSKY

pl. 1, figs. 1, 3

The twigs are abundant and typically heterophyllic. One kind is of the *Pagiophyllum* type. The needle leaves are usually 1-2 mm wide, an average of 10 mm in length and distichous helically inserted. The foliage is obviously delicate, with a very thin cuticle. One side of the leaf bears two bands of longitudinally aligned monocyclic to incompletely amphicyclic haplocheilic stomata with small quadrangular stomatal pits; the pits are boarded by slight thickenings and long narrow subsidiary cells. The reverse side bears only short simple rows of amphicyclic stomata which are usually obliquely oriented with 4-6 isodiametric subsidiary cells in the inner rounded circle and an outer circle of irregular cells.

***Cyparissidium* sp.**

Twig fragments occur frequently, but complete branches are very rare. The delicate brachyphyllous leaves are helically arranged, up to 3 mm long. The cuticle is medium thick. The stomata are amphicyclic to monocyclic. Ordinary cells are isometric or only twice as long as wide.

***Cunninghamites oxycedrus* PRESL in STERNBERG**

So far only doubtful fragments have been observed in brown claystone.

***Grevilleophyllum constans* (VELENOVSKY) VELENOVSKY**

The leaf compressions are the most common fossil remains in the locality. In some layers they make up 95% of the fossil content. They do not usually withstand washing and break into pieces. No complete, isolated specimen has been obtained. They are thickly coriaceous, acicular to acuminate, with a broad stalk, the venation being steep "eucalyptoid" and very difficult to trace. The leaves are hypostomatic, with the hairy abaxial side bearing paracytic "lauroid" stomata. The leaves are associated with spicate infructescences reminiscent of some forms of *Myricanthium amentaceum* VELENOVSKY (for details see KVACEK, Z. in press).

***Myrtophyllum geinitzii* HEER**

The broader "eucalyptoid" leaves are rare, mainly in brown claystone. They break into small pieces and are obviously chartaceous. They differ from *Grevilleophyllum constans* (VELENOVSKY) VELENOVSKY in their broader

leaf form, longer petiole and thinner cuticle. The cuticle structure (including the type of stomata) is very similar, yet the trichome bases are less frequent.

***Proteophyllum araliopsis* VELENOVSKY & VINIKLAR**

pl. 1, figs. 5, 6

These leaves are abundant, in some layers making up 50% of the fossil content. Occasionally the venation is clearly visible in transparent light. The form is variable, tripartite, partly bipartite or simple. Some of the "simple" forms possess a very broad petiole and may actually be leaflets. The leaves are hypostomatic, bearing coarse cuticle striae on the abaxial side so that the type of stomata is unrecognizable. Frequent trichome bases with radially disposed striation can be observed. The mesophyllous resin bodies are typically preserved in all specimens.

***Proteophyllum minutum* VELENOVSKY & VINIKLAR**

These mucronulate, small, elongate leaves (10-20 mm long) are quite rare. Their cuticle is very delicate and slightly striated. The stomata are widely spaced, irregularly oriented and are of an unknown type. The anticlines of ordinary cells are not discernible.

***Araliophyllum daphnophyllum* (VELENOVSKY) VELENOVSKY**

The triveined leaves with suprabasal secondaries and broadly acuminate bases are found exclusively in brown claystone. The cuticle is medium thick. The cuticular structure corresponds to that found in *Cocculophyllum cinnamomeum* (VELENOVSKY) VELENOVSKY (see KVACEK, Z. 1983), i.e. the stomata are paracytic, partly with one subsidiary cell subdivided.

cf. *Cocculophyllum cinnamomeum* (VELENOVSKY) VELENOVSKY

One specimen of this type was recorded. It is a triveined, elliptical, petiolate leaf compression with the emarginate apex and basal secondaries coming from the base of the leaf. It has yielded a cuticle characterized by purely paracytic stomata. Otherwise the structure recalls that of the type material of this species from Lipenec.

cf. *Myricanthium amentaceum* VELENOVSKY

The spicate infructescences of this type are usually associated with the leaves of *Grevilleophyllum constans* (VELENOVSKY) VELENOVSKY. They differ from the type specimens in their larger dimensions and the form of fruits. They resemble *Myrica indigena* KRASSER.

References

- HLUSTIK, A. 1974. Contribution to the systematic and leaf anatomy of the genus *Damarites* PRESL in STERNBERG.- Sbor. Nar. Muz. **30 B**, 1-2: 49 - 70.- Praha.
- . 1977. The nature of *Podozamites obtusus* VELENOVSKY.- Sbor. Nar. Muz. **30 B**, 4-5: 173-186.- Praha.
- " - . 1986. Zanikající paleobotanické náleziste v Praze - Hloubětine.- Cas. Nar. Muz. **154**, 1: 1-9.- Praha.

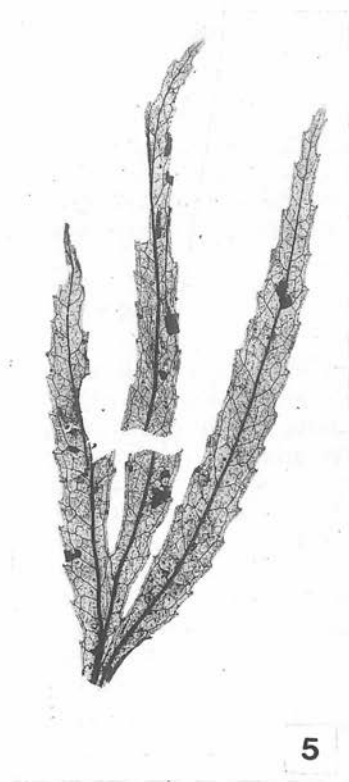
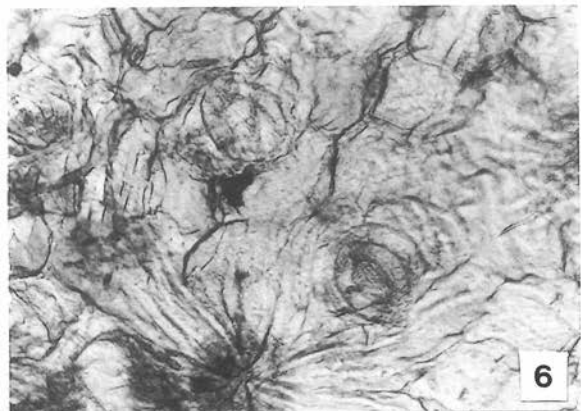
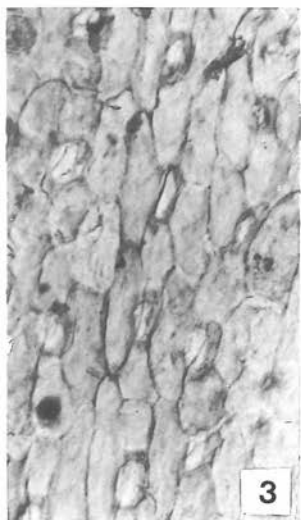
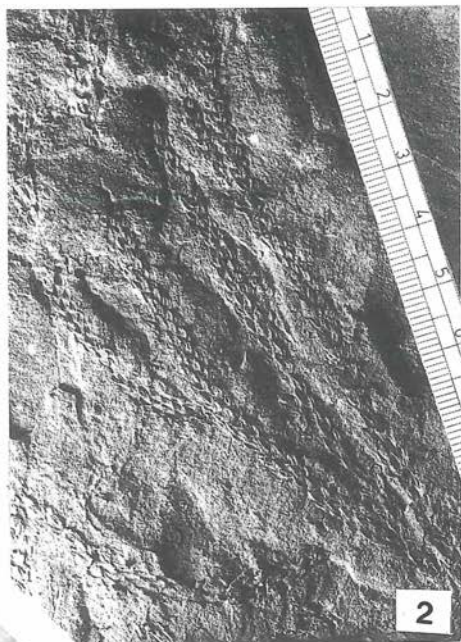
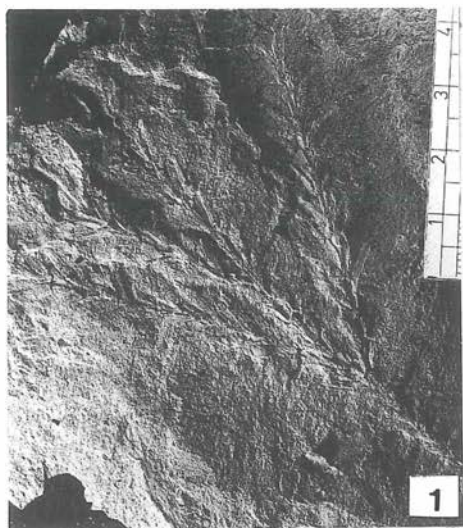
- KVACEK, J. 1992. A new Cenomanian floral locality from Prague.- Cas. Nar. Muz. **158**, (1-4): 42.- Praha.
- KVACEK, Z. 1983. Cuticular Studies in Angiosperms of the Bohemian Cenomanian.- Acta Palaeont. Polonica **28**, 1-2: 159-170.- Warszawa.
- KVACEK, Z. (in press) : Lauralean Angiosperms in the Cretaceous.- Cour. Inst. Senckenberg.
- VELENOVSKY, J. 1889. Kvetena ceskeho cenomanu.- Rozpr. Kral. Ces. Spol. Nauk. Tr. math-prirod. **7**, 3: 1-75.- Praha.

Plate 1

- Fig. 1 "*Sequoia*" *heterophylla* VELENOVSKY, foliage shoot, Inv. No. F 2030 (x 0,85).
- Fig. 2 "*Sequoia*" *major* VELENOVSKY, foliage shoot, Inv. No. F 2029 (x 0,85).
- Fig. 3 "*Sequoia*" *heterophylla* VELENOVSKY, cuticle with monocyclic stomata (? abaxial side), Inv. No. F 2034 (x 300).
- Fig. 4 "*Sequoia*" *major* VELENOVSKY, cuticle with amphicyclic stomata, Inv. No. F 2033 (x 300).
- Fig. 5 *Proteophyllum araliopsis* VELENOVSKY & VINIKLAR, isolated leaf with well preserved venation (transparent light) Inv. No. F 2031 (x 1,4).
- Fig. 6 *Proteophyllum araliopsis* VELENOVSKY & VINIKLAR, abaxial cuticle with striation, stomata and a hair base, Inv. No. F 2032a (x 300).

All the specimens are kept in the National Museum, Palaeontological Department, Prague.

Photo by J. KVACEK.



Two conifers from the Liassic flora of Odrowaz in Poland

Maria REYMANOWNA

Institut Botaniki PAN im. W. Szafera, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, Poland

with 1 plate

Abstract

Two interesting Mesozoic conifers, *Hirmerella muensteri* and *Swedenborgia* sp., are present in the flora from Odrowaz. *Hirmerella*, the dominant plant in the local forest community, possesses seminiferous scales with the one to two seeds covered also from the adaxial side as well. The scale bears several sterile lobes. The plant is xeromorphic, indicating either a dry habitat or a dry season during the year. *Swedenborgia* sp. has scales dividing into five fertile lobes, covered with a delicate cuticle. It therefore appears to have grown in a humid climate or to have shed scales and leaves before the dry season. The occurrence of charcoal indicates frequent forest fires.

Introduction

WCISLO-LURANIEC (1992) provided a list of taxa of the Lower Liassic megafloora from Odrowaz and showed its relations to other European floras of the same age, in particular those grouped near 50° of latitude which contain the conifer *Hirmerella muensteri*. ZIAJA (1992) presented a preliminary report on the pollen spectrum from the sediments bearing the Odrowaz flora. This spectrum appears to be local because it contains spores and pollen grains which represent or may represent plants and plant groups occurring in the megafloora. In the present paper I would like to concentrate on two conifers from the same flora, the dominating *Hirmerella muensteri* and the less common *Swedenborgia* sp., and also make some assumptions about their plant community and habitat.

Hirmerella muensteri (SCHENK) JUNG

H. muensteri, described more than one hundred years ago, first under the name *Cheirolepis muensteri*, is one of the best known fossil plants. Its shoots are covered with approximately 3 mm long, scale-like leaves with a relatively thick cuticle. Its about 5 mm long pollen cones produce the unusual *Classopollis* pollen. In the axils of bract scales, the female cones show the characteristic, lobed, seminiferous scales which were dispersed by wind. As has been shown by JUNG (1968), this conifer was a tree growing to a height of at least 6 m and bearing branches in pseudowhorls. Particularly interesting are the flat, elliptical seminiferous scales. First, because the one to two seeds are also covered from the adaxial side, similar to the recent *Araucaria*. Second, because the *Hirmerella* cone scale is often mentioned when the morphology of the female conifer cone is discussed.

The protracted discussion, particularly animated during the last decades of the 19th and the first decades of this century, was settled by FLORIN. His investigations (1939-1945, 1954) analysed the morphology of the female fructifications of cordaites and extinct and living conifers. He concluded that

the female conifer cone can be interpreted as an inflorescence, and the seminiferous scale as an ovule-bearing short shoot standing in the axil of the bract scale which corresponds with a leaf.

Whereas Palaeozoic conifers still have a short shoot bearing ovules on the tips of its ramifications and usually also sterile scales, recent conifers only have a flat scale which bears ovules on its upper, adaxial side. The Mesozoic is characterized by several types of seminiferous scales which can be regarded as intermediate forms. One such form is the flat scale of *Hirmerella*: outside the part containing the seed, it shows several larger and smaller lobes considered to be derived from sterile scales standing on the ovule-bearing short shoot (TAYLOR 1981).

The wood structure of *Hirmerella*, usually attributed to the genus *Protocupressinoxylon*, is also known.

Hirmerella shoots covered with leaves, cone scales and male cones are the most frequent plant remains in the Odrowaz flora. The lack of damage from transport in water indicates that the trees grew close to the site of their preservation. It can also be assumed that *Hirmerella* belonged to a local plant community, a forest in which it was the dominant species.

***Swedenborgia* sp.**

Only the female cone scales are known from the second conifer occurring in Odrowaz, although its leaves are probably represented by a species of the *Podozamites*-type of leaves which are frequent here. These cone scales, which resemble those of the genus *Swedenborgia*, are very different from those of *Hirmerella* in being elongated and in lacking sterile lobes. The scales are about 15 mm long and have an elongated stalk dividing into five narrow, pointed lobes about 6 mm long. Each lobe shows a circular scar of the detached seed on the adaxial side. Abaxially, the scale shows a fragment of the bract scale; no complete specimen has yet been found. Although the scale of *Swedenborgia* was compared with that of the recent *Cryptomeria* of the Taxodiaceae, *Swedenborgia* is attributed to the family Voltziaceae, as too little is known of other organs of this plant.

There is yet another difference between the cone scales of the two conifers from Odrowaz. The *Hirmerella* scale can be easily separated from the rock; it is leathery and possesses a thick cuticle which is easy to macerate. The scale of *Swedenborgia* sp. is thicker and was probably fleshy; it breaks into small fragments when separated from the rock and is covered with a delicate cuticle.

Palaeoecological conclusions

These differences appear to reflect the environmental conditions more than the affinity between the two plants. The scales, leaves and pollen cones of *Hirmerella* appear to be xeromorphic, and therefore this tree probably grew on a dry and/or sunny habitat. *Swedenborgia* scales are not xeromorphic; if a *Podozamites* leaf actually belonged to this plant, its very thin cuticle indicates that it also was not xeromorphic. So this plant - maybe a tree or shrub - probably grew in a humid, shady place (REYMANOWNA 1991, WCISLO-LURANIEC 1991).

Obviously, inferences about past environments which are based on plant form and structure are not unequivocal. Similar structure may correspond

with more than one type of habitat, e.g. xeromorphism may reflect a dry habitat or strong insolation, but also a saline habitat.

Another possibility is a correspondence with a climate with an annual dry and/or hot season. The xeromorphic leaves of *Hirmerella* may have remained on the tree during the dry season, although the cone scales and leaves of *Swedenborgia* sp., covered with a delicate cuticle, were shed before the dry season and appeared again during the wet season.

The sediment provides evidence for the second possibility, i.e. the presence of a dry season: it contains numerous fragments of charcoal a few mm long, and the pollen spectra include many fragments of carbonized wood tracheids. They must have been a result of forest fires. In addition, some of the plant megafossils appear to be somewhat charred as well.

The suggestion that fires occurred in the *Hirmerella* forest is not confined to Odrowaz. It is interesting to note that both the sediment with *Hirmerella* in Franconia (GOTHAN 1914) and the *Hirmerella* flora from Wales (HARRIS 1957) contain abundant charcoal. Apparently, forest fires were characteristic for the plant community with *Hirmerella*.

Today, fire is associated with a certain type of climate. According to KORNAS & MEDWECKA-KORNAS (1986) fire "is most frequent in variable climates, subequatorial and subtropical in which the rainy season favours a relatively abundant development of plants, and the dry season causes their drying out and accumulation of large amounts of easily inflammable material. Though, fire is also known in the temperate zone, particularly in conifer forests. It is absent only in continuously humid climates, where the vegetation cannot catch fire, and in very dry ones, where the plant cover is so loose that the fire when started cannot spread".

When determining plants of a fossil flora it is always tempting not to be satisfied with their stratigraphical value, but to try and find out more about the plants themselves, about their environment and the plant communities in which they lived. Although such inferences are associated with a margin of error, they nevertheless shed additional light on ancient plants and their surroundings and make the study of fossil plants even more exciting. Confronting our opinions on the environment with those made by geologists based on the study of the rocks should verify our findings to some extent.

Acknowledgements

I would like to thank Mr. A. PACHONSKI for the photographs and Mgr. M. VEREY for help with the computer.

References

- FLORIN, R. 1938-1945. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. I-VIII. - Palaeontogr., B, **92**: 1-729. - Stuttgart.
- " - 1954. The female reproductive organs of Conifers and Taxads. - Biol. Rev., **29**: 367-389. - Cambridge.
- GOTHAN, W. 1914. Die unterliassische (rhätische) Flora der Umgegend von Nürnberg. - Abh. Naturforsch. Ges. Nürnberg, **19**: 89-186. - Nürnberg.
- HARRIS, T.M. 1957. A Liasso-Rhaetic flora in South Wales. - Proc. Roy. Soc. London, B, **174**: 289-308. - London.
- JUNG, W.W. 1968. *Hirmerella münsteri* (SCHENK) JUNG nov.comb., eine bedeutende Konifere des Mesozoikums. - Palaeontogr., B, **122**: 55-93. - Stuttgart.

- KORNAS, J. & MEDWECKA-KORNAS, A. 1986. Geografia roślin. - 528 pp. - Warszawa (PWN).
- REYMANOWNA, M. 1991. Are developing ovules and seeds of Mesozoic Gymnosperms protected against the environment? - In: Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Extended Abstracts. Contrib. from the Paleont. Mus., Univ. of Oslo, **364**: 1-2. - Oslo.
- TAYLOR, T.N. 1981. Paleobotany. An Introduction to Fossil Plant Biology. - 589 pp. - New York (Mc Graw-Hill).
- WCISLO-LURANIEC, E. 1992. The Flora from Odrowaz in Poland - a typical Lower Liassic European Flora. - Palaeovegetational development in Europe. Proc. Pan - Europ. Palaeobot. Conf. Vienna 1991.
- ZIAJA, J. 1992. The Lower Liassic microflora from Odrowaz in Poland. - Palaeovegetational development in Europe. Proc. Pan - Europ. Palaeobot. Conf. Vienna 1991.

Plate 1

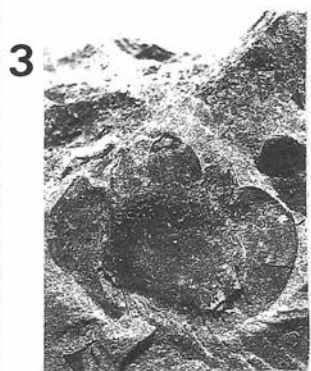
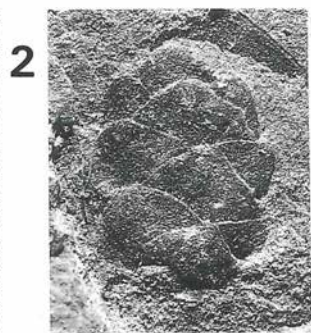
Hirmerella muensteri (SCHENK) JUNG

Fig. 1 Shoot, 3 : 1

Fig. 2 Male cone, about 7 : 1

Fig. 3 Semiferous scale from adaxial side, 3 : 1

Fig. 4 *Swedenborgia* sp., cone scale from abaxial side showing fragment of bract scale, 3,5 : 1



Earliest Upper Cretaceous palynomorphs of basal (transgressive) strata in the Blansko Graben (Moravia, Czechoslovakia)

Marcela SVOBODOVA

Geological Institute of the Academy of Sciences, Rozvojova 135, CS - 16500 Praha 6, CSFR

with 2 figures, 1 table, and 1 plate

Introduction

Associations of palynomorphs of Cenomanian and/ or Albian (?) age have recently been obtained from transgressive sequences of four boreholes drilled in the Blansko Graben (the boreholes V-127, V-134, V-135 on the hills between the villages Spesov and Dolni Lhota at Blansko, and the borehole OK - 2 at Rudka village near Kunstat, a well - known macroflora locality



fig. 1: Map of the Bohemian Cretaceous Basin showing the boreholes studied. 1 - boreholes V-127, V-134, V-135, 2 - borehole OK-2; hatched the area under investigation.

(figs. 1,2). Mid-Cretaceous strata were deposited in a tectonic basin, as indicated by lateral and vertical facies changes as well as the distribution of the fauna, flora and trace fossils (CECH & SVOBODA in press). The sedimentary rocks can be correlated with three formations - the lowermost Peruc Formation is overlain by the Korycany and Bila Hora Formations. The smallest lithological units A-L have been distinguished within the Peruc (A-H) and Korycany (I-L) Formations.

Palynological characteristics

The examined samples represent a wide variety of lithological types, ranging from fine-grained sandstone to coal, and include continental, transitional and shallow water marine sediments. Plant microfossils have been obtained from all lithological types (tab.1), although the gray micaceous claystone (siltstone) has generally yielded the best preserved and most diverse assemblages.

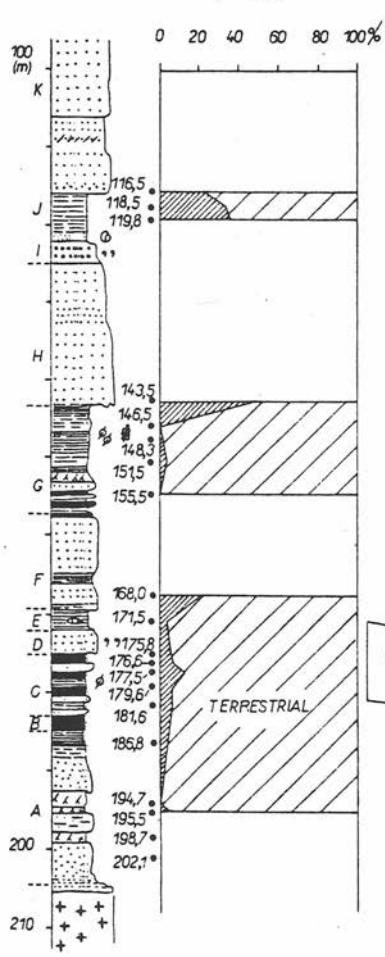
Korycany Formation

Resistent plant microfossils of the units I (V-134) and J (fig. 2, tab. 1) have been obtained from boreholes V-127, 134 and OK-2. In the assemblage of V-127 and V-134 the spores of the ferns *Gleicheniaceae* (*Gleicheniidites senonicus*, *Ornamentifera granulata*) and *Cyatheaceae* (*Deltoidospora minor*) and mosses *Stereisporites antiquasporites* prevail, while the *Lycopodiaceae* (*Retitriletes* spp.) occur rarely. The marine microplankton is less abundant here (in contrast to borehole OK-2), and is often corroded or fragmentary; both basic groups are equally represented (*Hystrichokolpoma* sp., *Micrhystridium inconspicuum*, *Veryhachium hyalodermum*, and *Pterospermopsis* sp.). The above-mentioned unit J can be compared with the unit J in borehole OK-2, depth 52,4 m, where the microplankton is better preserved and more abundant and forms the main part of the palynospectrum (more than 70%). The characteristic species in this interval are *Canningia attadalica*, *Subtilisphaera* cf. *perlucida*, *Dingodinium* sp., *Hystrichokolpoma* sp., among the acritarchs *Micrhystridium rhopalicum* and *M.* cf. *densispinum* and the linings of foraminifers. The rare angiosperm pollen in marine sediments include tricolporates with smooth sculpture (*Psilatricolporites complanatus*), the tricolporoidate *Tricolporoidites subtilis*, the reticulate tricolpate *Tricolpites nemejci* and brevaxones from the group Normapollis (*Complexiopollis vulgaris*).

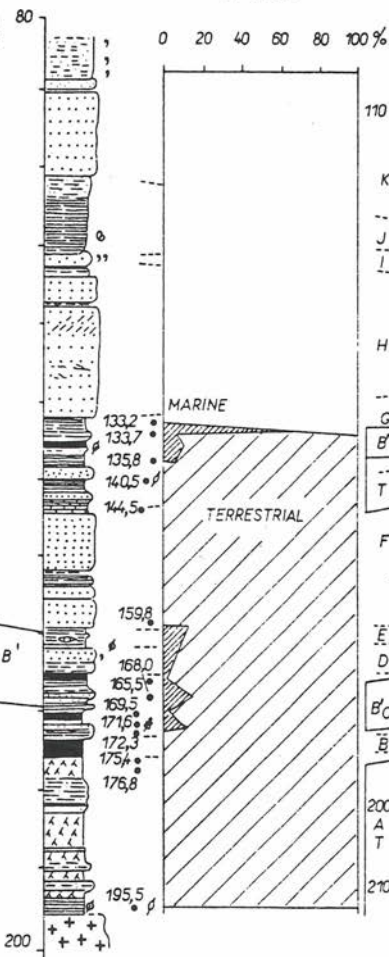
Unit I - a thin bed of glauconitic clayey sandstone known as the "Exogyra Bed" - is used as a marker horizon for correlation of sediments of the Peruc and Korycany Formations in both SE and NW parts of the Blansko Graben. A rich macrofauna has been recognized in mudstone at the base of unit J in boreholes V-127, 134 and 135 (SE part of the Blansko Graben). In borehole V-127, for example, *Inoceramus* (?*Mytiloides*) *crippsi* MANTELL was found at a depth of 12,8 m (CECH, personal communication).

fig. 2: Sections in Blansko Graben with distribution of palynomorphs of terrestrial and marine origin, macrofauna and macroflora. 1 - *Platanus* sp., 2 - *Myrtophyllum angustum* (VEL.) KNOBLOCH, 3 - *Gleichenia* sp., 4 - terrestrial layers, 5 - brackish layers, 6 - marine layers, 7 - glauconite, 8 - pyrite nodules, 9 - macrofauna, 10 - unit, 11 - samples with plant microfossils, 12 - carbonized roots, 13 - samples without microfossils, 14 - conglomerate, 15 - sandstone, 16 - claystone, 17 - coal; A-H Peruc Formation, I-L Korycany Formation.

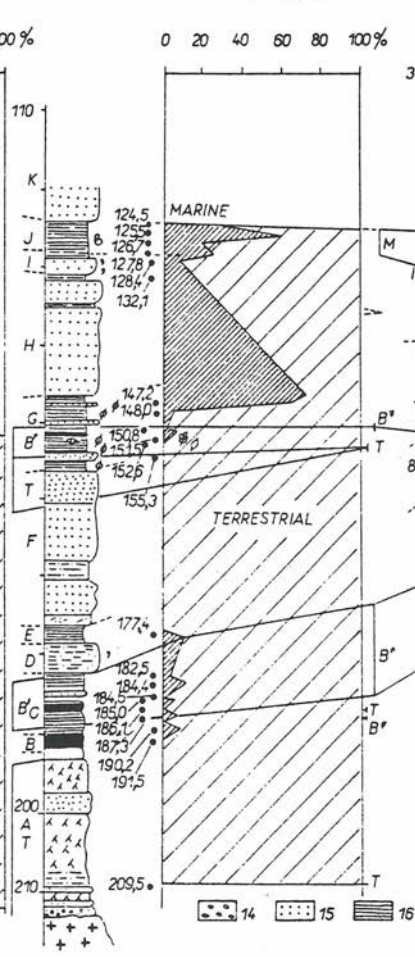
V-127



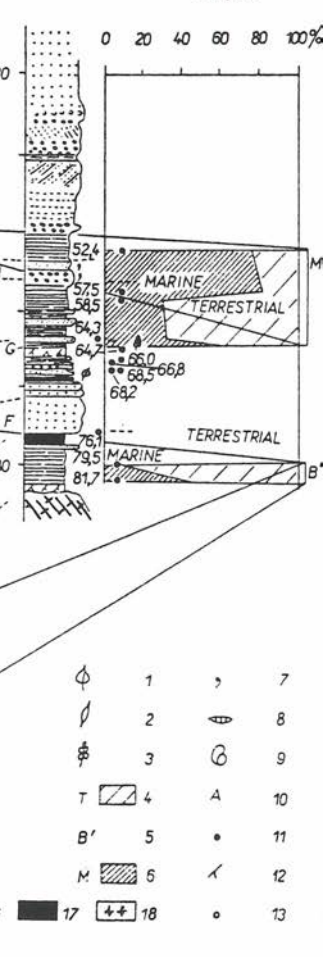
V-135



V-134



OK-2



φ	1	∩	7
∩	2	∩	8
φ	3	⊙	9
T	4	A	10
B'	5	•	11
M	6	∩	12
+	13	•	13

Peruc Formation

The main difference between the Korycany and the upper part of the Peruc Formation lies in the state of preservation of sporomorphs. Palynomorphs recovered from the Korycany Formation samples are rare and poorly preserved versus those from the Peruc Formation; the latter are generally well preserved and more abundant and diversified, long-ranging spores of the families Gleicheniaceae and Cyatheaceae, rarely monolete *Laevigatosporites ovatus* are present. Interesting is the occurrence of monolete spores of the family Schizaeaceae - *Corniculatisporites bolchovitineae* (V-135) and *Corniculatisporites* cf. *virgatus* (V-134), described by JUHASZ (1977) from the Albian of Hungary and by KUVAEVA (1972) from the Cenomanian of the Caucasus Mountains; they have not yet been found in the Peruc Formation. Representatives of the Pinaceae (genus *Alisporites* sp. and *Phyllocladidites* sp.) are abundant. The fact that they prevail over the pollen of the family Taxodiaceae, which characterizes swamp vegetation, indicates drier milieu. Among the angiosperms striate forms (*Striatopollis* cf. *paraneus*) are rare, and reticulate tricolpates (*Tricolpites micromunus*, *Retitricolpites* sp.) as well as tetrachotomosulcate (*Asteropollis asteroides*) and mainly tricolporoid pollen (*Tricolporoidites subtilis*) are present. The latter is known from the upper claystones of the Peruc Formation in NW Bohemia. Dinocysts prevail in the upper part of the marine assemblage of unit G; they include *Florentinia deanei*, *Odontochitina operculata* and *Oligosphaeridium tubiferum*, and represent 40-60% of the palynospectra in the highest part of unit G, 5-10% in the lower part of this unit (V-27, 134, 135). Most of the dinocysts are fragmentary and poorly preserved, which suggests transportation or disturbed sedimentation. Very remarkable is the occurrence of scolecodonts (e.g. cf. *Anisoceratites weidmani*), which are rare in Cretaceous deposits, in borehole V-135. The lowermost part of unit G (V-127-155,5 m, V-135-140,5 and 144,5 m, V-134-152,6 and 155,3 m), where no traces of marine plankton have been recovered, is characterized by terrestrial sporomorphs and gymnosperms; the latter include the families Pinaceae and Caytoniaceae (*Vitreisporites pallidus*) as well as Cycadaceae (*Ginkgocycadophytus nitidus*). Polyplicate sporomorphs of the Ephedraceae (*Equisetosporites* cf. *multicostatus*) are rare. Trilete spores of the Schizaeaceae (*Appendicisporites cristatus*) and Lycopodiaceae (*Retitriteles austroclavatidites*), which also occur there, characterize a warmer and more humid climate than in the upper part of unit G. No angiosperms have been identified in unit G of borehole V-135, and reticulate tricolpate *Retitricolpites* sp. and tricolporate pollen grains of *Perucipollis minutus* appear in boreholes V-127 and 134.

Plant macrofossils of *Gleichenia* sp. and *Myrtophyllum angustum* were recorded in borehole V-135, while *Platanus* sp. and *Drynaria* sp. were found in borehole V-134 (KNOBLOCH, personal communication).

The assemblage changes in units C-E in all boreholes here, marine microplankton consisting of the group Acritarcha sporadically appears (about 5-10%). This indicates a limited marine influence, with continental sedimentation. The numerous representatives of swamp vegetation of the family Taxodiaceae, which probably grew in the vicinity of shores, is significant. The many ferns in these assemblages also indicate a more humid setting, probably a swamp environment. Among angiosperms, tricolporoid pollen of *Tricolporoidites subtilis* and *Cupuliferoideaepollenites* aff. *C. parvulus* as well as several species of tricolpates (*Tricolpites vulgaris*, *T. nemejci*, *Retitricolpites* sp.) and one tricolporate (*Psilatricolporites complanatus*) appear.

The columellar monosulcates, such as *Clavatipollenites hughesii*, known from the Barremian - Early Cenomanian deposits, are rare. Stratigraphically interesting is the occurrence of the species "*Tricolporopollenites*" aff. *T. triangulus* GROOT et al., which characterizes the upper subzone II-B, lower Upper Albian (?) in the Potomac-Raritan Formation (U.S.A.); other reticulate tricolpates have been observed in the lower part of the units C to A. Also present are some Albian spores such as *Tigrisporites scurrandus*, described from the Late Albian - ? Cenomanian of the Colorado Group, Central Alberta by NORRIS (1967), *Cicatricosporites phaseolus*, known from the Albian deposits of North America and Hungary (JUHASZ, 1983) and *Contignisporites* sp. and *Klukisporites* sp. Small tricolpates (about 8 μm in size), either smooth or of reticulate sculpture and known from the Albian to Early Cenomanian - LAING (1975) have been obtained from the oldest unit (A). A tricolpate (*Rousea georgensis* (BRENNER) DETTMANN) was recorded at a depth of 195,5 m in borehole V-135. This taxon is known from the sediments of the Middle Albian to the Cenomanian of North America and Australia (BRENNER, 1963, SRIVASTAVA, 1975, DETTMANN, 1973). WOLFE, DOYLE & PAGE (1975) described this species from the Potomac-Raritan Formation as "*Retitricolpites*" *georgensis* from the middle subzone II-B, upper Middle Albian. Another significant angiosperm, the monocolpate *Retimonocolpites dividuus* PIERCE, known from the Albian, Potomac Group, Delaware has been recovered in terrestrial sediments at a depth of 191,5 m in borehole V-134.

Conclusions

Plant microfossils from the Korycany Formation (I-L units) characterize the presence of the diversified microplankton and primitive angiosperm brevaxones of the group Normapolles (*Complexiopollis vulgaris*). The transitional part of the Peruc Formation (B-H) provides a wide spectrum of the spores and pollen grains, very often newly observed. The above-mentioned occurrence of spores, gymnosperms and especially angiosperms suggests that the continental deposits of unit A in boreholes V-134 and V-135 in the Blansko Graben differ in age from the Peruc deposits of the Bohemian Cretaceous Basin, situated more westward (SVOBODA, 1988, 1990). They are older and probably belong to the ? Late Albian or Early Cenomanian. Some microfossils can be compared with those found by VAVRDOVA (in press) in argillaceous sequences of Albian/ Cenomanian age of the Stramberk Limestone (the Silesian unit at the western part of West Carpathia). The deposits of the Blansko Graben could be a transitional area between the Czech and Carpathian Cretaceous.

References

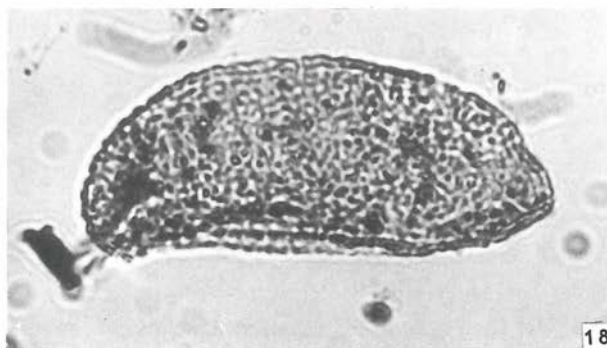
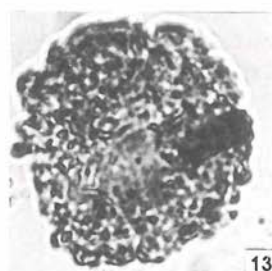
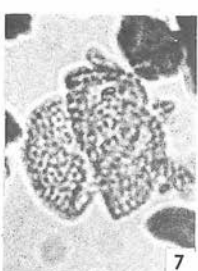
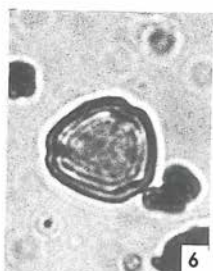
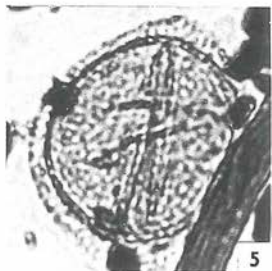
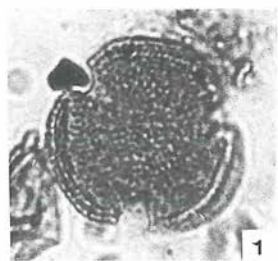
- BRENNER, G.J. 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. - Maryland Dept. Geol. Mines Water Resources, Bull., **27**: 1-125. - Baltimore.
- CECH, S. & SVOBODA, M. (in press). Mid-Cretaceous in the Blansko Graben.
- DETTMANN, M. 1973. Angiospermous pollen from Albian to Turonian sediments of Eastern Australia. - Spec. Publ. geol. Soc. Austr., **4**: 3-34. - Canberra.
- JUHASZ, M. 1977. Monoleted spores of Schizaeaceae from Hungarian Albian deposits. - Acta Biol. Szeged, **23**, 1-4:19-38. - Szeged.

- JUHASZ, M. 1983. Palynostratigraphic zonation of the Transdanubian Middle Cretaceous. - *Acta Geol. Hung.*, **26**, 1-2: 41-68. - Budapest.
- KUVAEVA, S.B. 1973. Spores of a new genus *Corniculatisporites* from Cretaceous deposits of the Caucasus and the Crimea. - *J. Palynol.* (India), **7**. - Lucknow.
- LAING, J.F. 1975. Mid-Cretaceous angiosperm pollen from Southern England and Northern France. - *Palaeont.*, **18** (4): 775-808. - London.
- NORRIS, G. 1967. Spores and pollen from the lower Colorado Group (Albian-Cenomanian) of central Alberta. - *Palaeontogr.*, **B**, **120**: 72-115. - Stuttgart.
- SRIVASTAVA, S.K. 1975. Microspores from the Fredericksburgh Group (Albian) of the Southern United States. - *Paléobiol. continent.*, **VI**, 2: 1-119. - Montpellier.
- SVOBODOVA, M. 1988. New information on the Cenomanian palynomorphs from the NW Bohemia. - *Cas. Mineral. Geol.*, **33**, 4: 371-380. - Praha.
- " - 1990. Paleofloristic changes and facial differentiation during Cenomanian sedimentation in the SW part of the Bohemian Cretaceous Basin. - *Proc. Symp. "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary"*, 1989: 55-65 - Praha.
- VAVRDOVA, M. (in press). Succession of associations of plant microfossils in the pelitic sequences of Cretaceous (? Valanginian to earliest Cenomanian) age in the vicinity of Stramberk.
- WOLFE, J. A., DOYLE, J. A. & PAGE, V. M. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: paleobotany. - *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **62**: 801-824. - Saint Louis.

Plate 1

- fig. 1 *Retitricolpites nemejci* (PACLTOVA) LANG, V-134, depth 151,5 m
 fig. 2 *Psilatricolporites* sp. A., V-127, depth 148,3 m
 fig. 3 cf. "*Tricolporopollenites*" *triangulus* GROOT et al., OK-2, depth 58,7 m
 fig. 4 "*Tricolporopollenites*" *distinctus* GROOT & PENNY, OK-2, depth 58,7 m
 fig. 5 *Liliacidites rotundus* (KEMP) LAING, V-134, depth 191,5 m
 fig. 6 *Psilatricolporites complanatus* LAING, V-134, depth 191,5 m
 fig. 7 *Tricolpites micromunus* (GROOT & PENNY) BURGER, V-134, depth 132,1 m
 fig. 8 *Tricolporoidites subtilis* PACLTOVA, V-134, depth 190,2 m
 fig. 9 *Clavatipollenites hughesii* COUPER, V-134, depth 151,5 m
 fig. 10 *Retitricolpites georgensis* BRENNER, V-135, depth 195,5 m
 fig. 11 *Retitricolpites exiguiexemplum* LAING, V-134, depth 132,1 m
 fig. 12 *Psilatricolpites rectilatus* LAING, V-134, depth 151,5 m
 fig. 13 *Cerebropollenites mesozoicus* (COUPER) NILSSON, OK-2, depth 79,5 m
 fig. 14 *Striatopollis* cf. *paraneus* (NORRIS) SINGH, V-134, depth 132,1 m
 fig. 15 *Asteropollis asteroides* HEDLUND & NORRIS, V-134, depth 132,1 m
 fig. 16 *Eucommiidites minor* GROOT & PENNY, V-134, depth 132,1 m
 fig. 17 ? elateroid pollen gen. et sp. indet., V-134, depth 151,5 m
 fig. 18 *Microfoveosporites surensis* JUHASZ, OK-2, depth 79,5 m

Illustrated specimens are deposited in the author's collection. All lightmicrographs x 1000. Photographs by M. SVOBODA.



tab. 1: Distribution of selected species of spores, pollen and microplankton in lithological units in boreholes V-127, V-134, V-135 and OK-2. 0 = 1 specimen, x = 2-20, + = 21-50, ● = 51-100, ●● = more than 100 specimens.

Developpement des flores dans le Jurassique moyen de l'Ukraine et de la Sibérie: un aspect comparatif

Yuriy, V. TESLENKO

Institut des Sciences géologiques, Académie des Sciences d'Ukraine, Kiev, Ukraine

Introduction

Pendant le Jurassique moyen les territoires comparés appartenaient à des phytochories différentes, à savoir: les régions paléofloristiques Européenne-Sinienne et Sibérienne (VAKHRAMEYEV, 1985).

La première était caractérisée par le developpement de plantes des types tropical et subtropical qui appartenaient à des taxons différentes de filicinées thermophiles, y compris arborescentes, ainsi qu'aux gymnospermes des ordres Bennettiales et Cycadales. La famille Cheirolepidiaceae était typique des formations conifères forestières. Quelques représentants des ordres Ginkgoales (genres *Ginkgo*, *Ginkgodium*, *Pseudotorrellia* et d'autres) et Coniferales (genres *Podozamites*, *Taxocladus* et d'autres) croissaient dans des niches écologiques isolées.

La région Sibérienne était recouverte par des forêts de conifères-ginkgoales avec la prédominance des ordres Ginkgoales (genres *Ginkgo*, *Sphenobaiera*), Czekanowskiales (genres *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*), Coniferales (genres *Podozamites*, etc.). De vastes superficies très humides étaient occupées par des peuplement à lycopodes et filicinées parmi lesquelles les plus nombreuses étaient *Coniopteris hymenophylloides*, *Cladophlebis williamsonii*, etc.

Le développement des végétations de ces deux régions a progressé d'une manière parallèle mais plutôt autonome. Cependant, durant le Jurassique moyen, d'importants changements climatiques ont eu lieu. Ces changements ont influencé les territoires des deux phytochories comparées et ont provoqué simultanément des modifications des flores dans chacune.

Le changement climatique a été commun et synchrone pour les deux phytochories. Celui-ci a eu lieu avant le Jurassique moyen, notamment à l'âge Tarditoarcien. Les renseignements paléobotaniques, palynologiques y compris, ont détecté à ce moment-là en Ukraine, sur les lignes de partage des eaux, une accélération du développement des conifères xérophiles de la famille Cheirolepidiaceae. On a signalé leur progression à l'intérieur de la région Sibérienne (TESLENKO, 1970, ILYINA, 1985), où ils étaient absents auparavant. En outre, plusieurs filicinées thermophiles de la région Européenne-Sinienne ont pénétré en Sibérie. L'élévation de la température, combinée avec la formation de zones très humides dans les plaines lacustres et alluviales, ont créé une ambiance favorable pour l'expansion de ces filicinées vers le Nord. Ainsi, dans les deux phytochories s'observe une aridisation de la flore des terrains asséchés, localisés sur les lignes de partage des eaux. D'autre part, l'élévation de la température a modifié l'apparence et la composition des "maquis" de filicinées au moins dans les localités méridionales de la Sibérie (TESLENKO, 1970). En même temps, on doit signaler, dans la flore des versants, la présence de plusieurs taxons des ordres Bennettiales, Cycadales et des représentants méridionaux de l'ordre Ginkgoales (genre *Ginkgodium*).

La flore aalénienne de l'Ukraine

La flore aalénienne de l'Ukraine a été étudiée plus spécialement en Crimée montagneuse (TESLENKO & YANOVSKAYA, 1990 b). Celle-ci était représentée par des formations forestières de conifères de la famille Cheirolepidiaceae sur les lignes de partage des eaux, et par des peuplements de fougères des familles Matoniaceae, Dipteridaceae, Gleicheniaceae avec des espèces subtropicales du genre *Coniopteris*, etc. dans les zones très humides des plaines lacustres et alluviales et sur le littoral. Les hauteurs entourant les plaines étaient recouverts de forêts de gymnospermes à feuilles rigides notamment Bennettiales et Cycadales. Les représentants de la famille Ginkgoaceae (genre *Pseudotorellia*, *Ginkgodium*) étaient plutôt rares ainsi que certaines Coniferales (genre *Podozamites*). La flore aalénienne de l'Ukraine n'a pas subi d'importantes restructurations, ce qui indique que le climat subtropical avec une aridité assez élevée a persisté.

La flore aalénienne de la région Sibérienne

La flore aalénienne de la région Sibérienne est remarquable par la disparition des allochtones Tarditoarciens qui étaient venus des localités subtropicales de la région Européenne-Sinienne, aussi bien que des Cheirolepidiaceae qui constituaient des forêts de conifères sur les lignes de partage des eaux. Cependant, il y a de rares exceptions (*Hausmannia*, *Anomozamites*, *Ferganiella*).

La flore bajocienne de la région Sibérienne

A l'âge Bajocien tous les vestiges susmentionnés ont disparu. Ce phénomène a été provoqué par un refroidissement important du climat, suivi d'une augmentation de l'humidité. Sur les lignes, peu élevées, de partage des eaux de vastes forêts de conifères et Ginkgoales ont été formées, et dans les immenses plaines lacustres et alluviales des "maquis" des filicinées ont apparu avec (ce qui est typique pour la Sibérie) une combinaison des espèces des genres *Coniopteris*, *Raphaelia* et *Cladophlebis*.

Une composition systématique assez pauvre et l'absence des taxons exotiques caractérisent la flore Sibérienne non seulement au Bajocien, mais aussi durant la plupart du Bathonien.

La flore bajocienne de l'Ukraine

La flore bajocienne de l'Ukraine, elle aussi, a été influencée par un certain refroidissement. Ce phénomène a été reconnu grâce à l'étude des empreintes de plantes en Crimée montagneuse ainsi que par l'analyse de matériels palynologiques raménés du territoire entier de l'Ukraine. Deux zones botaniques et climatiques ont été formées ici (TESLENKO & YANOVSKAYA, 1990 a). La zone méridionale incorporait les localités du Sud et de l'Ouest de l'Ukraine. Elle était caractérisée par les vastes "maquis" de filicinées associées avec maints taxons thermophiles, représentant une transition de la flore aalénienne. Sur les lignes de partage des eaux on constate la réduction des superficies occupées par la famille Cheirolepidiaceae et l'apparition d'un nouveau groupe Pinaceae-Podocarpaceae (?). Quant à la flore des versants, on y observe, à côté des Cycadophyta, des Ginkgoales, Czekanowskiales et Podozamitaceae. Dans la

zone septentrionales les lignes de partage des eaux étaient recouvertes par les forêts de conifères avec prédominance de la famille des Pinaceae, à laquelle s'ajoutent des représentants des Podocarpaceae (?), Sciadopytiaceae et d'autres. La famille des Cheirolepidiaceae y était pratiquement absente. La flore des versants était la même que dans la zone méridionale. En ce qui concerne les marais de fougères, le pourcentage des filicinées thermophiles y était inférieur à celui des localités méridionales. On constate la présence en nombre considérable du genre *Coniopteris* et de la famille Osmundaceae.

Ainsi, le refroidissement et l'humidification du climat qui avaient commencé en Sibérie à l'Aalénien et ensuite avaient atteint leur point culminant au Bajocien, ont influencé également la végétation de l'Ukraine. Cependant, cette influence n'a eu lieu qu'au Bajocien et de façon atténuée. La végétation qui y avait été formée a existé presque jusqu'à la fin du Bathonien, c'est à dire jusqu'au prochain changement des conditions climatiques.

La flore bathonienne-callovienne du bassin du Donets

La flore bathonienne-callovienne du bassin du Donets (STANISLAVSKY, 1957) témoigne d'une nouvelle phase d'élévation de la température et de l'assèchement du climat. De nouveau on constate le développement sur les lignes de partage des eaux des conifères xérophiles de la famille Cheirolepidiaceae. Ce phénomène a été corroboré par des empreintes de pousses ainsi que par l'augmentation de la teneur en pollen du genre *Classopollis*. Quant à la végétation des versants, à côté des nombreux Cycadophyta, on y constate la participation des représentants méridionaux de la famille Ginkgoaceae (genre *Ginkgodium*). Cependant, les taxons *Czekanowskia*, *Podozamites*, etc. étaient également présents, ces taxons étant abondants dans les flores Sibériennes. Dans les marais à Filicales de nombreux taxons de filicinées thermophiles étaient prédominants.

Une élévation de la température accompagnée d'une aridisation du climat ont été signalées dans la flore callovienne de l'Ukraine et de la Sibérie. D'après les données palynologiques, une augmentation continue du rôle des Cheirolepidiaceae s'observe dans la flore callovienne. Les groupes susmentionnés sont devenus prédominants à l'Oxfordien.

References bibliographiques

- VAKHRAMEYEV, V.A. 1985. Fitogeografiya, paleoklimaty i polojeniy materikov v mezozoye.- Vestnik Akad. nauk SSSR, 3: 125-133.- Moskva.
- ILYINA, V.I. 1985. Palinolohiya youry Sibiri.- 237 p.- Moskva.
- TESLENKO, Y.V. 1970. Stratigrafiya i flora yourskich otlojeniy Zapadnoy i Youznoy Sibiri i Tuvy.- 270 p.- Moskva.
- TESLENKO, Y.V. & YANOVSKAYA, G.G. 1990 a. Rastitelnyie zony na Oukraine v bayos-batskoye vremya.- Tektonika i stratigrafia, 31: 53-55.- Kiev.
- " - . 1990 b. Sredneyourskaya flora Gornogo Kryma.- 160 p.- Kiev.

Early Cretaceous palynoflora of the Ukraine

Margarita VORONOVA

Institute of Geological Sciences, Ukrainian Academy of Sciences, Chkalov str. 55-B, 252054 Kiev, Ukraine

Introduction

Early Cretaceous deposits are widely distributed over the territory of the Ukraine and represent all the stages of this Cretaceous system division. They extend to the surface only over limited territories of the Mountainous Crimea, Dobrudzha foredeep, Donbass and the Ukrainian crystalline massif. With regard to the other territories, the above deposits are known from boreholes at different depths.

Berriasian

Berriasian deposits of the Mountainous Crimea are marly clays and calcareous sandstones. Their age corresponds to two ammonitic zones of the stage. On the basis of palynologic studies, two quite different spore/pollen complexes have been established (KOUVAEVA & YANIN 1973). The early Berriasian is characterized by a predominance of *Classopollis* pollen grains (up to 90-95 %). Among Schizaeaceae there are forms with ribbed exines and others. Whereas the Early Berriasian is distinguished by the appearance of ribbed forms (p. *Cicatricosisporites*), in the Late Barremian flora a more broad variety of forms is represented (p. *Cicatriporites*, *Appendicisporites*).

Berriasian deposits of the Dnieper-Donetz depression are gray and greenish-gray sandy clays. They include Lycopsidea, Matoniaceae, and Schizaeaceae spores. Pollen of Bennettitaceae, Podocarpaceae, and Pinaceae are found, and *Classopollis* pollen makes up 10-15 %. A great similarity is noticed between the Berriasian palynoflora of the Dnieper-Donetz depression and that of the North-German depression DÖRING 1966, DÖRHÖFER & NORRIS 1977). The dominance of *Classopollis* indicates the similarity of the pollen spectrums of the Mountainous Crimea with those of the southern territories of France and England (VAHRAMEEV & KOTOVA 1980, DÖRHÖFER & NORRIS 1977).

Valanginian

Valanginian deposits are broadly extended in the Mountainous Crimea, in the external zones of the Pre-Carpathian and Lvov-Lublin troughs, and in the northwestern part of the Dnieper-Donetz depression. The spore/pollen complex from the southern zone of the Ukraine (Mountainous Crimea) shows a great variety of Schizaeaceae genera *Trilobosporites*, *Cicatricosisporites*, and *Appendicisporites*. Among Gymnospermae (*Classopollis*) accounts for as above, up to 60 %; this indicates arid and semiarid climate conditions. Caytoniaceae, Ginkgoaceae and Pinaceae grains are also present here. Spore/pollen complexes of the South of France (VAHRAMEEV & KOTOVA 1980) are compatible with those of the southern Ukraine and Caucasus.

Valanginian spore/pollen complexes of the northern part of the Ukraine abound with Lycopsidea spores; Schizaeaceae prevail (about 50 species,

among them 22 with ribbed exines), and there are a great number of Lycopodiaceae, Selaginellaceae and Polypodiaceae as well. The presence of the latter indicates coastal lowland sedimentation conditions of the deposits containing these palynomorphs. Gymnospermae are represented by the pollen of Podocarpaceae, Bennettitaceae, and Pinaceae. *Classopollis* pollen is scarce. Such a palynoflora character allows a general correlation of the Dnieper-Donetz depression spore/ pollen complexes with those from the top bench of the infra-Valanginian marine brackish-water series from the Polish depression. The temperate, humid subtropical climate of this time was probably favourable to the development of different Lycopsida and Pteropsida.

Hauterivian

Hauterivian deposits in the South of the Ukraine are revealed within the Mountainous and Flat Crimea along the southwestern slope of the Dobrudzha foredeep in shallow- and deep-water facies. In the North they are in general continental deposits. Hauterivian spore/ pollen spectrums from the Dnieper-Donetz depression differ from those of the southern regions in their pollen composition of Gymnospermae. *Classopollis* is almost absent here, but there are Pinaceae, Podocarpaceae, Ginkgoaceae and Caytoniaceae pollens.

On the whole - for the northern as well as for the southern zone - a great species variability of *Trilobosporites*, *Lygodiumsporites*, *Cicatricosisporites* and other genera is observed.

Barremian

Barremian deposits are revealed in the Dnieper-Donetz depression, Ukrainian shield, Pricernomorion (Black-Sea) depression, Crimea, Dniester-Prout interfluve; they are represented by different lithological formations, in which two spore/ pollen complexes have been established: Early- and Late Barremian. The Early Barremian complex has different spores of Schizaeaceae (pp. *Gleicheniidites*, *Ornamentifera*, *Plicifera*), Dicksoniaceae (p. *Concavisporites*), Matoniaceae (p. *Matoniosporites*). Gymnospermae occur as a small quantity of invariable pollen grains and a certain species variability within Pinaceae and Podocarpaceae.

The Late Barremian spore/ pollen complex is also characterized by a variety of Schizaeaceae spores (pp. *Lygodiumsporites*, *Trilobosporites*, *Appendicisporites*, *Cicatricosisporites*, and, especially, p. *Pilosisporites*); other spores also occur quite regularly. Occasionally, isolated Angiospermae spores of the *Clavatipollenisporites* type are found.

Spore/ pollen compositions in Barremian complexes of the southern and northern regions of the Ukraine differ slightly. In the southern region, however, the percentage of *Classopollis* pollen reaches up to 40 %; Caytoniaceae, Podocarpaceae, Ginkgoaceae, and Cupressaceae are also encountered.

Aptian

The Aptian age in the South of the Ukraine, Crimea, and Dniester-Prout interfluve was marked with a large transgression. In the Aptian spore/ pollen

complex of the Crimea, Gleicheniaceae (pp. Plicifera, Clavifera, *Gleicheniidites*) dominated; there are also spores, identified as Schizaeaceae, Matoniaceae, Dicksoniaceae, Lycopodiaceae, and Selaginellaceae. Pinaceae prevail among pollens of Gymnospermae, with few *Classopollis*, Caytoniaceae, Podocarpaceae, Gnetaceae, and Angiospermae are encountered.

In the North, within the Dnieper-Donetz depression, the Aptian spore/ pollen complexes exhibit many different Gleicheniaceae. They reach their quantitative maximum (60-80 %) and their greatest species difference (22 species) here. Some variability is noticed among Gymnospermae pollen, namely an appreciable increase of Pinaceae. Among Angiospermae, monocolpate and tricolpate grains are found.

A comparison of the spore/ pollen complexes from different regions of the Ukraine with those from some territories of the European continent (Poland, Germany, France, Netherlands, Rumania, Hungary, Yugoslavia) revealed a similar systematic composition.

Albian

Albian stage deposits are widely extended over the whole territory of the Ukraine, although within some areas these sections are not always stratigraphically complete. This can be explained by certain peculiar tectonic conditions at the time of the Albian-Cenomanian transgression, expanding from the South.

In Albian spore/ pollen complexes of the northern and southern part of the Ukraine, decreasing quantities of Gleicheniaceae (35 %) and Podocarpaceae are typical, while the quantity of Pinaceae remains approximately the same. A common feature for these complexes is the presence of Angiospermae pollen.

Concluding remarks

After comparing species composition of the spore/ pollen complexes found in continental deposits with those from rocks (dated by marine fauna, including the stratotypical sequence of Lower Cretaceous stages), it became possible to provide standard spore/ pollen complexes. Their succession provides a reliable criterion for continental mass subdivision and for their correlation with the units of the geostatigraphical scale.

A comparison of the spore/ pollen complexes defined in isochronous formations from different regions of the East-European platform indicates that the complexes from southern regions of the Ukraine are similar only to those from regions near the Mediterranean. Spore/ pollen complexes from the northern part of the Ukraine correlate with those from central to northern regions of the platform. The presence of two types of complexes demonstrates the existence of two pollen flora types reflecting northern and southern latitudinal zones of the European palaeofloristic provinces. Taking into account the palynofloristic reconstruction in its historical-geological succession, it became possible to recognize the climatic changes from tropical-subtropical in the Berriasian, Valanginian and Hauterivian, to subtropical in the Barremian and Aptian, and to temperate-subtropical in the Albian.

The present review thus allows us to state that the quantity of taxa in Early Cretaceous floras of the European palaeofloristic provinces increased from stage to stage. The greatest taxonomical diversity is observed as follows:

- among Lycopside taxa (84-86 %) - in Valangian, Hauterivian and Barremian floras;
- among Gymnospermae (22-23 %) - in the Berriasian and Albian;
- from the Barremian age on - a gradual increase in the quantity of Angiospermae.

Such a diversity is the result of the increasing quantity of taxa on the genus and species level. The quantity of families remained almost invariable during the Neocomian; only from the end of the Barremian - beginning of the Aptian is an increase of Angiospermae families observed. With regard to the systematic composition, the renewal in the Neocomian is equivalent to 20-25 %, while a somewhat greater percentage of renewal is observed at the end of the Barremian, Aptian and Albian (30-35 %).

Two stages of Early Cretaceous palynofloral development can thus be recognized: the Neocomian and the Barremian-Aptian-Albian.

References

- DÖRING, H. 1966. Die sporenstratigraphische Gliederung der Unterkreide im nördlichen Mitteleuropa.- Abh. Zentr. Geol. Inst., **8**: 61- 78.- Berlin.
- DÖRHÖFER, G. & NORRIS, G. 1977. Discrimination and correlation of the highest Jurassic and Lowest Cretaceous terrestrial palynofloras in North-West Europe. - Palynol., **1**: 79-93.- Houston.
- KOUVAEVA, S.B. & YANIN, B.T. 1973. Palinologicheskaya charakteristika nizhnemelovykh otlozheniy Gornogo Kryma.-Vest Moskow Josunifersitet, **5**: 49-57.- Moskva.
- VAHRAMEEV, V.A. & KOTOVA, I.Z. 1980. Granitza yury i mela v svete palynologicheskikh dannyh.- Izvest. AN SSSR, **2**: 62-69.- Moskva.
- VORONOVA, M.A. 1990. Floristic and Paleoclimatic Changes in the Southern Part of the East European Platform in Early Cretaceous Time.- Proceed. Symp. "Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary" - Prague, 1990: 39-45.- Prague.

Flora from Odrowaz in Poland - a typical Lower Liassic European flora

Elzbieta WCISLO-LURANIEC

Instytut Botaniki PAN im. W. Szafera, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, Poland

with 1 figure, 1 table and 1 plate

Abstract

The present paper provides a list of plants found so far in the Lower Liassic flora from Odrowaz. This is a typical flora of the Lowest Lias of Europe, as understood by HARRIS and VAKHRAMEEV. The Lower Liassic floras of Europe belong to the *Thaumatopteris* Zone. The flora from Odrowaz corresponds with the *Thaumatopteris* flora, which in Europe is very different from Rhaetic floras. The interesting conifer *Hirmerella muensteri*, which occurred in Europe near 50° northern latitude, is also found in Odrowaz.

Introduction

The outcrop Odrowaz, also known as Soltyków, is situated on the northern margin of the Holy Cross Mts. near the town Konskie. This site has exposed sediments of the Lowest Liassic (Lowest Hettangian) which belong to the Zagaje series (PIENKOWSKI & GIERLINSKI 1987). The outcrop Odrowaz is an old brick-pit. During the commercial exploitation, the layer with fossil plants was thrown out on the waste tips and the specimens were collected from them. About 60 km to the east of Odrowaz, near the town of Ostrowiec, there are several Liassic localities whose flora was described a hundred years ago in 1891 and 1892 by the Polish palaeobotanist Marian RACIBORSKI. At that time such floras were regarded as being Rhaetic. In 1928 the fossil flora from the Ostrowiec area was investigated by MAKAREWICZOWNA; she attributed the flora from the locality Gromadzice, which has species in common with Odrowaz, among others, to the Lower Liassic.

The flora from Odrowaz

There are not many taxa in the flora from Odrowaz. The list of plants found so far (WCISLO-LURANIEC 1991) contains: Sphenophyta: *Neocalamites* sp.1 and sp.2; Pteridophyta: *Phlebopteris angustiloba* (PRESL) HIRMER et HOERHAMMER from the family Matoniaceae, *Todites princeps* from the family Osmundaceae and a few as yet undetermined ferns. Present among the gymnosperms are Pteridospermophyta: *Pachypteris* sp.; Cycadeoidophyta (or Bennettitales): *Otozamites* sp., *Pterophyllum* sp. Among Coniferophyta: *Hirmerella muensteri* (SCHENK) JUNG, *Swedenborgia* sp., *Podozamites* sp.1 and sp.2; Fructification incertae sedis: *Stachyopitys preslii* SCHENK. The presence of *Hirmerella muensteri* and *Phlebopteris angustiloba* in the Odrowaz flora suggests a Lower Liassic age. The most frequent plant group, based on the number of species, are ferns, which are represented by 5 species, and conifers (4 species); this is followed by bennettites (2 species), neocalamites (2 species), pteridosperms (1 species), and one species incertae sedis. If the number of specimens is considered, conifers dominate, in particular *Hirmerella* fragments, which occur in almost every rock specimen (WCISLO-LURANIEC 1991).

Thaumatopteris Zone

1. <i>Todites princeps</i>	G	-	F	-	-	PO	PG
2. <i>Anomozamites marginatus</i>	G	S	F	-	-	-	-
3. <i>Baiera muensteriana</i>	-	S	F	Fr	-	-	-
4. <i>Ctenis stewartiana</i>	G	S	-	-	-	-	-
5. <i>Ctenopteris cycadea</i>	-	S	F	Fr	-	-	-
6. <i>Czekanowskia nathorstii</i>	G	S	-	-	-	-	-
7. <i>Dictyophyllum dunkeri</i>	-	S	F	-	-	-	-
8. <i>Dictyophyllum muensteri</i>	G	S	F	Fr	-	-	-
9. <i>Dictyophyllum nilssonii</i>	G	S	F	Fr	-	-	PG
10. <i>Ginkgoites hermelinii</i>	G	S	-	-	-	-	-
11. <i>Ginkgoites taeniata</i>	G	S	F	-	-	-	-
12. <i>Lobatannularia carcinoides</i>	G	S	-	-	-	-	-
13. <i>Lycostrobus scotii</i>	G	S	-	-	-	-	-
14. <i>Marattiopsis hoerensis</i>	-	S	F	-	-	-	-
15. <i>Marattiopsis muensteri</i>	-	S	F	-	-	-	-
16. <i>Ourostrobus nathorstii</i>	G	S	-	-	-	-	-
17. <i>Palyssia sphenolepis</i>	-	S	F	-	-	-	-
18. <i>Phlebopteris angustiloba</i>	G	S	F	-	-	PO	PG
19. <i>Phlebopteris muensteri</i>	G	-	F	-	-	-	-
20. <i>Pterophyllum subaequale</i>	G	S	-	-	-	-	-
21. <i>Sagenopteris hallei</i>	G	S	-	-	-	-	-
22. <i>Sagenopteris nilssoniana</i>	G	S	F	-	-	-	PG
23. <i>Stenopteris dinosaurensis</i>	G	S	-	-	-	-	-
24. <i>Swedenborgia cryptomerioides</i>	G	S	-	-	-	-	-
25. <i>Thaumatopteris brauniana</i>	G	-	F	Fr	-	-	PG
26. <i>Thaumatopteris schenkii</i>	G	S	F	Fr	-	-	PG
27. <i>Woodwardites microlobus</i>	-	S	F	-	-	-	PG
28. <i>Hirmerella muensteri</i>	-	-	-	-	W	PO	-
29. <i>Hirmerella airelensis</i>	-	-	-	Fr	-	-	-

tab. 1: Comparison of the Lower Liassic European floras. G = Greenland; S = Sweden; F = Franconia; Fr = France; W = Wales; PO = Poland, Odrowaz; PG = Poland, Gromadzice.

The Odrowaz flora is typical of the Lowest Lias of Europe; this conclusion is based on the investigations of HARRIS (1937) and the palaeophytogeographical works of VAKHRAMEEV et al. (1970). The same type of flora also occurs in East Greenland, which at that time was close to Europe. In his general characterization of the Rhaeto-Liassic flora of Greenland HARRIS (1937) stated that a very important change occurs in passing up through the fossil plant series in the flora-bearing strata. Specifically, the 19 lower strata bear a characteristic flora which contains among others the species *Lepidopteris ottonis* and is attributed to the Rhaetic. Those strata form the *Lepidopteris* Zone. This is followed by 2 strata with an intermediate flora - the transitional region; higher up are 17 strata containing the completely different Lower Liassic flora (Hettangian, Synemurian) with the species *Thaumatopteris schenkii*, forming the *Thaumatopteris* Zone. According to HARRIS this differentiation into two separate floras occurs only in Europe and Greenland, while other regions exhibit a mixture of both floras. It is interesting to note that in certain floras of the *Thaumatopteris* Zone of Europe - namely in Franconia, Poland and also in Wales - the characteristic conifer *Hirmerella muensteri* occurs. Floras with *H. muensteri* are apparently concentrated near 50° northern latitude. The richest flora with *H. muensteri* is that of Franconia, where it occurs in several localities. Lately, this plant has also been found in Odrowaz in Poland. It seems that this flora has the second highest number of *Hirmerella muensteri* specimens. This plant

occurs also in South Wales (HARRIS 1957). *H. airelensis*, which is very similar to *H. muensteri*, has been found in Northern France (MUIR & van KONIJNENBURG-van CITTERT 1970). To my knowledge, *H. muensteri* had not been found outside Europe. Northern countries (Sweden and Greenland), however, have floras of the same age which also belong to the *Thaumatopteris* Zone yet have fewer species and lack *Hirmerella muensteri*.

One of the characteristic plants for the *Thaumatopteris* Zone of Europe is the fern *Phlebopteris angustiloba* from the family Matoniaceae. Today, Matoniaceae grow in tropical climates, and it can thus be assumed that Liassic members of this family had the same climatic requirements as well.

The Odrowaz flora also contains the species *Phlebopteris angustiloba*. The nearby locality Gromadzice also exhibits a Lower Liassic flora with characteristic species of the *Thaumatopteris* Zone. HARRIS (1937, tab.3) compares

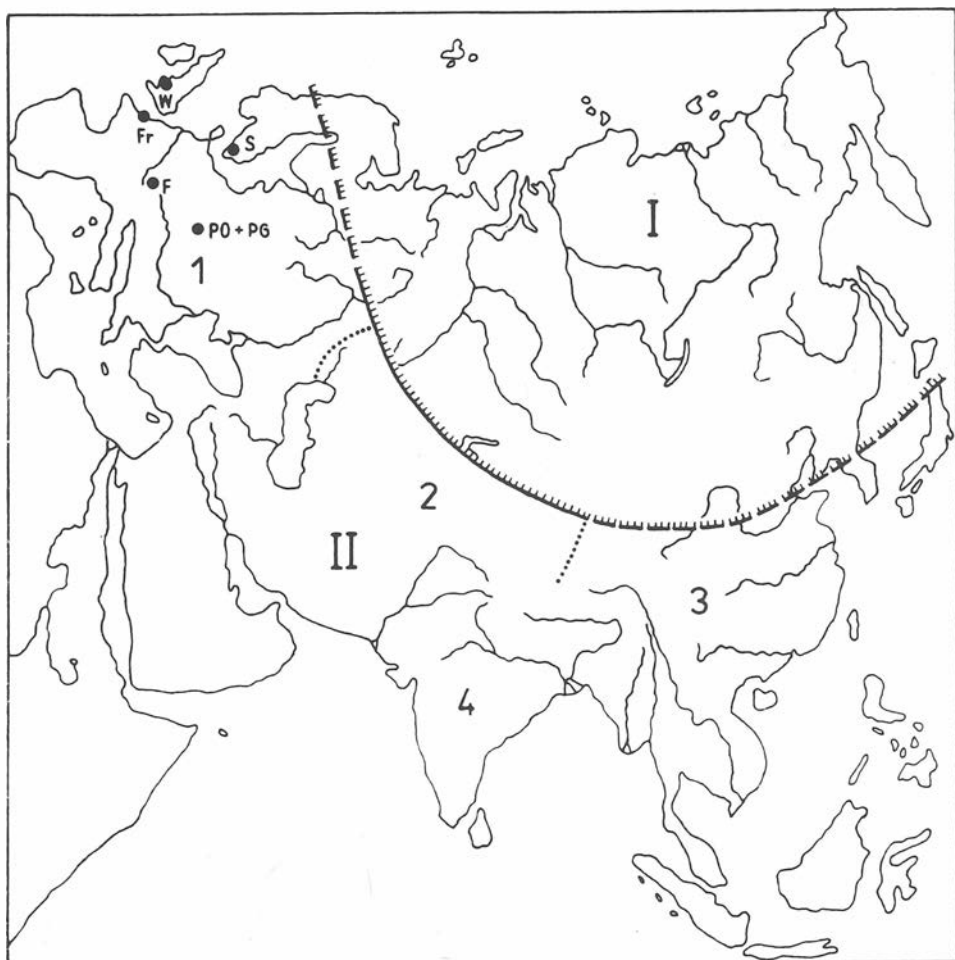


fig. 1: Phytogeographical areas and provinces of Eurasia during the Lower Jurassic (according to VAKHRAMEEV, changed), I = Siberian area, II = Indo-European area, 1 = European province, 2 = Middle-Asiatic province, 3 = East-Asiatic province, 4 - Indian province; F = Franconia, Fr = France, PO+PG = Poland Odrowaz + Poland Gromadzice, S = Sweden, W = Wales.

the lists of species of the Rhaeto-Liassic floras of Greenland, Sweden and Germany. Tab. 1 of the present paper presents the Lower Liassic part of the HARRIS table with the addition of species of the Lower Liassic flora from Odrowaz and Gromadzice in Poland, from Wales (HARRIS 1957) and from France (MUIR & van KONIJNENBURG-van CITTERT 1970). This comparison shows that these Lower Liassic floras from Poland have certain species in common with the *Thaumatopteris* Zone from Europe and Greenland, including: *Phlebopteris angustiloba* (Odrowaz, Gromadzice), *Thaumatopteris schenkii* (Gromadzice) and *Sagenopteris nilssoniana* (Gromadzice).

The Odrowaz flora is a typical Lower Liassic European flora in the light of the palaeophytogeographical investigations of VAKHRAMEEV. VAKHRAMEEV distinguishes particularly in his paper of 1970 two phytogeographical areas in the Mesozoic of Eurasia: the Siberian and the Indo-European area. The Indo-European area is divided into four provinces: The European, Middle-Asiatic, East-Asiatic and Indian province. According to VAKHRAMEEV the Lower Liassic floras of Europe, namely those of Sweden, France, Franconia, Poland, Wales as well as Greenland belong to the European province.

In southern Europe, Liassic floras are present in Romania, Italy and Hungary; these, however, belong mostly to the younger Lias and are therefore not taken into consideration in the present paper.

Acknowledgements

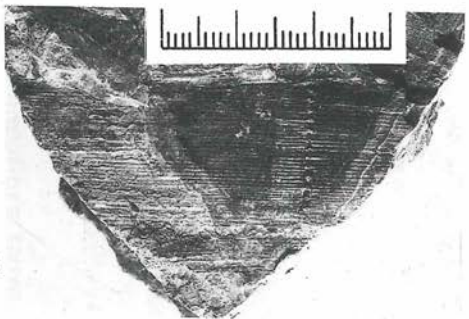
I would like to thank Mr. A.PACHONSKI for the photographs and Mgr. M. VEREY for help with the computer.

References

- HARRIS, T.M. 1937. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, part 5. - Medd. Gronland, **112**: 1-114. - Kobenhavn.
- " - 1957. A Liasso-Rhaetic flora in South Wales. - Proc. Roy. Soc. London, B, **174**: 289-308. - London.
- MAKAREWICZOWNA, A. 1928. Flora dolno-liasowa okolic Ostrowca. - Prace Tow. Przyj. Nauk w Wilnie., **4**: 1-49. - Wilno.
- MUIR, M. & van KONIJNENBURG-van CITTERT, J.H.A. 1970. A Rhaeto-Liassic flora from Airel, northern France. - Palaeont., **13**: 433-442. - London.
- PIENKOWSKI, G. & GIERLINSKI, G. 1987. New finds of Dinosaur footprints in Liassic of the Holy Cross Mountains and its Palaeoenvironmental background. - Prz. Geol., **35**: 199-203. - Warszawa.
- RACIBORSKI, M. 1891. Flora retycka północnego stoku Gór Swietokrzyskich. - Rozpr. Wydz. matem.- przyr. AU w Krakowie, **23**: 292-326. - Kraków.
- VAKHRAMEEV, V.A., DOBRUSKINA, I.A., ZAKLINSKAJA, E.D. & MEYEN, S.V. 1970. Paleozoic and Mesozoic Floras of Eurasia and Phytogeography of this time. - Trudy, **208**: 1-426. - Moscow.
- WCISLO-LURANIEC, E. 1991. The Lower Liassic Flora from Odrowaz in Poland and its ecosystem. - In: Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Extended Abstracts. Contrib. from the Paleont. Mus., Univ. of Oslo, **364**: 69-70. - Oslo.

Plate 1

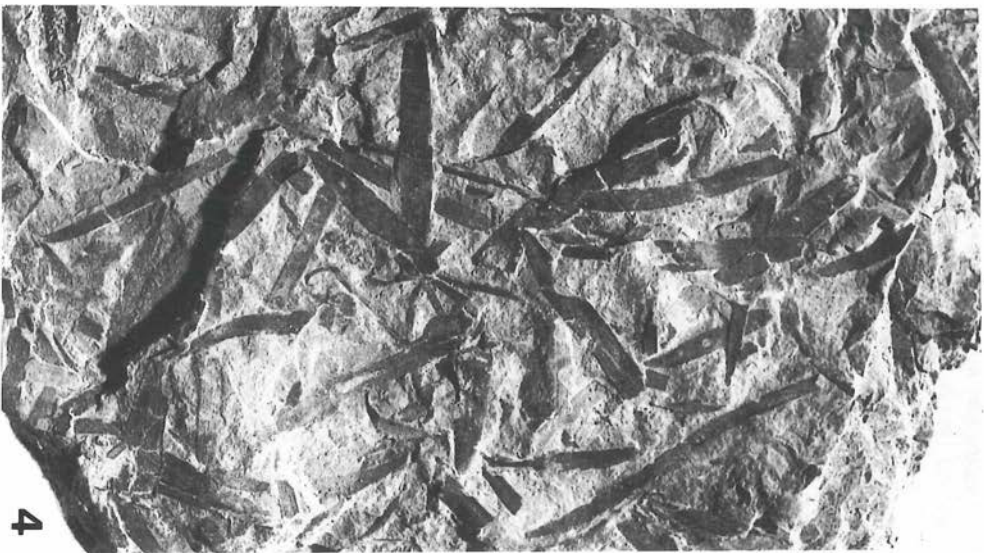
- Fig. 1 *Neocalamites* sp., stem with node, 1 : 1
 Fig. 2 *Phlebopteris angustiloba*, leaf fragment, 2 : 1
 Fig. 3 *Otozamites* sp., pinnule, about 4 : 1
 Fig. 4 *Podozamites* sp., separate leaves, about 1 : 1
 Fig. 5 *Stachyopitys preslii*, fructification, about 3 : 1



1

2

3



4



5

The Lower Liassic microflora from Odrowaz in Poland

Jadwiga ZIAJA

Instytut Botaniki PAN im. W. Szafera, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, Poland

with 1 plate

Abstract

The composition of the Lower Liassic microflora is compared with the megaflo-
ra from the same sediment from Odrowaz in Poland. The major plant
groups of the microflora apparently correspond with plant groups repre-
sented in the megaflo-
ra. This pollen spectrum may represent the local forest
vegetation.

The microflora from Odrowaz

Parallel investigations on the megaflo-
ra carried out by M. REYMANOWNA,
E. WCISLO-LURANIEC, and myself on the microflora of the locality Odrowaz
have not yet been completed, and the present paper only discusses the pre-
liminary results. In particular, the present paper compares the microflora and
megaflo-
ra from Odrowaz. The Odrowaz flora does not appear to contain
many species. Fifteen taxa in the megaflo-
ra and about twenty in the micro-
flora have been determined to date. They are listed here in systematic order.

The spore *Aratrisporites minimus* SCHULTZ (pl.1,fig.1) is, according to
ROGALSKA (1976), a Liassic index sporomorph. It probably represents Isoë-
tales of Lycophyta. The corresponding megaspore *Nathorstisporites hopli-
ticus* JUNG (= *Lycostrobus scotti* NATH.), which is also an index fossil of
the Lias, was determined from the same locality by MARCINKIEWICZ et al.
(1960). The corresponding plant has not yet been found in the megaflo-
ra.

The microflora includes *Calamospora tener* (LESCHIK) MÄDLER, which cor-
responds in the megaflo-
ra with *Neocalamites* of Sphenophyta.

In the microflora some fern spores (Pteridophyta) are present. *Cyathidites*
sp. is attributed to the families Cyatheaceae or Dicksoniaceae. Gleichen-
iaceae are represented by spores similar to *Plicifera delicata* (BOLCH.)
BOLCH. (pl.1, fig.2) and Matoniaceae by *Matonisporites phlebopteroides*
COUPER. This spore is similar to fern spores of the genus *Phlebopteris*,
whose leaves occur in the megaflo-
ra.

Spores of unknown botanical affinity such as *Uvaesporites* sp. are also
present.

The megaflo-
ra also contains a few fern species, although I have not yet
succeeded in extracting spores from sporangia. It is therefore difficult to
determine from which fern leaf a spore originated.

Of the pteridosperms (Pteridospermophyta) in the microflora the bisaccate
pollen grain *Alisporites* sp. (pl.1,fig.3) is present; it may be linked with
leaves of *Pachypteris* sp. Also bisaccate is the pollen grain of *Caytonia*
called *Vitreisporites pallidus* (REISSINGER) NILSSON (pl.1,fig.4), but it is
differentiated by its small size. There is no corresponding fossil in the
megaflo-
ra.

The megaflo-
ra contains representatives of Bennettitales (Cycadeoidophyta)
such as the leaves of *Otozamites* sp. and *Pterophyllum* sp., while the micro-

flora contains monosulcate pollen grains of *Monosulcites* sp. (pl.1,fig.5) which may have originated from those plants.

Bisaccate pollen grains similar to those of conifers (Coniferophyta) are also found. Some (pl.1, fig.6) are reminiscent of *Pityosporites* sp. More than one plant in the megaf flora may have produced similar pollen grains.

The dominant component of the Odrowaz microflora are the pollen grains *Classopollis torosus* (REISSINGER) KLAUS (pl.1,fig.7). Scanning microscope photographs (pl.1, figs.10,11) show that *Classopollis* from Odrowaz is similar to *C. chateaunovi* according to the classification of REYRE (1970), which is based on characters visible under the scanning microscope. *Classopollis* form approximately 40% of the pollen spectrum when 200 sporomorphs from one sample are counted. *Classopollis* pollen grains were also macerated from a pollen cone of *Hirmerella muensteri* from Odrowaz (pl.1,figs.8,9). The morphology of those pollen grains corresponds with that of dispersed *Classopollis* pollen. It can be assumed that the *Classopollis* dispersed in the sediment originated from pollen cones of *H. muensteri*, which is abundant in the megaf flora.

Conclusions

These considerations demonstrate that the main plant groups distinguished in the microflora have their equivalents in the megaf flora.

This pollen spectrum probably represents the local plant communities. WCISLO-LURANIEC (1991) assumed that the megaf flora from Odrowaz derived mainly from a local forest community in which *Hirmerella* was the dominant species. Investigations of recent vegetation show that the pollen spectra inside forests more or less represent the local vegetation (TAUBER, 1977). In other circumstances, however, pollen grains and spores may be transported over long distances.

Acknowledgements

SEM micrographs were taken in the Laboratory of Electron Microscopy of the M. NENCKI Institute of the Polish Academy of Sciences. I would also like to thank Mgr. M. VEREY for help with the computer.

References

- MARCINKIEWICZ, T., ORLOWSKA, T. & ROGALSKA, M. 1960. Wiek warstw helenowskich górnych (lias) w przekroju geologicznym Gorzów Śląski-Praszka w swietle badan mega i mikrosporowych. - *Kwart. Geol.*, **4**: 386-398. - Warszawa.
- REYRE, Y. 1970. Stereoscan observations on the genus *Classopollis* PFLUG 1953. - *Palaeont.*, **13**: 303-322. - London.
- ROGALSKA, M. 1976. Stratygrafia jury dolnej i srodkowej na obszarze Nizu Polskiego na podstawie badan sporowo-pylkowych (summary: Stratigraphy of the Lower and Middle Jurassic in the Polish Lowlands on the basis of spore and pollen analysis). - *Prace Inst. Geol.*, **78**: 1-61. - Warszawa.
- TAUBER, H. 1977. Investigations of Aerial Pollen Transport in a Forested Area. - *Dansk Bot. Ark.*, **32**: 1-121. - Kobenhavn.
- WCISLO-LURANIEC, E. 1991. The Lower Liassic flora from Odrowaz in Poland and its ecosystem. - In: Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Extended Abstracts. Contrib. from the Paleont. Mus., Univ. of Oslo, **364**: 69-70. - Oslo.



1



4



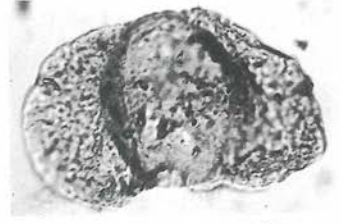
7



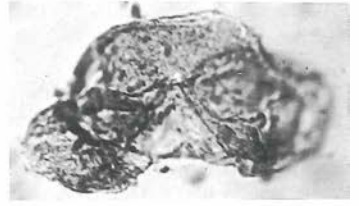
2



5



3



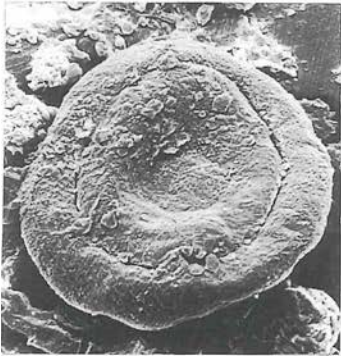
6



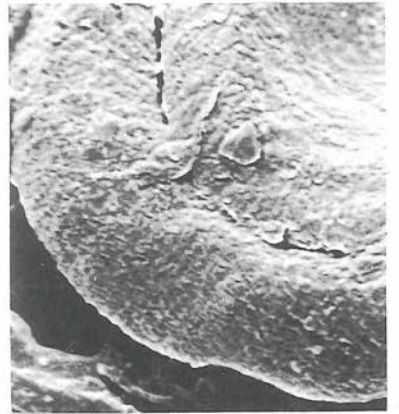
8



9



10



11

Plate 1

LM microphotographs; scale about 600 : 1. The explanations after the name of the taxon provide the name of the locality as well as the slide number and the coordinates of the microscope cross-table indicating the position of the sporomorphs on the slide.

- Fig. 1 *Aratrisporites minimus*, Odrowaz 8/1; 102/7,5
- Fig. 2 *Plicifera delicata*, Odrowaz 8/2; 94,5/7
- Fig. 3 *Alisporites* sp., Odrowaz 8/2; 101/14
- Fig. 4 *Vitreisporites pallidus*, Odrowaz 10/1; 105/14
- Fig. 5 *Monosulcites* sp., Odrowaz 17/1; 105/8
- Fig. 6 *Pityosporites* sp., Odrowaz 8/3; 101,5/22
- Fig. 7 *Classopollis torosus*, Odrowaz 9/2/6; 100/9
- Fig. 8 *Hirmerella muensteri*, fragment of macerated male cone with *Classopollis torosus* pollen grain, Odrowaz 1975; 105.5/12
- Fig. 9 *Classopollis torosus*, macerated from male cone, Odrowaz 29; 106/11
- Fig. 10 *Classopollis torosus*, Odrowaz, about 1500 : 1 (SEM)
- Fig. 11 *Classopollis torosus*, fragment, about 4500 : 1 (SEM)

Komplex-thallöse, fossile Organismen mit blattflechtenartigem Bau aus dem mittleren Keuper (Trias, Karn) Unterfrankens

Rolf ZIEGLER

Am Hollergraben 21, 8722 Oberschwarzach, Deutschland

mit 8 Figuren und 1 Tafel

Zusammenfassung

Fossile Organismen mit komplex-thallösem Bau werden beschrieben. Die teils vollständig erhaltenen Vegetationskörper bestehen aus dünnen, im feuchten Zustand geschmeidigen Häutchen, vergleichbar den fossilen Kutikula-Resten höherer Pflanzen. Die Objekte können nach Herauslösen aus dem Gestein ohne besondere Präparation mit Methoden der Kutikularanalyse untersucht werden. Sie zeigen Strukturen bis in den μm -Bereich und darunter, was mit rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen belegt wird. - Auf morphologische, anatomische und histologische Ähnlichkeiten dieser fossilen Vegetationskörper mit rezenten Blattflechten wird hingewiesen.- Die Fundstellen liegen in feinsandigen Tonablagerungen des mittleren Keupers (Trias, Karn) in Unterfranken.

Abstract

Fossil organisms with complex-thallose structure are described. The corpses that are in part completely conserved consist of thin peels which are lissom in humid property, comparable to the fossil cuticula-remainders of higher plants. After singling out the peels from the stratum, the objects without a special preparation can be made visible with the help of a light microscope. They show structures within μm -dimension and below it, which is verified by SEM photos. It is referred to morphological, anatomical and histological similarities of these fossil organisms with living lichens. The area of the findings is situated in delicate sandy clay sediments of the Carnian (Triassic) in Lower Franconia.

1. Einleitung

Fossile Pflanzenreste mit Kutikular-Erhaltung aus der Keuperformation der mitteleuropäischen Trias wurden bereits im vorigen Jahrhundert beschrieben (z.B. BORNEMANN, 1856). Neuerliche Untersuchung feinsandiger Tone des mittleren Keupers in Unterfranken brachte neben zahlreichen Kutikular-Resten der typischen Keuperflora (z.B. *Equisetites*) auch fossile Häutchen mit plectenchymartigen Gewebestrukturen. Sie haben große Ähnlichkeit mit den Flechtgeweben rezenter Pilze. Die mögliche Pilz- oder gar Flechtennatur dieser Fossilien war Anlaß zu intensiver Suche und führte an eine Fundstelle, die Reste derartiger Organismen in größerer Menge und beträchtlicher Formenvielfalt enthält. Die folgende Beschreibung stützt sich auf 250 Fundstücke, darunter auch vollständig erhaltene Individuen, die in vieler Hinsicht rezenten Blattflechten ähnlich sind.

2. Erhaltungszustand

Die Fundstelle enthält Pflanzenreste in großer Zahl, meist als Kohlehäutchen, zum Teil in Form kaum inkohlter Kutikulen. Es handelt sich um eine allochthone Florengemeinschaft, die in ruhigem Wasser zusammengespült und eingebettet worden ist. Mikrobieller Abbau und mechanische Beanspruchung während des Transportes haben die Pflanzen weitgehend zerlegt. Die Kutikula von Blättchen bis zu einer Länge von 2 cm kann aber rundum erhalten sein.

Auch der Erhaltungszustand der Flechtgewebe ist bemerkenswert gut. Bis in den μm -Bereich lassen sich organische Strukturen darstellen, einige erschließen sich erst im Elektronenmikroskop. Die Häutchen sind hyalin und erscheinen im Lichtmikroskop je nach Grad der Inkohlung gelb, rot oder braun bis schwarz. Durch Oxidation des Kohlenstoffs mit dem Schulzeschen Gemisch (nach SCHAARSCHMIDT, 1983) lassen sich die kohlehaltigen Präparate aufhellen. Wie die Kutikulen der fossilen Kormuspflanzen sind die Häutchen im feuchten Zustand glatt und geschmeidig, beim Austrocknen rollen sie sich ein und werden brüchig. Das Material erträgt Kochen in konzentrierter Schwefelsäure ohne erkennbare Veränderung. Erhitzt man in verdünnter Salzsäure, so löst sich ein Stoff, der Fehlingsche Lösung reduziert. Mit dieser sauren Hydrolyse wurde D-Glucosamin als erster Aminozucker aus Hummerschalen isoliert (LEDDERHOSE, 1876, nach BEYER, 1967: 326). D-Glucosamin findet sich im Polysaccharid Chitin, das auch in der Zellwand vieler Pilze enthalten ist.

3. Beschreibung der Fossilfunde

Eine quantitative Darstellung aller bisher gefundenen Formen ist hier nicht möglich. Die Beschreibung konzentriert sich daher auf einige typische Merkmale, um einen ersten allgemeinen Eindruck von dieser Lebensform zu vermitteln. Vergleichbar den Vegetationskörpern vieler rezenter Pilze und Flechten besitzen die Fossilien einen plectenchymatischen Gewebebau. Trotz großer Ähnlichkeit mit rezenten Blattflechten wird vermieden, die für Pilze und Flechten gebräuchlichen Fachbegriffe der Beschreibung einzusetzen. Die Verwendung mykologischer bzw. lichenologischer Termini würde unterstellen, daß rezente und fossile Merkmale einander entsprechen.

Erst nach der Beschreibung soll eine Interpretation der fossilen Strukturen aus lichenologischer Sicht erfolgen. Alle Zeichnungen der Figuren 1-8 sind im Detail durch eigene lichtoptische bzw. elektronenoptische Fotoaufnahmen belegt. Sämtliche mikroskopischen und makroskopischen Belege sind in der Sammlung ZIEGLER, 8722 Oberschwarzach, hinterlegt.

a) Äußere Form und Grundbauplan - Die wenigen vollständig erhaltenen Objekte sind rundlich, länglich abgerundet bis keulenförmig und allseits berandet. Der Vegetationskörper ist lagerartig flach, teils mit charakteristischen Wölbungen und Falten (Fig. 1 a-c). Die Ränder sind glatt oder haben eine Eigenstruktur, z.B. einen Wulst. Trotz erheblicher morphologischer Unterschiede haben alle Individuen einen gemeinsamen Grundbauplan:

Im Querschnitt ist eine Schichtung erkennbar (Taf. 1, Fig. 1). Sie besteht in einer dünnen, dichten Außenschicht und einer lockeren, aber stärkeren Innenschicht. Falten entstehen beidseitig durch flächige Ausbuchtungen der äußeren Schicht (Fig. 1 c).

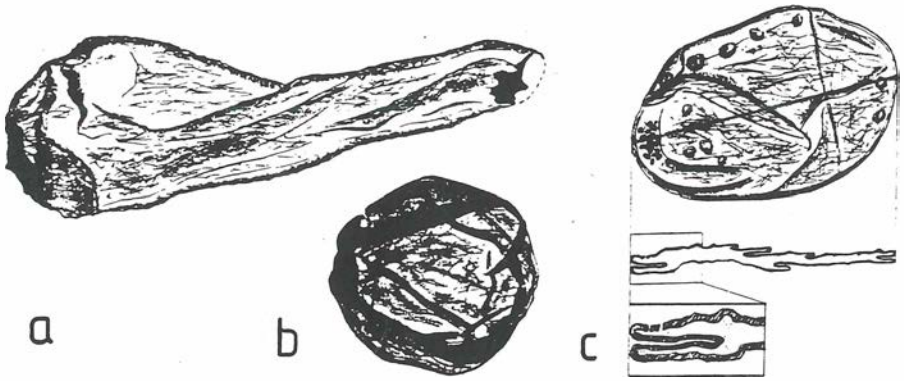


Fig. 1: Morphologie verschiedener Individuen (a: x7, b: x13, c: x5)

b) Gewebestrukturen - Alle Gewebe bestehen aus Fäden. In der äußeren Schicht sind sie $2\ \mu\text{m}$ bis $10\ \mu\text{m}$ stark und in Längsrichtung ungegliedert. Im Querschnitt zeigen sie ein Lumen (Taf. 1, Fig. 1, Pfeil!). Charakteristisch für das Außengewebe ist die Bündelung der Fäden zu Strängen (bis $30\ \mu\text{m}$), die ineinander verflochten zu mehreren Stockwerken übereinander liegen. Dieses Geflecht liegt in einer hyalinen Matrix, wodurch eine geschlossene Schicht entsteht (Taf. 1, Fig. 1 u. 12). Das ehemals wohl zarter gebaute Innengewebe ist meist fast völlig verschwunden oder nur in Resten erhalten, an der Unterseite der Außenschicht. Größtenteils hat eingespültes Sediment den Raum des Innengewebes ausgefüllt. Der feine Ton enthält oft noch Fäden, Hohlräume oder kohlige Reste. Im Grenzbereich zwischen Außen- und Innengewebe (Fig. 2 b) sitzen am Geflecht häufig dünne Fäden, die charakteristisch gekrümmt sind und zapfen- oder dornenartige Gebilde tragen (Taf. 1, Fig. 3 u. 13). Lichtmikroskopisch konnten außerdem in diesem Bereich bei vielen Individuen kugelig-ovale Objekte (Durchmesser $5\text{--}15\ \mu\text{m}$) beobachtet werden. Sie treten meist in Gruppen auf und sind im Rasterelektronenmikroskop als Hohlform erkennbar (Taf. 1, Fig. 8). Häufig erscheinen die Kugelkörper eingeschnürt oder zu etwa gleicher Größe geteilt (Taf. 1, Fig. 7 u. 8). Zwischen Fäden und Kugeln kommt es zu Kontakten, wobei eine morphologische Beziehung zu erkennen ist: Der Krümmungsradius des Fadens entspricht dem Durchmesser der Kugel.

c) Oberfläche des Vegetationskörpers - Das Abschlußgewebe trägt an seiner Außenseite einfache und komplex gebaute Strukturen. Die Oberfläche kann glatt, körnig, warzig, areolisch, schwammig, wabig, fädig oder filzig sein. Die Fadenstränge liegen in der Matrix, ragen teilweise oder ganz heraus (Fig. 3 a-f; Taf. 1, Fig. 12, 14, 15).

Ausnahmslos besitzt das Außengewebe Poren unterschiedlichster Form und Größe, die eine Verbindung zwischen Außenwelt und Innengewebe (Taf. 1, Fig. 2, 5, 10, 12, 16) herstellen. Sie sind gleichmäßig über den gesamten Vegetationskörper verteilt oder deutlich an bestimmten Partien konzentriert. Zwischen netzartig durchbrochenen Oberflächen und solchen, die nur Mikroporen (unter $1\ \mu\text{m}$) aufweisen, gibt es alle Übergänge (Fig. 4 a-d).

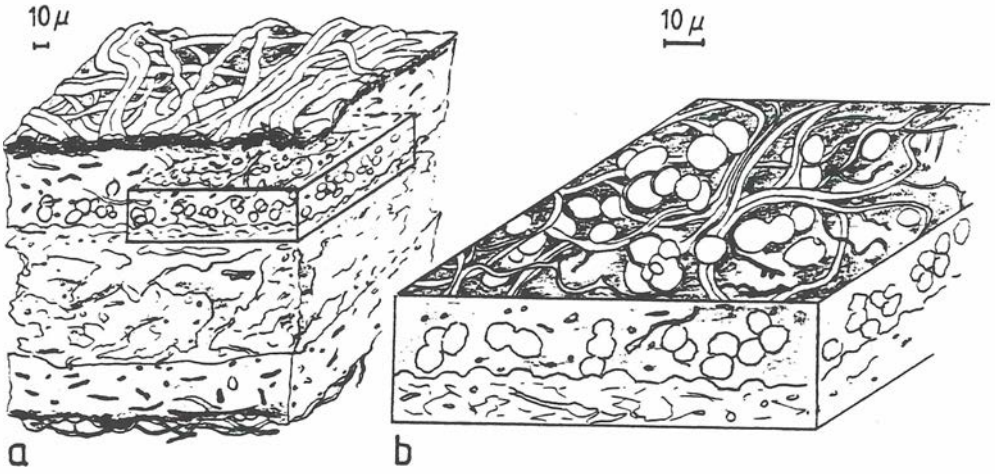


Fig. 2: Rekonstruktion der Gewebe: a) Blockbild des geschichteten Vegetationskörpers; b) Blockbild des Grenzbereichs zwischen Außen- und Innengewebe

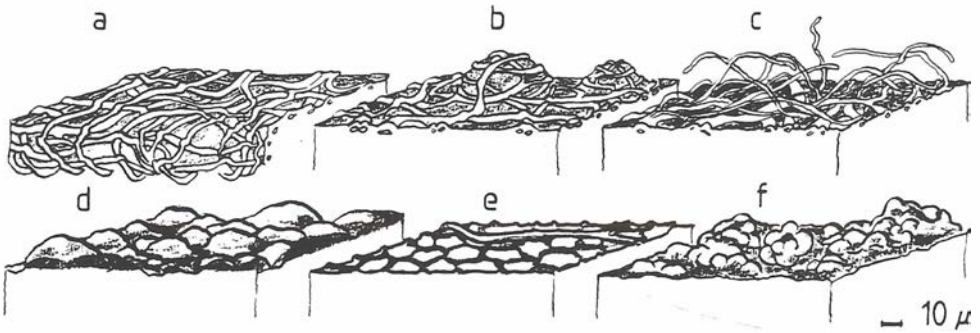


Fig. 3: Beschaffenheit der Oberfläche: a) fädig, b) warzig, c) filzig, d) areolisch, e) wabig, f) körnig

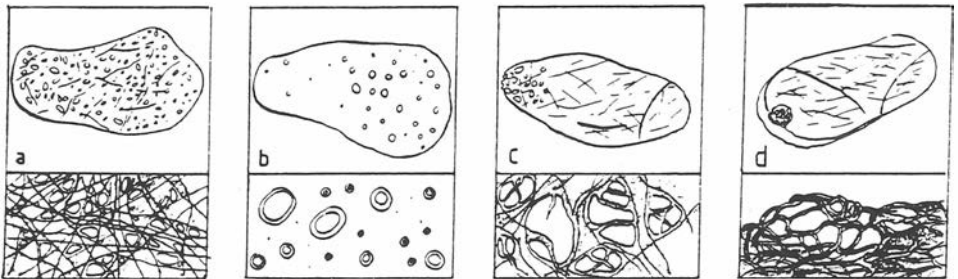


Fig. 4: Poren der Außenschicht, Form und Verteilung
 a) Form und Verteilung regellos; b) berandete Poren in ungleichmäßiger Verteilung,
 c) deutliche Konzentration großer Poren; d) kuppelartige Wölbung mit Poren

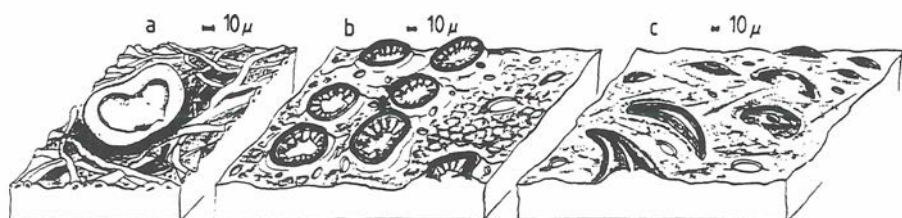


Fig. 5: Komplexe Gebilde an der Oberfläche

a) einzelnes, allseits geschlossenes, schüsselartiges Organ, das der Außenschicht aufsitzt; b) gleichartige Organe (in Reihen), die eine Öffnung zum Innengewebe haben; c) "bananenförmige" Organe in verschiedenen Entwicklungsstadien mit Öffnung nach innen.

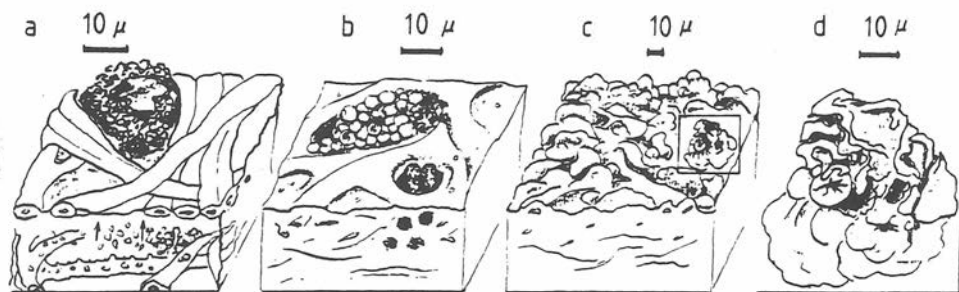


Fig. 6: Produkte des Vegetationskörpers

a) Kristalle an Fäden und an der Oberfläche (Taf. 1, Fig. 6); b) Kugeln, eingeschlossen im Außengewebe und an der Oberfläche; c), d) Absonderungen mit fädigen und kugeligen Substrukturen (Taf. 1, Fig. 4)

d) Komplexe Bildungen an der Oberfläche - In einigen Fällen trägt die Oberfläche neben einfacheren Strukturen auch komplexe Bildungen mit organartigem Charakter (Taf. 1, Fig. 9), zuweilen in beträchtlicher Anzahl. Die Gebilde variieren teils kontinuierlich in ihrer Größe, so als ob es sich um verschiedene Reifeszustände handelte (Fig. 5 b, c).

e) Produkte des Vegetationskörpers - Auf der Oberfläche konnten Materialien beobachtet werden, die offenbar im Inneren des Vegetationskörpers gebildet und nach außen abgegeben wurden. Meist zeigen sie eine charakteristische Form und Substrukturen (Fig. 6 a-d; Taf. 1, Fig. 4, 6, 11).

4. Taxonomische Zuordnung der Fossilfunde

a) Beschreibung aus lichenologischer Sicht - Auf Grund des Gewebebaus kann man die beschriebenen Fossilien wohl den Pilzen zuordnen. Viele rezente Pilze wachsen in ihrer vegetativen Phase als Hyphengeflecht (Mycel) ohne deutliche Schichtung und verschiedenartige Gewebe. Zu solchen Differenzierungen kommt es erst bei Ausbildung besonderer Vegetationskörper wie Sklerotien, Rhizomorphen, Fruchtkörper oder Stromata. Es ist durchaus möglich, daß das fossile Material auch derartige Vegetationskörper enthält. Dies soll hier nicht diskutiert werden.

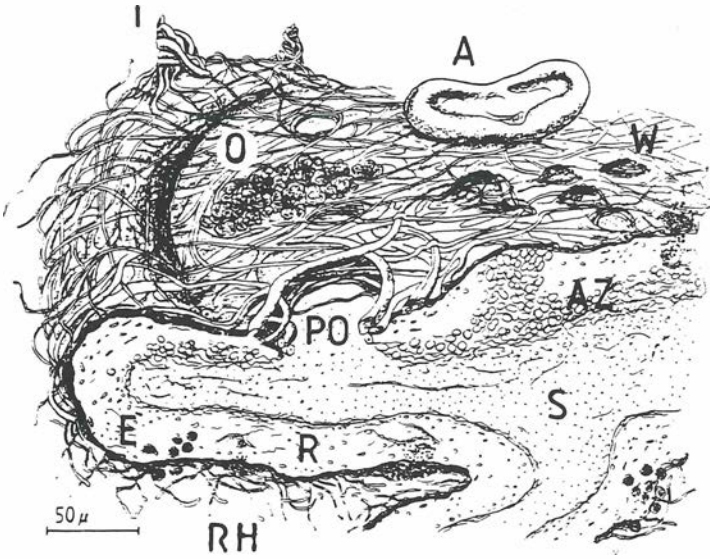


Fig. 7: Typus A, Blockbild im Randbereich des Lagers (Rekonstruktion nach lichtoptischen und REM-Aufnahmen)

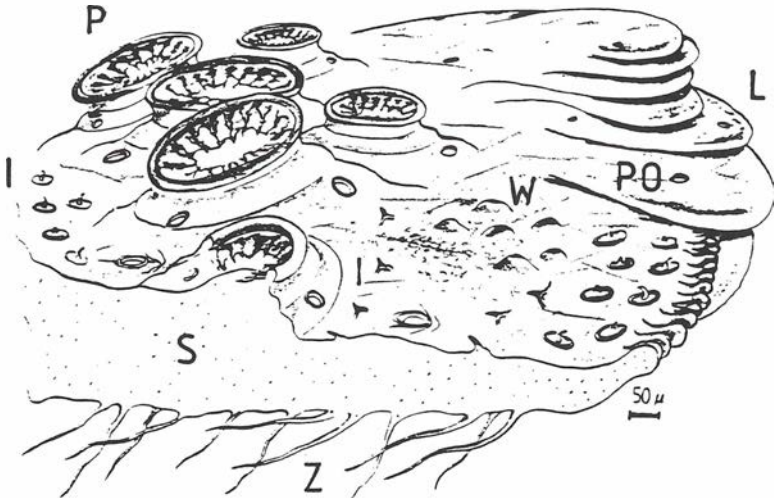


Fig. 8: Typus B, Blockbild im Randbereich des Lagers (Rekonstruktion nach lichtoptischen und REM-Aufnahmen)

Abkürzungen: A = Apothecium (Taf. 1, Fig. 9), AZ = Algenzone (Taf. 1, Fig. 8), E = Soredien (Taf. 1, Fig. 4), L = Loben, I = Isidien (Taf. 1, Fig. 14), O = Soral (Taf. 1, Fig. 11), P = Perithecium, Po = Pore (Taf. 1, Fig. 2, 5, 12), R = Rinde (Taf. 1, Fig. 1), RH = Rhizoidhyphen, S = Sediment (Taf. 1, Fig. 1), W = Warzen, Z = Rhizinen (Taf. 1, Fig. 10)

Häufigkeit und Vielgestaltigkeit der Poren im Außengewebe dieser Fossilien lenkt die Aufmerksamkeit in Richtung Flechten. Auch die Lager rezenter Flechtenpilze besitzen Poren und besondere Atemöffnungen (Cyphellen) zur Belüftung der inneren Gewebe. Sie dienen dem Gaswechsel der Algen-Photosynthese. Der Nachweis der Lichenisierung dieser fossilen Pilze wird dadurch erschwert, daß gerade das zarte Innengewebe, in dem die Algen zu erwarten sind, nur in Resten an der Inneseite erhalten ist. Genaue Untersuchungen in diesem Bereich führten dann aber zu Strukturen, die nach Anordnung, Größe und Form (Taf. 1, Fig. 7, 8) als Algenreste interpretiert werden können. Darüber hinaus zeigt das fossile Material eine Reihe weiterer flechtentypischer Merkmale, die hier nur tabellarisch mit einem Bildnachweis aufgeführt werden können.

Isidien: Taf. 1, Fig. 14

Soredien: Taf. 1, Fig. 4

Soral: Taf. 1, Fig. 11

Kristalle (Flechtenstoffe) Taf. 1, Fig. 6

Apothecien: Taf. 1, Fig. 9

Perithechien: Fig. 5 b, Fig. 8

Hysterothezium: Fig. 5 c

Loben: Fig. 8

Rhizinen: Taf. 1, Fig. 10

Appressorien, Haustorien: Taf. 1, Fig. 3, 4, 13

b) Rekonstruktion der fossilen Organismen - Mehr noch als durch die Ähnlichkeiten im Detail wird die Flechtennatur dieser Fossilien deutlich, wenn man die beschriebenen Merkmale in einen strukturellen Zusammenhang stellt. Die Rekonstruktion soll das zeigen. Hierzu wurden die Merkmale nach den beobachteten Größenverhältnissen und Lagebeziehungen zusammengestellt. Danach ergaben sich zwei Grundtypen:

Typus A (Fig. 7) hat eine derbe Rinde, bis 100 μm stark (Taf. 1, Fig. 1), mit periklin verflochtenen Hyphen und Hyphenbündeln (Synnemata) in mehreren Lagen übereinander. Die Poren sind unberandet. Reste der Algenzone und des Marks sind vorhanden. In der Rinde und auf der Oberfläche sind häufig Kristalle und Soredien zu beobachten.

Typus B (Fig. 8) erscheint insgesamt zarter gebaut. Die Rinde ist nur wenige μm stark (Taf. 1, Fig. 14). Die Hyphen verlaufen antiklin und bilden an der Oberfläche ein pseudoparenchymatisches Gewebe (Taf. 1, Fig. 15). Die größeren Poren sind berandet (Taf. 1, Fig. 2). Perithechien in verschiedenen Reifestadien sind häufig (Fig. 5 b, c und 8). Reste der Algen- und Markschicht wurden ebenfalls gefunden.

c) Synökologischer Aspekt - Die Fossilien werden nicht isoliert gefunden, sondern zusammen mit einer typischen Keuperflora, in der *Equisetites* dominiert. Einige Individuen wurden direkt auf inkohltem Holz vorgefunden. Dabei steckten die Hyphen der Thallusunterseite tief im Substrat, was man als Hinweis auf eine epiphytische Lebensweise deuten kann.

5. Schlußfolgerung

Die beschriebenen fossilen Organismen haben den Grundbauplan rezenter Blattflechten. Sie besitzen darüber hinaus makroskopisch wie mikroskopisch zahlreiche Merkmale, die für die Morphologie, Anatomie und Histologie

heute lebender Flechten typisch sind. Sie werden in engem Kontakt mit den Überresten höherer Pflanzen gefunden, die der fränkischen Triasflora angehören. Man kann wohl mit einiger Sicherheit davon ausgehen, daß diese Fossilien Relikte einer Flechtenflora der fränkischen Keuperzeit darstellen (Alter ca. 220 Mio. Jahre).

Literatur

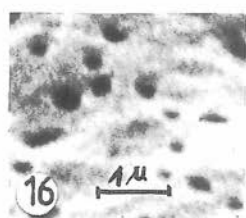
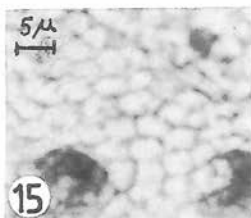
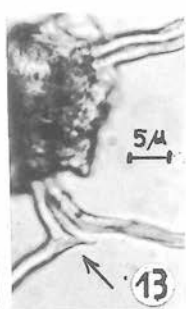
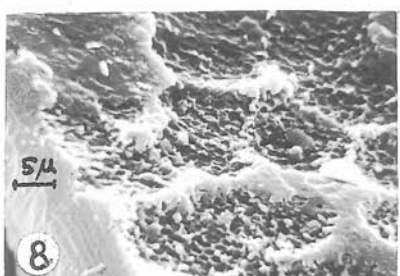
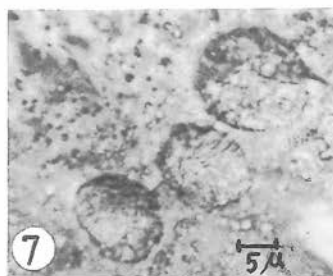
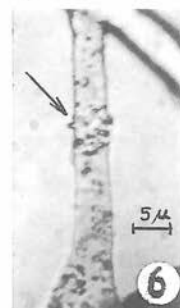
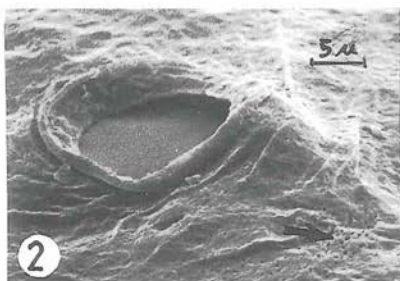
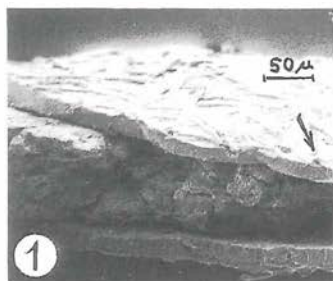
- BEYER, H. 1967. Lehrbuch der organischen Chemie.- 326 S., 14. Aufl., Hirzelverlag.- Leipzig.
- BORNEMANN, J. G. 1856. Überorganische Reste der Lettenkohlegruppe Thüringens.- W. Engelmann Verlag, Leipzig.
- SCHAARSCHMIDT, F. 1983. Kompaktkurs Paläobotanik.- 53. Jahrgang der paläobotanischen Gesellschaft, Mainz.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau Hilde MERKERT (Zool. Inst. Uni. Würzburg) und Herrn Wolfgang MÜLLER (Wasserwirtschaftsamt Regensburg) für die Anfertigung der REM-Aufnahmen. Herrn Prof. Dr. H. HERTEL (Bot. Staatssamml. München) danke ich für beratende Gespräche und Herrn K.-P. KELBER (Mineralog. Inst. Univ. Würzburg) für geologisch-paläobotanische Führungen im Keuper Unterfrankens.

Tafel 1

- Fig. 1 Lagerquerschnitt, Rinde mit periklin verlaufenden Hyphen [K 200]
- Fig. 2 Berandete Pore mit Mikroporen (Pfeil), REM x2000 [K 189]
- Fig. 3, 13 Hyphen mit haustorienartigen Fortsätzen, LM x1000 [K200, K209]
- Fig. 4 Hyphenknäuel mit Algen (Soredium), REM x60 [K 117]
- Fig. 5 Unberandete Pore, REM x1100 [K 235]
- Fig. 6 Mit Kristallen besetzte Hyphe, LM x1000 [K 138]
- Fig. 7 Algengruppe, zwei mit Tochterzellen nach Teilung, LM x1000 [K 140]
- Fig. 8 Algenabdrücke an der Rindenunterseite, REM x1000 [K 225]
- Fig. 9 Apotheciumartiges Organ auf der Lageroberfläche, LM x200, [K 70]
- Fig. 10 Rhizinen und Poren an der Lagerunterseite, REM x170 [K 235]
- Fig. 11 Lageraufbruch 8entstehendes Soral?), REM x1200 [K 184]
- Fig. 12 Lageroberfläche mit austretenden Hyphen, REM x1000 [K 33]
- Fig. 13 Haustorien (Pfeil) verwachsene Hyphen (Synnema), LM x1000 [K 209]
- Fig. 14 Kleiner Auswuchs der Rindenoberfläche (Isidie) und Abbruchstelle, REM x10000 [K 189]
- Fig. 15 Pseudoparenchymatisches Gewebemuster der Lagerrinde durch antiklin verlaufende und verwachsene Hyphen, LM x1000 [K 219]
- Fig. 16 Mikroporen einer glatten Lageroberfläche, REM x10000 [K 189]
- Anmerkung: Die eckige Klammer enthält die Sammlungsnummer des Fundstücks.



PALAEOZOIC

The Late Carboniferous cupulate seed *Gnetopsis elliptica* RENAULT

Jean GALTIER

Laboratoire de Paléobotanique, Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 CNRS, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place Bataillon, 34095 Montpellier, France

with 1 plate

Abstract

Permineralized plant deposits of the Upper Carboniferous (Stephanian) from Grand-Croix near Saint-Etienne, France, have yielded a rich flora dominated by cordaites. However, pteridosperm ovules show a surprising diversity comprising one third of the total number of genera in the assemblage. Nearly all these seeds are attributed to the medullosan seed ferns with two exceptions: *Leptotesta* (Callistophytales) and *Gnetopsis elliptica* (Lagenostomales). Original material of the latter species has been reinvestigated providing new data on the organization of this plant which shows a unique example of a multiovulate cupule in Upper Carboniferous time. The evolutionary significance and relationships of this very specialized fertile structure are discussed.

Key-words: cupule, seed, pteridosperm, Lagenostomales, Stephanian

Introduction

In the Saint-Etienne basin, permineralized (silicified) plants occur within layers of the Poudingue de Grand-Croix or Poudingue mosaïque, near Rive de Gier. The plants, reworked in this horizon, are considered to be of late Lower Stephanian age (GALTIER & SCOTT, 1981). A quantitative analysis (GALTIER & PHILLIPS, 1985) demonstrated that cordaites contributed to more than one half of the peat volume with pteridosperms representing 21%, ferns 14% and sphenopsids 8%. Although the cordaites have the largest frequency, the pteridosperms are the most diverse representing 22 of the 50 genera. The quantitative data by organ showed that two thirds of the fructifications are from cordaites but that pteridosperms, with only 5%, are the most diverse (16 genera of seeds). Among the seeds, one (*Leptotesta*) is attributed to the Callistophytales, another (*Gnetopsis*) to the Lagenostomales whilst all the others belong to the Trigonocarpaceae. Since its description by RENAULT & ZEILLER (1884) and RENAULT (1885), *Gnetopsis elliptica* attracted the attention of palaeobotanists as an example of a cupule containing a number of small ovules distinguished by apical integumentary filaments covered by hairs which were interpreted as pollen-trapping 'stigmatic' organs. *Gnetopsis elliptica* has been studied and reconstructed by OLIVER & SALISBURY (1911) who emphasized its affinities with *Conostoma*. More recent reconstructions of the cupule have been proposed by ANDREWS (1961) and TAYLOR & MILLAY (1979). A reinvestigation of the type material of *G. elliptica* has been undertaken in order to base comparisons on earlier interpretations of this seed.

Material

A series of 14 slides (3233 to 3246) in the RENAULT collection, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, are labelled or attributed to *G. elliptica*. They correspond to transverse and longitudinal sections at various levels in cupules and ovules. All the sections illustrated by RENAULT (1885) have been located with the notable exception of one axial longitudinal section (RENAULT, 1885, pl. 20, fig. 1). Re-examination of RENAULT's slides using both reflected and transmitted light revealed certain features not described previously.

Results

The cupule, composed of two partly fused 'bracts' that are semi circular in transverse section, is about 6mm long and 3 by 5 mm in diameter. The cupule wall is 0,5 to 0,6 mm thick consisting of parenchyma internally and of an hypodermal layer of fibers. This sclerenchymatous tissue, not mentioned by RENAULT, is easily visible in sections of the distal lobes (fig. 3) and probably provided mechanical support of the cupule. Very long hairs up to 4 mm long and 20 μm in diameter are borne everywhere on the inner epidermis of the cupule (fig. 2). Up to three cupules are seen side by side on some slides, suggesting that cupules were grouped distally on branching systems. Each cupule contained up to four ovules inserted laterally near to the base of the cupule wall (fig. 2).

Ovules are up to 2,75 mm long without the apical appendages and 1,2 x 1,6 mm in diameter. The integument is tripartite as in other Lagenostomales, and not unique as indicated by RENAULT (1885). The sarcotesta is uniseriate except near the apex where it is 200 μm thick and consists of several layers of radially elongated cells (figs. 1,2,6,7). There is no consistent feature supporting the respective interpretations of RENAULT (1885) and OLIVER & SALISBURY (1911) that this apical tissue was either lacunar or mucilaginous. The characteristic apical appendages are continuous with the sarcotesta. Examination of one section showing the base of a third appendage between two opposite ones (fig. 1) suggests that there were three or four apical expansions and not two as indicated by RENAULT. These appendages are 200 μm in diameter and covered by hairs (figs. 1,2) exceeding 1 mm long but shorter than those borne by the cupule. The observed length of apical appendages exceeds 4 mm but there is evidence that they are certainly much longer. The sclerotesta is two-parted with an inner zone of 2-3 layers of longitudinally oriented fibers and an outer layer of radially elongated cells, 40-50 μm long (fig. 5). The endotesta is adnate with the nucellus (fig. 5) except near the pollen chamber (fig. 7) and is traversed by four vascular bundles in two opposite pairs (fig. 5) as indicated by RENAULT. In cross section, the ovule is oval to rectangular in the region of the pollen chamber but there are no ridges on the outer surface of then integument. One oblique section near the chalaza shows that the ovule was attached laterally to the inside of the cupule (fig. 4) where a local thickening of the sclerotesta is visible.

The micropylar canal broadens between the apical expansions. One section (fig. 1) shows a number of pollen grains inside this canal which was perhaps filled with a resinous pollination droplet. Features of the pollen chamber include an horizontal floor, a central column and a slightly invaginated salpinx or lagenostome (fig. 7) which have all been adequately

described by RENAULT. A few poorly preserved pollen grains (40 to 50 μm in diameter) have been found in the pollen chamber. Several seeds show a well preserved gametophyte (fig. 5) with excellent details of archegonia.

Discussion

1. Evolutionary significance of the cupule and of the integumentary apical appendages

The cupule of *Gnetopsis elliptica* may be compared to that of the early seed plants *Moresnetia*, *Elkinsia*, *Archaeosperma*, *Hydrasperma*. All the Devonian cupules are forked similarly and divided into 16 to 24 terete lobes; they differ in the symmetry of forking and degree of overtopping which is more pronounced for example in *Moresnetia* (FAIRON-DEMARET & SCHECKLER, 1987; ROTHWELL & SCHECKLER, 1988). *Gnetopsis* cupules are similar in size to the earliest cupules but they are considerably more advanced in their high degree of fusion forming a nearly closed organ called 'ovary' by RENAULT. However the basal forking into two 'bracts' or half-cupules and the 16 or more distal lobes with individual vascular strands are interpreted as primitive features. The slight overtopping of the cupule may also be considered as primitive. The ovules of *Gnetopsis* are small and fall within the range of early seed plant ovules; however their continuous integument with only four vascular strands is a fundamental advanced feature in contrast to the 8 to 10 integumentary lobes which are present in early ovules. The early hydrasperman seeds are considered as devoid of an efficient micropyle while in *Gnetopsis* there is a true micropyle surmounted by four apical expansions which were possibly acting as pollen trapping organs. Conversely, pollen has been observed in the micropylar canal but, surprisingly, very few on the hairy expansions. I agree with RENAULT's suggestion that these apical appendages were also an adaptation for dissemination by the wind.

2. Relationships and systematic position of *Gnetopsis elliptica*

RENAULT & ZEILLER (1884) and RENAULT (1885) described two other species of *Gnetopsis* founded on compression specimens of similar age. In both the ovule is of comparable size to that of *G. elliptica* but the integument shows 3 or 6 ridges and there are 3 apical appendages 8,5 mm long in *G. trigona* and 3 to 4 appendages 18 mm long in *G. hexagona*. The difference in length of the appendages is not significant considering that the appendages observed in *G. elliptica* are clearly incomplete. The main difference concerns the occurrence of integumentary ridges but this may be related to the different preservations. We therefore consider these three species from the French Upper Carboniferous as fundamentally similar and almost certainly represent different modes of preservation of the same taxon.

In contrast, the American Lower Carboniferous *G. hispida* described by GENSEL & SKOG (1977) differs in organization and is larger in size. In this species the ovule is 8 mm long, appearing winged, with 4-6 apical expansions 10 to 40 mm long, covered with spine-like hairs 0,5 to 1 mm long. In addition the authors illustrated specimens with a stalked base suggesting that the ovule attachment was quite different from the lateral insertion observed in *G. elliptica*. No evidence of a cupule bearing *G. hispida* has been yet found. Considering the differences in age and organization one

may question the real relationships of *G. elliptica* and *G. hispida* even if both taxa show similar pollination and seed dispersal adaptations.

VAN AMEROM (1990) described another species, *G. robusta*, founded on a single compression specimen from the Westphalian B of southern Limburg. This older species also differs by the larger size of its ovule (4,5 mm long, 3 mm wide) and by the occurrence of three very long (30 mm) hairy appendages.

Two other species of *Gnetopsis* preserved as permineralization have been described by RENAULT (1893,1896) but it must be noted that both are devoid of the apical expansions characteristic of the genus. *Gnetopsis esnostensis* from the Lower Carboniferous (Viséan) of Esnost near Autun also lacks distinctive features of the nucellus and is a very dubious taxon which is difficult to interpret. In contrast, *G. augustodunensis* from the Lower Permian of Autun shows relatively well preserved nucellus, pollen chamber and integument suggesting close similarity, if not identity, with the genus *Conostoma*.

The new data obtained on *G. elliptica* confirms the opinion of OLIVER & SALISBURY (1911) that *Conostoma* and *Gnetopsis* are most closely related. LONG (1977) demonstrated that *Conostoma oblongum* was attached laterally and certainly borne in a cupule. His reconstruction of *C. oblongum* fits with the organization of *G. elliptica* except in details of the lagenostome and absence of apical expansions. Ovules of *Gnetopsis* and *Conostoma* represent advanced forms in the Lagenostomales with reduction to two planes of symmetry and four integumentary vascular strands. As stated above pteridosperms are very diverse at Grand-Croix with 14 genera of trigonocarpalean seeds associated with the corresponding medullosan stems, petioles and leaves. Vegetative remains of Callistophytales have also been found as well as the seed *Leptotesta* (= *Callospermation*). In contrast, no vegetative remains referable to Lagenostomales have yet been found at Grand-Croix. It is interesting to note that in the Lower Permian of Autun, some *Heterangium* have been described (RENAULT, 1896) in the same horizon that yielded *Gnetopsis augustodunensis*. This may suggest that *Heterangium* and/or very related taxa were the parent plant of *Conostoma* and perhaps of *Gnetopsis*. Detailed comparison of *Gnetopsis elliptica* and *G. augustodunensis* will be the matter of a following paper.

Acknowledgements

I am particularly indebted to Madame C. BLANC, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris who kindly allowed me to reinvestigate the original slides of *G. elliptica*. I thank also B. MEYER-BERTHAUD and N. ROWE for their helpful criticism.

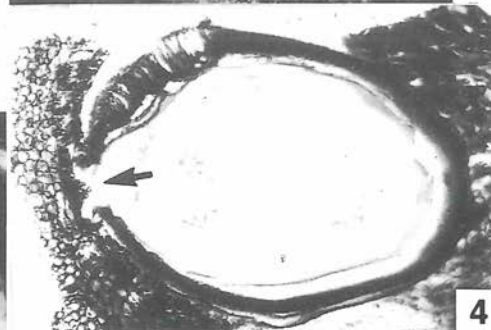
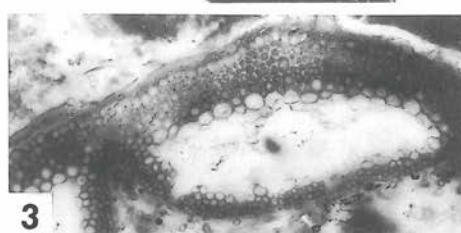
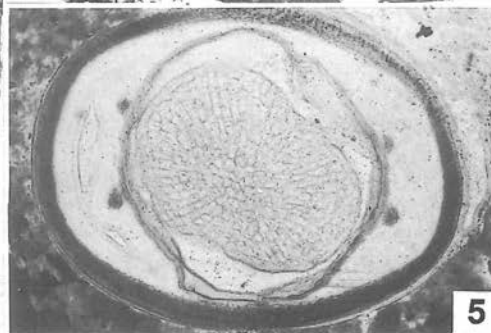
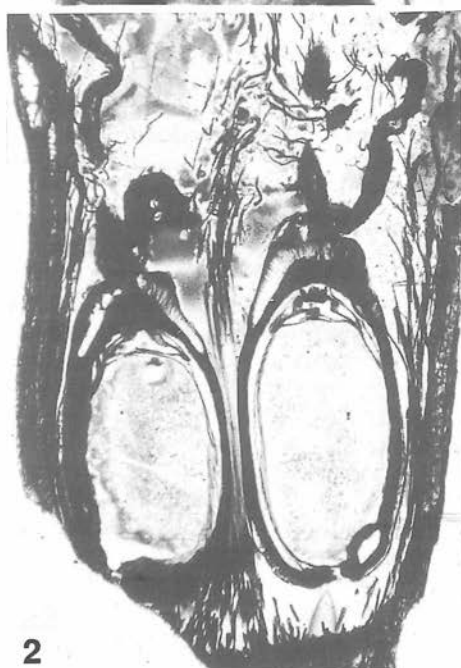
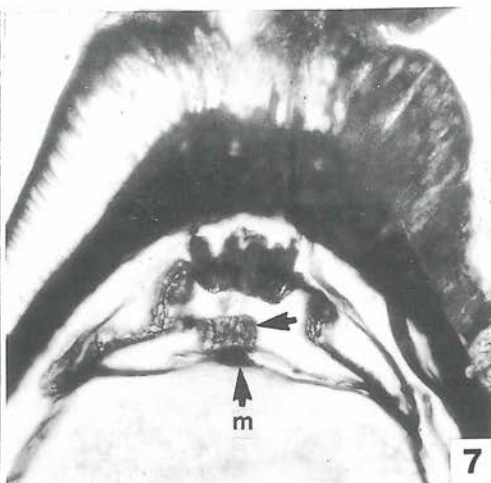
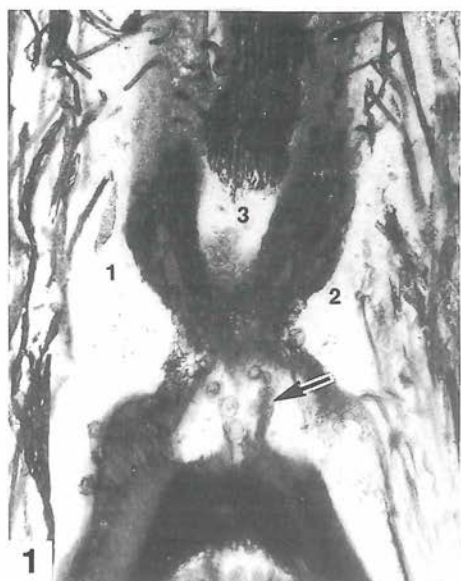
Bibliography

- AMEROM, H.W.J., van. 1990. *Salpingostoma prinsii* nov. sp. and *Gnetopsis robusta* nov. sp., two new seeds from the Westphalian A/B of southern Limburg.- Meded. Rijks Geol. Dienst, **44**(2): 1-11.- Heerlen.
- ANDREWS, H.N. 1961. Studies in Palaeobotany.- 487 pp.- Wiley & Sons New York.
- FAIRON-DEMARET, M. & SCHECKLER, S.E. 1987. Typification and redescription of *Moresnetia zaleskyi* STOCKMANS, 1848, an early seed plant from the Upper Famennian of Belgium.- Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, Sci. Terre, **57**: 183-199.- Brussels.

- GALTIER, J. & PHILLIPS, T.L. 1985. Swamp Vegetation from Grand-Croix (Stephanian) and Autun (Autunian), France, and comparisons with Coal-Ball Peats of the Illinois Basin.- C.R. IX Congr.Int. Stratigr. Géol.Carbonif. Congr., 5: 13-24.- Carbondale.
- GALTIER, J. & SCOTT, A.C. 1981. Sur la présence de végétaux à structure conservée du Viséen dans le Poudingue mosaïque du Stéphanien du Bassin de Saint-Etienne (France).- Géobios, 14 (4): 529- 531.- Lyon.
- GENSEL, P. & SKOG, J. 1977. Two early Mississippian seeds from the Price Formation of Southwestern Virginia.- Brittonia, 29(3): 332-351.- New York.
- LONG, A.G. 1977. Observations on Carboniferous seeds of *Mitrospermum*, *Conostoma* and *Lagenostoma*.- Trans. Roy. Soc. Edinb., 70: 37- 61.- Edinburgh.
- OLIVER, F.W. & SALISBURY, E.J. 1911. On the Structure and Affinities of the Palaeozoic Seeds of the *Conostoma* Group.- Ann. Bot., 25: 2- 50.- London.
- RENAULT, B. 1885. Cours de Botanique fossile. 4: 1- 232.- Paris.
- " - . 1893, 1896. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac.- Flore fossile. Etudes des Gites Minéraux France, Paris, 4, Atlas (1893) pl. 28-89; Texte (1896): 1- 578.- Paris.
- RENAULT, B. & ZEILLER, R. 1884. Sur un nouveau genre de graines du terrain houiller supérieur.- C.R.Acad. Sci. Paris, 99: 56- 58.- Paris.
- ROTHWELL, G.W. & SCHECKLER, S.E. 1988. Biology of Ancestral Gymnosperms.- In: Origin and Evolution of Gymnosperms, C.B. BECK, ed., Columbia Univ. Press: 85-134.- New York.
- TAYLOR, T.N. & MILLAY, M.A. 1979. Pollination biology and reproduction in early seed plants.- Rev. Palaeobot. Palynol., 27: 329- 355.- Amsterdam.

Plate 1**Fig.1-7 *Gnetopsis elliptica* RENAULT**

- Fig. 1 Median longitudinal section of the apex of an ovule showing the attachment of two apical appendages (1,2) with a third (3) in between; and below the micropylar canal (arrow) with pollen in situ. REN 3237, X 60
- Fig. 2 Cupule with two ovules, longitudinal section. REN 3233, x 18
- Fig. 3 Cupule lobes, detail of transverse section. REN 3235, x 48
- Fig. 4 Oblique section of an ovule showing attachment to a cupule lobe at left (arrow). REN 3236, x33
- Fig. 5 Transverse section in the median region of an ovule showing the four vascular bundles in the endotesta, the megaspore and central gametophyte. REN 3245, x 40
- Fig. 6 Ovule, transverse section through the apex of integument showing the micropylar canal, sclerotesta and sarcotesta with radially elongated cells; one cupule lobe with hairs at left. REN 3236, x48
- Fig. 7 Ovule, longitudinal section, detail of the megaspore (m), pollen chamber with central column (arrow), lagenostome and apical integument. REN 3233, x 60



Proposition for correlation between marine Hungarian and fluviolacustric Slovakian Upper Permian sequences

Ferenc GOCZAN¹ and Eva PLANDEROVA²

1 Hungarian Geological Institute, Menesi Ut. 104, H-1142 Budapest, Hungary

2 Geological Institute D. S., Mlynska Dolina 1, 817 04-Bratislava, CSFR

with 2 figures

Hungary

In Hungary, Upper Permian sediments are known in the Transdanubian Central Range, in the Bükk Mountains and the Mecsek Mountains (fig. 1).

In the Bükk Mts., the Upper Permian sequences are limestones, while in the Mecsek Mts. and the Transdanubian Central Range they consist of fluviolacustric red sandstones and siltstones. In the latter there is a remarkable tendency from continental development in the SW to marine facies in the NE. The borehole Alcsutdoboz no. 2 (Ad-2) penetrated both these facies. Here, the Upper Permian sequence starts with red sandstone series, proving a new cycle of sedimentation, continuously followed by evaporitic shallow water lagoon carbonates (fig. 2). These sediments were studied palynostratigraphically. This resulted in a subdivision and palynozonation as well as the determination of the Permian / Triassic boundary (GOCZAN et al., 1987).

The palynozonation was carried out on the basis of changes in dominance and by the evolutionary trend of the Upper Permian palynomorphs. In the Alcsutdoboz profile the first sporomorph-association appeared just above the unfossiliferous terrestrial red sandstone at the base of the evaporitic dolomites. The most typical elements in this rich association are: *Nuskoisporites klausii* GREBE, *Trizonaesporites* div. sp., *Endosporites* div. sp., *Lunatisporites ortisei* KLAUS. The first palynological dominance zone is named after *Nuskoisporites - Lunatisporites ortisei*. The upper boundary of this zone can be drawn where *Lueckisporites virkkiae* and *Jugasporites* become dominant in the association.

These characterize the next zone, the *Lueckisporites virkkiae - Jugasporites delasauei* Assemblage - Zone. Along with the zonemarkers, *Limitisporites rectus* LESCHIK and *Paravesicaspora splendens* (L.) KL. are consistently present and *Vittatina ovalis* KL. is rare. The upper boundary of this zone is demarcated by the predominance of *Tympanicysta* and *Limitisporites leschiki* KL. These two taxa provide the name for the third zone. *Tympanicysta - Limitisporites leschiki* Dominance-Zone is characterized by a strong variability of fungal remains and by the appearance of both *Vittatina minima* JANS. and *Klausipollenites minimus* n. sp. Among the Acritarcha, *Leiofusa unispinosa* SCHÖN is common. The youngest Permian palynozone in our profile is the *Klausipollenites minimus - Tympanicysta* Assemblage-Zone. In addition to the zonemarkers, other frequent forms include: *Punctatisporites* div. sp., *Spheripollenites balmei* JANS., *Calamospora* div. sp., *Crucisaccites variegatus* DJUP. The upper boundary of this zone is the P/T boundary as well, characterized by the first appearance of several Triassic sporomorphs: *Lapposisporites villosus* VISSCHER, *Kraeuselisporites apiculatus* JANS., *Endosporites papillatus* JANS.

Slovakia

In Slovakia the Upper Permian sediments are known in the Hronic Unit (fig. 1). All the studied profiles belong to the Maluzina Formation, consisting of sandstones and shales alternating with polymict conglomerates and different types of volcanics (fig. 2). From a palaeoenvironmental point of view the sedimentary basin was fluviolacustric, covered by shallow water of very wide extension (PLANDEROVA, 1974).

The microflora in these sediments is rather poor, yet represented by a typical association of a *Cordaites* flora. The lowermost palynozone in this sequence is termed ***Vittatina - Protohaploxipinus* Assemblage-Zone**. Along with the zonemarkers it can be characterized by the abundance of *Lueckisporites virkkiae*. R. POT. & KL., *Jugasporites* div. sp., *Limitisporites* div. sp., and several species of *Vittatina*. This zone is missing in Hungarian profiles, because there was terrestrial sedimentation at that time. The next palynozone is the ***Lunatisporites - Jugasporites delasauei* Dominance-Zone**, characterized by the predominance of different species of *Lunatisporites* and by the high frequency of *Jugasporites delasauei*. This zone corresponds in time with the *Nuskoisporites - Lunatisporites ortisei* Dominance-Zone in the Transdanubian Central Range in Hungary. Its upper boundary is indicated by the predominance of *Klausipollenites* and *Limitisporites* species in the subsequent association designated as the ***Klausipollenites - Limitisporites* Dominance-Zone**. This is characterized by the zonemarkers and by *Lueckisporites virkkiae* with smaller saccus, the retreat of *Vittatina*, as well as the consistent occurrence of *Paravesicaspora* and *Jugasporites* specimens. Considering the parallelization this zone is coeval with the *Lueckisporites virkkiae - Jugasporites delasauei* Assemblage-Zone in the Alcsutdoboz profile. This parallelization is based on the consistent occurrence of *Paravesicaspora*, *Limitisporites*, and *Jugasporites* div. sp. in both zones despite the fact that the zonemarkers are different. Following the evolutionary trend of the Permian flora, we are able to draw a new palynozone by the predominance of *Gnetaceaepollenites* and by the appearance of *Crucisaccites*. The association of the ***Klausipollenites - Crucisaccites* Assemblage-Zone** consists of *Gnetaceaepollenites steevis* JANS., *Crucisaccites variesulcatus* DJUP., *Klausipollenites minimus* n. sp., *Limitisporites* cf. *rectus* LESCH., and *Lunatisporites* div. sp. This zone, together with the uppermost, so-called ***Karpatisporites - Gnetaceaepollenites* Dominance-Zone**, corresponds with the *Tympanicysta - Limitisporites leschiki* Dominance-Zone and the *Klausipollenites minimus - Tympanicysta* Assemblage-Zone in the Hungarian profiles. This parallelization is proved on one hand by the appearance of *Klausipollenites minimus* in both profiles and on the other by the general tendency toward smaller sizes of spores and pollen grains.

Conclusions

Despite the fact that the different palynozones presented here are only local palynozones, they are suitable for correlation between the marine Hungarian and the fluviolacustric Slovakian sedimentary basins in two geotectonic units.

Chronostratigraphically the investigated profiles range from the Longtanian to Changhsingian stage of the Upper Permian. This range is based on one hand on the occurrence of an Upper Changhsingian foraminifera fauna at the

top of the Dinnyes Dolomite Formation in the Alcsutdoboz profile, and on the other by the first appearance of the Triassic sporomorphs just above the Changhsingian foraminifera beds in the lowermost part of the Alcsutdoboz Limestone Formation. Our study thus extended from Upper Changhsingian to Longtanian. Regarding the significant change involving the disappearance of the oldest, large-sized perisaccate elements, we are apparently dealing with a stage boundary rank.

References

- GO CZAN, F., ORAVE CZ-SHEFFER, A. & HAAS, J.. 1987. The Permian / Triassic boundary in the Transdanubian Central Range.- *Acta Geol. Hung.*, **30**, 1-2: 35-38.- Budapest.
- PLANDEROVA, E. 1974. Poznamky k veku starohorskeho paleozoika na zaklade palynologickeho vyskumu.- *Mineralis Slov.*, **6**, 1: 63-72.- Bratislava.

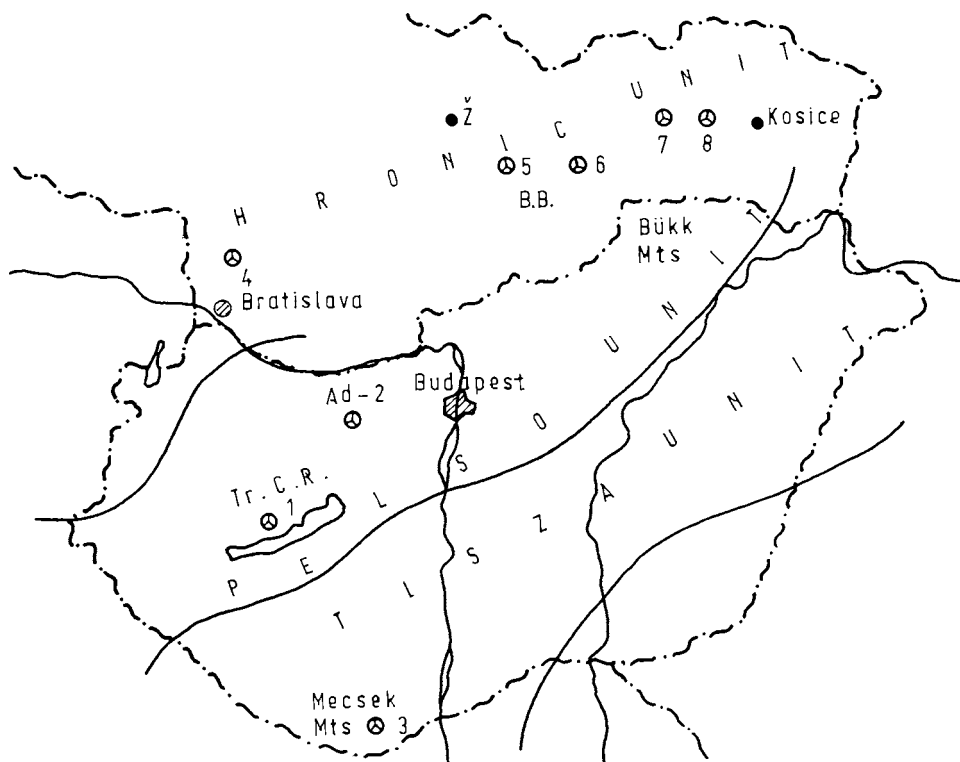


fig. 1: Localities of Upper Permian sporomorphs in Hungary and Slovakia
 Tr. C. R. 1 - Transdanubian Central Range; Ad-2 - Alcsutdoboz borehole No. 2; 3 - fluviolacustric facies; 4 - Male Karpaty Mts. Choc Unit; 5 - Harmonia Group Krizna Noppe; 6 - Lubietova borehole Lu-1; 7 - Vikartoyce/Choc Unit; 8 - Spissky Stianvik/Chok Unit.

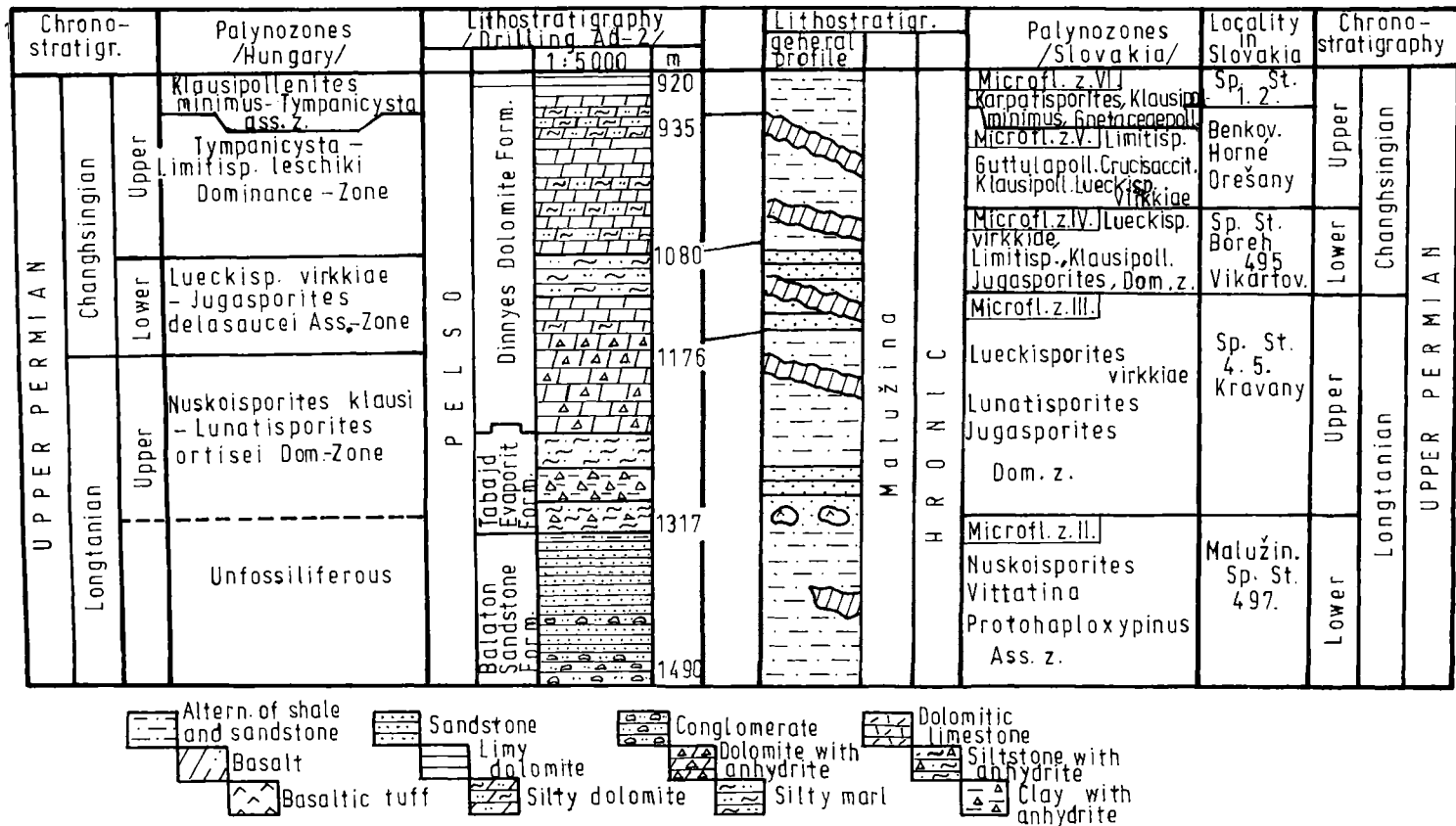


fig. 2: Palynozonation and correlation of Upper Permian sediments in Hungary and Slovakia

On the exine of *Sublagenicula nuda* (NOWAK & ZERNDT) DYBOVA-JACHOWICZ et al.

Alan, R. HEMSLEY & Jean GALTIER

Laboratoire de Paléobotanique, URA 327 CNRS, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier, France

with 1 figure and 1 plate

Abstract

Megaspores assignable to *Sublagenicula nuda* from the Lower Carboniferous (Viséan) of Esnost and Roanne, France, have been investigated by light microscopy, SEM and TEM. The exine, as seen by the light microscope, appears to possess a laminate structure, however, this is barely perceptible in ultra-thin section viewed by TEM. Spores from both localities demonstrate a disruption of the exine surface and internal structure resulting from the growth of crystalline material during preservation. Such alternation may be a consequence of preservation in a highly silicious matrix. The spores from the two localities are shown to be similar in most respects but to differ in details of ultrastructure from Upper Carboniferous spores assigned to this species.

Keywords: Exine, Ultrastructure, Megaspore, Preservation, Viséan

Introduction

Fossil plants from Esnost (near Autun, central France) and Lay near Roanne (a little further to the south) are both Viséan (Lower Carboniferous) in age (GALTIER, 1970 a; SCOTT, GALTIER & CLAYTON, 1984). Both sites exhibit a lycopod flora containing *Lepidodendron*, *Flemingites* and the dispersed megaspores discussed here. The plant material is three-dimensionally preserved in a silicious matrix (brown and black chert). There is some evidence of diagenetic heating, the spores often appearing dark brown to black. Of the two sites, Esnost is the better known location and has been the subject of a palaeoecological study (REX, 1986).

The megaspores from the two sites are morphologically similar and assignable to the species *Sublagenicula nuda* (NOWAK & ZERNDT) DYBOVA-JACHOWICZ et al. (1979). This genus is characterized by a more elongate gula (subgula), thus differing from *Lagenosporites* (which has a broader gula (hologula)), the genus to which this species was formerly assigned. The spores have been found associated with *Lepidodendron esnostense* and *L. rhodumnense* (GALTIER, 1964, 1970 a, b) and were figured in an un-named cone of the *Flemingites* type by RENAULT as long ago as 1893.

Sublagenicula nuda has mostly been reported from Upper Carboniferous (SCHOPF, 1938; PIÉRART, 1962; TAYLOR, 1990) although there have been reports of earlier (Uppermost Devonian) megaspores possibly assignable to this species (HIGGS & SCOTT, 1984). It would seem that spores with this relatively simple morphology may have been present throughout most of the Carboniferous although not without exhibiting some changes in morphology and structure.

In previous studies of the megaspores from Esnost (GALTIER 1970 a, b) had illustrated sections of the exine observed in cellulose peels. These showed a remarkable series of laminae forming the bulk of the wall and extending continuously around the spore body and into the gula (pl. 1, fig. 4). One of the aims of the present study was to observe these laminae at the ultrastructural level.

Method

Megaspores for examination by SEM and TEM were extracted from the matrix by dissolution of the latter in 40% HF. Spores for SEM were mounted on stubs, sputter coated, and viewed using Jeol JSM 35 SEM. Spores for TEM were embedded in SPURR resin (details are given by HEMSLEY, 1990). The 60 to 90 μm ultra-thin sections were viewed using Jeol 200 CX TEM. Thick sections of exine viewed by light microscopy are from cellulose acetate peels of the matrix (GALTIER, 1970).

Results

The megaspores from Esnost and Roanne (pl. 1, fig. 1) appear to be morphologically identical although a very slight difference in surface fine structure was observed, the spores from Roanne having a less clearly fibrous microtopography. The surface of spores from both locations show infrequent "punctures" (pl. 1, fig. 3), many of which have an angular outline suggesting disruption by crystal growth.

Light microscopy of peel sections reveals the laminate macrostructure of the exine. This is more apparent in some specimens than others but is noticeable in all to some degree (pl.1, fig. 4). Some peel sections show considerable disruption of the exine, particularly in the outer region. The result of this disruption is the formation of areas of homogenous (structureless) exine material and cavities which replace the normal exine structure (pl. 1, fig. 5). TEM shows these areas of homogeneity to have an angular outline suggesting a relationship to the surface damage (pl. 1, fig. 6).

The exine ultrastructure consists of thin laminate units (around 0,2 to 0,3 μm in thickness) which are linked to form the spongy wall. This is seen to some extent by the light microscope (pl. 1, fig. 5) but is most apparent by SEM (pl. 1, fig. 2) and TEM (pl.1, figs. 7 and 8). In neither the SEM or TEM images are laminations of the exine evident. Their presence in the spores from which the thin sections were obtained was verified by observing their presence by light in thick sections from the same specimen. It would seem therefore, that the laminations are a result of the thickness of section of exine observed, very slight variations in density that occur at the same level within the exine over a wide area. TEM sections are almost too thin to resolve any variation in density and the broken exine observed by SEM does not have the necessary depth of image.

The outermost part of the exine has a slightly different composition, appearing more granular (pl. 1, figs. 7, 8 and fig. 1) than the rest of the exine. The basal lamina is of similar thickness to the individual laminae and is frequently slightly separated from the bulk of the exine. Both the outermost region and the basal lamina are consistent and similar in megaspores from the two locations.

Discussion

Two aspects of the exine described above are of importance in our current understanding of fossil lycopod megaspore exines; the presence of characteristic microstructural (rather than ultrastructural) features which may not be readily apparent in ultra-thin section, and the homogenization of exine material by crystalline growth. Current techniques permit the production of ultra-thin sections of much fossil exine material with relative ease. As result of this, there is a tendency to overlook detailed examination of the exine by the light microscope with its relatively poor resolution. We have demonstrated here that important taxonomic criteria may be missed by reliance only on SEM and TEM.

Alteration of exine ultrastructure in diagenesis in many cases is assumed to be minimal in view of the detailed ultrastructure that remains in certain fossil spores. Evidence of major alteration of structure is rare in spores of sufficiently good preservation to warrant sectioning. In most cases, the only alteration is one of compaction of structure due to compression. In the specimens of *Sublagenicula* described above, however, we observe alteration of exine ultrastructure by crystalline growth within the exine. This is assumed to be diagenetic in origin and possibly related to the silicious nature of the matrix. The disruption of the normal exine by the growth of individual crystals has apparently provided sufficient pressure to completely

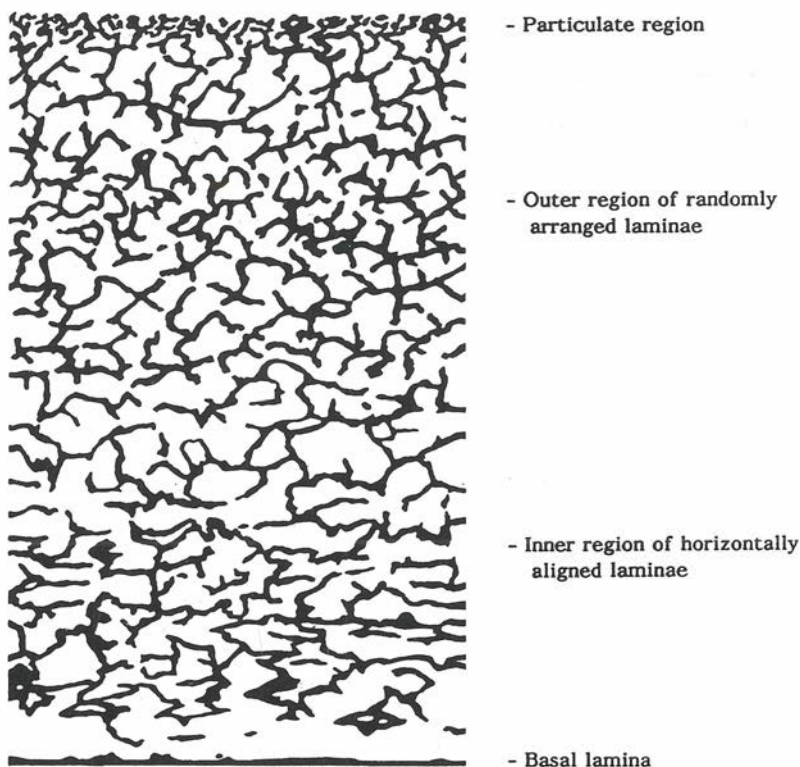


fig. 1: A diagrammatic reconstruction of the exine of these Lower Carboniferous megaspores assignable to *Sublagenicula nuda*. Total exine thickness around 30 μm .

homogenize some of the former structure such that no indication of its original organization is retained. Such total loss of structure has important implications for both our belief in the consistency of fossil exine ultrastructure and in the interpretation of apparently homogenous exines (e. g. HEMSLEY, 1990).

The exines of the megaspores from Esnost and Roanne are similar and show a typical lycopod megaspore wall organization. However, our specimens differ in ultrastructure with specimens of *Sublagenicula (Lagenoisporites) nuda* studied by TAYLOR (1990). The exine of this Pennsylvanian form is thinner and more densely constructed. The outermost granular region is not apparent. In view of the difference in age, differences in ultrastructure are perhaps not surprising. It would be interesting to know if Upper Carboniferous specimens assigned to this species also possess laminations in the exine, visible with the light microscope.

Acknowledgements

We thank the staff of the Laboratoire de Microscopie Electronique, USTL, Montpellier for their technical assistance. ARH thanks the Royal Society/CNRS for the award of a European Science Exchange Fellowship during the tenure of which, this work was undertaken.

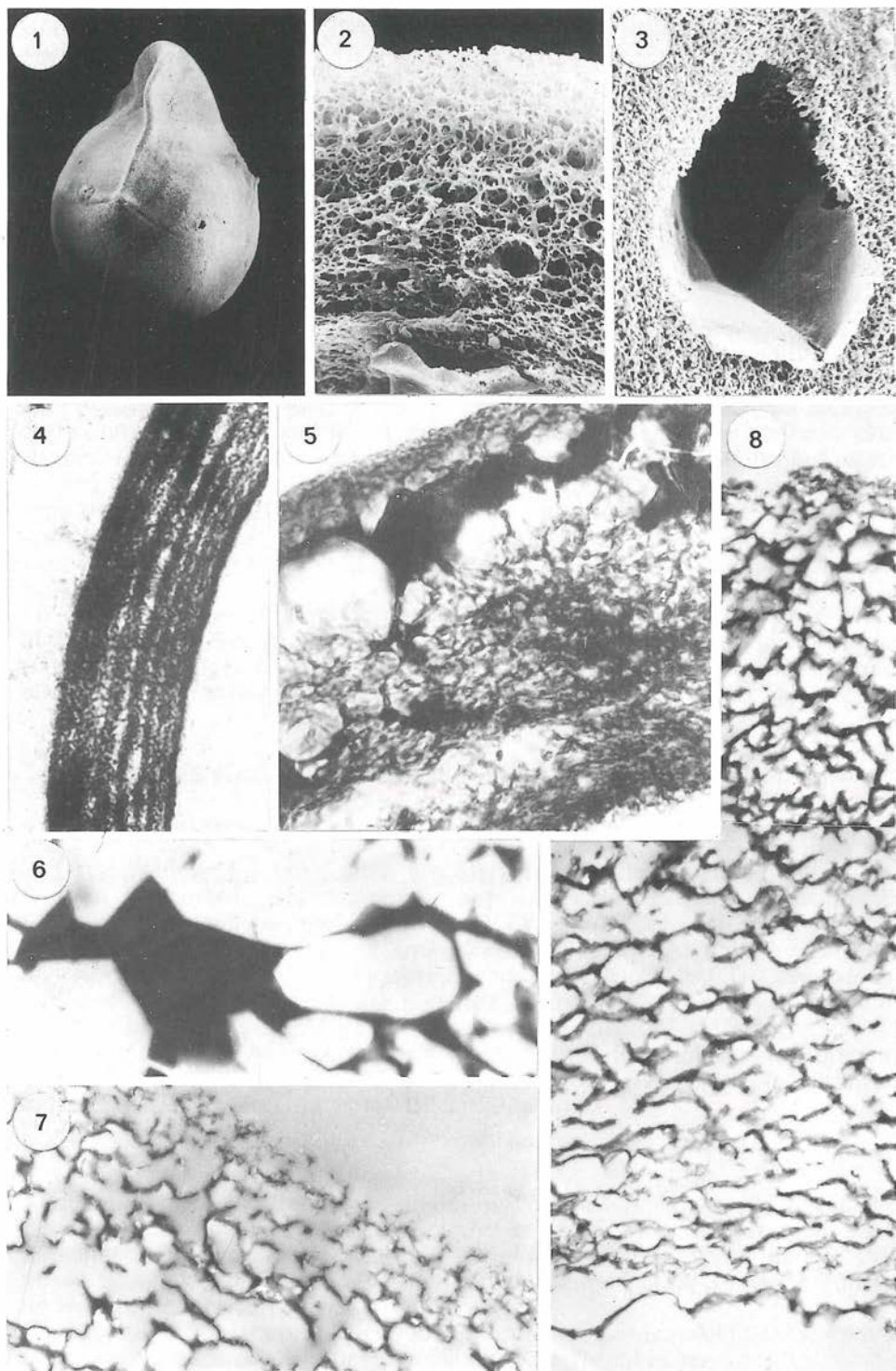
Literature

- DYBOVA-JACHOWICZ, S., JACHOWICZ, A., KARCZEWSKA, J., LACHKAR, G., LOBOZIAK, S., PIÉRART, P., TURNAU, E. & ZOLDANI, Z. 1979. Note préliminaire sur la révision des mégaspores à gula du Carbonifère. Les principes de la classification.- Acta Palaeont. Polonica, **24**: 411-422.- Krakow.
- GALTIER, J. 1964. Sur le Gamétophyte Femelle des Lépidodendracées.- C. R. Acad. Sci. Paris, **258**: 2625-2628.- Paris.
- " -. 1970 a. Recherches sur les végétaux à structure conservée du Carbonifère inférieur Français. Paléobiol. Cont., **1**(4): 1-221.- Montpellier.
- " -. 1970 b. Observations nouvelles sur le Gamétophyte Femelle des Lépidodendracées.- C. R. Acad. Sci. Paris, **271**: 1495-1497.- Paris.
- HEMSLEY, A.R. 1990. The Ultrastructure of the Exine of the Megaspores in two Palaeozoic Seed-like Structures.- Rev. Palaeobot. Palynol., **63**: 137-152.- Amsterdam.
- HIGGS, K. & SCOTT, A.C. 1982. Megaspores from the uppermost Devonian (Strunian) of Hook Head, County Wexford, Ireland.- Palaeontographica B, **181**: 79-108.- Stuttgart.
- PIÉRART, P. 1962. Synopsis de Mégaspores du Westphalien de la Belgique.- Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, **95**: 231-245.- Bruxelles.
- RENAULT, B. 1893. Bassin Houiller et Permien d'Autun et d'Epinaç.- 4. Flore fossile 2. Atlas: pls. 28-89.- Études gites Minéraux France, Paris.
- REX, G.M. 1986. The Preservation and Palaeoecology of the Lower Carboniferous Silicified Plant Deposit at Esnost, near Autun, France.- Géobios, **19**(6): 773-800.- Lyon.

- SCHOPF, J.M. 1938. Spores from Herrin (N° 6) coal bed in Illinois.- Illinois State Geol. Surv. Rep. Investigations, **50**: 5-73.
- SCOTT, A.C., GALTIER, J. & CLAYTON, G. 1984. Distribution of anatomically-preserved floras in the Lower Carboniferous in Western Europe.- Trans. Roy. Soc. Edinb. Earth Sci., **75**: 311-340.- Edinburgh.
- TAYLOR, W.A. 1990. Comparative Analysis of Megaspore Ultrastructure in Pennsylvanian Lycophytes.- Rev. Palaeobot. Palynol., **62**: 65-78.- Amsterdam.

Plate 1

- Fig. 1 SEM. *Sublagenicula nuda* from Esnost. The triangular gula and curvature are apparent. The megaspore is otherwise lacking in surface features. Esnost; x40
- Fig. 2 SEM. A broken edge of the exine reveals the spongy internal structure. Esnost; x1500
- Fig. 3 SEM. Infrequent "punctures" of the finely fibrous surface are interpreted as having been formed by crystal growth during diagenesis. The angular outline of such marks supports this view. Esnost; x2600
- Fig. 4 LM. Laminations are evident in a thick section of the spore exine. Esnost; x650
- Fig. 5 LM. Areas of homogeneity and cavities, also with regular outlines, also suggest the growth of crystals within the exine. Esnost; x2000
- Fig. 6 TEM. The complete homogenization of the laminate exine and loss of ultrastructure is apparent in this thin section. Esnost; x8000
- Fig. 7 TEM. The outermost region of granular exine is different from the laminae beneath. Roanne; x6800
- Fig. 8 TEM. The complete exine showing gradual change in units from top to bottom, outer edge top. Esnost; x4000



Jungkarbonische Floren der Balkanhalbinsel und ihre paläobiogeographische Bedeutung

Nikola K.PANTIC¹ und Ivan A.DULIC²

¹ Zavod za geologiju i paleontologiju RGF, Kamenicka 6, 11000 Beograd, Jugoslawien

² "Nafta-Gas" Sutjeska 1, 21000 Novi Sad, Jugoslawien

mit 1 Figur

Einleitung

Bis vor etwa 50 Jahren war von Pflanzen aus dem Karbon der Balkanhalbinsel wenig bekannt (z.B. HARTUNG 1935, PANTIC 1958). Auch danach folgten wiederum keine eingehenderen Untersuchungen, es wurden aber Angaben gesammelt, welche große Möglichkeiten für paläophyto-geographische Rekonstruktionen des Karbons andeuten. Dies gilt besonders für das Territorium der westlichen Balkanhalbinsel, wo sich heute auf relativ engem Raum pflanzenführende Lokalitäten des Karbons befinden, die während des Jungpaläozoikums in vermutlich sehr weit entfernten Räumen lagen. Wir wollen auf diesen wichtigen Umstand hinweisen und neue Untersuchungen unter Anwendung palynologischer Analysen in Südosteuropa anregen.

Im Rahmen dieser Arbeit werden die bekannten jungpaläozoischen Lokalitäten auf dem Gebiet der westlichen Balkanhalbinsel nach Regionen angeführt. Andeutungsweise sind mögliche Unterschiede in den artlichen Kompositionen bereits ersichtlich.

1. Floren des Karbons am südlichen Rande von Paläoeuropa

Floren des Westfalien

In Ostserbien sind 2 Lokalitäten am Stara Planina bekannt. Folgende Arten wurden festgestellt: *Lepidodendron ophiurus* BRONGNIART, *L.simile* KIDSTON, *Lepidophyllum lanceolatum* LINDLEY & HUTON, *Sigillaria scutellata* BRONGNIART, *Sphenophyllum emarginatum* BRONGNIART, *Asterophyllites sharaeformis* STERNBERG, *Mariopteris sauveuri* BRONGNIART, *Dactylothea plumosa* ARTIEDA, *Neuropteris gigantea* STERNBERG, *N.scheuchzeri* HOFMAN, *N.tenuifolia* SCHLANKER., *Cordaites principalis* GERMAR.

Basierend auf dem Artenverzeichnis wurde für die fossilführenden Horizonte westfälisches Alter definiert (PANTIC 1955, 1958). Die tiefsten fossilführenden Schichten werden in das Westfalien B gestellt.

Floren des Stefanien

Aus Ostserbien sind ebenfalls mehrere Lokalitäten bekannt, die dieser Periode zugerechnet werden. Die berühmtesten Lokalitäten (Borogin Bach, Zigeuner Bach, Osipaonica Bach u. a.) befinden sich zwischen den Flüssen Mlava und Pek. Hier werden in einer kohleführenden Serie 3 pflanzenführende Horizonte unterschieden:

Der tiefste mit *Mariopteris* sp., *Dactylothea plumosa* ARTIEDA, *Asterothea* sp., *Linopteris* cf. *Neuropteris* GUTBIER, *Cordaites* sp.

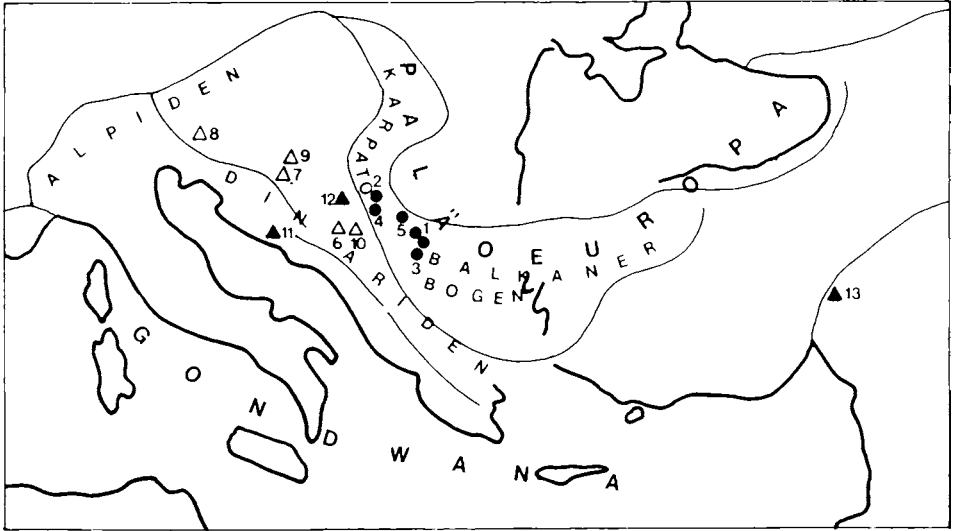


Fig. 1: Verteilung der verschiedenen Typen festländischer Floren im Raum Südosteuropas und Kleinasien

● - Floren des Karbons am Südrand von Paläoeuropa

Δ - Floren des Karbons aus verschiedenen Räumen der paläozoischen Tethys

▲ - Floren des Karbons aus südlichen Gebieten der paläozoischen Tethys mit Elementen der ? Gondwana-Flora

1 Stara Pl. Gebirge, 2 Gebiet zwischen den Flüssen Mlava und Pek, 3 Suva Pl. Gebirge, 4 Sojak, 5 Vrska Cuka, 6 Hodzin Gaj (Ostbosnien), 7 Ljubija (NW Bosnien), Golica - Karawanken, 9 Papuk Pl. Gebirge, 10 Praca, 11 Velebit Gebirge, 12 Tal des Flusses Pecka, 13 Anatolien.

Der mittlere (unmittelbar Hangendes des Kohleflözes) mit *Asterophyllites equisetiformis* SCHLOTHEIM, *Annularia stellata* SCHLOTHEIM, *A. sphenophylloides* ZENKER, *Asterotheca arborescens* SCHLOTHEIM, *A. candolleana* BRONGNIART, *Alethopteris bohémica* (FRANKE) NEMEJC, *Odontopteris minor* BRONGNIART, *O. brardi* BRONGNIART, *Linopteris germari* GIEBEL, *Cordaites principalis* GERMAR, *C. palmaeformis* GÖPPERT, *Trigonocarpus* sp., *Rhabdocarpus* sp., *Samaropsis* sp. Diese zwei Horizonte werden in das Stefanien datiert.

Der höchste (im Übergangsbereich zur Serie roter Sandsteine) enthält *Annularia sphenophylloides* ZENKER, *Sphenophyllum thoni* MAHR, *Asterotheca arborescens* SCHLOTHEIM, *A. candolleana* BRONGNIART, *Pecopteris feminaeformis* BRONGNIART, *Callipteridium gigas* GUTBIER, *Autunia conferta* (STERNBERG) KERP, *Odontopteris* cf. *subcrenulata* ROST, *Linopteris germari* GIEBEL, *Cordaites* sp., *Walchia linearifolia* GÖPPERT.

Die Alterseinstufung des dritten Horizontes ist auf Grund des Vorhandenseins von *Autunia conferta* (STERNBERG) KERP ? oberes Karbon - Rotliegend (KERP, 1988).

Fossilführende Sedimente des Oberkarbons wurden weiters am Suva Planina (Lokalität Veta), in der Umgebung von Despotovac (Sojak Potok) und bei Zajecaar (Vrska Cuka) entdeckt. Alle angeführten Lokalitäten repräsentieren eine Süßwasserserie mit Kohlebildung (ein bis zwei Flöze), die in Sümpfen

am südlichen Rand von Paläoeuropa entstand. Diese Bildungen finden in Bulgarien ihre Fortsetzung.

Einige geodynamische Gegebenheiten während des Karbons wurden von PETKOVIC & PANTIC (1963) behandelt.

2. Floren des Karbons aus verschiedenen Gebieten der paläozoischen Tethys

Floren des Unterkarbons

Pflanzen, die dieser Periode zugerechnet werden, fand man in Ostbosnien, in der Umgebung von Prace. Das Fossilmaterial stammt aus flyschartigen Tiefseeablagerungen, in denen Pflanzenreste (Baumstämme und Blätter) selten und fragmentarisch auftreten. Folgende Gattungen und Arten wurden bisher häufig festgestellt: *Asterocalamites scorbiculatus* SCHLOTHEIM, *Lepidodendron losseni* WEISS, *Lepidodendron* sp., *Diplotmema patentissimum* ETTINGSHAUSEN, *Diplotmema* sp., *Sphenopteris* sp.

Eine exaktere stratigraphische Einstufung innerhalb des Unterkarbons ist wegen des schlechten Erhaltungszustandes nicht möglich.

Floren des Oberkarbons

Im nordwestlichen Bosnien wurden in marinen Ablagerungen mit Brachiopodenfauna aus der unmittelbaren Umgebung des Bergwerkes "Ljubija" folgende Pflanzenarten festgestellt: *Calamites* sp., *Sigillaria* sp., *Stigmaria ficoides* BRONGNIART, *Neuropteris gigantea* STERNBERG, *Neuropteris* sp., *Alethopteris lonchitica* SCHLOTHEIM, *Reticulopteris* cf. *münsteri* EICHWALD. Als mögliche Alterstellung wird Westfalien C erwogen.

Eine ähnliche Flora (wahrscheinlich aus dem Westfalien C) wurde aus den Karawanken bekannt (TAKCIC 1947). Eine Revision dieses Materials ist nicht möglich, da es verschollen ist.

Aus dem Gebirge Papuk in Kroatien stammt eine weitere interessante Kollektion des Oberkarbons (BRKIC, JAMCIC & PANTIC 1947). Die fossilen Pflanzen ermöglichten die Einstufung dieser Sedimente, die zuvor wegen des Fehlens von Fossilien dem Silur zugerechnet worden waren, in das obere Karbon. Einzelne, nur fragmenthaft erhaltene Pflanzenreste sind in dunkelgrauen bis schwarzen Schiefen überliefert, die ansonsten fossilfrei sind. Auf Grund der fossilen Erhaltung liegt die Vermutung nahe, daß die Pflanzenreste in ein tieferliegendes Ablagerungsmilieu eingeschwemmt worden sind.

Folgende Arten wurden bestimmt: *Asterophyllites equisetiformis* (SCHLOTHEIM) BRONGNIART, *Pecopteris* sp., *Imparipteris* (*Neuropteris*) cf. *tenuifolia* SCHLOTHEIM, *Imparipteris* (*Neuropteris*) *attenuata* LINDLEY & HUTON, *Cordaites principalis* GERMAR. Die Datierung in das Westfalien B oder C scheint basierend auf diesen Arten wahrscheinlich.

Eine der am längsten bekannten oberkarbonischen Floren stammt aus der Serie von Sandsteinen und Mergelschiefen bei Hadzin Gaj im nordöstlichen Bosnien (KATZER 1924). Folgende Taxa wurden von KATZER bestimmt: *Calamites* sp., *Odontopteris subcrenulata* ROST, *Linopteris* sp., *Sphenopteris* sp., *Cordaites palaeformis* GÖPPERT, *C.principalis* GERMAR, *C.* sp., *Cardiocarpus* sp., *Rhabdocarpus* sp., *Samaropsis* sp., *Trigonocarpus* sp. Wahrscheinlich liegen hier Pflanzen des höheren Stefanien vor.

3. Floren des Karbons aus den südlichen Teilen der paläozoischen Tethys mit ? Gondwana-Elementen

Im Velebit - Gebirge (Mittelküstenland) ist aus marinen Ablagerungen durch NEMEJC (1936) eine interessante Flora des Stefanien mit folgenden Taxa bekannt geworden: *Sphenopteris weissii* POTONIÉ, *Diplotmema busqueti* ZEILLER, *Crossotheca pinnatifida* GUTBIER, *Acitheca polymorpha* BRONGNIART, *Asterotheca arborescens* SCHLOTHEIM, *A. candolleana* BRONGNIART, *Pecopteris faminaeformis* BRONGNIART, *Alethopteris bohémica* (FRANKE) NEMEJC, *Callipteridium pteridium* GUTBIER, *Odontopteris subcrenulata* ROST, *Annularia stellata* SCHLOTHEIM, *A. sphenophylloides* ZENKER, *Cordaites palmaeformis* GÖPPERT, *Carpolithes* sp.

An mehreren Lokalitäten in Süd-Velebit (Pilar, Raduc, Krc und Crn Vrelo) wurde in neuester Zeit reiches paläontologisches Material gesammelt (SOKAC, JELASKA, PANTIC), das sich in Bearbeitung befindet.

Die wesentliche Charakteristik dieser Flora ist das Vorkommen von *Gangamopteris* Blattresten, die als Elemente der *Glossopteris*-Flora gedeutet werden. Aus der Türkei berichtete bereits WAGNER (1956) über eine oberkarbonische Flora mit deutlich ausgeprägten Gondwana-Elementen. Das entspricht der Tatsache, daß Velebit und die entsprechenden Gebiete der Türkei der mesozoischen intraozeanischen karbonatischen Plattform angehören, die nach allen Vermutungen auf gleichem Untergrund liegen.

Aus Westserbien (Tal des Pecka-Flusses, PANTIC 1951) sind in erster Linie Abdrücke von Stammresten bekannt. Unter diesen ist auch *Phyllothea* sp. Reste dieser Gattung überwiegen im Permo-Karbon von Gondwana - Land.

Palynologische Untersuchungen mesozoischer Sedimente können in Zukunft ebenfalls bedeutend sein, da auch in mittelkretazischen Ablagerungen Palynomorphen karbonischen Alters vorkommen. Dies wurde in mehreren Ölbohrungen in der Vojvodina (Nordserbien) konstatiert.

Schlußfolgerungen

Die Untersuchungen der genannten karbonischen Floren ermöglichen Bewegungen der Erdkruste zu dokumentieren. Auf der Balkanhalbinsel, im Raum der Karpato-Balkaniden (Ostserbien) bis hin zu den äußeren Dinariden (Velebit), treffen Erdkrustenteile aufeinander, die sich während des Karbons in voneinander weit entfernten Regionen befanden, von den südlichen Teilen Paläoeuropas bis zu den nördlichen Teilen des Südkontinentes Gondwana. Zukünftige Untersuchungen südosteuropäischer jungpaläozoischer (besonders karbonischer) Floren sollten diesen Umstand berücksichtigen und könnten damit einen wesentlichen Beitrag zur Vegetationsentwicklung Europas leisten.

Literatur

- BRKIC, K., JAMICIC, D. & PANTIC, N. 1974. Karbonische Ablagerungen am Papuk (nordöstliches Kroatien). Geol. vjesnik, 27: 53-58.- Zagreb.
- KERP, J.H.F. 1988. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. x. The West- and Central-European species of the genus *Autunia* KRASSER emend. KERP (Peltaspermeaceae) and the form-genus *Rhachiphyllum* KERP (Callipterid foliage).- Rev. Palaeobot. Palynol., 54: 187-231.- Amsterdam.

- KERP, J.H.F. & HAUBOLD, H. 1988. Towards a reclassification of the West- and Central-European species of the form-genus *Callipteris* BROGNIART 1849.- Z. geol. Wiss., **16**: 865-876.- Berlin.
- NEMEJC, F. 1936. Contribution to the Knowledge of the Carboniferous Flora of the Coal Measures at the Northwestern Foot of the Velebit Mountains (Yugoslavia). Bull. intern. d'Acad. Sci. Bohème: 1-20.- Praha.
- PANTIC, N. 1952. Fossile Flora aus dem Gebiet zwischen Mlava und Pek.- Geol. anali Balkanskoga pol., **XX**: 87-123.- Beograd.
- PANTIC, N. 1958. Phytostratigraphie der jungpaläozoischen Ablagerungen in Jugoslawien.- C.R. Congr. Internat. Stratigr. Géol. Carbonifère, **II**: 463-469.- Maestricht.
- PANTIC, N. 1964. Über die Verhältnisse zwischen Karbon und Perm in Ostserbien.- C.R. 5^{ème}, Congr. Internat. Stratigr. Géol. Carbonifère **2**: 605-609.- Paris.
- SENGÖR, A.M.C. 1979. Die Alpiden und Kimmeriden: die verdoppelte Geschichte der Tethys.- Geol. Rundschau, **74/2**: 181-213.- Stuttgart.
- TAKSIC, A. 1947. Contribution to the knowledge of the upper Carboniferous flora from Golica - Karavanke.- Geol. vjesnik **I**: 232-240.- Zagreb.
- WAGNER, R.H. 1962. On a mixed Cathaysia and Gondwana flora from southeastern Anatolia (Turkey).- C.R. Congr. Avan. Ét. Géol. Stratigr. Carbonifère: 745-752.- Paris.

The very last phase of the Permian from the microfloral point of view

Eva PLANDEROVA

Geological Institute Dionys Stur, Mlynska dolina 1, CS-81704 Bratislava, CSFR

with 1 figure

Introduction

The uppermost Permian is a very interesting time from palaeofloristic point of view. In the region of the West Carpathians an essential change in composition of the microflora took place in the uppermost Permian or at the Permian/ Triassic boundary.

From the point of view of microfloristic Upper Permian zonation (GOCZAN & PLANDEROVA 1989) this involves the microfloral zone V (*Guttula-pollenites* - *Crucisaccites* zone) and the microfloral zone VI (*Karpatisporites* - *Gnetaceapollenites* zone) (fig.1).

A relatively well preserved microflora has been discovered in Upper Permian sediments throughout the West Carpathian region. Based on the determined associations, palynozones were distinguished and correlated (GOCZAN & PLANDEROVA 1989) with palynozones in Hungary. The correlation enabled the zonation of West Carpathian Upper Permian sediments with Permian sediments of the Danube region which were also dated by microfauna (GOCZAN et al. 1987).

The present work deals only with the microflora of the latest Permian. The development of this microflora differs from that of the Alpine region (KLAUS 1963) as well as that of the Transdanubian one (GOCZAN et al. 1986); it also differs from the correlation of the Upper Permian microflora in Europe.

The West Carpathian microflora of the uppermost Permian

It has the following main composition: The associations include bisaccate pollen of the class Coniferae. Species of the genus *Karpatisporites* are the dominant component here (up to 55%). This genus has very small bisaccate pollen whose dimension varies within a range of 15-25 μm (PLANDEROVA 1973). These were neither found in older, nor in younger sediments. The percentage of *Lueckisporites virkkiae* pollen grains decreased distinctly compared to microfloral zone IV. All species of bisaccate pollen grains are of smaller dimensions than in the underlying sediments e.g. *Klausipollenites*, *Jugasporites*, *Striatites*. All may be described to species which have been termed as "*minimus*" or "*minor*" (*Klausipollenites minimus*, *Striatites minor*, etc.).

A significant component of this association of small bisaccate pollen are species of the genera *Cycadopites* and *Gnetaceapollenites*, which represent the phylogenetically younger component of the flora.

The uppermost Permian or Permian/ Triassic boundary is also indicated by the fact that Lower Triassic sediments with the faunal elements *Anodontophora fassaensis* and *Myophora costata* were found closely overlying Upper Permian grey shales.

In the Upper Permian of the West Carpathians, sedimentation largely took place in lacustrine environment. The lakes may have been surrounded by

mountains or other elevations, produced by volcanic activity, which were overgrown with a rich conifer vegetation (*Ullmannia*, *Pseudovoltzia*). At that time the area of the lakes or enclosed lagoons was reduced and therefore the microflora of *Karpatisporites* types was established only at several localities; this contrasts with the wide extension of the earlier Upper Permian microflora. This represents the last established terrestrial flora within the uppermost Permian. The droughts must have been so extreme that even the conifer species adapted to them could not survive the Permian. Such a very dry and warm climate could have altered the vegetation to a steppe like character; the result could have been an essential reduction in the number of conifer species found up to the *Karpatisporites* - *Gnetaceasporites* zone.

In our country this uppermost Permian microfloristic zone was established in the Choc nappe Permian. A similar microflora (*Karpatisporites* - *Gnetaceasporites* zone) was mentioned from the uppermost Permian of the Arctic Canadian islands (written communication by STAPLIN) and designated as typical for the Permian/ Triassic boundary.

Our information on an essential change in the flora at the uppermost Permian corresponds to the results of palaeobotanists and palaeozoologists, who have reported a reduction of flora and fauna in various regions of the world and correlated it with the Hercynian folding. According ALASTER (1973) the changes in the flora preceded those in the fauna. This period is marked by great hiatuses in sediments all over the world. The emersion of continents caused most of the characteristic benthos in the epicontinental areas to disappear; this was presumably accompanied by a drastic change in salinity.

A major warming of the climate, together with a world-wide regression, were the main factors in the sudden change of the fauna and flora. Red pelitic sediments were deposited in many regions, testifying to desert conditions. Microfloristic investigations have revealed that the microflora in the Upper Permian consisted mainly of conifer pollen grains, indicating a dry climate. In the investigated region, Permian sedimentation proceeded up to the Permian/ Triassic boundary, when a sudden disappearance of species which were abundant in the earlier Upper Permian (mainly in microfloral zone IV) is recorded.

In the latest Permian we recorded manifestations of a distinct, world-wide biological catastrophe. This is documented by a conspicuous change in the flora. In marine regions this change was obscured. KLAUS (1980) mentions an interesting fact about the Permian/ Triassic boundary: sulphur isotopes decreased at this boundary due to the influence of bacteria species of the genus *Desulfurvibrians* and *Clostridium nigrificans*, which reduced the content of sulphur in the anaerobic environment.

Comparison of different European regions

The attempt at correlating the Upper Permian microfloristic associations from the West Carpathian region is based on our knowledge about the Germanic development of the Permian, the "Zechstein" (LESCHIK 1956), the Bellerophon beds from the Karnic Alps (KLAUS 1963), the Mecsek area (BARABAS-STUHL 1981), the Transdanubian area (GOCZAN et al. 1986, GOCZAN et al. 1987) in Hungary and anhydrite beds in Ireland (VISSCHER 1971).

The microflora from the Zechstein in Germany (LESCHIK 1956) contains all elements of the Euro-American Upper Permian flora. It differs from the

Palaeomagnetic investigations indicate that the Zechstein was much shorter than previously thought (only 5 m.y. MENNING et al. 1988). This is also supported by the fact that it only included one microfloristic zone.

The Upper Permian microflora from the Mecsek area (BARABAS - STUHL 1981) is divided into microfloristic zones II-1 to II-3. In the uppermost Permian there is a hiatus.

The microflora from the Transdanubian area (GOCZAN et al. 1986, GOCZAN et al. 1987) passes without interruption into the Lower Triassic. The uppermost Permian is represented by marine plankton of the genus *Tympanocysta* and pollen of the species *Klausipollenites minimus*. This area is characterized by marine sediments. The species *Klausipollenites minimus* allows us to correlate microfloral zone VI (*Karpatisporites* - *Gnetaceae-pollenites*) with the IVth zone of the Transdanubian area. As mentioned above, the presence of the sea could have had a moderating effect on the extreme droughts and hot climate; the floral change here was therefore not manifested as distinctly as in the Carpathian region.

A comparison of the uppermost Permian microflora of the Carpathian region with that of the Upper Permian from the British Isles (VISSCHER 1971, the Kingscourt - Gypsum Formation, Upper Mudstone member) shows that the latter contains a microflora with prevalingly multiteniate pollen and a higher percentage of pollen of the genera *Guttulapollenites* and *Stellapollenites*. This zone may be correlated with the microfloral zones V to VI from the West Carpathian region. The difference between both floras is, however, evident. In the Kingscourt - Gypsum Formation no small bisaccate pollen of the genus *Karpatisporites* have been found, and in our region species of the genus *Stellapollenites* (*Lueckisporites norma* D) are missing. The occurrence of the genera *Guttulapollenites* and *Klausipollenites* is the only common feature.

The fact that the uppermost Permian microflora is widespread throughout the Carpathian region is demonstrated by finds from several localities in two tectonic units - the Hronicum and Veporicum as well as from the Canadian Arctic islands - from the uppermost Permian.

An important research objective would be to search for manifestations of a biological catastrophe in uppermost Permian sediments, preferably in continental areas where these could have been most conspicuous.

References

- ALASTER Mc, A.L. 1973. Phanerozoic biotic crisis. The Permian and Triassic Systems and their Mutual Boundary. - *Canad. Soc. Petrol. Geol. Mem.*, **2**: 11-15. - Ottawa.
- BARABAS-STUHL, A. 1981. Microflora of the Permian and Lower Triassic sediments of the Mecsek Mts. - *Acta geol. Acad. Sci. Hung.*, **24**, 1: 49-97. - Budapest.
- GOCZAN, F., ORAVECZ-SHEFFER, A. & SZABO, J. 1986. Biostratigraphic zonation of the Lower Triassic in the Transdanubian Central Range. - *Acta Geol. Hung.*, **29**, 3-4: 233-259. - Budapest.
- GOCZAN, F., ORAVECZ-SHEFFER, A. & HAAS, J. 1987. The Permian/ Triassic boundary in the Transdanubian Central Range. - *Acta Geol. Hung.*, **30**, 1-2: 35-58. - Budapest.
- GOCZAN, F. & PLANDEROVA, E. 1989. Palynological subdivision of Upper Permian sediments in Czechoslovakia and Hungary. - *Abstr. XIV. Congress CBGA, Sofia, Bulgarian.* - Sofia.

- KLAUS, W. 1963. Sporen aus dem subalpinen Perm. - Jb. Geol. Bundesanst., **106**: 229-263. - Wien.
- " - 1980. Microfloristic events towards Permian/ Triassic boundary. - Proc. IVth Int. Palynol. Conf., **2**: 228-235. - Lucknow.
- LESCHIK, G. 1956. Sporen aus Salztou des Zechsteins von Neuhaß (bei Fulda). - Palaeontogr. B, **100**: 122-142. - Stuttgart.
- MENNING, M., KATZUNG, G. & LÜTZNER, H. 1988. Magnetostratigraphic Investigation in the Rotliegendes (300-232 Ma) of Central Europe. - Z. geol. Wiss., **16**, 11-12: 1045-1063. - Berlin.
- PLANDEROVA, E. 1973. Palynological research in the Melaphyre series of the Choc Unit in the NE of Nizke Tatry Mts. between Spissky Stivnik and Vikartovce. - Geol. Prace, **60**: 143-168. - Bratislava.
- VISSCHER, H. 1971. The Permian and Triassic of the Kingscourt outlier Ireland. - Geol. Surv. Ireland, Spec. Pap, **1**: 1-114. - Dublin.
- " - 1980. Aspects of a palynological characterization of Late Permian and Early Triassic "Standard" units of Chronostratigraphical classification in Europe. - Proc. IVth Int. Palynol. Conf., **2**: 236-244. - Lucknow.

New plant remains from the Lower Devonian of Roeragen, Norway

Hans-Joachim SCHWEITZER & Georg HEUMANN

Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Nußallee 8, D-5300 Bonn 1, Germany

with 3 figures and 1 plate

Abstract

New plant fossils are described from the well known locality Roeragen, southeast of Trondheim, Norway. They were collected by O. SELLING (Stockholm, Sweden). Together with the species already mentioned by HALLE (1916) the Early Devonian (presumably upper Lower Emsian) sediments contain the following plants:

Pachythea sp., *Sporogonites exuberans*, *Zosterophyllum myretonianum*, *Sawdonia ornata*, *Drepanophycus spinaeformis*, *Psilophyton burnotense*, *Psilophyton arcuatum*, *Aphylopteris* sp., *Hostinella* sp. A, and B.

The genus *Zosterophyllum* is recorded from Roeragen for the first time. All fossils previously determined as *Psilophyton princeps* belong to *Sawdonia ornata*, of which the first fertile specimens from Roeragen are described. The stele in some specimens is structurally preserved and shows some new details. Fertile remains of *Drepanophycus spinaeformis* also occur in Roeragen. *Psilophyton burnotense*, an older synonym of *P. goldschmidtii*, can certainly not be assigned to the genus *Margophyton* as suggested by ZAKHAROVA (1981). As already suggested by SCHWEITZER (1980) *Psilophyton (Dawsonites) arcuatum* is identical with *Psilophyton forbesii* from the USA. The systematic position of *Aphylopteris* is still uncertain. Two different species of *Hostinella* are represented by rather complete, structurally preserved material.

Zusammenfassung

Unter den von O. SELLING (Stockholm, Schweden) 1963 in der Umgebung des Roeragen-Sees südöstlich Trondheim (Norwegen) gesammelten Pflanzenresten befinden sich mehrere Stücke, die die Kenntnis über die Zusammensetzung dieser wohlbekannten Unterdevon-Flora (mutmaßlich oberes Unterems) beträchtlich erweitern. Zusammen mit den bereits von HALLE (1916) beschriebenen Fossilien sind jetzt folgende Arten bekannt:

Pachythea sp., *Sporogonites exuberans*, *Zosterophyllum myretonianum*, *Sawdonia ornata*, *Drepanophycus spinaeformis*, *Psilophyton burnotense*, *Psilophyton arcuatum*, *Aphylopteris* sp., *Hostinella* sp. A und B.

Die Gattungen *Zosterophyllum* und *Sawdonia* sind zum ersten Mal aus Roeragen nachgewiesen worden. Zu *Sawdonia ornata* gehören alle bisher als *Psilophyton princeps* bezeichneten Fossilien. Bei einigen Resten ist die Stele strukturbietend erhalten. Von *Drepanophycus spinaeformis* liegen jetzt ebenfalls fertile Stücke vor. *Psilophyton burnotense*, ein älteres Synonym von *Psilophyton goldschmidtii*, kann keinesfalls zur Gattung *Margophyton* gestellt werden, wie von ZAKHAROVA (1981) vorgeschlagen wurde. *Psilophyton (Dawsonites) arcuatum* halten wir für identisch mit *Psilophyton forbesii* aus den USA. Die systematische Stellung von *Aphylopteris* sp. ist nach wie vor unsicher. In recht vollständiger, strukturbietender Erhaltung liegen zwei spezifisch verschiedene Hostinellen vor.

Introduction

In 1913 NATHORST first began working on the fossil plants from Roeragen which he compared with those from the Middle Devonian flora of Bohemia. Three years later HALLE published a monograph of the Roeragenflora, the first comprehensive work on psilophytes ever. In 1963, new material - a considerable number of specimens - was collected by SELLING (Stockholm, Sweden) which he lent to SCHWEITZER. Identification of these plant remains has led to a revision of the Roeragen flora which is presented here. The age of the flora is accepted as Emsian as suggested by BANKS (1967). Compared with the flora of the Rheinisches Schiefergebirge (Germany) an upper Lower Emsian age is most probable.

Systematics

Zosterophyllaceae

Zosterophyllum myretonianum PENHALLOW 1892

The genus *Zosterophyllum* is represented by one fertile specimen belonging to *Z. myretonianum*, a well known species from the Lower Devonian of Britain (fig. 1/1). The occurrence of *Z. myretonianum* at Roeragen extends the stratigraphic range of this species from the Upper Gedinnian up to the Lower Emsian.

Sawdonia ornata (DAWSON) HUEBER 1971

Especially interesting are the remains that were formerly assigned to *Psilophyton princeps*. As already noted by HALLE (1916), the identification of this always poorly preserved material is very difficult. It would have been impossible to identify this plant to the species level if there had not been some fertile specimens in SELLING's material. All these specimens belong to *Sawdonia ornata*. This identification is not only supported by the strong, untapered and multicellular enations, but also by the sporangia inserted between them (fig. 1/3). The apex of the young shoots is circinate.

Only parts of the xylem were structurally preserved. Longitudinal sections of the metaxylem tracheids from within the cell lumina show a washboard-like relief which is actually made up by the thickened rings of the secondary wall (fig. 1/4; pl. 1, fig. 1). The rings occasionally anastomose to form helical or reticulate thickenings. In profile they are either strip- or tongue-shaped, and their size is greatly variable. Pits up to 1 μm in diameter are found irregularly distributed between the thickenings.

At the point of attachment of the secondary thickenings to the former primary wall the tracheids reveal grooves which project from the former middle lamella into the secondary thickenings (fig. 1/4). We support the opinion of HARTMAN (1981) that these grooves result from the decay of organic material from the middle lamella and the primary walls of the tracheids.

Drepanophycaceae

Drepanophycus spinaeformis GÖPPERT 1852

Fertile remains of *Drepanophycus spinaeformis*, a species that was nearly distributed world wide during the Devonian, also occur at Roeragen (fig. 1/2).

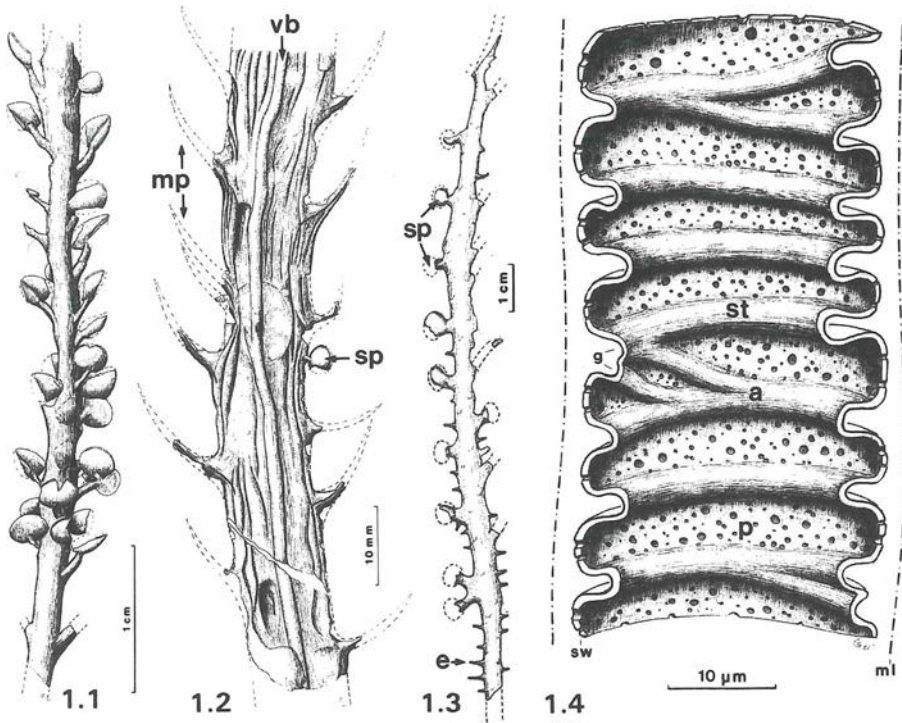


fig. 1: 1.- *Zosterophyllum myretonianum*, sporangia spike. 2.- *Drepanophycus spinaeformis*, sporangium (sp), microphylls (mp) and vascular bundle (vb). 3.- *Sawdonia ornata*, sporangia (sp) and enations (e). 4.- *Sawdonia ornata*, schematic illustration of a metaxylem tracheid: secondary thickenings (st) anastomosing (a), pits (p), grooves (g), secondary wall (sw) and former middle lamella (ml).

Trimerophytaceae

Psilophyton burnotense (GILKINET) KRÄUSEL & WEYLAND 1948

A degagement of HALLE's holotype of *Psilophyton goldschmidtii* confirmed the opinion of KRÄUSEL & WEYLAND (1948) as well as SCHWEITZER (1980) that *P. goldschmidtii* is identical to *P. burnotense*. Under no circumstances can *P. goldschmidtii* be assigned to the genus *Margophyton* as suggested by ZAKHAROVA (1981).

HALLE believed that only the pseudomonopodially branched main axis and the basal regions of the first order branches bear numerous, spine-like, sharply tapered enations. In fact, all branches up to the fifth order are covered by these enations (fig. 2/1). Their distribution appears to be arbitrary, but the better preserved material from the Rheinisches Schiefergebirge exhibits a tendency towards a spiral arrangement.

During our preparation of the holotype, fragments of two, terminally inserted, fusiform sporangia were discovered (fig. 2/2). Parts of the surface of the sporangia show fine ribs. The line of dehiscence runs longitudinally.

Psilophyton arcuatum (HALLE) SCHWEITZER 1980

This plant, originally placed in the organgenus *Dawsonites* by HALLE, was later transferred to the genus *Psilophyton* by SCHWEITZER (1980). We be-

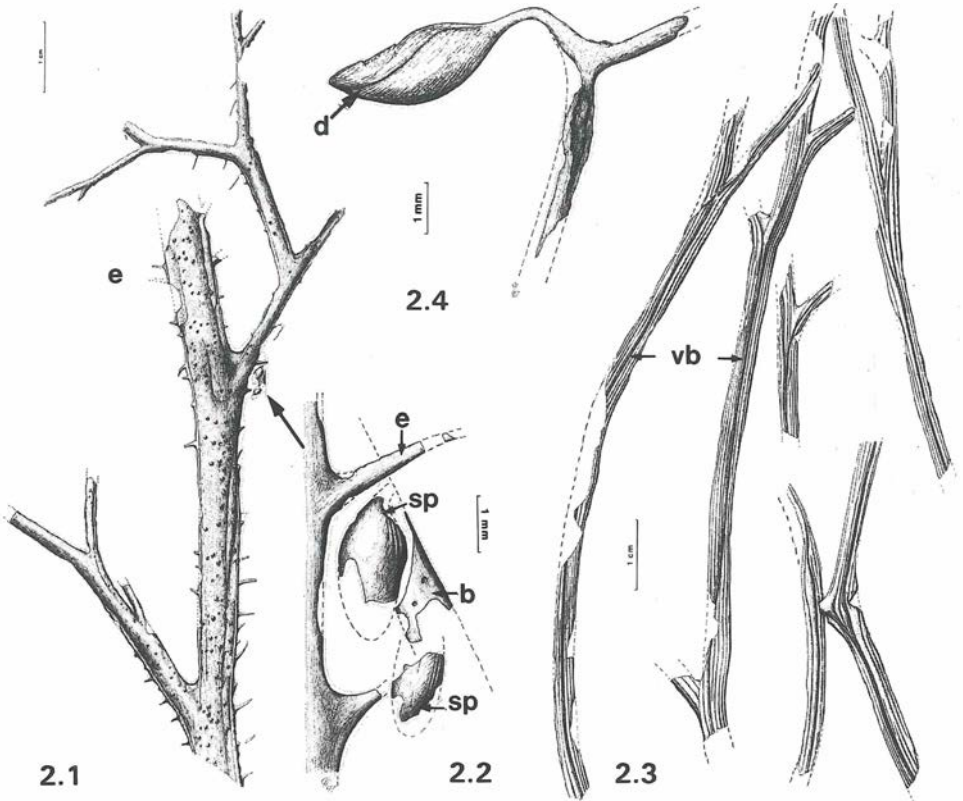


fig. 2: 1,2.- *Psilophyton burnotense* (= HALLE's holotype of *P. goldschmidtii*). Enations (e), a small branch (b) and remains of two sporangia (sp). 3.- *Psilophyton arcuatum*, with the characteristic strong, longitudinal ribbing and the vascular bundle (vb). 4.- *P. arcuatum*, sporangium with line of dehiscence (d).

lieve that *P. forbesii* ANDREWS et al. (1968) from the USA is identical because of its corresponding morphology.

The completely spineless axes branch only rarely, but they almost exhibit a strong, longitudinal ribbing in the basal and middle regions of the plant - a very characteristic feature. The central vascular bundle is relatively thin and not structurally preserved (fig. 2/3).

In SELLING's collection, there are a few fertile remains that are so small that we can assign them only tentatively to *P. arcuatum*. Fig. 2/4 shows a branch with an projecting sporangium. The surface of the sporangia appears to be weakly striped, and the line of dehiscence runs longitudinally.

Incertae sedis

Aphylopteris sp. HALLE 1916

The systematic position of *Aphylopteris* remains completely unknown. In comparison to *Psilophyton* and *Hostinella*, this plant has a much thicker vascular bundle. The numerous axes, which appear rather rigid, branch occasionally in a manner similar to *Psilophyton* (fig. 3/1). The surface of the axes appears spineless and smooth.

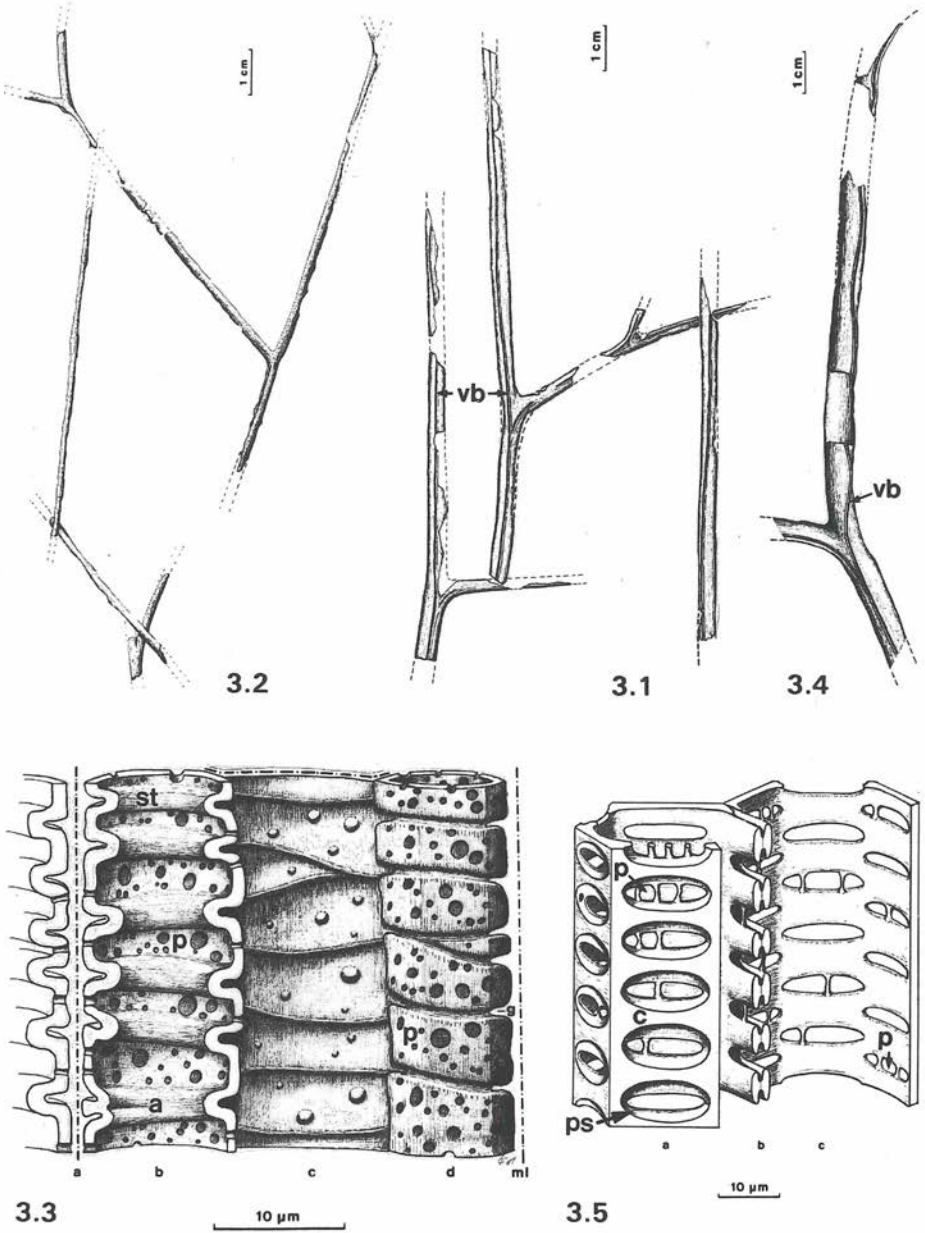


fig. 3: 1.- *Aphylopteris* sp., vascular bundle (vb). 2,3.- *Hostinella* sp. A; schematic illustration of the tracheids: Section a: walls of two tracheids with former middle lamella (ml) and primary wall. Section b: lumina view with secondary thickenings (st), pits (p) and beginning of anastomosing (a). Section c: negative cast of the wall. Section d: outside wall with grooves (g) and pits (p). 4,5.- *Hostinella* sp. B, vascular bundle (vb); schematic illustration of two metaxylem tracheids with their adjacent walls (section b). Section a: outside wall with pitlets (p), pitlet sheets (ps) and crassulae (c). Section c: lumina view with pitlets (p) and pitlet sheets (ps).

***Hostinella* BARRANDE ex STUR 1882**

Other sterile branch systems occur at Roeragen, but these have steles that are considerably thinner than those of *Aphylopteris*. These branch systems belong to *Hostinella* and consist of two different fairly well structurally preserved species.

***Hostinella* sp. HALLE 1916 (type A)**

This type which was first described by HALLE and again later by BANKS (1967) is only rarely but when, always dichotomously branched. The spineless surface of the structurally preserved regions are finely and longitudinally ridged (fig. 3/2).

The xylem is often preserved as coaly matter. The tracheids are circular to polygonal in cross section and more or less radially arranged. The middle lamella and the primary wall have been destroyed, and the intercellular spaces as well as the lumina are sometimes hollow or, more commonly, filled with minerals. Differentiation between the protoxylem and metaxylem is no longer visible. A SEM photo (pl. 1, fig. 2) and a schematic illustration of the tracheids reveals the annual thickenings in different sections (fig. 3/3). The thickenings frequently join up with those of the neighbouring tracheids (fig. 3/3 a). Anastomosing of the thickenings is rare (fig. 3/3 c). The pits are located between the thickenings, sometimes in rows but more commonly in an irregular pattern. They are up to 2 μm in diameter. As in *Sawdonia ornata* the grooves in these tracheids occur at the point of attachment of the secondary thickenings to the primary wall (fig. 3/3 b + d).

***Hostinella* sp. (type B)**

A second, apparently new species of *Hostinella* has also been recognized in SELLING's material. This type B differs from type A in its substantially stronger axis (fig. 3/4) as well as in great differences in the anatomy of the vascular bundle. It reveals a clear differentiation between the proto- and the metaxylem. The more poorly preserved, central protoxylem consists of smaller, irregularly arranged tracheids, whereas those of the metaxylem have larger lumina and are arranged in more or less radial rows.

The multiperforate pitting is characteristic for this tracheids and clearly visible from the outside (fig. 3/5 a; pl. 1, fig. 3). The elliptical apertures, bordered by crassulae are pitlet sheets which were formed secondarily by the fusion of 2 to 4 pitlets originally arranged in a row. In lumina view (fig. 3/5 c; pl. 1, fig. 4), the pitlet sheets are arranged in a scalariform manner and weakly interfinger with one another. Adjacent tracheid walls show that the pitlet sheets of neighbouring tracheids join up with one another (fig. 3/5 b; pl. 1, fig. 4).

References

- ANDREWS, H. N., KASPER, A. E. & MENCHER, E. 1968. *Psilophyton forbesii*, a new Devonian plant from northern Maine. - Bull. Torrey Bot. Club, 95(1): 1-11, 10 figs.- Lancaster, Pa.
- BANKS, H. P. 1967. Anatomy and affinities of a Devonian *Hostinella*. - Phytomorphology, 17(1-4): 321-330, 6 figs., Panchanan Maheshwari Mem. Vol.- India.
- EDWARDS, D. 1975. Some observations on the fertile parts of *Zosterophyllum myretonianum* PENHALLOW from the Lower Old Red Sandstone of Scotland. - Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 69: 251-265, 2 pls., 2 figs.- Edinburgh.
- GÖPPERT, H. R. 1852. Fossile Flora des Übergangsgebirges. - Verh. Kaiserl. Leop. Carol. Akad. Naturforsch. Suppl., 22: 1-299.- Halle/Saale.

- HALLE, T. G. 1916. Lower Devonian plants from Roeragen in Norway. - Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, **57** (1): 46 p., 4 pls., 2 figs.- Stockholm.
- HARTMAN, C. M. 1981. The effect of pyrite on the tracheid structure of *Drepanophycus spinaeformis*, a long-ranging Devonian Lycopod. - Rev. Palaeobot. Palynol., **32**: 239-255, 3 pls.- Amsterdam.
- HEUMANN, G. 1991. Die Unterdevonflora von Roeragen, Norwegen - Neue Forschungsergebnisse. - Diplomarbeit (unpublished).- Univ. Bonn.
- HUEBER, F. M. 1971. *Sawdonia ornata*: a new name for *Psilophyton princeps* var. *ornatum*. - Taxon, **20**: 641-642.- Utrecht.
- KRÄUSEL, R. & WEYLAND, H. 1948. Pflanzenreste aus dem Devon. XIII. Die Devon-Floren Belgiens und des Rheinlandes, nebst Bemerkungen zu einigen ihrer Arten. - Senckenbergiana, **29** (1/6): 77-99, 3 Abb.- Frankfurt.
- NATHORST, A. G. 1913. Die Pflanzenreste der Röragen-Ablagerungen. - Videnskapsselskapets Skrifter, I, Math.Nat. Kl., 1913, Nr. 9, 27 S., 3 Textfig., 5 Taf., 2 geol. Ktn.- Kristiania.
- PENHALLOW, D. P. 1892. Additional notes on Devonian plants from Scotland. - Canadian Rec. Sci., **5**: 1-13, 2 pls.- Montreal.
- RAYNER, R. J. 1983. New observations on *Sawdonia ornata* from Scotland. - Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sciences, **74**: 79-93, 7 figs.- Edinburgh.
- SCHWEITZER, H.-J. 1980. Die Gattungen *Renalia* GENSEL und *Psilophyton* DAWSON im Unterdevon des Rheinlandes. - Bonner Paläobot. Mitt., **6**: 1-34, 22 Abb.- Bonn.
- " - . 1989. *Psilophyton burnotense* oder *Psilophyton goldschmidtii* oder *Margophyton goldschmidtii*? - Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, **109**: 117-129, 4 Abb., 1 Taf.- Frankfurt am Main.
- SCHWEITZER, H.-J. & HEUMANN, G. 1992. Die Unterdevonflora von Roeragen in Norwegen. - Palaeontogr., **B**, (in press).- Stuttgart.
- STUR, D. 1881. Die Silur-Flora der Etage H-h1 in Böhmen.-Sitz.-Ber. kaiserl. Akad. wiss., math. - naturwiss. Cl., 1. Abth., **84**(1, 2): 330-394, 5 Taf.- Wien.
- ZAKHAROVA, T. V. 1981. On the systematic position of the species *Psilophyton goldschmidtii* from the Lower Devonian of Eurasia. - Palaeont. J., **15**: 109-118, 3 figs., 2 pls.- Washington,DC.

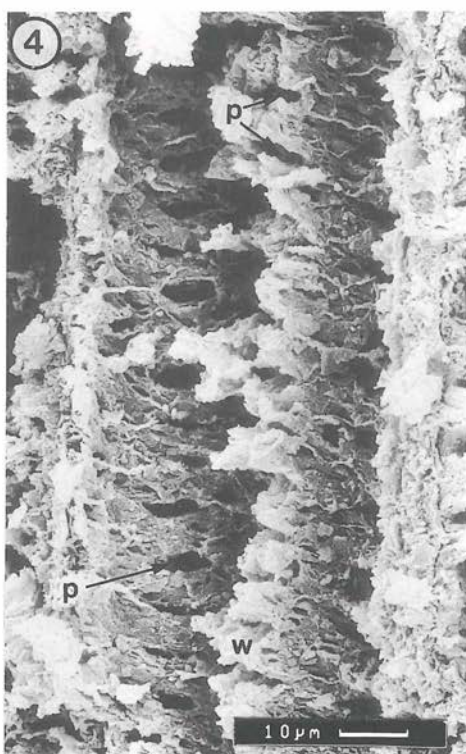
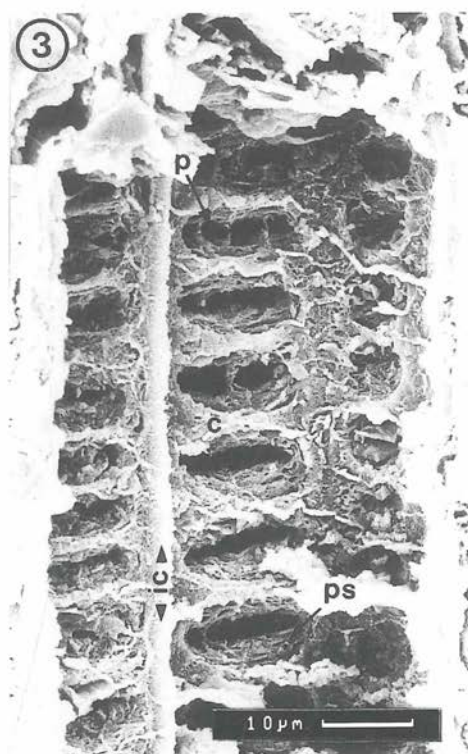
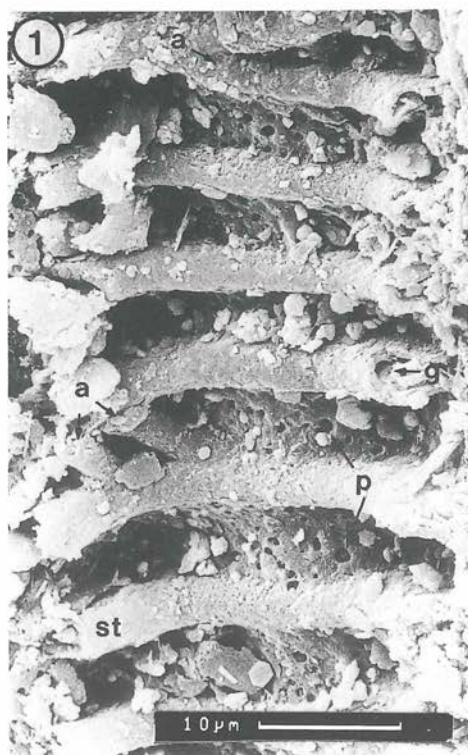
Plate 1

Fig. 1: SEM photo of a metaxylem tracheid (longitudinal section) of *Sawdonia ornata*. The secondary thickenings (st) anastomose (a) occasionally. Pits (p) are distributed irregularly. The grooves (g) project into the secondary thickenings.

Fig. 2: SEM photo of the tracheids (outside walls) of *Hostinella* sp. HALLE (type A). The grooves (g) project from the outside the cell into the secondary thickenings. Anastomosing (a) is rare and the pits between the thickenings are arranged in an irregular pattern. The negative cast (nc) shows an impression of the tracheid wall.

Fig. 3: SEM photo of the metaxylem tracheids (outside walls) of *Hostinella* sp. (type B). The multiperforate pitting is characteristic for this tracheids. The elliptical apertures, bordered by crassulae (c) are pitlet sheets (ps) which were formed secondarily by the fusion of 2 to 4 pitlets (p) originally arranged in a row.

Fig. 4: SEM photo of the metaxylem tracheids (lumina view) of *Hostinella* sp. (type B). The pitlet sheets (p) are arranged in a scalariform manner at the wall (w) of two neighbouring tracheids.



**TAPHONOMY
BIOMECHANICS
BIOCHEMISTRY**

Plant taphonomic character of the Late Carboniferous Hamilton Quarry, Kansas, USA: Preservational modes of walchian conifers and implied relationships for residency time in aquatic environments

Robert A. GASTALDO

Department of Geology, Auburn University, AL 36849-5305, USA

with 2 figures and 1 plate

Introduction

A Fossil-Lagerstätte in the Upper Pennsylvanian (Stephanian) of Kansas, USA, preserves a diverse biota of marine, euryhaline, freshwater, and terrestrial forms. The site near Hamilton (fig. 1) is confined to a palaeochannel incised into a cyclothemic sequence during a sea level low-stand (CUNNINGHAM et al. submitted). The carbonate-rich infill was deposited during a subsequent marine transgression. Three fine-grained ostracod-rich wackestones (E1-E3; fig 1), separated by carbonate mudstone, cap the sequence (FRENCH et al. 1988). Rhythmic patterns of lamination-thickness variation in the limestones and carbonate mudstones are indicative of tidal influence within the palaeochannel (CUNNINGHAM et al. submitted). Elements of the terrestrial flora are allochthonous and preserved within these laminated carbonates.

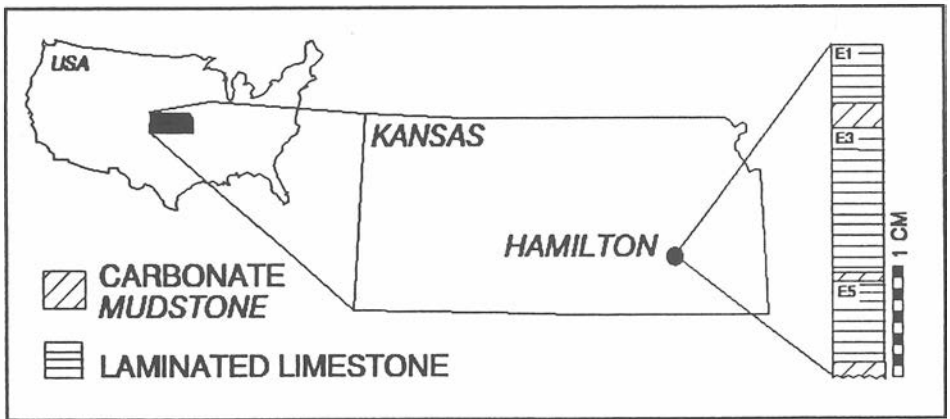


fig.1: Generalized locality map of Hamilton quarry site. A schematic stratigraphic section is depicted illustrating the interbedded wackestones and carbonate mudstone at the top of the channel fill sequence. Beds E1-E3 preserve the Fossil-Lagerstätte.

Megafloral elements are typified by a variety of coniferous remains including *Walchia piniformis*, *Hermitia schneideri* (sensu VISSCHER et al. 1986), *Gomphostrobus*, *Cordaites principalis*, and reproductive structures (LEISMAN et al. 1988; MAPES & ROTHWELL 1984; MAPES et al., 1989). Other gymnospermous elements include *Neuropteris* sp. and *Odontopteris* sp., fusainized stems and petioles of *Medullosa*, and the callipterid foliage *Autunia conferta*, *Dichophyllum flabellifera* and *Arnhardtia scheibei* (sensu

KERP & HAUBOLD, 1988). Foliage and strobili of equisetaleans and lycopsids have also been recovered (LEISMAN et al. 1988).

Walchian conifers are the most numerous, most diverse, and best preserved terrestrial components. Large leaf-bearing branch systems, some with intact strobili, represent the most complete remains known from the site (pl. 1 A). These are infrequently encountered. Isolated leaves dispersed throughout the laminated facies are the most commonly preserved coniferalean parts (pl. 1F). Thousands of individual leaves may cover bedding surfaces and occur with partially to completely burned wood. A hydrodynamic disparity exists between the transport and deposition of large leaf-bearing branches and isolated leaves that blanket bedding surfaces. In an attempt to resolve this, the taphonomic factors responsible for conifer preservational states were investigated. An actualistic approach was used to model the stages of conifer deterioration. In this way, residency time of leaf-bearing branches and branchlets in aqueous media could be grossly estimated, and an explanation designed to account for the preservation of the two different size classes and states of conifer remains.

Description of walchian conifer remains

Conifer detritus is preserved in two size classes. Megascopic remains (>0.5 cm in one axial dimension) are the most conspicuous, but infrequently encountered. Mesoscopic parts (<0.5 cm in one axial dimension) are the most common element, and this size fraction accounts for the greatest number of plant parts distributed along any particular bedding surface. Quantitatively, mesodetritus is exponentially more abundant than megadetritus. Less than 15 megafossils are found per 0.25m² quadrats (N=6) of exposed bedding surface as compared with more than 700 mesodetrital remains in the same area. The dissemination of isolated walchian leaves falsely imparts an aspect of densely concentrated material along bedding surfaces (pl. 1 F).

Individual megafossils appear to have had varied residency times in the water column prior to burial and preservation. This is evidenced by the range of disarticulation states of leaf-bearing branches and ultimate branchlets (pl. 1B-F). Excised or abscised branches are composed of a penultimate axis and alternately arranged ultimate branchlets. Leaves are helically arranged around all branch units. Branches that had been subjected to the least amount of biodegradation are the most complete and best preserved (pl. 1 A). Increased biodegradation appears to be correlated with an increased degree of disarticulation. The ultimate branchlets are the first parts to disassociate from the main axis, and it is common to encounter penultimate axes with several missing ultimate branchlets (pl. 1 B). These branchlets may be found immediately adjacent to the host part or a short distance (less than a few centimeters) away. Individual branchlets are the most commonly encountered megascopic plant part. Ultimate branchlets also exhibit a range of disarticulation stages (pl. 1 C-E). Some are found completely sheathed with leaves, while others are reduced to isolated axes without a leaf (pl. 1 F). Individual leaves may be preserved in the immediate vicinity of the woody ultimate axis or may be a few centimeters distant. The exponentially large quantity of mesodetritus littering bedding surfaces is the result of this in situ disassociation of leaves from coniferalean axes.

Experimental studies

Several questions arise related to the variety of preserved conifer remains on a single bedding surface. For example, how long must a conifer branch remain submerged before leaves are lost or shed from the penultimate and ultimate axes? Is there a difference in the rate of degradation under fresh and saline waters? What tensile stress is required to remove leaves from axes as deterioration progresses?

Deterioration experiments have been conducted on branch systems of *Araucaria*, a southern hemisphere conifer believed to be most similar in growth habit to walchian conifers (MAPES & ROTHWELL, 1988). Branches from an individual juvenile tree were allowed to deteriorate under three environmental conditions: on the forest floor litter under temperate to subtropical conditions; in an oxygenated aquarium filled with open marine waters (32ppt, the Gulf of Mexico water collected 12 miles offshore Alabama); in an oxygenated aquarium filled with freshwater (collected from aquaculture ponds, Auburn University). Branchlets were removed weekly from each sample treatment. The tensile force necessary to excise individual leaves from branchlets was measured using an INSTROM Universal Testing Instrument, Model 1011 (equipped with a 100lb load cell). Branchlets were chosen based upon a random-number generated pattern. This was designed to determine whether or not all branchlets exposed to the same conditions deteriorated at similar rates.

A brief procedural summary follows. Branchlets were clamped into grips secured to the base of the INSTROM. A pair of haemostats was hung from the load cell. Haemostat tips were secured onto the leaf just above the decurrent leaf base. Following each leaf excision, branchlets were reclamped in the basal grips such that the next leaf to be pulled was placed immediately above the top of the vice. The rate at which the moving crosshead should be driven was determined based upon several trials. A rate of 0.15 inches/minute was used (rates of 0.30, 0.45, and 0.6 inches/minute produced statistically similar results). The tensile strength (measured in lbs/in²) exerted upon the leaf was sampled and calculated by the machine every 50 ms. The maximum tensile stress necessary to remove a leaf (or portion of a leaf) was recorded. The number of leaves necessary to provide a statistically reliable sample size was determined to be 15 per branchlet. Basal leaves were pulled first. Subsequent removal involved sequentially ordered leaves positioned towards the branch apice. Fifteen leaves per branchlet for each experimental treatment were pulled each week (Total N = 585).

Results

Araucarian leaves responded in two ways when subjected to tensile stresses (fig 2). In the early weeks of the experiment, leaves were torn off their bases at or near the point of haemostat attachment (termed a tear). As decay of the basal leaf tissues progressed, entire leaves were removed. A ratio of Pulled:Torn leaves (% Pulls) was calculated for each data set to determine the relationship between average tensile force and leaf excision. Leaf response differed according to conditions under which deterioration progressed. Araucarian leaves yellowed within weeks of being resident on the forest floor. Leaves became achlorophyllous before drying out and turning a tannish-brown color. These leaves became rigid and brittle. It

appears that there is essentially no change in the amount of tensile strength required to excise leaves over time (fig.2 A). In contrast, leaves placed into aquatic media quickly lost their turgidity. Dark green leaves progressed through several stages of color alteration ending in a brownish-black to blackened condition. Leaves on ultimate branches did not deteriorate at the same rate throughout the branch (fig.2 A), but over a ten week period (e.g. salt water treatment) less tensile stress was necessary to remove degraded leaves (fig.2 B). As tensile stress requirements decreased, there was a corresponding increase in the number of pulled versus torn leaves. This correlates with a progressive deterioration as reflected by color change (fig.2 C). Although the tensile strength required for leaf excision decreases over time, the majority of leaves remain intact on both branches and branchlets after submersion for a period of 6 months. Leaves fall from all axes only after extensive deterioration of tissues has occurred at leaf bases.

Discussion

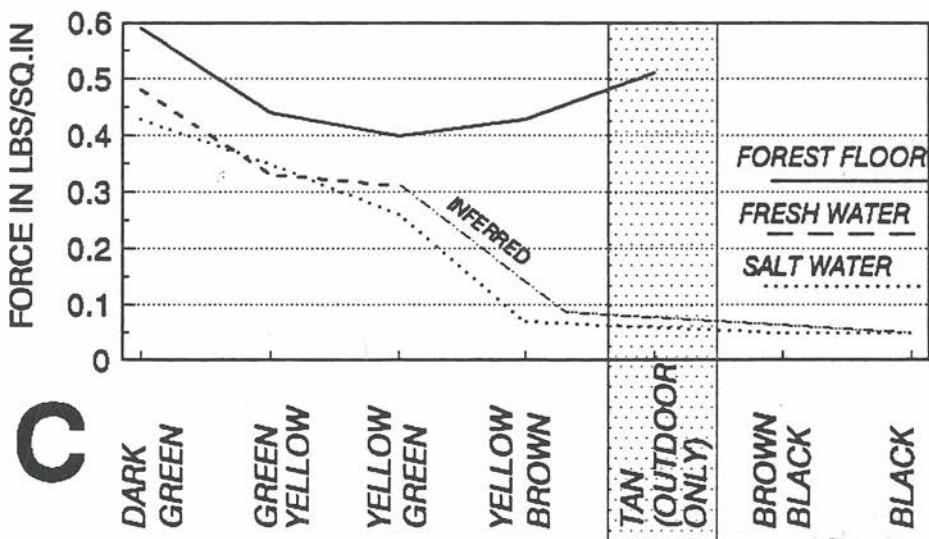
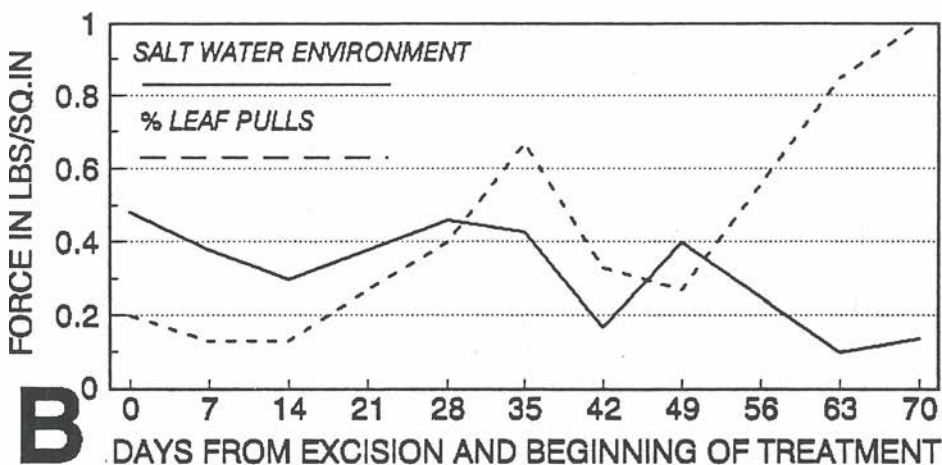
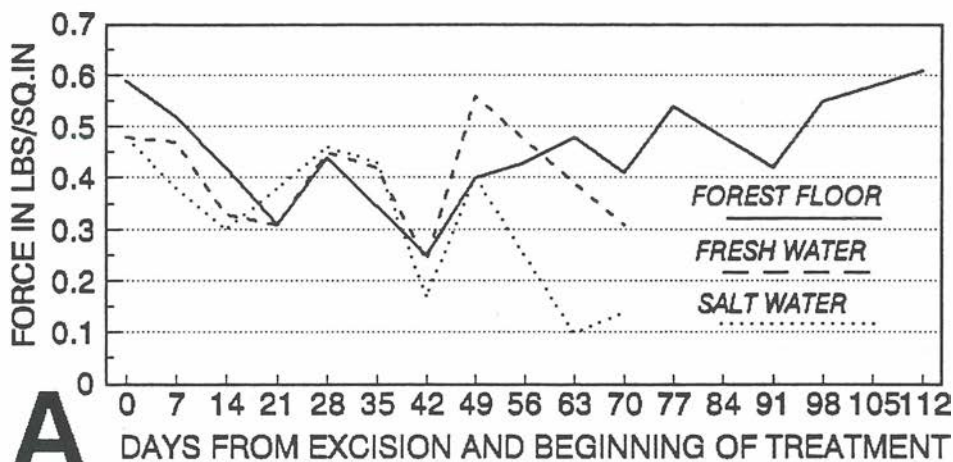
The modes in which allochthonous walchian conifer branches, branchlets, and leaves are preserved in the Hamilton quarry can be explained based upon experimental results. Although branchlets along a branch system may undergo degradation at different rates when subjected to constant conditions (fig.2 A), it is clear that increased residency time in the water column corresponds with an increasing predisposition to leaf loss (fig.2 B, 2 C). Intact, well-preserved *Walchia piniformis* and *Hermitia schneideri* branch systems (pl. 1) represent detritus that was resident in the water column for a short period of time. Transport may have been over the order of days to weeks. Partially disassociated specimens (pl. 1B) probably represent plant parts with residency times of several months before final transport and deposition in the palaeochannel. Degradation had progressed in these specimens to the stage where some of the leaves dropped from the axis at the site after emplacement at the sediment-water interface (pl. 1D,E). Plant parts that may have been resident in the water column for longer periods (up to a year or more) are represented by leafless, isolated branchlet axes surrounded by isolated individual leaves (pl.1 F).

The physical appearance of fossil conifer remains is a function of residency time either in a terrestrial or aquatic setting. Leaf loss may be induced by physical forces operating in the depositional environment, but is probably more a function of tissue decay at leaf bases. Distribution of individual leaves along the sediment-water interface is in response to fluctuating water movements which are strong enough to entrain smaller plant parts and relocate them short distances.

Acknowledgements

C. G. MAPLES and H. R. FELDMAN are thanked for their assistance and encouragement. A 1988 field season was supported by NSF EAR 8903792 to H.-P.

fig.2: Results of deterioration experiments conducted on *Araucaria* branches. A. - Tensile stress required to remove leaves or parts of leaves from branchlets over time (in days) under three experimental conditions. B. - Tensile stress required to remove leaves of araucarian branch placed in marine waters compared to the percentage of pulled leaves over time (in days). C. - Tensile stress required to remove araucarian leaves related to progressive deterioration as determined by change in leaf color.



SCHULTZE and C.G. MAPLES. T. TATUM is acknowledged for printing the photographs. The manuscript was completed while the author was supported as a Senior U.S. Research Scientist under an award from the Alexander von HUMBOLDT Foundation, Bonn, Germany.

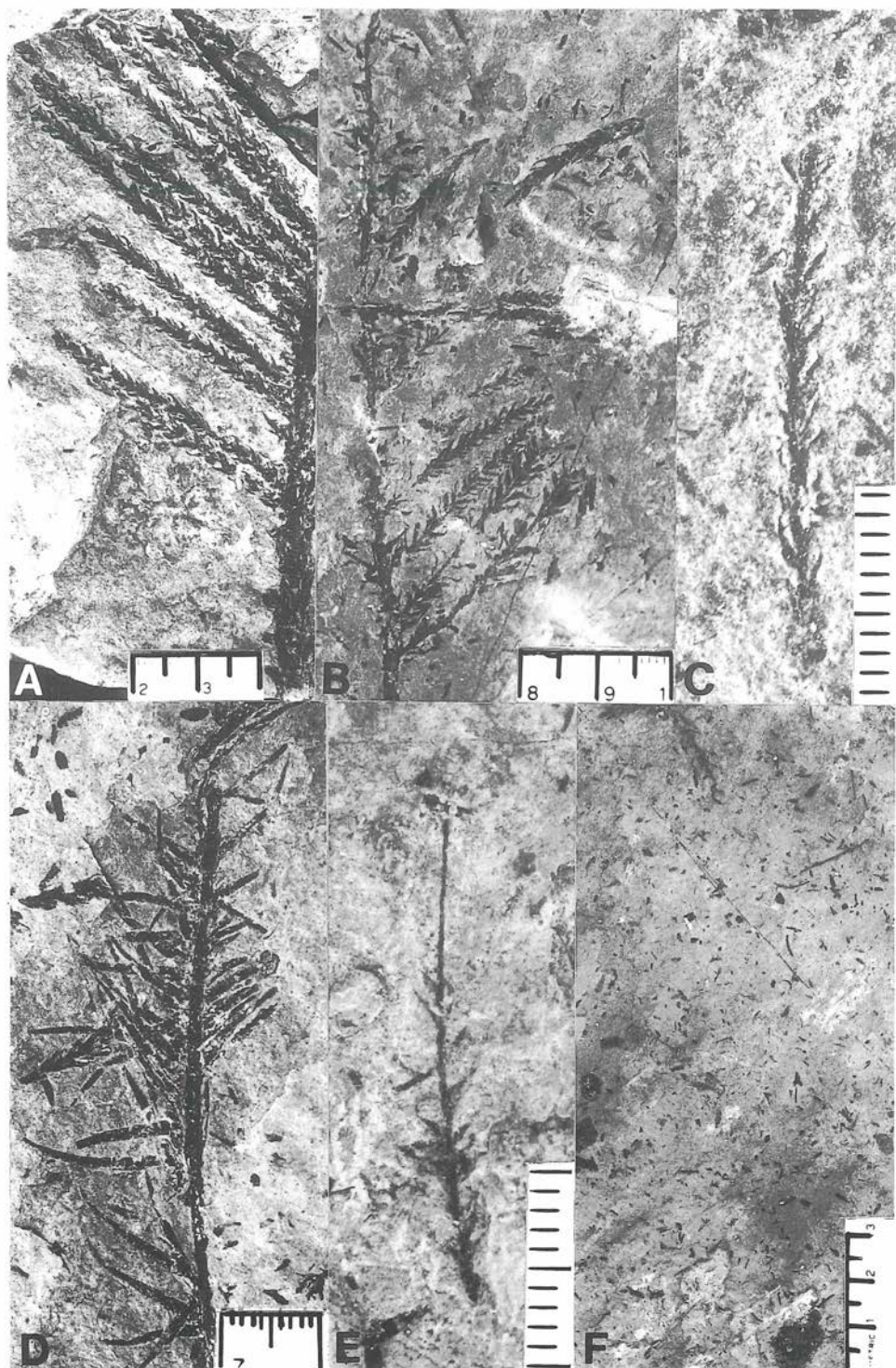
Literature

- CUNNINGHAM, C.R., FELDMAN, H.R., FRANSEEN, E.K., GASTALDO, R.A., MAPES, G., MAPLES, C.G. & SCHULTZE, H-P. Submitted. The Upper Carboniferous (Stephanian) Hamilton Fossil-Lagerstätte (Kansas, U.S.A.): A valley-fill, tidally influenced depositional model. - Lethaia. - Oslo.
- RENCH, J.A., WATNEY, W.L. & ANDERSON, J.E. 1988. Geology of the Hamilton quarry area: Stratigraphic and sedimentological considerations, in MAPES, G. & MAPES, R. (Ed). Regional Geology and Paleontology of Upper Paleozoic Hamilton Quarry Area in southeastern Kansas. - Kans. Geol. Surv. Guidebook., Ser. 6: 37-58.- Lawrence, Kansas.
- KERP, J.H.F. & HAUBOLD, H. 1988. Aspects of Permian paleobotany and palynology. III. On the reclassification of the west- and central European species of the form-genus *Callipteris* BRONGNIART 1849. - Rev. Paleobot. Palynol., 54: 135-160 - Amsterdam.
- LEISMAN, G.A., GILLESPIE, W.H. & MAPES, G. 1988. Plant paleontology of the Hamilton quarry area: Plant megafossils from the Hartford Limestone. in MAPES, G. & MAPES, R.(Ed). Regional Geology and Paleontology of Upper Paleozoic Hamilton Quarry Area in southeastern Kansas. - Kans. Geol. Surv. Guidebook., Ser. 6: 203-212.- Lawrence, Kansas..
- MAPES, G., & ROTHWELL, G.W. 1984. Permineralized ovulate cones of *Lebachia* from Late Palaeozoic limestones of Kansas. - Palaeont., 27: 69-94.- London.
- MAPES, G., & ROTHWELL, G.W. 1988. Plant paleontology of the Hamilton quarry area: Diversity among Hamilton conifers. in MAPES, G. & MAPES, R. (Ed.) Regional Geology and Paleontology of Upper Paleozoic Hamilton Quarry Area in southeastern Kansas. - Kans. Geol.Surv. Guidebook., Ser. 6: 225-244.- Lawrence, Kansas.
- MAPES, G., ROTHWELL, G.W. & HAWORTH, M.T. 1989. Evolution of seed dormancy. - Nature, 337: 645-646.- London.
- VISSCHER, H., KERP, J.H.F.& CLEMENT-WESTERHOF, J.A. 1986. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VI. Towards a flexible system of naming Palaeozoic conifers. - Acta Bot. Neerl., 35: 87-99.- Amsterdam.

Plate 1

Progressive degradation stages of walchian conifers preserved in calcilitites of Hamilton quarry. All specimens, except D (*Hermitia schneideri*), are assignable to *W. piniformis*. - All scales in cm.

- A. - Unaltered penultimate branch with undegraded branchlets.
- B.- Partially degraded penultimate branch in which penultimate axial leaves and some ultimate branchlets have fallen off.
- C. - Isolated ultimate branchlet with all leaves intact.
- D. - Ultimate branchlet in which lower leaves are no longer present.
- E. - Ultimate branchlet in which most leaves have been dislodged.
- F. - Common appearance of bedding surface littered with displaced leaves. An isolated ultimate axis can be seen in the upper right.



Die relative Leitfläche einiger Landpflanzen aus dem Unterdevon

Thomas SPECK

Botanischer Garten der Universität, Schänzlestr. 1, D-W-7800 Freiburg, Deutschland

mit 1 Figur und 3 Tabellen

Zusammenfassung

Die Betrachtung der Achsen früher Landpflanzen als Rotationsparaboloide mit unterschiedlichem Verjüngungsmodus und verschiedenen Verzweigungsmodi erlaubt es, die Mantelfläche solcher Achsensysteme abzuschätzen. Zusammen mit der Oberfläche eventuell vorhandener Blätter bzw. Emergenzen stellt dieser Wert die verdunstende Oberfläche dieser Pflanzen dar, da bei den untersuchten Taxa in guter Näherung von gleichen Transpirationsraten für Achsen- und Blattabschlußgewebe ausgegangen werden kann. Dividiert man die Querschnittsfläche des Wasserleitgewebes [mm^2] durch die verdunstende Oberfläche [mm^2] ergibt sich als dimensionslose Größe die relative Leitfläche L_r [/]. Die Ergebnisse für *Aglaophyton major*, *Asteroxylon mackiei*, *Drepanophycus spinaeformis* und *Rhynia gwynne-vaughanii* werden mit denen rezenter Pflanzen verglichen und hinsichtlich ihrer Aussagekraft bezüglich der Effektivität der verdunstungsmindernden Abschlußgewebe und der Wasserleitgewebe dieser Pflanzen sowie möglicher Rückschlüsse auf das von diesen Pflanzen besiedelte Biotop diskutiert.

Abstract

A method is described, that allows to calculate the total surface area of branched stems of early Devonian land plants taking into consideration different tapering modes and branching modes. The transpiring surface of these plants in first approximation corresponds to the surface area of the branched stems plus (if existing) the surface area of the enantions resp microphylls. It is assumed that the surfaces of aerial axes and enantions resp microphylls have the same transpiration rate. The ratio of the cross-sectional area of the water conducting tissue in [mm^2] to the total transpiring surface area in [mm^2] yields a dimensionless number, the "relative conducting area". The "relative conducting area" is calculated for some early Devonian land plants (*Aglaophyton major*, *Asteroxylon mackiei*, *Drepanophycus spinaeformis*, *Rhynia gwynne-vaughanii*) under the assumption of various branching modes and branching frequencies. The results of these calculations are compared with data from recent plants from ecologically different habitats. Then potentials and problems of the method are discussed, especially in connexion with conclusions concerning the effectivity of transpiration-reducing surface tissues and of water conducting tissues and concerning the ecology of fossil plant taxa.

1. Einleitung

Als relative Leitfläche wird meist der Quotient aus Querschnittsfläche des (leitenden) Wasserleitgewebes (in [mm^2]) pro Frischgewicht (in [g]) der von dieser Achse versorgten Blätter angegeben (vgl. HUBER 1928, STOCKER

1928, FIRBAS 1931a, b). Für Untersuchungen an fossilen Pflanzen eignet sich jedoch eher eine weniger gebräuchliche Definition, nach der die relative Leitfläche (L_r) als Quotient aus der Querschnittsfläche des (leitenden) Wasserleitgewebes (in $[\text{mm}^2]$) durch von diesem Leitgewebe versorgter verdunstender Oberfläche in $[\text{mm}^2]$ als dimensionslose Größe berechnet wird. Für frühe Landpflanzen ist letztere Definition besser geeignet, da außer den Blättern auch die Achsenoberfläche zur verdunstenden Oberfläche beiträgt und auf eine Abschätzung des Frischgewichtes verzichtet werden kann.

Die Messungen von HUBER (1928), STOCKER (1928) und FIRBAS (1931b) ergaben charakteristische Werte für Pflanzen verschiedener Biotope (Tab. 1). Nach FIRBAS (1931a) besitzen Pflanzen in Hochmooren relative Leitflächen, die denen von Wüstenpflanzen vergleichbar sind. Als Ursache hierfür wird diskutiert, daß diese Pflanzen wiederkehrenden Trockenperioden ausgesetzt sind. Die für die verschiedenen Pflanzengruppen gefundenen unterschiedlichen Werte können, abgesehen von der in den verschiedenen Biotopen unterschiedlichen Wasserpotentialdifferenz zwischen Pflanze und Umwelt, von der Wasserversorgungssituation und von der Effektivität der verdunstungsmindernden Abschlußgewebe (Kutikula mit Stomata) durchaus auch von den unterschiedlichen Tracheen- (bzw. Tracheiden-)durchmessern abhängen. So besitzen Pflanzen trockener Biotope generell Tracheen mit kleinerem Lumen, d.h. für denselben Volumenfluß an Wasser (bei gleicher treibender Kraft) werden bei diesen Taxa mehr Leitelemente und damit ein größerer Xylemquerschnitt benötigt als bei Taxa mit großlumigeren Tracheen

Pflanzen	$L_r = \frac{[\text{mm}^2] \text{ leitendes Wasserleitgewebe}}{[\text{mm}^2] \text{ verdunstende Oberfläche}} \quad [/]$
"Waldkräuter"	$0,20 \cdot 10^{-4}$ ($0,02 \cdot 10^{-4}$ bis $0,74 \cdot 10^{-4}$)
"Steppenheidepflanzen"	$0,48 \cdot 10^{-4}$ ($0,31 \cdot 10^{-4}$ bis $0,81 \cdot 10^{-4}$)
"Wüstenpflanzen":	
- Sukkulente	$0,73 \cdot 10^{-4}$ ($0,67 \cdot 10^{-4}$ bis $0,88 \cdot 10^{-4}$)
- Nichtsukkulente	
- 1. Gruppe	$3,2 \cdot 10^{-4}$ ($1,4 \cdot 10^{-4}$ bis $4,7 \cdot 10^{-4}$)
- 2. Gruppe	$8,2 \cdot 10^{-4}$ ($3,4 \cdot 10^{-4}$ bis $17,5 \cdot 10^{-4}$)
- Laubbäume (der nördlichen gemäßigten Zonen)	$0,33 \cdot 10^{-4}$

Tab. 1: Relative Leitfläche (L_r) bei Pflanzen, die zu verschiedenen ökologischen Gruppen gehören. Die Daten und die Bezeichnungen der ökologischen Gruppen sind nach HUBER 1928, FILZER 1948, FIRBAS 1931b und STOCKER 1928 zusammengestellt. Da die ökologischen Gruppen nach heutiger Einteilung sehr heterogen sind, wurden die Bezeichnungen der Originalliteratur beibehalten.

(vgl. ZIMMERMANN 1983). Diese Ergebnisse zeigen, daß es prinzipiell möglich sein sollte, durch eine Berechnung der relativen Leitfläche fossiler Pflanzen zusätzliche Informationen über die Effektivität ihrer verdunstungsmindernden Abschlußgewebe und ihrer Wasserleitgewebe zu erhalten sowie auf das von diesen Pflanzen besiedelte Biotop rückzuschließen. Für fossile Pflanzen existiert bisher jedoch nur eine Berechnung für ein 2,5 [mm] langes Achsenstück von *Rhynia gwynne-vaughanii* (FILZER 1948).

2. Material und Methoden

Die den Berechnungen der relativen Leitfläche zugrunde liegenden Methoden sind im Text beschrieben. Untersuchte Pflanzen: *Aglaophyton major* (KIDSTON & LANG 1920 [1920a]) D.S. EDWARDS 1986, *Asteroxylon mackiei* KIDSTON & LANG 1920 [1920b], *Drepanophycus spinaeformis* GOEPPERT 1852, *Rhynia gwynne-vaughanii* KIDSTON & LANG 1917, p.p. 1920 [1920a].

3. Berechnung der verdunstenden Oberfläche

Die verdunstende Oberfläche von Landpflanzen aus dem Unterdevon entspricht bei Taxa ohne Blätter und Emergenzen der Oberfläche der oberirdischen Achsenteile. Bei Taxa mit Blättern bzw. Emergenzen muß die Oberfläche dieser Organe zur Achsenoberfläche addiert werden. Für eine

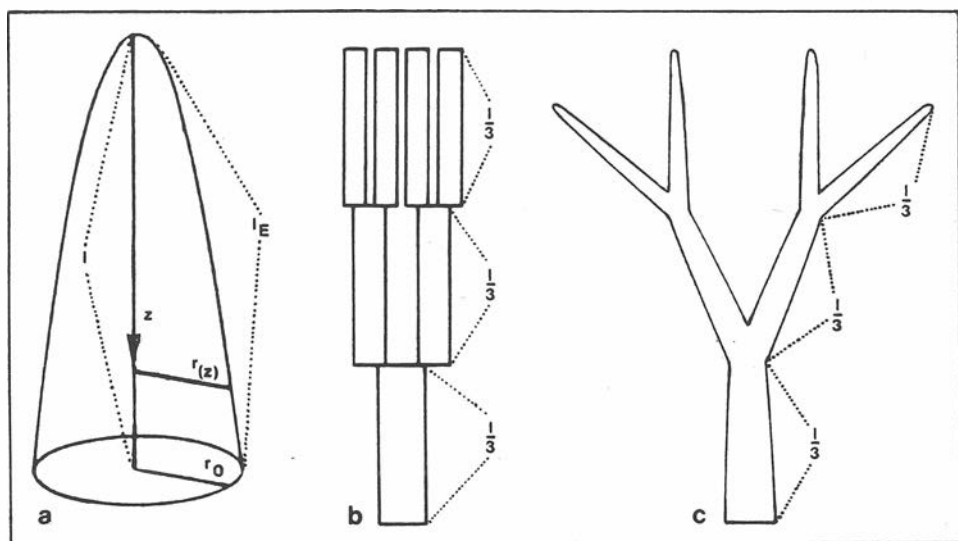


Fig. 1: a) Rotationsparaboloid mit einem Verjüngungsmodus von $n = 0,5$. r_0 : Basisradius, l : Höhe, $r(z)$: Radius im Abstand z vom Apex des Rotationsparaboloids, l_E : Erzeugende. b) Schematisches Modell eines zweifach äquidistant isotom verzweigten kreiszylindrischen Achsensystems der Gesamtlänge l (die Länge der Teilachsen ist jeweils $l/3$), mit einem Verhältnis der Radien von übergeordneter Achse (r_i) zu untergeordneter Achse (r_{i+1}) von $t = r_i/r_{i+1} = 1,4$. c) Modell eines zweifach äquidistant isotom verzweigten Achsensystems mit einem Verjüngungsfaktor von $n = 0,5$ und einem Gabelungswinkel von 50° (die Größe des Gabelungswinkel ist für eine Berechnung der Mantelfläche in erster Näherung vernachlässigbar).

(semi)quantitative Abschätzung der Achsenoberflächen ist es sinnvoll die Achsen als Rotationsparaboloide (vgl. SPECK & VOGELLEHNER 1992, Fig. 3) zu betrachten, deren Mantelfläche der verdunstenden Oberfläche entspricht. Auch die oft dornförmigen Emergenzen und viele Mikrophylle - falls sie noch keine ausgeprägte Abflachung zeigen - können in guter Näherung als Rotationsparaboloide aufgefaßt werden. Rotationsparaboloide mit unterschiedlichen Verjüngungsmodi (n) lassen sich darstellen als (r_0 : Basisradius, l : Höhe, $r(z)$: Radius im Abstand z vom Apex des Rotationsparaboloids; vgl. Fig. 1a):

$$r(z) = r_0 \cdot (z/l)^n$$

Für die Mantelfläche M (d.h. die Oberfläche ohne Basisfläche) eines Rotationsparaboloids ergibt sich:

$$M = 2 \cdot \pi \cdot \int_0^l r(z) \cdot \left(1 + r'(z)^2\right)^{0,5} dz$$

Bei Rotationsparaboloiden, bei denen die Länge (l) viel größer ist als der Basisradius (r_0), was für alle untersuchten Pflanzenachsen zutrifft ($l > 50 \cdot r_0$), kann die Erzeugende (l_E), d.h. die Kurve, deren Rotation um die Schwerpunktschwerachse des Paraboloids die Mantelfläche erzeugt, in guter Näherung durch die Länge l ersetzt werden (für $l \gg r_0 \Rightarrow l \cong l_E$). Der Fehler liegt beispielsweise für $n = 0,5$ mit $l = 50 \cdot r_0$ unter $0,02$ [%]. Für die Mantelfläche - in Abhängigkeit vom Verjüngungsmodus - ergibt sich unter Annahme dieser Näherung:

$$M \cong 2 \cdot \pi \cdot \int_0^{l_E} r(z) dz = \frac{2 \cdot \pi \cdot r_0}{l_E^n} \cdot \int_0^{l_E} z^n dz = \frac{2 \cdot \pi \cdot r_0 \cdot l_E}{n+1} \cong \frac{2 \cdot \pi \cdot r_0 \cdot l}{n+1}$$

Fast alle Sporophyten früher Landpflanzen besitzen ein- bis mehrfach verzweigte Achsen. Die verdunstende Oberfläche eines aus mehreren Achsen aufgebauten Achsensystems läßt sich durch Summierung der für die einzelnen Achsen (z.B. Hauptachse und untergeordnete Seitenachsen) getrennt berechneten Mantelflächen abschätzen. Gehorcht das Verzweigungsmuster bestimmten Gesetzmäßigkeiten, ist es möglich eine allgemeine Beziehung für die Mantelfläche (M_{ges}) solcher Achsensysteme abzuleiten. Für ein isotom gegabeltes System kreiszylindrischer Achsen ($n = 0$) mit äquidistanten Gabelungen läßt sich beispielsweise folgende Gesetzmäßigkeit herleiten (Fig. 1b); hierbei ist $M^* = 2 \cdot \pi \cdot r_0 \cdot l$ die sogenannte Basismantelfläche des Kreiszyinders, d.h. die Mantelfläche, die sich für einen unverzweigten Kreiszyinder des Basisradius' r_0 und der Höhe l ergibt.

$$M_{ges} = \frac{2 \cdot \pi \cdot l \cdot r_0}{d+1} \cdot \sum_{i=0}^d \frac{2^i}{t^i} = \frac{M^*}{d+1} \cdot \sum_{i=0}^d \frac{2^i}{t^i}, \quad i \in \mathbb{N}_0$$

Hierbei wurde als zusätzliche Bedingung eingeführt, daß das Verhältnis der Radien von übergeordneter Achse (r_i) zu untergeordneter Achse (r_{i+1}) für das gesamte Achsensystem (d.h. für jede Verzweigungsstelle) konstant ist ($t = r_i/r_{i+1} = \text{konst.}$). Die Anzahl der äquidistanten Verzweigungen ist durch d festgelegt, für $d = 0$ ist die Achse unverzweigt. Bei dieser Abschätzung wird angenommen, daß die Teilsysteme linear aneinander anschließen (Fig. 1b).

Bei realen Pflanzenachsen sind stets lokale Abweichungen von einer theoretischen Achsenform vorhanden und an den Verzweigungsstellen treten Variationen der Achsenform auf. Aus diesem Grund stellt - wie eine Fehlerabschätzung zeigt - diese Beziehung auch unter Berücksichtigung der bei unterdevonischen Landpflanzen auftretenden Verzweigungswinkel und der für pflanzliche Achsen diskutierten (von $n = 0$ verschiedenen) Verjüngungsmodi eine hinreichend genaue Abschätzung der Mantelfläche dar (wenn man für die Achsen verschiedener Ordnung den gleichen Verjüngungsmodus voraussetzt). Für die Basismantelfläche M^* muß jeweils der Wert für ein unverzweigtes Rotationsparaboloid des gegebenen Verjüngungsmodus' eingesetzt werden. Der Fehler liegt beispielsweise für eine zweimal isotom gabelte Achse (Gabelungswinkel: 50°) mit $l = 50 \cdot r_0$ und $n = 0,5$ unter 1,5 [%] vgl. Fig. 1c).

Die aufrechten Achsen der Sporophyten vieler früher, einfach strukturierter Landpflanzen aus dem Unterdevon zeigen in guter Näherung auf ein isotomes Verzweigungsgrundmuster mit äquidistanten Gabelungen. Deshalb kann die oben abgeleitete Beziehung für die Berechnung der Mantelfläche solcher Achsensysteme für eine semiquantitative Abschätzung der verdunstenden Oberfläche verwendet werden. Für nicht isotom verzweigte Taxa muß die verdunstende Oberfläche der Achsen unter Berücksichtigung des jeweiligen Verzweigungsmusters abgeschätzt werden.

4. Berechnung der relativen Leitfläche der Sporophyten einiger früher Landpflanzen aus dem Unterdevon

Für die Berechnungen der relativen Leitfläche wurden die - unter Berücksichtigung der maximal bekannten Basisradien - durch "geometrische Abschätzung" berechneten Maximalhöhen verwendet, als Verjüngungsmodus wurde der für pflanzliche Achsen wahrscheinlichste Wert von $n = 0,5$ angenommen (SPECK 1990, SPECK & VOGELLEHNER 1992). Die Werte für den Anteil des Wasserleitgewebes am Achsenquerschnitt basieren auf Daten aus SPECK & VOGELLEHNER (1988). Bei unterdevonischen Landpflanzen kann in guter Näherung davon ausgegangen werden, daß das gesamte Wasserleitgewebe leitend ist (abgesehen vielleicht von kleinen kollabierten Protoxylembereichen). Berechnet wurde als verdunstende Oberfläche die Mantelfläche einer unverzweigten Achse (für $n = 0,5$), sowie die Mantelfläche für ein- bis dreimal äquidistant, isotom verzweigte Achsensysteme (bei gabelteiligen Taxa), bzw. bei monopodial verzweigten Taxa die Mantelfläche, die sich unter Annahme der für die jeweiligen Taxa charakteristischen Verzweigungsmuster ergibt. Für das Verhältnis der Radien zweier aufeinanderfolgender Achsen wurde für alle äquidistant, isotom verzweigten Achsensysteme ein Wert von $t = 1,41$ gewählt wie er bei *Rhynia gwynne-vaughanii*

und *Aglaophyton major* auftritt¹. Bei beblätterten Taxa (bzw. Taxa mit Emergenzen) wurde zusätzlich die verdunstende Oberfläche dieser Organe berechnet. Die gesamte verdunstende Oberfläche eines Achsensystems mit Blättern bzw. Emergenzen (M_{A+B}) berechnet sich als Summe der Mantelfläche des Achsensystems (M_{Achse}) und der Mantelfläche sämtlicher Blätter bzw. Emergenzen (M_{Blatt}) abzüglich der Ansatzflächen (Basisflächen) dieser Organe an der Achse (B_{BlAns}): $M_{A+B} = M_{\text{Achse}} + M_{\text{Blatt}} - B_{\text{BlAns}}$. Bei dieser Überlegung wird davon ausgegangen, daß sowohl die Oberflächen von Blättern bzw. Emergenzen als auch die der Achsen zur verdunstenden Gesamtoberfläche beitragen, was für die untersuchten Taxa in erster Näherung zutrifft. Bei Pflanzen mit stärkerer Differenzierung in photosynthetisierende Blätter und tragende Achse, vor allem bei Taxa mit ausgeprägten hypodermalen Steromen, ist eine solche Annahme nicht ohne weiteres erlaubt. Es muß in jedem Einzelfall geprüft werden, ob bzw. in welchem Ausmaß die Achsenoberfläche als verdunstende Oberfläche anzusehen ist, oder ob die verdunstende Oberfläche nur durch die Blattoberflächen gebildet wird.

Rhynia gwynne-vaughanii

Basaler Achsenradius: 1,5 [mm]; Maximalhöhe: 18,4 [cm]; Verhältnis der Radien aufeinanderfolgender Achsen: $t = 1,41 \pm 0,17$ (Anzahl der Messungen: 7); Mantelfläche einer unverzweigten Achse: $M^* = 1,16 \cdot 10^3$ [mm²]; Anteil des Leitgewebes am Achsenquerschnitt: $0,42 \pm 0,20$ [%]; Basale Querschnittsfläche des Wasserleitgewebes: $0,030 \pm 0,014$ [mm²]. Berechnung der relativen Leitfläche siehe Tabelle 2.

Für *Rhynia gwynne-vaughanii* dürften, aufgrund der zusätzlich zu den isotomen Verzweigungen auftretenden Seitentriebe (vgl. EDWARDS 1980), am ehesten die Werte für zwei bis drei Dichotomien realistisch sein. Die Werte liegen um einen Faktor 5 (für unverzweigte Achsen) bis 10 (für dreifach isotom verzweigte Achsen) unter dem von FILZER (1948) angegebenen Wert von $L_r = 1,4 \cdot 10^{-4}$ (berechnet aus einem Achsenlängsschliff unter der Annahme, daß die Differenz von basaler und apikaler Xylem-Querschnittsfläche die Oberfläche des zwischen diesen Querschnitten befindlichen Achsenstückes versorgt). Dieser Unterschied liegt möglicherweise in der Methodik FILZERs begründet, bei der kleine Fehler in der Querschnittsbestimmung der Stele - hervorgerufen z.B. durch eine nicht völlig mediane Lage des Längsschliffes - zu großen Ergebnisänderungen führen, möglicherweise aber auch darin, daß das eine vermessene Objekt eine extrem große Stele besaß. FILZERs Ergebnis beruht auf der Vermessung eines Achsenbruchstückes, während die in dieser Untersuchung ermittelten Daten mittlere für das jeweilige Taxon charakteristische Werte darstellen.

Aglaophyton major

Basaler Achsenradius: 2,75 [mm]; Maximalhöhe: 19 [cm]; Verhältnis der Radien aufeinanderfolgender Achsen: $t = 1,41 \pm 0,12$ (Anzahl der

¹ Interessant ist, daß für das bei *Rhynia* und *Aglaophyton* gefundene Radienverhältnis ($t = 1,41 \approx 20,5$) die Volumina und damit die Massen der Achsensysteme in guter Näherung unabhängig von der Anzahl der isotomen Verzweigungen sind (was auch für nicht äquidistante isotome Verzweigungen gilt). Auch bei *Cooksonia* sp. tritt bei aufeinanderfolgenden Achsen verschiedener Ordnung ein ähnliches konstantes Verhältnis der Achsenradien auf ($t = 1,46 \pm 0,11$; Anzahl der Messungen: 15).

Messungen: 6); Mantelfläche einer unverzweigten Achse: $M^* = 2,19 \cdot 10^3$ [mm²]; Anteil des Leitgewebes am Achsenquerschnitt: $1,12 \pm 0,44$ [%]; Basale Querschnittsfläche des Wasserleitgewebes: $0,266 \pm 0,105$ [mm²]. Berechnung der relativen Leitfläche siehe Tabelle 2.

Entsprechend der Rekonstruktion von EDWARDS (1986) dürften die Werte für eine oder zwei Dichotomien am ehesten zutreffen.

Asteroxylon mackiei

Basaler Achsenradius: 5,0 [mm]; Maximalhöhe: 59 [cm]; Mantelfläche einer unverzweigten Achse: $M^* = 1,24 \cdot 10^4$ [mm²]; Anteil des Leitgewebes am Achsenquerschnitt: $2,29 \pm 1,04$ [%]; Basale Querschnittsfläche des Wasserleitgewebes: $1,799 \pm 0,817$ [mm²].

Die durchschnittliche Länge der Emergenzen beträgt 5 [mm], der Basisradius 0,5 [mm]. Die Form der Emergenzen kann in erster Näherung durch einen Kreiszyylinder ($n = 1$) abgeschätzt werden, die Zahl der dicht stehenden Emergenzen mit 16 pro 10 [mm] Achse (*A. mackiei* besitzt keine definierte Phyllotaxis, vgl. TAYLOR 1981). Für die Mantelfläche (d.h. die verdunstende Oberfläche) einer Emergenz ergibt sich 7,85 [mm²] und für die Ansatzfläche (Basisfläche) 0,8 [mm²]. Die Berechnungen erfolgten - entsprechend der Rekonstruktion von KIDSTON & LANG (1921a) - für monopodiale Achsensysteme mit 2, 4, und 6 jeweils einmal isotom gegabelten Seitenachsen. Die Länge der Seitenachsen wurde mit 1/5-tel der Hauptachsenlänge abgeschätzt, das Radienverhältnis von Hauptachse zu Seitenachsen mit $t = 2$ (siehe Tab. 3).

Die relative Leitfläche wurde sowohl für eine nur aus der Oberfläche der Emergenzen bestehende verdunstende Oberfläche, als auch für eine aus Emergenzen- und Achsenoberfläche bestehende Oberfläche berechnet. Bei *A. mackiei* trägt wegen der sehr dichten Bedeckung mit Emergenzen vermutlich die Achsenoberfläche (trotz der vergleichbaren Epidermisstruktur) in geringerem Ausmaß zur verdunstenden Oberfläche bei als die Oberfläche der Emergenzen. Deshalb kann für die relative Leitfläche ein zwischen der Abschätzung mit und ohne Berücksichtigung der Achsenoberfläche liegender Wert als sinnvolle Näherung angesehen werden. Entsprechend der Rekonstruktion von KIDSTON & LANG (1921a) dürften die Werte für ein monopodiales Achsensystem mit 4 bis 6 isotom gegabelten Seitenachsen am ehesten zutreffen.

Drepanophycus spinaeformis

Basaler Achsenradius: 15,0 [mm]; Maximalhöhe: 74,5 [cm]; Mantelfläche einer unverzweigten Achse: $M^* = 4,68 \cdot 10^4$ [mm²]; Basale Querschnittsfläche des Wasserleitgewebes ²: ca. 28 [mm²] (entsprechend einem basalen Stelenradius von: 3,0 [mm]) bzw. ca. 7 [mm²] (entsprechend einem basalen Stelenradius von 1,5 [mm]).

Die Blätter variieren von dornartigen kleinen Auswüchsen bis hin zu 20 [mm] langen Gebilden. Als durchschnittliche Blattlänge wurde 10 [mm] gewählt und als mittlerer Radius an der Blattbasis wurde ein Wert von 1,5 [mm] ermittelt. Die Form der Blätter kann in erster Näherung durch einen Kreis-

2 Da bei diesem fast ausschließlich durch Abdruckfossilien behandelten Taxon nur wenig über die Stelendimension bekannt ist (vgl. FAIRON-DEMARET 1971), wurde die Querschnittsfläche der wahrscheinlich sternförmigen Stele durch zwei Flächenwerte abgeschätzt, die einem unteren bzw. einem oberen Grenzwert entsprechen dürften.

relative Leitfläche · 10 ⁻⁴ [/]	unverzweigt	1 Dichotomie	2 Dichotomien	3 Dichotomien
<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>	0,26 ± 0,12	0,21 ± 0,10	0,17 ± 0,08	0,15 ± 0,06
<i>Aglaophyton major</i>	1,21 ± 0,48	1,00 ± 0,39	0,82 ± 0,32	0,66 ± 0,26
<i>Drepanophycus spinaeformis</i> :				
Verdunstende Oberfläche: $r_{\text{Stele}} = 3,0$ [mm]	3,96	3,03	2,23	/
Blatt- u. Achsenoberfläche $r_{\text{Stele}} = 1,5$ [mm]	0,99	0,76	0,56	/
Verdunstende Oberfläche: $r_{\text{Stele}} = 3,0$ [mm]	9,96	6,64	4,27	/
nur Blattoberfläche $r_{\text{Stele}} = 1,5$ [mm]	2,49	1,66	1,07	/

Tab. 2: Relative Leitfläche isotom verzweigter Taxa¹

relative Leitfläche · 10 ⁻⁴ [/]	unverzweigt	2 Seitenäste	4 Seitenäste	6 Seitenäste
<i>Asteroxylon mackiei</i> :				
Verdunstende Oberfläche: Emergenzen & Achsen	0,95 ± 0,43	0,72 ± 0,33	0,58 ± 0,26	0,49 ± 0,22
Verdunstende Oberfläche: nur Emergenzen	2,43 ± 1,10	1,52 ± 0,69	1,10 ± 0,50	0,87 ± 0,39
Mittelwert der beiden obigen Abschätzungen	1,69	1,12	0,84	0,68
<i>Drepanophycus spinaeformis</i> :				
Verdunstende Oberfläche: $r_{\text{Stele}} = 3,0$ [mm]	3,96	3,18	2,66	2,29
Blatt- u. Achsenoberfläche $r_{\text{Stele}} = 1,5$ [mm]	0,99	0,79	0,66	0,57
Verdunstende Oberfläche: $r_{\text{Stele}} = 3,0$ [mm]	9,96	7,12	5,54	4,54
nur Blattoberfläche $r_{\text{Stele}} = 1,5$ [mm]	2,49	1,78	1,39	1,13

Tab. 3: Relative Leitfläche monopodial verzweigter Taxa¹

¹ In Tabelle 2 und 3 sind die aufgrund der Rekonstruktionen der Pflanzen wahrscheinlichsten Werte für die relativen Leitflächen der verschiedenen Taxa jeweils dick umrandet.

zylinder ($n = 1$) abgeschätzt werden. Nach TAYLOR (1981) bilden Blätter 8 Längsreihen, Messungen ergeben eine Ganghöhe von ≈ 10 [mm], d.h. pro 10 [mm] Achse sitzen 8 Blätter. Für die Mantelfläche (d.h. die verdunstende Oberfläche) eines Blattes ergibt sich 47,1 [mm²] und für die Ansatzfläche (Basisfläche) 7,1 [mm²].

Die Berechnungen erfolgten - entsprechend der Rekonstruktion von SCHWEITZER (1980) - für monopodiale Achsensysteme mit 2, 4, und 6 Seitenachsen, deren Länge mit 1/5-tel der Hauptachsenlänge abgeschätzt wurde (Tab. 3). Messungen ergaben für das Radienverhältnis von Hauptachse zu Seitenachse $t = 1,60 \pm 0,05$. Zum Vergleich wurde außerdem - entsprechend der Rekonstruktion von KRÄUSEL & WEYLAND (1935) - eine Berechnung für ein- und zweimal äquidistant isotom gegabelte Achsen (mit $t = 1,41$) durchgeführt (Tab. 2).

Die relative Leitfläche wurde sowohl für eine nur aus der Oberfläche der Blätter bestehende verdunstende Oberfläche, als auch für eine aus Blätter- und Achsenoberfläche bestehende Oberfläche berechnet. Bei *D. spinaeformis* tragen wahrscheinlich die Oberflächen von Achsen und Blättern in vergleichbarer Weise zur verdunstenden Oberfläche bei. Hierauf deutet neben der lockeren Stellung der meist recht kleinen Blättchen, die

einen Großteil der Achse unbedeckt lassen, auch das (wahrscheinliche) Fehlen eines hypodermalen Steroms hin, sodaß davon ausgegangen werden kann, daß die Achse einen erheblichen Beitrag zur Photosynthese leistete. Die Rekonstruktion von SCHWEITZER (1980) legt nahe, daß die Werte für ein monopodiales Achsensystem mit 4 bzw. 6 Seitenästen am ehesten zutreffen.

5. Diskussion

Die in dieser Untersuchung ermittelten Werte der relativen Leitfläche liegen für *Rhynia gwynne-vaughanii* im mittleren Bereich der für "Waldkräuter" typischen relativen Leitflächen. Die Werte für *Aglaophyton major* liegen im oberen Bereich der Werte für "Steppenheidepflanzen", bzw. zwischen diesen und den für nicht "sukkulente Wüstenpflanzen (der Gruppe 1)" typischen Werten. Dies trifft auch für die relative Leitfläche von *Drepanophycus spinaeformis* (unter Berücksichtigung der Oberfläche von Achse und Blättern) zu, wenn als Stelenradius ein Wert von $r = 1,5$ [mm] angenommen wird. Für einen Stelenradius von $r = 3,0$ [mm] ergeben sich für *D. spinaeformis* Werte für die relative Leitfläche, die im unteren bzw. mittleren Bereich der für "nicht sukkulente Wüstenpflanzen (der Gruppe 1)" typischen Werte liegen. Auch für *Asteroxylon mackiei* liegen die relativen Leitflächen - abgeschätzt als Mittelwerte zwischen den für eine aus Achsen- und Emergenzenoberfläche bzw. nur aus Emergenzenoberfläche bestehenden verdunstenden Oberfläche - im oberen Bereich der relativen Leitflächen von "Steppenheidepflanzen" bzw. im unteren Bereich der für "nicht sukkulente Wüstenpflanzen (der Gruppe 1)" typischen Werte.

Insgesamt gesehen liegen die Werte für die relative Leitfläche weit über den Werten, die man für Pflanzen (sehr) feuchter Biotope erwarten würde (dies trifft - unabhängig von Verzweigungsmodus und Verzweigungshäufigkeit - für alle bei den untersuchten frühen Landpflanzen aus dem Unterdevon berechneten relativen Leitflächen zu, vgl. Tab. 1 bis 3). Wie Untersuchungen der einbettenden Sedimente und der Begleitfauna belegen, besiedelten die untersuchten Pflanzen zwar (sehr) feuchte Biotope, in denen jedoch temporär Phasen (großer) Trockenheit auftreten konnten, was für die Pflanzen zu einem großen Wasserstreß führte. Die aus den Rhynie-Cherts stammenden Taxa besiedelten wahrscheinlich ein moorähnliches Biotop (KIDSTON & LANG 1917, 1920a, b, 1921a, b). Da nach FIRBAS (1931a) Moorpflanzen - aufgrund sich wiederholender Trockenperioden - relative Leitflächen besitzen können, die denen von Wüstenpflanzen vergleichbar sind, stehen die berechneten Werte für *Aglaophyton major*, *Rhynia gwynne-vaughanii* und *Asteroxylon mackiei* durchaus in Einklang mit ihrem Wuchsort. Für *Drepanophycus spinaeformis* gibt SCHWEITZER (1980) die Übergangszone zwischen Schlickwatt und Sandstrand, Sandbänke und flache Inseln an. Da in diesen Biotopen ebenfalls mit längeren Trockenperioden (möglicherweise zudem verbunden mit zunehmendem Salzgehalt des Bodens) zu rechnen ist, werden die hohen Werte der relativen Leitfläche für *D. spinaeformis* verständlich.

Eine zusätzlich denkbare Ursache für die bei den untersuchten frühen Landpflanzen aus dem Unterdevon gefundenen hohen relativen Leitflächen wurde bereits von FILZER (1948) diskutiert, der die "unvollkommene Beherrschung der Mittel zur Regulierung des Wasserhaushalts unter den Bedingungen des Landlebens" als Erklärung heranzog (d.h. eine noch nicht "gut" funktionierende Wasseraufnahme und -leitung, noch nicht optimal funktionierende Stomata, eine noch nicht optimale Funktion der Kutikula).

Eine hieran anschließende, detailliertere Erklärungsmöglichkeit ist nach ZIMMERMANN (1983) der geringe Durchmesser der Leitelemente (Tracheiden, Hydroiden) bei diesen Taxa, der bewirkt, daß für gleichen Volumenfluß an Wasser eine größere leitende Querschnittsfläche benötigt wird als bei Taxa mit großlumigen Elementen (vgl. auch NIKLAS 1985). Bei frühen Landpflanzen ist möglicherweise zudem die Wasserleitung durch die Struktur der Tracheiden- bzw. Hydroidenquerwände (stark) behindert, was ein weiterer Grund für die hohen relativen Leitflächen dieser Taxa sein könnte. Inwieweit diese Überlegungen als Begründung für hohe relative Leitflächen bei frühen Landpflanzen herangezogen werden können und welchen Einfluß sie im Vergleich zum Biotop haben, kann durch Untersuchungen an frühen Landpflanzentaxa geklärt werden, die dauerfeuchte Biotope besiedelten.

Dank

Prof. Dr. A. BOGENRIEDER und Prof. Dr. D. VOGELLEHNER (Universität Freiburg) danke ich für kritische Diskussionen. Gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft Vo 130/5-2/5-3.

Literatur

- EDWARDS, D.S. 1980. Evidence for the sporophytic status of the lower Devonian plant *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston and Lang. - Rev. Palaeobot. Palynol., 29: 177-188. - Amsterdam.
- 1986. *Aglaophyton major*, a non vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. - Bot. J. Linn. Soc., 93: 173-204. - London.
- FAIRON-DEMARET, M. 1971. Quelques caractères du *Drepanophycus spinaeformis* GÖPPERT. - C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 273: 933-935. - Paris.
- FILZER, P. 1948. Ein Beitrag zur ökologischen Anatomie von *Rhynia*. - Biol. Zbl., 67: 13-17. - Leipzig.
- FIRBAS, F. 1931a. Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. - Jb. Wiss. Bot., 74: 459-696. - Berlin.
- 1931b. Über die Ausbildung des Leitsystems und das Verhalten der Spaltöffnungen im Frühjahr bei Pflanzen des Mittelmeergebietes und der tunesischen Steppen und Wüsten. - Beihefte Bot. Centralbl., 48: 451-465. - Kassel.
- HUBER, B. 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitsystem der Pflanzen. - Jb. Wiss. Bot., 67: 877-959. - Berlin.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. 1917-1921. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part I (1917, 51: 761-784), Part II (1920a, 52: 603-627), Part III (1920b, 52: 643-680), Part IV (1921a, 52: 831-854), Part V (1921b, 52: 855-902). - Trans. Roy. Soc. Edinb. - Edinburgh.
- KRÄUSEL, R. & WEYLAND, H. 1935. Neue Pflanzenfunde im rheinischen Unterdevon. - Palaeontogr. B, 80: 171-190. - Stuttgart.
- NIKLAS, K.J. 1985. The evolution of tracheid diameter in early vascular plants and its implications on the hydraulic conductance of the primary xylem strand. - Evolution, 39: 1110-1122. - Lancaster.
- SCHWEITZER, H.-J. 1980. Über *Drepanophycus spinaeformis*. - Bonner Paläobot. Mitt., 7: 1-29. - Bonn.

- SPECK, T. 1990. Biomechanische Untersuchungen an aufrechten Pflanzenachsen unter besonderer Berücksichtigung der frühen "Gefäß"-Landpflanzen sowie selbsttragender und nicht selbsttragender Lebenformtypen. - Thesis, 480 pp. - Freiburg i.Br.
- SPECK, T. & VOGELLEHNER, D. 1988. Biophysical examinations of the bending stability of various stele types and the upright axes of early "vascular" land plants. - Bot. Acta, 101: 262-268. - Stuttgart, New York.
- & - 1992. Biomechanics and maximum height of some Devonian land plants. - Palaeovegetational development in Europe. Proc. Pan - Europ. Palaeobot. Conf. Vienna.
- STOCKER, O. 1928. Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen.- In: GOEBEL, K. (ed.), Bot. Abh., 2: 1-200. - Jena.
- TAYLOR, T.N. 1981. Paleobotany. - 589 pp. - New York ... Toronto (McGraw-Hill).
- ZIMMERMANN, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. - 143 pp. - Berlin ... Tokyo (Springer).

Biomechanics and maximum height of some Devonian land plants

Thomas SPECK, and Dieter VOGELLEHNER

Botanischer Garten der Universität, Schänzlestr.1, D-W-7800 Freiburg

with 4 figures

Abstract

By using biophysical methods the contribution of the different tissues towards the bending stiffness of the upright stems is (semi-)quantitatively estimated for some Devonian land plants. For all but one of the examined taxa the contribution of the xylem (resp hydrom) towards flexural stiffness is small. In taxa without hypodermal sterome the parenchymatic cortex - when fully turgescens - is the predominant factor towards bending stability (>82% to >99.9%), whereas in taxa with hypodermal sterome this tissue is by far the most important contributory factor (>96% to >98%). The only exception is *Leclercqia complexa* in which the contributions of xylem (>42%) and hypodermal sterome (>56%) are of comparable magnitude. A formula was derived that allows (semi-)quantitative estimates of the critical buckling length for plant stems of different tapering modes loaded additionally to their own weight (continuously distributed along the stem) with a weight force acting at the stems tip (induced e.g. by a terminal sporangium). The results of the "biomechanical estimates" of the maximum height of plant stems (taking into consideration safety factors against global buckling) fits in well with maximum heights calculated "geometrically" (for the different tapering modes) by using the dimensions of stem fragments. These heights are compared with plant heights given in literature.

1. Introduction

A combination of biophysical methods with anatomical and morphological investigations allows new insights into some features of fossil plants. Such examinations not only yield (semi-)quantitative results important for a better understanding of structure and function of the examined plant itself, but also allow a better understanding of some questions concerning aut- and synecology. Furthermore, the knowledge of functional aspects and their changes during ontogeny and phylogeny are important for any consideration concerning the evolution of plants or of special characters (SPECK & VOGELLEHNER 1988a, 1988b, MOSBRUGGER 1990). The present study deals with the contribution of the different tissues towards flexural stiffness of the upright stems of some Devonian land plants with and without hypodermal sterome. Additionally, (semi-)quantitative estimates of the maximum height of these plants are given, using formulae for calculating the critical global buckling length ("biomechanical estimate"). The results of the "biomechanical estimates" are compared with heights calculated "geometrically" by using the dimensions of stem fragments and with heights given in literature.

2. Material and methods

Methods used for the calculations are described in SPECK & VOGELLEHNER 1988a, 1988b and SPECK et al. 1990, or in the text. Examined plants: taxa known from permineralizations: *Aglaophyton major* (KIDSTON & LANG 1920) D.S. EDWARDS 1986, *Asteroxylon mackiei* KIDSTON & LANG 1920, *Gosslingia breconensis* HEARD 1927, *Horneophyton lignieri* (KIDSTON & LANG 1920) BARGHOORN & DARRAH 1938, *Leclercqia complexa* BANKS, BONAMO & GRIERSON 1972 (= *Protolepidodendron scharianum* (KREJCI) POTONIÉ & BERNARD), *Psilophyton dawsonii* BANKS, LECLERCQ & HUEBER 1975, *Rhynia gwynne-vaughanii* KIDSTON & LANG 1917, p.p. 1920, *Zosterophyllum llanoveranum* CROFT & LANG 1942; taxa (mainly) known from compressions or impressions: *Cooksonia* LANG 1937, *Cooksonia pertonii* LANG 1937, *Cooksonia caledonica* EDWARDS 1970, *Drepanophycus spinaeformis* GOEPPERT 1852, *Zosterophyllum rhenanum* KRÄUSEL & WEYLAND 1935.

3. Contribution of the different stem tissues towards flexural stiffness

In order to estimate (semi-)quantitatively the contribution of the different tissues towards flexural stiffness, the cross-sectional area and the axial second moment of area of these tissues (a critical component of the flexural stiffness) and their percentages were calculated from cross-sections of three-dimensional petrifications (cf. SPECK et al. 1990). In taxa known as impression/compression fossils only and built up of a central conducting strand surrounded by a more or less uniform parenchymatic cortex, a method is used that allows estimates of the maximum respectively the minimum contribution of the conducting strand towards cross-sectional area and axial second moment of area (SPECK & VOGELLEHNER 1988b). The estimate of the minimum contribution of the conducting strand is calculated by assuming that during compression both tissues are flattened to the same extent, whereas for the maximum contribution a non-flattened conducting strand and a totally flattened cortex is assumed. In reality, the conducting strand is often flattened to a smaller extent and, therefore, a contribution halfway between maximum and minimum seems to be a useful approximation. A second crucial component of flexural stiffness is the elastic modulus of the tissues. As fossil plants cannot be tested experimentally, the elastic moduli of their tissues have to be estimated using data from tissues of living plants with a cell wall structure similar to that of the fossil taxa.

If plant stems are considered as composite materials built up of tissues with different elastic moduli, the flexural stiffness and the elastic modulus of the entire plant stem and the contribution of the different tissues towards flexural stiffness can be estimated (semi-)quantitatively (cf. SPECK et al. 1990).

Concerning the anatomy of the stems relevant to the biomechanics two major groups of plants can be distinguished: taxa without and those with hypodermal sterome (= subepidermal strengthening tissue). As it is difficult for many fossil plants to identify the kind of a given tissue reliably (NIKLAS 1990) and as the elastic modulus changes with the kind of tissue,

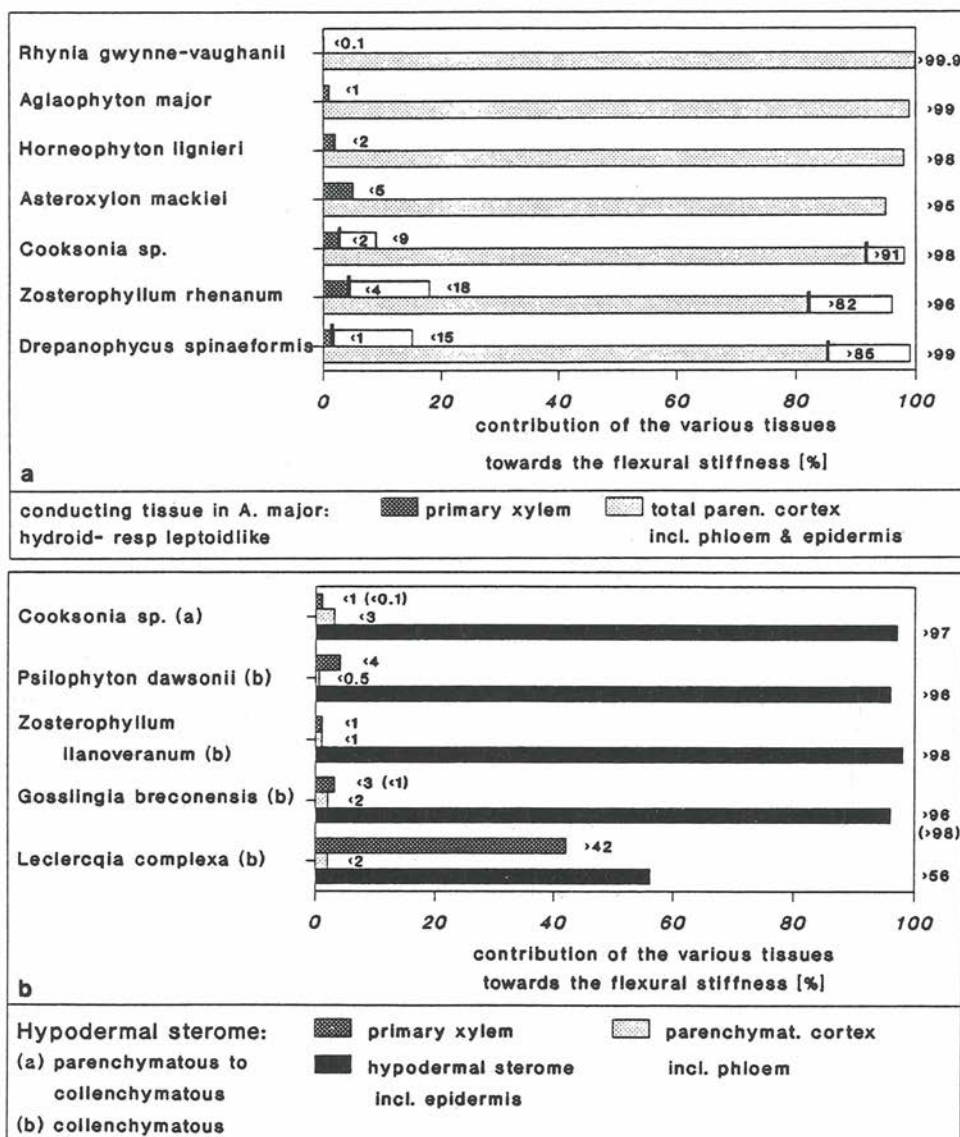


fig. 1: Contribution of the various tissues of upright plant stems towards flexural stiffness. The contributions have been calculated for the xylem (resp hydrom in *A. major*), for each of the anatomically distinguishable parenchymatic cortex tissues (e.g. inner, middle and outer parenchymatic cortex), for the phloem (resp leptom in *A. major*) and for the hypodermal sterome (if present). For reasons of clearness in the figures the contributions of all parenchymatic cortex tissues and of the phloem are combined to a single value. a) Plant taxa without hypodermal sterome. b) Plant taxa with hypodermal sterome; for *Cooksonia* sp. the contribution of the different tissues towards flexural stiffness are calculated for forms with and without hypodermal sterome.

calculations are carried out for all kinds of tissues that are under discussion for a given tissue, e.g. concerning the hypodermal steromes: for a parenchymatic, a collenchymatic and a sclerenchymatic structure (SPECK & VOGELLEHNER in prep.). The results given in fig. 1 are calculated for the most probable kind of tissue.

For anatomically preserved plants the calculations show that in taxa without hypodermal steromes (fig. 1a) as well as in most taxa with hypodermal steromes (fig. 1b) the contribution of the xylem (resp hydrom) towards flexural stiffness was <5%. In taxa mainly known from compressions, maximum and minimum estimates for the contribution of the xylem yielded values of <9% to <18% and <1% to <4%, respectively; (as the tissues cannot be examined anatomically the elastic moduli of xylem and parenchymatic cortex are estimated with values characteristic for other examined Devonian land plants).

In taxa without hypodermal sterome the parenchymatic cortex - when fully turgescerent - is the predominant factor towards bending stability (>82% to >99.9%). These plants can only stand upright if the parenchyma cells are fully turgescerent. If the parenchyma cells become slack due to reduced turgor pressure these stems start to wilt and begin to bend. In taxa with hypodermal steromes these tissues are by far the most important contributory factor towards bending stiffness (>96% to >98%). The only exception is *Leclercqia complexa* in which the contributions of xylem (>42%) and hypodermal sterome (>56%) are of comparable size (fig. 1b).

One can infer from these results that in the vast majority of early land plants the primary function of the xylem (resp hydrom) was probably that of water conduction. The contribution of this tissue towards flexural stiffness is only small. The wall thickenings of the tracheids serve above all to prevent a collapse of the tracheids caused by the negative interior pressure. The evolutionary changes concerning the cross-sectional area and shape of steles and the structure of the tracheid walls have to be discussed primarily under physiological aspects (e.g. improvement of water conduction and water exchange with surrounding tissues). During the early evolution of land plants, steles were of minor importance as far as the mechanical stability of the stems is concerned. Therefore, the term "stabilizing and conducting tissue" is not quite correct for the xylem of most of the early land plants. This term should only be used for the secondary xylem that in most cases really acts as "stabilizing and conducting tissue".

4. Maximum height of upright plant stems

Taking into consideration the stem's maximal known base radius, the calculation of elastic modulus and specific weight for plant stems, seen as composite materials, allows to estimate (semi-)quantitatively the theoretical maximum height that upright stems of a given taxon can reach. This estimate is based on the fact, that very slender columns (as most plant stems) loaded by their own weight will attain elastic instability and fail by global buckling when a critical length is exceeded (fig. 2). This kind of instability can lead to a collapse of the structure at stresses far below the strength of the different stem tissues. The critical buckling length not only depends on elastic modulus and specific gravity of the column, but also on the column's cross-sectional area and shape (taken into consideration by the

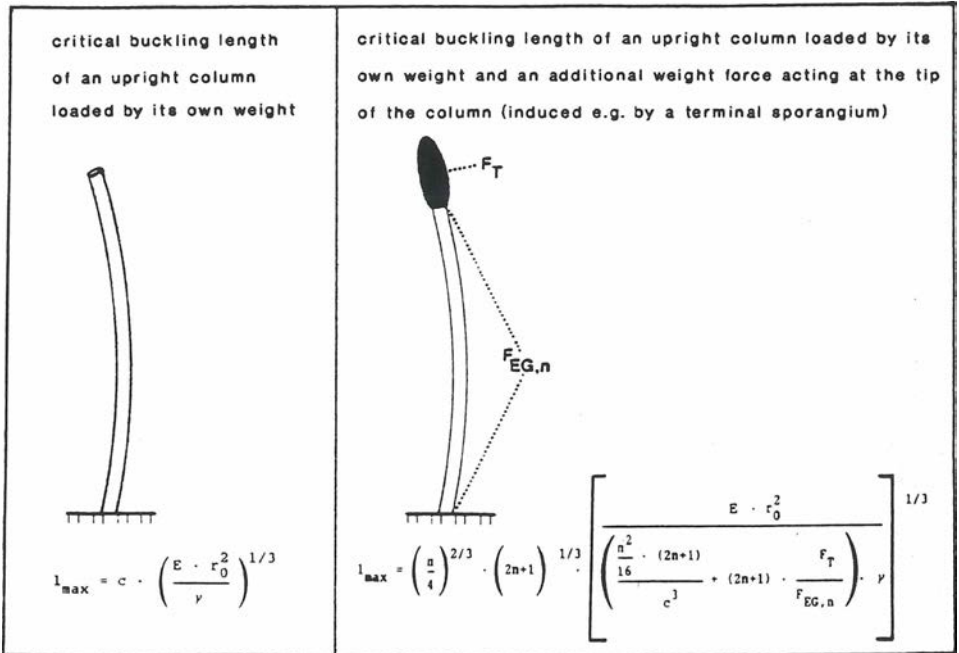


fig. 2: Calculation of the maximum height (= critical length) of upright columns before they fail by global (=Euler) buckling. l_{\max} [m]: critical buckling length, r_0 [m]: radius at the base of the column, E [Nm^{-2}]: elastic modulus, γ [Nm^{-3}]: specific weight, n [/]: exponent of the rotation paraboloid (determines the tapering mode of the column), c [/]: factor, which varies depending on the tapering mode of the column and on the distribution of weight along the column, F_{EG} [N]: weight force of the column itself (continuously distributed along the column), F_T [N]: weight force of the load acting at the tip of the column.

axial second moment of area) and on the tapering mode of the column. A further fact affecting the critical buckling length is the existence of a load (and its size) acting at the tip of the column in addition to the column's own weight (e.g. induced by a terminal sporangium).

A formula was derived that allows - if maximum base radius, elastic modulus and specific gravity are known - to calculate the critical buckling length of columns with circular cross-section loaded by their own weight (continuously distributed along the column) for various tapering modes and for additional loads acting at the column's tip (fig. 2; SPECK & VOGELLEHNER in prep.).

Of course, real plants do not grow up to the critical buckling length, not only because of the danger of failing by global buckling, but also because there are other kinds of mechanical loads acting on upright plant stems, like e.g. forces due to wind bending. It has been shown, that living plant stems have a so-called safety factor (s) against local buckling, i.e. the stem's height is only $1/s$ times the calculated critical buckling length (cf. MOSBRUGGER 1990). The safety factor in living plants is about 3 to 5 for large, old trees and about 1.5 to 2 for young trees. For herbaceous taxa until now no safety factors are known. As many herbaceous plants show a

discernible bending caused by their own weight, a rather small safety factor of about 1.5 to 2.5 seems to be a reasonable first order approximation. Therefore, the estimates of the maximum height for the examined Devonian plants were calculated for safety factors of 1.0 to 3.0 (in steps of 0.5).

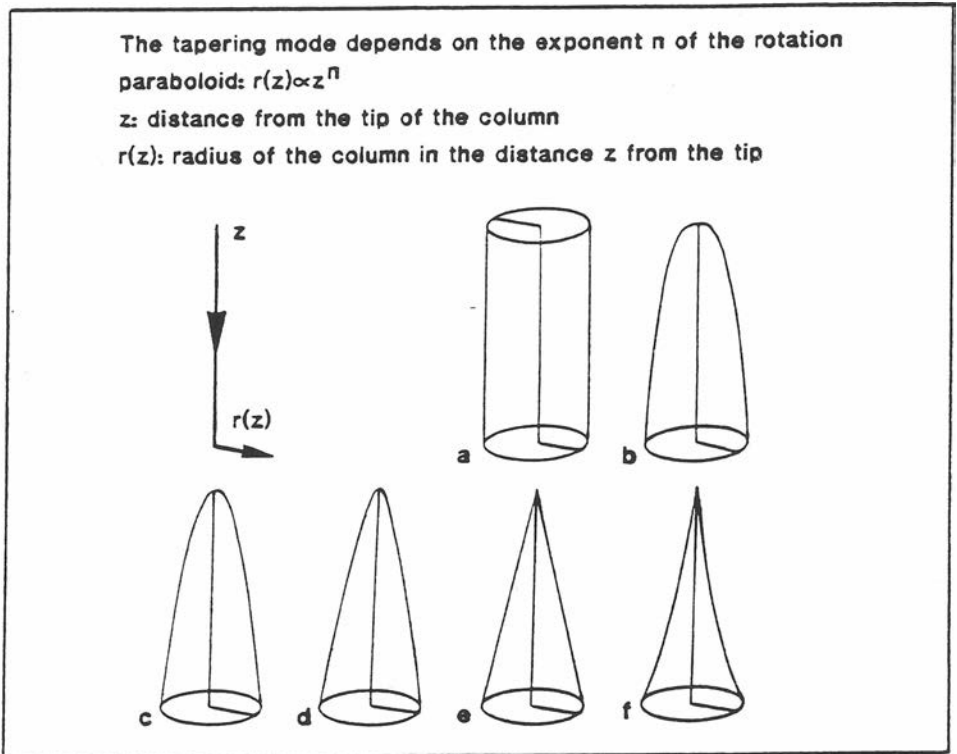


fig. 3: Some modes of tapering are shown, important for a discussion of the form of upright plant stems (the volume decreases from a to f). a) Cylindrical column: $n = 0$. b) Column of constant bending stress for a bending force acting at the tip of the column: $n = 0.3$. c) Column, satisfying the elastic similarity model for a bending force acting at the tip of the column: $n = 0.5$. d) Column of constant bending stress for a bending force caused by constant path loading: $n = 0.6$. e) Circular cone, satisfying the geometric similarity model: $n = 1$. f) Tapering mode for which a column, loaded by its own weight (continuously distributed along the column), will reach the maximum height before failing by global buckling: $n = 1.5$.

A second factor crucial for the calculation of maximum height is the tapering mode of the stem; in fig. 3 some modes of tapering important for a discussion of the form of upright plant stems are shown. Again there exist only few data on the tapering modes of living plants, mainly confined to tree trunks. These data indicate a tapering mode close to $n = 0.5$ for most of the examined trees. For herbaceous plants the few available data indicate tapering modes between n near to 0 and $n = 1$. Therefore, the estimates of the maximum height for stems of herbaceous Devonian plants are calculated for tapering modes of $n = 0$ to $n = 1.5$ (in steps of 0.5). As a tapering

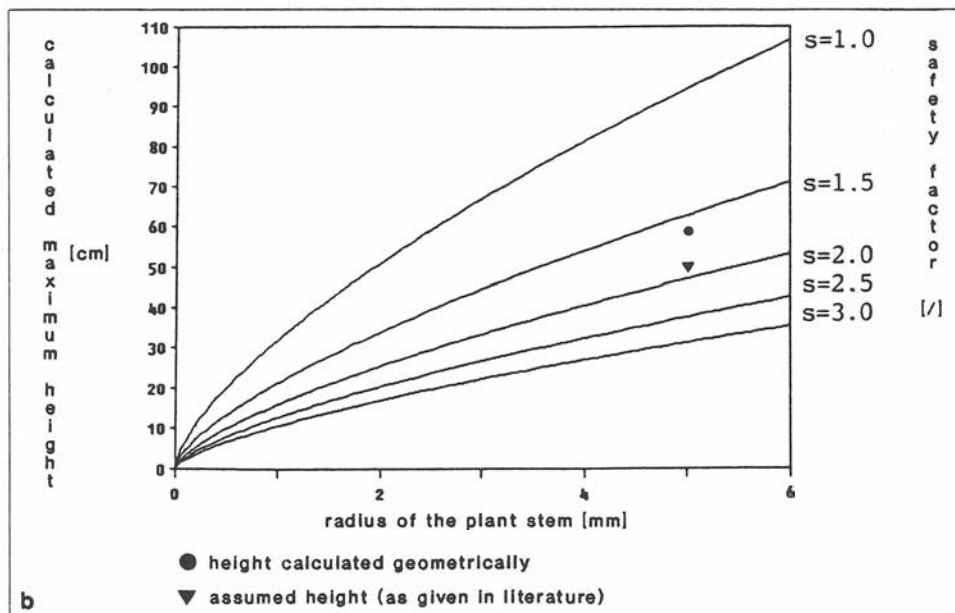
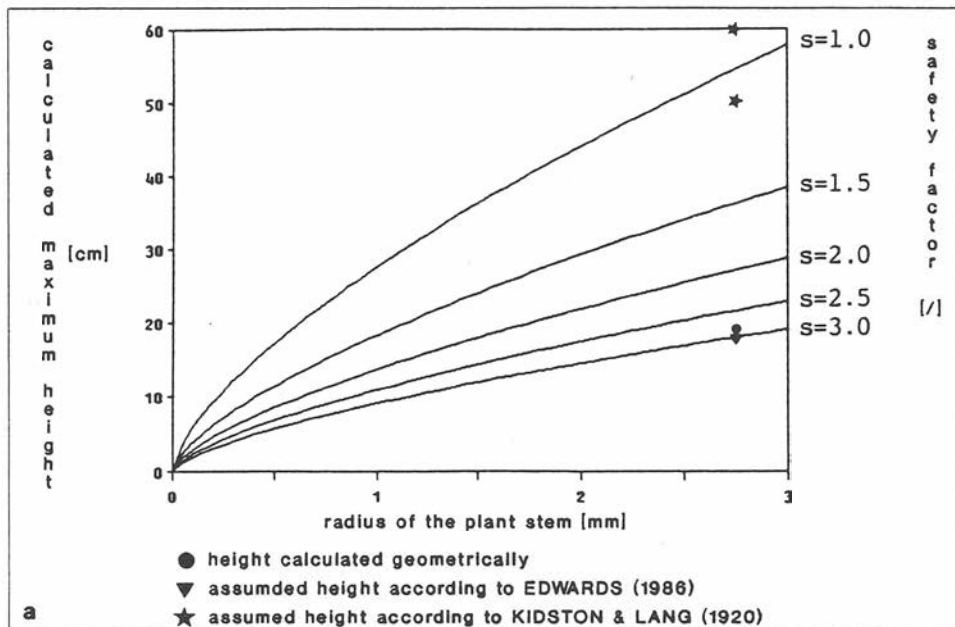


fig. 4: Calculations of the maximum height for *Aglaophyton major* (a) and *Asteroxylon mackiei* (b). The curves are calculated - using the formulae for the critical buckling length given in fig. 2 - for stems with a tapering mode of $n = 0.5$, loaded by their own weight only (continuously distributed along the stem), i.e. without additional loads acting at the stem's tip. Curves are plotted for safety factors against global buckling from 1.0 to 3.0 in steps of 0.5. Also plotted is the height calculated "geometrically" (for $n = 0.5$) and the assumed height(s) as given in literature.

mode of $n = 0.5$ seems to be a reasonable first order approximation for plant stems, the plots shown in fig. 4 are calculated for this tapering mode. Also plotted in these figures are heights estimated "geometrically" for this tapering mode, calculated by using the dimensions of stem fragments (i.e. length and basal and apical diameter of the fragment, cf. SPECK & VOGELLEHNER in prep.) and heights given in literature.

Fig. 4 shows plots of the estimated maximum height for two of the examined plants. The "biomechanical estimate" for *Aglaophyton major* yields maximum heights of 22 cm (for a safety factor of $s = 2.5$) to 36 cm (for $s = 1.5$) for a stem without an additional load acting at its tip. Taking into account a terminal sporangium, the calculated maximum height decreases to 20 cm (for $s = 2.5$) or 34 cm (for $s = 1.5$), respectively. These heights fit in well with the height of 19 cm estimated "geometrically". They are also in good agreement with the height of 18 cm given in EDWARDS (1986), whereas the height of 50-60 cm assumed by KIDSTON & LANG (1920) is impossible for mechanical reasons. A stem of the structure of *A. major* would fail due to mechanical instabilities - at least for the known maximum base radius - if it would grow up to such a height. For *Asteroxylon mackiei* the "biomechanical estimate" yields a maximum height of 38 cm (for $s = 2.5$) to 63 cm (for $s = 1.5$) which fits in very well with the height of 59 cm estimated "geometrically" and with the height of about 50 cm assumed in the literature.

"Biomechanical estimates" yield a theoretical maximum height to which an upright plant stem can grow under the approximations concerning safety factors and tapering modes used for the calculations. As this estimate only considers mechanical properties of the stems, the results mean that stems of a given taxon can grow up to this height for mechanical reasons, i.e. this method yields upper limits for plant heights (at least for herbaceous plants). In real plants the maximum height may be below the calculated theoretical maximum height for reasons of branching mode or for physiological reasons like e.g. water supply. If, however, the estimates of maximum height calculated "biomechanically" and calculated "geometrically" are similar - as they are in most of the examined taxa - the conclusion seems to be allowed that the calculated theoretical maximum heights are a good first order approximation to the plants real maximum heights.

5. Discussion

Biomechanical research on fossil plants - with methods mostly developed in engineering science - is faced with two main problems (cf. SPECK 1991). First, fossil plants cannot be tested experimentally and therefore other non-experimental approaches have to be employed. The elastic moduli of the different stem tissues, for example, necessary for a calculation of the contribution of these tissues towards flexural stiffness and for estimates of the maximum height, can only be estimated (semi-)quantitatively by using experimental data of tissues of living plants with a similar cell wall structure. A second aspect of this problem is the fact that in fossil plants it is often difficult to identify the kind of a given tissue reliably (cf. NIKLAS 1990). The second problem arises from the fact that elementary biomechanical research data are also still lacking for living plants. This holds true e.g. for data concerning the tapering modes and safety factors against global buckling of plant stems (especially for herbaceous plants), and, with the exception of

secondary wood, data on mechanical properties of plant tissues are also fragmentary. Whereas the first-mentioned problem is inherent to investigations of fossil plants, the second problem will diminish, if more biomechanical research is done on plants.

In spite of these problems we think that biomechanical investigations yield (semi-)quantitative results, important for a better understanding of some questions concerning structure and function of fossil plants. The accuracy of the methods used in fossil plants can be checked by using the same methodical proceeding for living plants. The results estimated theoretically can be checked by testing the living plant material experimentally. In the examined stems and tissues of living plants the biomechanical data calculated theoretically are in good agreement with the experimental test data. If one is aware of the problems and discusses the assumptions and approximations that are used for a given calculation, reliable (semi-) quantitative estimates concerning the biomechanical features of fossil plants are possible.

For a more detailed biomechanical analysis and a discussion of the impact that these results have on considerations concerning the early evolution of the conducting and stabilizing system in upright stems of land plants we refer to SPECK & VOGELLEHNER in prep.

Acknowledgements

We thank Dr. H.-G. BAUER (MPI für Verhaltensphysiologie, Radolfzell), who carefully read the manuscript and improved the English. Supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft, grant Vo 130/5-2/5-3.

References

- EDWARDS, D.S. 1986. *Aglaophyton major*, a non vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. - Bot. J. Linn. Soc., **93**: 173-204. - London.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. 1920. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part II. Additional notes on *Rhynia Gwynne-Vaughani*, KIDSTON and LANG; with descriptions of *Rhynia major*, n.sp., and *Hornea lignieri*, n.g., n.sp. - Trans. Roy. Soc. Edinb., **52**: 603-627. - Edinburgh.
- MOSBRUGGER, V. 1990. The tree habit in land plants. - Lecture Notes in Earth Sciences, **28**: 1-161. - Berlin, Honkong (Springer).
- NIKLAS, K. J. 1990. Biomechanics of *Psilotum nudum* and some early paleozoic sporophytes. - Am. J. Bot., **77**: 590-606. - Baltimore.
- SPECK, T. 1991. Biophysikalische Methoden in der Paläobotanik. Möglichkeiten - Probleme. - Ber. Naturf. Ges. Freiburg, **79**: 99-131. - Freiburg.
- SPECK, T. & VOGELLEHNER, D. 1988 a. Biophysical examinations of the bending stability of various stele types and the upright axes of early "vascular" land plants. - Bot. Acta, **101**: 262-268. - Stuttgart, New York.
- & - 1988 b. Das Leit- und Festigungssystem früher "Gefäß" - Landpflanzen, Biomechanik und Evolution. - Mitteilungen des SFB 230, Heft 2: 195-202. - Stuttgart.

- SPECK, T. & VOGELLEHNER, D. (in preparation). Devonische Landpflanzen mit und ohne hypodermales Sterom - eine biomechanische Analyse mit Überlegungen zur Frühevolution des Leit- und Festigungssystems.
- SPECK, T., SPATZ, H.-C. & VOGELLEHNER, D. 1990. Contributions to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross - sections against weight and wind forces. - *Bot. Acta*, **103**: 111- 122. - Stuttgart, New York.

Chemofossils from "Baltic Amber" - a contribution to the biochemistry of the "amber tree" ?

Norbert VAVRA

Institut für Paläontologie, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien, Österreich

Zusammenfassung

Es wird ein kurzer Überblick über das Vorkommen von Mono- und Sesquiterpenen und verwandter Verbindungen in löslichen Fraktionen des baltischen Bernsteins (=Succinit) gegeben. Sodann wird über das Auftreten einiger Oxidationsprodukte (p-Kresol, Cumaldehyd, p-Methylacetophenon), die mittels GC/MS-Analytik nachgewiesen werden konnten, berichtet; ihre Rolle bei Diagenese und Verfärbung von Bernsteinproben wird diskutiert.

Summary

A short survey concerning mono- and sesquiterpenes and related compounds occurring in soluble fractions of Baltic amber (=succinite) is given. Some products of oxidation recently detected by means of GC/MS (p-cresol, cumaldehyde, p-methylacetophenone) are reported and their role in respect to diagenesis and darkening of amber is discussed.

The hope to determine or at least to characterize the botanical origin of amber(s) and other fossil resins or to reconstruct the original biochemistry of resin-producing trees of the geological past has decreased more and more since many sophisticated details of the formation of amber have become known. This wealth of reactions does not only concern the "polymer backbone" of amber but also to a great extent the soluble fractions with all the many compounds of low molecular weight - their total number being beyond 100 (MILLS & al., 1984/85; resp. SZYKULA & al., 1990).

In the following I intend to give a short survey concerning especially mono- and sesquiterpenes and to add a few essential items concerning our own results in respect to oxidation products of some of these compounds.

Mono- and sesquiterpenes and related compounds seemed useful for some time in a way of "fingerprinting" fossil resins by the use of gas liquid chromatography (GLC) or by combined GLC and mass spectroscopy (GC/MS). Special volatile terpenes (borneol, isoborneol, fenchyl alcohol, cymenes) had been found to be "indicative of the Baltic origin of amber samples" (MOSINI et al., 1980; resp. NICOLETTI, 1975): a correct formulation would of course only say "indicative of succinite" - because no chemical method can determine the geographical origin, it is only possible to determine a special mineral species. Model experiments studying the aging of recent pine resins done by these authors (MOSINI et al., 1980) have shown that under rather mild conditions (110° C for 30-60 days) pinene had been converted into borneol, isoborneol, fenchyl alcohol and cymene(s) - typical terpenes of amber - in a constant ratio; a constancy of this ratio had been regarded as a useful criterion for identifying succinite.

The complex nature of the mixtures contained in soluble fractions of amber had already been known since the studies of URBANSKI et al. (1976), who found in a solution of tetrahydrofuran 49 weight% of p-cymene, 10% fenchyl alcohol, 6 % borneol, 3% camphor, etc.

It should not be overlooked however that p-cymene can also have its origin in limonene which can undergo aromatization as shown by FRENKEL & HELLER-KALLAI (1977) either by a montmorillonite-catalyzed reaction or by disproportionation.

Aromatization is also important for the understanding of the occurrence of substituted tetralines and naphthalines as described for instance by BOTTA & al. (1982), MILLS & al. (1984/85) and SIMONEIT & al. (1986), results being also confirmed by studies of our own.

In addition to all these possibilities products of oxidation can be detected. In this respect some results of our own investigations using GC/MS for the analysis of soluble fractions (solvents: methylenchloride, methanol, ethanol etc.) shall be given.

Products of oxidation

Among the oxidation products detected there are to be mentioned: fenchone, p-cresol, p-methylacetophenone and cumaldehyde (=4-(1-methylethyl)-benzaldehyde). Among these substances the occurrence of fenchone had already been reported in the literature (MILLS & al., 1984/85). This ketone being obviously the oxidation product of the above-mentioned fenchyl alcohol could be confirmed by a fair and reliable mass spectrum. The other substances mentioned can be regarded as - possible - products of the oxidation of p-cymene.

p-cresol

For the occurrence of (a tiny amount - quantitative determinations have not yet been made) p-cresol there are two explanations possible: first, the occurrence of p-cresol in a plant product is no great surprise; among extractives of softwoods and hardwoods as well, simple phenolic compounds - including the cresols - have been reported. The occurrence of such substances may be seen in connection with lignin-biosynthesis (FENGEL & WEGENER, 1989). Second: the occurrence of considerable amounts of cymenes represents another source for the formation of cresols. Isopropylbenzenes can be oxidized by air and yield - via formation of a hydroperoxid and radical intermediate products - in the course of a chain reaction phenols, in our case cresols (STREITWIESER & HEATHCOCK, 1980); this reaction is even commercially used and well studied. Realizing the considerable amount of cymenes occurring in amber this reaction offers a reasonable explanation for the presence of trace amounts of p-cresol. This substance being rather volatile, the low amount to be detected is not a great surprise. The thinkable consequences on the other hand are of considerable interest. Cresols are easily oxidized themselves to the corresponding quinones, compounds being distinctly coloured; each chemist knows the rather rapid darkening of purified cresols kept in the laboratory. Perhaps this is one of the ways to explain the darkening of amber samples in the collections of museums !?

Cumaldehyde (=4-(1-methylethyl)-benzaldehyde)

The occurrence of this substance - confirmed by a reliable mass spectrum showing convincing identity with an authentic spectrum from a reference library of mass spectra - is a good hint that oxidation processes of cymenes have occurred. In this respect it can be regarded as a proof for the formation of p-cresol from cymenes as mentioned above.

p-Methylacetophenone

To explain the way in which this substance might have been formed is not quite easy. To think of an oxidation taking place at the isopropyl group of cymene seems a temptation, but there are some problems. Oxidations of this type are probably not occurring rather readily; this being the situation it is of special interest to confirm that for this substance a reliable mass spectrum could be yielded too. The fragmentation behaviour in the spectrum observed can be easily explained by application of general rules as given for acetophenones (BUDZIKIEWICZ & al., 1967).

In respect to the occurrence of a (substituted) acetophenone its properties are, as I believe, of greater interest than the possible way of formation: acetophenones are known as sensitizers for rearrangements of ring systems (STREITWIESER & HEATHCOCK, 1980) and also as catalysts for polymerization reactions of olefins (WINDHOLZ & al., 1976). These are two items of considerable interest: rearrangements of ring systems are obviously occurring to a rather great extent (model experiments by MOSINI & al, 1980 as mentioned above) during the (early) diagenesis of resin substances. Polymerizations of olefins are occurring at least according to the model for the formation of the "polymer backbone" of succinite as suggested by GOUGH & MILLS (1972) resp. in more details by MILLS & al.(1984/85). For this purpose oxygen itself could serve as a catalyst too - of course: but in the interior of a hardening lump of resin acetophenones having been formed by just this oxygen could be an additional help as a catalyst for polymerization.

Succinic acid

Discussing oxidation products of amber makes it necessary to mention at least with a few words the best-known compound described to occur in succinite: succinic acid. It had been isolated already by AGRICOLA (1546, or according to SCHMID, 1931: 1550) by dry distillation of amber; mineralogists have even given it a mineral's name: "succinellite" (e.g.HEY, 1962). Dry distillation is said to yield this acid in the form of its anhydride; the occurrence of this acid being due to oxidation processes of amber (ROTT-LÄNDER, 1974). It has been believed to be characteristic not only for succinite but also for some other fossil resins; presence or absence of it has been regarded as a fundamental basis for systematics of fossil resins. Nevertheless the definite answer to the question, how this acid does really occur in amber and how it is formed remains still to be given.

PLONAIT (1935) confirmed that this acid occurred occasionally as free acid in amber; THOMAS (1970) suspected that it occurred in the form of an ester; MILLS & al.(1984/85) mentioned an "extensive succinylation of the hydroxyl groups" of the amber polymer but admitted that the "origin of the succinic acid remains a mystery". These authors thought that it was likely that this substance was an original component which occurred also deep in the interior of pieces of amber where only little oxidation could have happened. In the same year ROTTLÄNDER (1984/85) showed by his method of reduction with lithiumaluminiumhydride in tetrahydrofuran - a reaction which should reduce any succinic acid being present as an ester to butanediol - that obviously no succinic acid was available in form of its ester at all.

A very special source for the formation of succinic acid in amber has been specified by SZYKULA & al. (1990): they detected β -sitosterol, a typical

plant sterol, in the neutral fraction of Baltic amber and discussed microbial degradation as a possible explanation for the formation of succinic acid. Utilization of plant sterols as source of carbon by microorganisms yielding as end product succinic acid had been described already by KIESLICH (1985) as SZYKULA & al. emphasized.

For the case that succinic acid could really be regarded as a genuine, original component of some fossil resins I can add one more detail to this puzzling situation: in the course of my studies I could confirm the occurrence of this acid also for a sample of Triassic age (this sample had been a generous gift of a German collector, Mr. BAUER from Schliersee, to whom I am greatly indebted for this still unpublished material). This seems at any case to be the "oldest" succinic acid at the moment.

Conclusions

In the present situation chemotaxonomy and an understanding of the biochemistry of resin-producing trees of the geological past seem still to be in their infancy. Even studies of tricyclic diterpenes and their distribution patterns, being rather promising for recent species (e.g. THOMAS, 1969) have their problems when applied to fossil resins. As a rare exception the occurrence of amyrines in fossil resins (FRONDEL, 1969; VAVRA, 1990) can be regarded. These pentacyclic triterpenes are regarded as a valuable hint for an angiosperm origin of a resin sample. Amyrines, though widespread in occurrence among recent plants, being restricted among resin-producers to the family Burseraceae can be of some use as an indirect evidence for this rather exotic family.

Studies, like those discussed above, show that in soluble fractions of fossil resins there does occur a wealth of compounds being in specific relation to mono-, sesqui- and also diterpenes but being severely changed by diagenetic processes:

- 1) rearrangement of carbon skeleton
- 2) aromatization, followed occasionally by loss of alkyl group(s)
- 3) oxidation processes

Such studies are yielding more and more detailed knowledge about diagenetic pathways and are also of use for mineralogists for the definition of mineral species and for comparisons so badly needed to reduce the confusion still existing among many of the "organic minerals".

References

- BOTTA, M., ANGELIS, F. de, NICOLETTI, R. & TRICARICO, M. 1982. The role of acid catalysis in the genesis of amber.- *Phytochemistry*, 21(2): 381-384.- Oxford.
- BUDZIKIEWICZ, H., DJERASSI, C. & WILLIAMS, D.H. 1967. Mass spectrometry of organic compounds.- 690 p.- Holden-Day, San Francisco etc. (Reprint 1991).
- FENGEL, D. & WEGENER, G. 1989. Wood. Chemistry, Ultra-structure, Reactions.- 613 p.- W. de Gruyter, Berlin & New York.
- FRENKEL, M. & HELLER-KALLAI, L. 1977. Aromatization of limonene - a geochemical model.- *Org.Geochem.*, 1: 3-5.- Oxford.
- FRONDEL, J.W. 1969. Fossil elemi-species identified by thin-layer-chromatography.- *Naturwiss.* 280.- Berlin.

- GOUGH, L.J. & MILLS, J.S. 1972. The Composition of Succinite (Baltic Amber).- *Nature*, **239**: 527-528.- London.
- HEY, M.H. 1962. An Index of Mineral Species & Varieties arranged chemically.- XXIV + 728 p., 2nd ed.- British Museum, London.
- KIESLICH, K. 1985. Microbial side-chain degradation of sterols.- *J.Basic Microbiol.*, **25**(7): 461-474.- Berlin.
- MILLS, J.S., WHITE, R. & GOUGH, L.J. 1984/85. The chemical composition of baltic amber.- *Chem.Geol.*, **47**: 15-39.- Amsterdam.
- MOSINI, V., FORCELLESE, M.L., & NICOLETTI, R. 1980. Presence and origin of volatile terpenes in succinite, *Phytochemistry*, **19**: 679-680.- Oxford.
- NEUMÜLLER, O.-A. 1979-1988. Römpps Chemie-Lexikon.- 8. Aufl., 6 Bde., Franckh, Stuttgart.
- NICOLETTI, R. 1975. Studi e ricerche sulla problematica dell' Ambra: 299-305.- Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma.
- PLONAIT, C. 1935. *Angewandte Chem.*, **48**: 184-187; 605-607.- Weinheim.
- ROSSLÄNDER, R.C.A. 1974. Die Chemie des Bernsteins.- *Chemie in unserer Zeit*, **8**: 78-83.- Weinheim.
- " - . 1984/85. Noch einmal: Neue Beiträge zur Kenntnis des Bernsteins.- *Acta Praehist.Archaeol.*, **16/17**: 223-236.- Berlin.
- SCHMID, L. 1931. Bernstein.- In: DOELTER-LEITMEIER: *Handbuch der Mineralchemie*: 842-943.- Steinkopff, Dresden u. Leipzig.
- SIMONEIT, B.R.T., GRIMALT, J.O., WANG, T.G., COX, R.E., HATCHER, P.G. & NISSENBAUM, A. 1986. Cyclic terpenoids of contemporary resinous plant detritus and of fossil woods, ambers and coals.- *Org.Geochem.*, **10**: 877-889.- Oxford.
- STREITWIESER, A.jr., & HEATHCOCK, C.H. (transl. by DEHMLow, S.) 1980. *Organische Chemie*.- 1489 p.- Verlag Chemie, Weinheim, etc.
- SZYKULA, J., HEBDA, C., ORPISZEWSKI, J., AICHHOLZ, R. & SZYMKIEWICZ, A. 1990. Studies on Neutral Fraction of Baltic Amber.- *Prace Muzeum Ziemi*, **41**: 15-20.- Warsaw.
- THOMAS, B.R. 1969. Kauri resins - modern and fossil.- In: EGLINTON, G. & MURPHY, M.T.J. Eds. *Organic Geochemistry*: 599-618.- Springer, Berlin.
- " - . 1970. Modern and Fossil Plant Resins.- In: HARBORNE, J.B.(Ed.. *Phytochemical Phylogeny, Proceedings of the phytochemical symposium Bristol, April 1969*: 59-79.- Academic Press, London & New York.
- URBANSKI, T., GLINKA, T. & WESOLOWSKA, E. 1976. Chemistry of amber. Part IV. On the chemical composition of Baltic amber.- *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Chim.*, **24**(8): 625-9.- Warsaw.
- VAVRA, N.R. 1990. Gas Liquid Chromatography - an Effective Tool for the Chemical Characterization of Fossil Resins.- *Prace Muz.Ziemi*, **41**: 3-14.- Warsaw.
- WINDHOLZ, M., BUDAVARI, S., STROUMTSOS, L.Y. & FERTIG, M.N. 1976. The Merck Index. An encyclopedia of chemicals and drugs.- 1313 p. + index etc.- Merck & Co, Inc, Rahway, N.J, USA.

General data on the

Pan-European Palaeobotanical Conference 1991 - PEPC 1991

19 -23 September 1991, held in the Museum of Natural History Vienna

Organized by the Museum of Natural History Vienna (Johanna KOVAR-EDER) and the Austrian Commission for UNESCO under the auspices of the International Organization of Palaeobotany

Topic: Palaeovegetational Development in Europe

Number of participants: 115 and 24 accompanying members, of the following European countries: Austria, Bulgaria, Byelorussia, CSFR, Denmark, Finland, France, Georgia, Germany, Great Britain, Italy, Hungary, Netherlands, Poland, Romania, Russia, Sweden, Switzerland, Ukraine, Yugoslavia as well as Israel, USA, and Mexico.

Names of participants: Abdul R. ASHRAF, Judit BAIZATH, Gerhard BELZ, Jean-Pierre BERGER, Ulrike BERTRAM, Maria BOKANE-BARBACKA, Sigmar BORTENSCHLAGER, Mike C. BOULTER, Shona BROWN, Siegfried BRÜGGEN, Johan van der BURGH, Cestmir BUZEK, Otto CICHOCKI, Margaret COLLINSON, Inna DOBRUSKINA, O. DRAGASTAN, Elisabeth EMMERT-STRAUBINGER, Manfred ESCHIG, L.I.FOTJANOVA, Walter FRIEDRICH, Adolf FRITZ, Reinhard GAJPL, Jean GALTIER, Robert, A. GASTALDO, Carole T. GEE, Razvan GIVULESCU, Ferenc GO CZAN, E.B. GOLOMBEK, Helmut GOTTWALD, Annemarie und Rolf GORMANN, Lilla HABLY, René HANTKE, Gunnar HEIDINGER, Alan HEMSLEY, Alexey HERMAN, Georg HEUMANN, Carmen HEUNISCH, Thomas HOFMANN, Phillip HOLMES, Erich HÜBL, Alla ISTCHENKO, Hellmut JÄHNICHEN, Vlasta JANKOVSKA, Georges KAOURAS, Klaus-Peter KELBER, Martin KIRCHNER, Ervin KNOBLOCH, Eske KOCH, Juliane KÖHLER, J.H.A. van KONIJNENBURG-VAN CITTERT, Magdalena KONZALOVA, Roumald KOSINA, Johanna KOVAR-EDER, Karl KRAINER, Frantisek KÜHN, Jiri KVACEK, Zlatko KVACEK, Jozsef LASZLO, Terttu LEMPIÄNEN, Galina LEVSKOVSKAJA, Hartmut LOH, Detlef MADER, Karl A. MÄDLER, Dieter MAI, Nurgali MAKULBEKOV, Eduardo MARTINETTO, Jacques MEDUS, Barbara MELLER, Dorde MIHAJLOVIC, B. MILAKOVIC, Barbara MOHR, Esther NAGY, Boleslaw NOWACZYK, Klaus OEGGL, Nadja OGNJANOVA-RUMENOVA, Iwona OKUNIEWSKA-NOWACZYK, Blanka PACLTOVA, Nikola PANTIC, Galina PASHKIEVIC, Eva PLANDEROVA, Cvetana POPOVA, Michaela POPOVTSCHAK, Walter RIEGEL, Nick ROWE, Eliska and Kamil RYBNICEK, Tatyana RYLOVA, Anna SADOWSKA, Friedemann SCHAARSCHMIDT, Marianne SCHNEIDER, Wilfrid SCHNEIDER, Hans-Joachim SCHWEITZER, Alexandra SHAKRYL, Annie SKARBY, Thomas SPECK, Karin SPERLING, Ursula STRIEGLER, Leon STUCLIK, Helena SVOBODOVA, Marcela SVOBODA, Svetlana SYABRYAJ, Juri TESLENKO, Thorsten UTESCHER, Norbert VAVRA, Felix ELICHKIEVICH, Margarita VORONOVA, Harald WALTHER, Elzbieta WCISLO-LURANIEC, Reinhard WEBER, Roseline WEISS, Ewa ZASTAWNIAK, Reinhard ZETTER, Jadwiga ZIAJA, Rolf ZIEGLER, Maria ZIEMBINSKA-TWORZYDLO.

19 - 21 September: 72 lectures were given and 17 posters presented concerning archaeobotanical and palaeobotanical investigations on Cenozoic to Palaeozoic floras.

Three field-trips led to important palaeobotanical and archaeobotanical sites in the eastern part of Austria:

22 September 1991

Excursion A: Northern Lower Austria (Younger Palaeozoic of Zöbing; Fürwald/ Wild - Tertiary; the Prehistoric/ Early Historic site of Gars/ Thunau);

Guided by Otto CICHOCKI, Michaela POPOVTSCHAK, Erik SZAMEIT and Werner VASICEK.

Excursion B: Southern Lower Austria (the Virgin forest of Rothwald; the Triassic flora of Lunz);

Guided by Johanna KOVAR-EDER and Kurt ZUKRIGL.

23 September 1991

Excursion C: The holostatotype locality of the Badenian (the clay pit Baden-Sooß) / Neogene of the Styrian Basin (the opencast mine Oberdorf/ Bärnbach; Wörth near Kirchberg and Reith near Unterstorcha in the Raab valley);

Guided by Johanna KOVAR-EDER, Barbara MELLER and Norbert VAVRA.

This meeting was kindly supported by the following institutions: Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung, Austrian Commission for UNESCO, Wiener Fremdenverkehrsverband, Kulturabteilung des Magistrats der Stadt Wien, Freunde des Naturhistorischen Museums Wien, Creditanstalt-Bankverein, Ankerbrot - Aktienges., ÖMIG - Österreichische Milchinformationsgesellschaft, Österreichischer Raiffeisenverband, YO - Ybbstaler Obstverwertung, Bundesobstbauverband Österreichs, Lavazza Ges.m.b.H.

