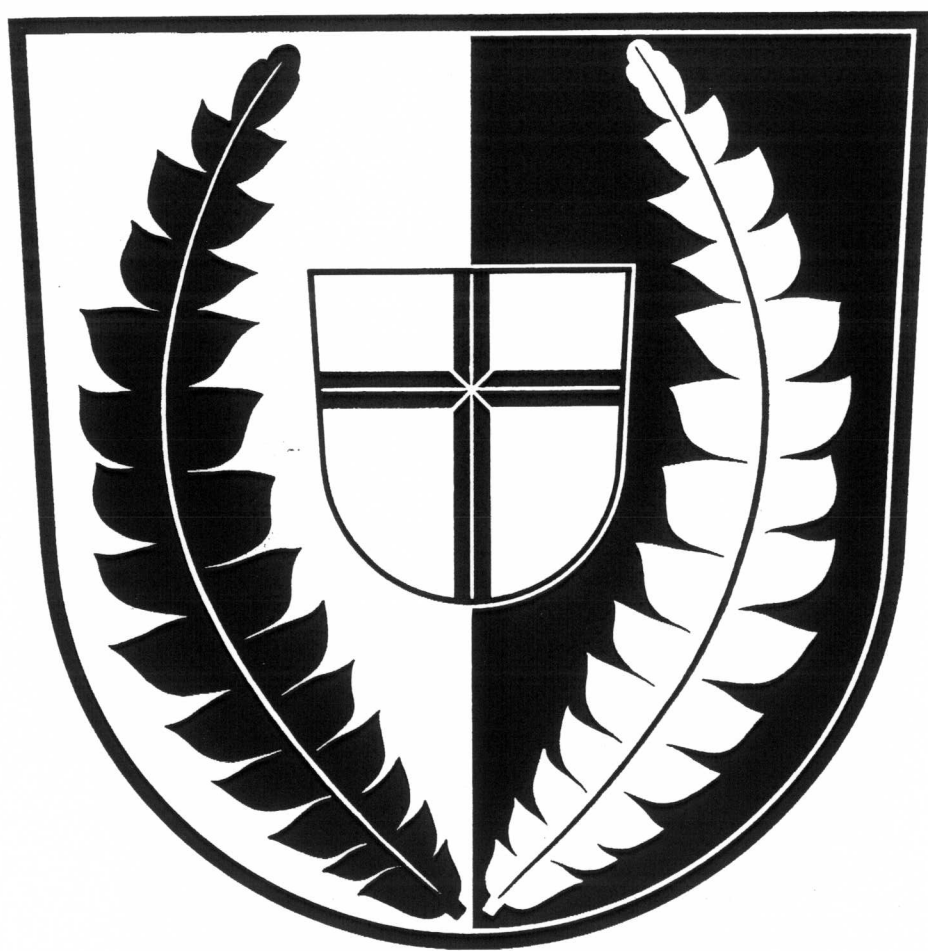


documenta
naturae | no. 120

München 1998



**Der pliozäne Laubwald von Willershausen
am Harz**

DOCUMENTA NATURAE

Nr. 120

1998

ISSN 0723-8428

Herausgeber der Zeitschrift Documenta naturae

Dr. Hans-Joachim Gregor, Palsweiserstraße 5m, D-82140 Olching
Dr. Heinz J. Unger, Nußbaumstraße 13, D-85435 Altenerding

Verlag (Publishing House) Documenta naturae - München (Munich)

Anschrift über den Herausgeber H.-J. Gregor

Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten Geologie - Paläontologie (Lagerstättenkunde, Paläobotanik, Stratigraphie usw.), Botanik, Anthropologie, Domestikationsforschung, Vor- und Frühgeschichte u.a.

Die Zeitschrift ist Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen Arbeitsgruppe (PBA) im Heimatmuseum Günzburg und im Naturmuseum, Im Thäle 3, D-86152 Augsburg

Die Sonderbände behandeln unterschiedliche Themen aus den Gebieten Kunst, Kochen, Reiseführer oder sind Neuauflagen alter wissenschaftlicher Werke oder spezielle paläontologische Bestimmungsbände für regionale Besonderheiten.

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich, für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

Überweisung des Heftpreises erbeten auf das Konto 1093236 bei der Sparkasse Fürstenfeldbruck (BLZ 700 530 70) - Inh. H.-J. Gregor.

Bestellungen: bei Buchhandlungen und den Herausgebern (s.o.)

Copyright: beim Verlag und den Verlagsleitern.

Gestaltung: Juliane Gregor und Hans-Joachim Gregor

Umschlagbild: Wappen der Gemeinde Willershausen mit zwei fossilen *Comptonia*-Blättern

Vorwort von Hans-Joachim Gregor:

Als ich von Kollegen Knobloch hörte, daß er die Blattflora von Willershausen neu bearbeiten möchte, war ich von diesem Gedanken sehr angetan, da ich seit meiner Studentenzeit etwa ab 1967 in der Tongrube unterwegs war und Unmengen fossiler Blätter, Früchte und Insekten sammelte. Das Material wanderte in die Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie und ruhte dort bis zum Besuch des Kollegen vor einigen Jahren. Erwin Knobloch ist ja bekannt für seine Arbeiten über kutikellose Blätterabdrücke - eine gewiss nicht leichte und oft umstrittene Untersuchung strukturloser Fossilien.

Nach Vollendung des Werkes trat die Frage nach dem Druck der Arbeit auf und ich konnte Erwin Knobloch gewinnen, das Manuskript ungekürzt und mit einem riesigen Tafelanteil in der Documenta naturae zu drucken. Aus oben genannten Gründen bin ich persönlich sehr stark am Manuskript interessiert, vor allem auch weil ich beabsichtige, die fossilen Früchte und Samen von Willershausen zu publizieren (was hoffentlich in naher Zukunft passieren wird).

Ich bedanke mich ganz persönlich bei meinem Kollegen für sein Engagement bei dieser Flora und hoffe, daß trotz des nicht ganz billigen Preises des Werkes das Interesse der Fachkollegen vorhanden ist.

Leider haben wir keine Druckkostenzuschüsse aufreiben können und so wurde das Werk nach langen Besprechungen und Kalkulationen aufgelegt.

Erinnern möchte ich daran, daß vor allem Dr. A. Straus sich um die Flora von Willershausen verdient gemacht hat, wenn auch seine Theorie zu der damals in Willershausen lebenden Pflanzenwelt sich nicht als ganz korrekt herausstellte - nämlich daß die meisten fossilen Pflanzen einheimische Elemente darstellen. Unbenomen ist Adolf Straus, daß er die Flora bekannt machte, bearbeitete, soweit es der damalige Wissensstand zuließ und so viele Stücke sammelte, daß eine ganze Generation von Wissenschaftlern damit arbeiten konnte, darunter auch Autor Knobloch und ich selbst auch noch.

Aus oben genannten Gründen wird die Arbeit A. Straus gewidmet, dem besten Bearbeiter der Willershausener Flora seit den Dreissiger Jahren bis etwa 1979, also fast 50 Jahre lang.

Von der Willershausener Flora wurden ja bereits dicotyle Pflanzen bearbeitet, dann auch die Monocotylen und die Coniferen bzw. Gymnospermen, die Kryptogamen und die Thallophyten und Pilze. Selten ist es möglich gewesen, eine Flora so umfassend darzustellen, wie dies in Willershausen der Fall ist.

Wichtig erschiene nun noch eine Revision der Früchte und Samen und eine gesamte Liste aller Arten von Willershausen, revidiert nach neuesten Erkenntnissen, um damit dieser Flora weltweit den wohlverdienten Standard als typisch jungpliozäne Flora einzuräumen.

Wir bedanken uns auch ganz herzlich bei der Gemeinde Willershausen, die uns erlaubte, das Wappen von Willershausen mit dem fossilen *Comptonia*-Blatt (gefunden von Herrn Mundlos, Original im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart) auf dem Einband zu verwenden.

In memoriam Adolf Straus

Documenta naturae	120	S.1-306	34 Abb.	2 Tab.	64 Tafeln	München	1998
-------------------	-----	---------	---------	--------	-----------	---------	------

DER PLIOZÄNE LAUBWALD VON WILLERSHAUSEN AM HARZ (MITTELEUROPA)

von ERWIN KNOBLOCH

Adresse des Autors: Dr. Erwin Knobloch,
Czech Geological Survey, Klarov 3, 118 21 Praha 1, Tschechien

Zusammenfassung: Willershausen bei Osterode am Harz (Niedersachsen) lieferte eine der artenreichsten pliozänen Floren in Europa. Der vorliegende Aufsatz stellt die ausführlichste Bearbeitung der pliozänen Laubwald-Flora dar. Es wurden nur die fossilen Laubblätter bearbeitet, die zu 33 Familien, 50 Gattungen, 74 Arten und 126 Taxa gestellt werden. Es werden 23 neue Arten beschrieben. Es handelt sich um eine laubwerfende, arktotertiäre Flora mit dem Übergewicht der Gattungen *Zelkova*, *Ulmus*, *Fagus* und der Vertreter der Gattungen *Quercus*, *Populus*, *Tilia*, *Acer*, *Carya*, *Carpinus* und *Fraxinus*. Gegenüber gleichalten Floren überrascht die Anwesenheit von *Malus pulcherrima* GIV., *Liriodendron procaccinii* UNG., *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK., *Betula pseudoluminifera* GIV. und *Ampelopsis cordataeformis* sp. n. Die ganzrandigen Blätter können nicht als eindeutige paläotropische Elemente aufgefasst werden, obwohl sie zweifellos zu warmtemperaten Formenkreisen gehören ("*Magnolia*" sp. 1, 2, *Laurophyllum* sp., *Dombeyopsis lobata* UNG.). *Quercus mohrae* sp. n. stellt eine hartlaubige Eiche dar, die in die gleiche ökologische Gruppe wie *Epimedium praeasperum* (ANDREÁNSZKY) GIV., *Buxus sempervirens* SAP. et MARION, *Crataegus* div. sp., *Paliurus tiliaefolius* (UNG.) BUZEK, oder *Fraxinus pliocenica* sp. n. gehört. Für *Betula prisca* ETT. wurde ein neuer Name gewählt: *Betula hummelae* sp. n. Bei den Arten *Fagus pliocenica* SAP., *Quercus roburoides* GAUDIN und *Actinidia* (?) *pliocenica* sp. n. wurden je zwei neue Subspezies ausgegliedert. Die sehr häufigen Buchenblätter wurden als *Fagus pliocenica* SAP. subsp. *willershausensis* subsp. n. bezeichnet, da es schwierig war, einen korrekten älteren Namen zu finden.

Nach der phytogeographischen Verwandtschaft weist die Flora von Willershausen vorrangig euroasiatische Elemente auf (44,50 %), gefolgt von den panholarktischen Elementen (28,4 %), während die nordamerikanischen Elemente mit nur 10,7 % vertreten waren und die zentraleuropäischen Elemente mit nur 5,34 % anwesend sind. Dies steht im Widerspruch zu den Vorstellungen von STRAUS (1978), der die am Harz noch heute einheimischen Arten und weitere mitteleuropäische Arten auf 46,5 % einschätzte.

Ein regionaler Vergleich der Flora von Willershausen zeigt die Anwesenheit einer größeren Menge von Arten aus dem Jungmiozän (incl. Pannon). Solche Vorkommen sind aus dem Wiener Becken (Laaerberg, Moravska Nova Ves), der Slowakei und Südpolen (Drevenik, Domanienski wierzch, Nove Ustie), Rumänien (Borsec, Chiuzbaia, Cornitel), der Toskana und aus Frankreich - Spanien (Murat, Cerdagna) bekannt. Die Flora von Willershausen enthält keine ausschliesslich quartäre Formen - nur solche, die aus dem Jungtertiär bis in das Quartär hineinreichen (z. B. *Cerasus avium* (L.) MOENCH *fossilis*), *Acer* aff. *opalus* MILLER *fossilis*, *Acer platanoides* LINNÉ *fossilis* oder *Hedera helix* LINNÉ *fossilis*. Deshalb und auf Grund von stratigraphisch wichtigen Säugetierresten wird die Flora aus Willershausen in das Mittel- bis Oberpliozän gestellt.

Schlüsselworte: Flora - mesophytischer Laubwald - Pliozen - Blätter - Ökologie - Stratigraphie - Paläoklima - Systematik - Dicotyledoneae - Willershausen am Harz (Norddeutschland).

Key words: Flora - mesophytic forest - pliocene - leaves - ecology - stratigraphy - paleoclimate - systematics - dicotyledoneae - Willershausen am Harz (Northern Germany).

Inhaltsverzeichnis

Textband	
Zusammenfassung	2
I. Einleitung	8
II. Geologie und Fundumstände	10
II.1. Geologie der Fundstelle nebst der Umgebung	10
II.2. Die Unterschutzstellung des Fossilvorkommens Willershausen	10
III. Systematik ausgewählter Angiospermen-Blätter	12
Dicotyledoneae	12
III.1. Aristolochiaceae	12
<i>Aristolochia</i> LINNÉ	12
<i>Aristolochia pliocenica</i> (GIVULESCU et TICLEANU) comb. n.	12
cf. <i>Aristolochia venusta</i> SAPORTA	13
III.2. Magnoliaceae	13
<i>Liriodendron</i> LINNÉ	13
<i>Liriodendron procaccinii</i> UNGER emend. n.	13
? <i>Magnolia</i> LINNÉ	15
aff. " <i>Magnolia</i> " sp. 1	15
aff. " <i>Magnolia</i> " sp. 2	15
III.3. Lauraceae	15
<i>Laurophyllum</i> GOEPPERT	15
<i>Laurophyllum</i> sp.	16
<i>Sassafras</i> TREW	16
<i>Sassafras ferretianum</i> MASSALONGO	16
III.4. Berberidaceae	16
<i>Epimedium</i> LINNÉ	16
<i>Epimedium praeasperum</i> (ANDREÁNSZKY) GIVULESCU	16
III.5. Cercidiphyllaceae	17
<i>Cercidiphyllum</i> SIEBOLD et ZUCCARINI	17
<i>Cercidiphyllum crenatum</i> (UNGER) BROWN	17
III.6. Hamamelidaceae	17
<i>Parrotia</i> C. A. MEYER	17
" <i>Parrotia</i> " <i>pristina</i> (ETTINGSHAUSEN) STUR	17
III.7. Altingiaceae	18
<i>Liquidambar</i> LINNÉ	18
<i>Liquidambar europaea</i> A. BRAUN	18
III.8. Eucommiaceae	18
cf. <i>Eucommia</i> sp.	18
III.9. Ulmaceae	20
<i>Celtis</i> LINNÉ	20
<i>Celtis trachytica</i> ETTINGSHAUSEN	20
<i>Ulmus</i> LINNÉ	20
<i>Ulmus</i> cf. <i>carpinoides</i> GOEPPERT	21
<i>Zelkova</i> SPACH	22
<i>Zelkova zelkovifolia</i> (UNGER) BUZEK et KOTLABA	22
III.10. Fagaceae	24
<i>Fagus</i> LINNÉ	24
<i>Fagus pliocenica</i> SAPORTA	24

<i>Fagus pliocenica</i> SAPORTA subsp. <i>willershausensis</i> subsp.n.	24
<i>Fagus pliocenica</i> SAPORTA subsp. <i>multinervis</i> subsp. n.	27
<i>Quercus</i> LINNÉ	27
<i>Quercus</i> ex gr. <i>gigas</i> GOEPPERT emend. WALTHER et ZASTAWNIAK	29
<i>Quercus praecastaneifolia</i> sp. n.	30
<i>Quercus praeerucifolia</i> STRAUS.....	31
<i>Quercus roburoides</i> GAUDIN	32
<i>Quercus roburoides</i> GAUDIN subsp. <i>roburoides</i> n.	33
<i>Quercus roburoides</i> GAUDIN subsp. <i>latifolia</i> subsp. n.	34
<i>Quercus mohrae</i> sp. n.	34
III.11. Betulaceae	35
<i>Alnus</i> GAERTNER	35
<i>Alnus</i> cf. <i>gaudinii</i> (HEER) KNOBLOCH et KVACEK	36
<i>Alnus</i> sp. 1	36
<i>Alnus</i> sp. 2	36
<i>Alnus</i> sp. 3	37
<i>Alnus</i> sp. 4	37
<i>Alnus</i> sp. 2 vel <i>Corylus</i> sp.	37
<i>Betula</i> LINNÉ	38
<i>Betula hummelae</i> sp. n.	38
<i>Betula insignis</i> GAUDIN	38
<i>Betula speciosa</i> RÉROLLE	40
<i>Betula</i> cf. <i>subpubescens</i> GOEPPERT	40
<i>Betula</i> sp. 1	42
cf. <i>Betula</i> sp. 2	42
cf. <i>Betula</i> sp. 3	42
cf. <i>Betula</i> sp. 4	42
<i>Betulaceae</i> sp. 5	42
III.12. Corylaceae	42
<i>Corylus</i> LINNÉ	42
<i>Corylus avellana</i> L. <i>fossillis</i>	43
<i>Carpinus</i> LINNÉ	43
<i>Carpinus cuspidens</i> (SAPORTA) KOLAKOVSKY	45
<i>Carpinus grandis</i> UNGER emend. HEER	45
<i>Carpinus grandis</i> UNGER emend. HEER vel <i>Rosaceae</i> gen. indet.	46
cf. <i>Carpinus</i> sp.	46
III.13. Myricaceae	46
<i>Comptonia</i> HÉRITIER	46
<i>Comptonia difformis</i> (STERNBERG) BERRY	46
III.14. Juglandaceae	47
<i>Carya</i> NUTTALL	47
<i>Carya minor</i> (SAPORTA et MARION) SAPORTA	47
<i>Carya serrifolia</i> (GOEPPERT) KRÄUSEL	48
<i>Juglans</i> LINNÉ	48
<i>Juglans acuminata</i> AL. BRAUN ex UNGER	48
III.15. Salicaceae	49
<i>Populus</i> LINNÉ	49
<i>Populus albiformis</i> sp. n.	50
<i>Populus canescentoides</i> sp. n.	51
<i>Populus gregorii</i> sp. n.	52
<i>Populus</i> aff. <i>populina</i> (BRONGNIART) KNOBLOCH	53

<i>Populus willershausensis</i> sp. n.	53
<i>Populus</i> sp. div..	54
? <i>Salix</i> LINNÉ	55
cf. <i>Salix</i> sp. 1	55
cf. <i>Salix</i> sp. 2	55
cf. <i>Salix</i> sp. 3	55
III.16. Actinidiaceae	55
<i>Actinidia</i> LINDLEY	55
<i>Actinidia</i> (?) <i>pliocenica</i> sp. n.	56
III.17. Tiliaceae	56
<i>Tilia</i> Linné	57
<i>Tilia saportae</i> sp. n.	57
<i>Tilia</i> cf. <i>saviana</i> MASSALONGO	57
aff. ? <i>Tilia</i> sp. div.	57
? Tiliaceae	58
<i>Dombeyopsis</i> UNGER	58
<i>Dombeyopsis lobata</i> UNGER	58
III.18. Buxaceae	60
<i>Buxus</i> LINNÉ	60
<i>Buxus pliocenica</i> SAPORTA et MARION	60
III.19. ? Viciaceae	60
<i>Leguminosites</i> BOWERBANK	60
<i>Leguminosites strausii</i> sp. n.	60
III.20. Spiraeaceae	61
? <i>Physocarpus</i> MAXIMOWICZ	61
? <i>Physocarpus</i> sp.	61
III.21. Rosaceae	61
<i>Rosa</i> LINNÉ	61
<i>Rosa</i> sp. 61	61
<i>Sorbus</i> LINNÉ	62
<i>Sorbus ariaefolia</i> sp. n.	62
<i>Sorbus</i> (?) <i>gabbrensis</i> (BERGER) comb. n.	62
<i>Sorbus praetorminalis</i> KRYSHTOFOVICH et BAIKOVSKAJA	63
<i>Sorbus</i> cf. <i>uzenensis</i> HUZIOKA	63
? <i>Rosaceae</i> gen. et sp. indet. vel ? <i>Ulmus carpinoides</i> GOEPPERT	63
<i>Cydonia</i> MILL. - <i>Cotoneaster</i> EHRH. - <i>Capparis</i> L.	64
? <i>Cydonia</i> sp. vel, ? <i>Cotoneaster</i> sp. vel ? <i>Capparis</i> sp.	64
III.22. Malaceae	64
<i>Malus</i> MILLER	64
<i>Malus pulcherrima</i> GIVULESCU	64
<i>Malus</i> (?) sp..	65
<i>Crataegus</i> LINNÉ	66
<i>Crataegus</i> aff. <i>dyssenterica</i> MASSALONGO	66
<i>Crataegus meischnerii</i> sp. n.	66
<i>Crataegus</i> aff. <i>oxyacanthoides</i> GOEPPERT	67
<i>Crataegus praemonogyna</i> KRYSHTOFOVICH	67
<i>Crataegus</i> sp. 1	67
<i>Crataegus</i> sp. 2	68
III.23. Amygdalaceae	68
<i>Cerasus</i> LINNÉ	68
<i>Cerasus avium</i> (L.) MOENCH <i>fossilis</i>	68

III.24. Cedrelaceae	69
<i>Cedrela</i> P. BROWNE	69
<i>Cedrela heliconia</i> (UNGER) comb. n.	69
III.25. Aceraceae	69
<i>Acer</i> LINNÉ	69
<i>Acer integerrimum</i> (VIVIANI) MASSALONGO	69
<i>Acer</i> aff. <i>opalus</i> MILLER <i>fossilis</i>	71
<i>Acer</i> cf. <i>palaeosaccharinum</i> STUR	71
<i>Acer</i> aff. <i>pseudoplatanus</i> LINNÉ <i>fossilis</i>	72
<i>Acer sanctae-crucis</i> STUR	73
<i>Acer</i> sp. 173	
<i>Acer</i> sp. 273	
<i>Acer</i> sp. 373	
<i>Acer</i> sp. 474	
? <i>Acer</i> sp. vel ? <i>Sterculia</i> sp.	74
III.26. Hippocastanaceae	75
<i>Aesculus</i> LINNÉ	75
<i>Aesculus velitzelosii</i> sp. n.	75
<i>Aesculus</i> sp. 1	75
? <i>Aesculus</i> sp. 2	76
<i>Aesculus</i> sp. 3	76
III.27. Cornaceae	76
? <i>Swida</i> OPIZ	76
<i>Swida</i> (?) <i>graeffii</i> (HEER) STEFYRTZA	76
III.28. Araliaceae	77
<i>Hedera</i> . LINNÉ	77
<i>Hedera helix</i> LINNÉ <i>fossilis</i>	77
<i>Hedera</i> sp. div.	79
III.29. Rhamnaceae	79
<i>Paliurus</i> MILLER	79
<i>Paliurus tiliaefolius</i> (UNGER) BUZEK	79
III.30. Vitaceae	79
<i>Ampelopsis</i> MICHAUX	79
<i>Ampelopsis cordataeformis</i> sp. n.	79
<i>Vitis</i> LINNÉ	80
? <i>Vitis</i> aff. <i>stricta</i> (GOEPPERT) KNOBLOCH	80
<i>Vitis</i> sp. vel <i>Ampelopsis</i> sp.	81
III.31. Oleaceae	81
<i>Fraxinus</i> LINNÉ	81
<i>Fraxinus pliocenica</i> sp. n.	81
<i>Fraxinus ungeri</i> (GAUDIN) KNOBLOCH et KVACEK	82
cf. <i>Fraxinus</i> sp.	82
III.32. Incertae sedis	82
<i>Dicotylophyllum</i> SAPORTA	82
<i>Dicotylophyllum actinioides</i> sp. n.	82
<i>Dicotylophyllum eucommoides</i> sp. n.	83
<i>Dicotylophyllum microcrenulatum</i> sp. n. (? <i>Viburnum</i>)	84
<i>Dicotylophyllum kvacekii</i> sp. n. (? <i>Euonymus</i>)	84
<i>Dicotylophyllum milenae</i> sp. n.	85
<i>Dicotylophyllum wegeleii</i> sp. n.	85
<i>Dicotylophyllum pyriforme</i> sp. n.	86

<i>Dicotylophyllum</i> sp. 1 (? <i>Rosaceae</i>)	86
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 2	87
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 3 (? <i>Daphne</i>)	87
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 4	87
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 5	87
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 6	87
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 7	88
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 8	88
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 9 (? <i>Prunus</i> sp., ? <i>Quercus</i> sp.)	88
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 10 (? <i>Rosa</i> sp.)	88
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 11	88
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 12	88
 IV. Ergebnisse und Schlussfolgerungen	 90
IV.1. Der Biotop von Willershausen	90
IV.2. Zielsetzung der Bearbeitung der Willershausener Flora	91
IV.3. Beziehungen zu rezenten Arten	92
IV.4. Die häufigsten Laubbäume	94
IV.5. Bemerkungen zur Soziologie und Ökologie	96
IV.6. Bemerkungen zur Phytogeographie und zum Klima	98
IV.7. Biostratigraphische Stellung der Flora von Willershausen im Rahmen der neogenen Floren von Europa	102
IV.7.1. Beziehungen der Floren von Willershausen im Rahmen der obermiozänen Floren in Europa	103
IV.7.2. Pliozäne Vergleichsfloren in Deutschland	106
IV.7.3. Pliozäne Floren aus Europa	109
IV.8. Das Alter der Flora von Willershausen	114
 V. Danksagung	 116
 VI. Literaturnachweise	 118
 VII. Übersicht der Sammlungen aus Willershausen und der benützten Abkürzungen	 135
 VIII. Pliocene mesophytic forest from Willershausen in the Harz Mountains, Central Europe(Summary of the German text	 136
 Tafelband	
IX. Abbildungen und Tafeln	
IX.1 Abbildungen	
IX.2 Tafeln	

I. Einleitung

Es wäre wohl nicht das erste Mal, dass ein gut gemeinter Vorsatz nicht in Erfüllung gegangen wäre - nur deswegen, weil nur das eine oder andere noch nicht genügend ausgereift behandelt werden konnte. Dazu weist die Flora von Willershausen die besten Vorbedingungen auf. Ist doch die Blätter-Fülle so enorm groß und viele der Blätter gestatten mehrere Deutungsmöglichkeiten, was für eine endgültige Bearbeitung kaum an ein absehbares Ende denken lässt. Dies auf der einen Seite.

Auf der anderen Seite besteht jedoch eine sehr große Kluft zwischen den bisher zur Verfügung stehenden publizierten Angaben über die Laubholzflora von Willershausen und den dem Verfasser zur Verfügung stehenden photographischen Dokumentation. Der Verfasser hat sich zwar bemüht, von der Flora einige der schönen Blätter den Laien nahezubringen (KNOBLOCH 1990 a,b) und auch die Thematik in einer vorläufigen Mitteilung zusammenzufassen (KNOBLOCH 1990c). Diese Aufsätze können jedoch mit denen von Herrn Straus 1930 - 1978 verfassten etwa gleichgesetzt werden, erreichen aber nicht die erwünschte Vollständigkeit.

Der Verfasser wollte sich ursprünglich während seines sehr zeitbeschränkten Aufenthaltes in der Bundesrepublik Deutschland (vor allem um die Jahre 1987 und 1990) ursprünglich nur auf einige wenige Gattungen und Familien der Flora von Willershausen beschränken, die direkte Beziehungen zu schon weitgehend bekannten ähnlichen Taxonen aus dem Pannon des Wiener Beckens besaßen. Dann weitete er jedoch sein ursprüngliches Forschungsvorhaben 1987-1997 soweit aus, dass die meisten der besser erhaltenen Taxone von ihm in seine Untersuchungen miteinbezogen wurden. Es mussten jedoch einige Fragen offen bleiben, deren ausführliches Studium zuviel Zeit in Anspruch nahm oder die nicht bestimmt oder gut abgegrenzt werden konnten. Darunter gehören z.B. einige Betulaceen oder zahlreiche kleine Blättchen, deren Bestimmung schwierig und relativ ist. Dennoch glaubt er, ausgehend von den bisherigen Kenntnisstand der Flora von Willershausen, einen brauchbaren Beitrag zur Kenntnis der Flora von Willershausen erarbeitet zu haben.

Aus Willershausen wurden schon viele Arten mehrmals beschrieben. Solche werden an verschiedenen Stellen des Manuskriptes erwähnt und meistens in der Liste der Synonyme zusammengefasst und durch das Wort "WILLERSHAUSEN" sehr deutlich gekennzeichnet.

Die Fehlerquellen bei der Bearbeitung von fossilen Blätterabdrücken sind weitgehend bekannt und wurden öfters erörtert. Der Sicherheitsfaktor bei den Bestimmungen im Verhältnis zu den Früchten und Samen ist hier viel geringer. Wir können von sehr sicheren Bestimmungen (wie *Cercidiphyllum*, *Comptonia* oder *Sassafras*) über weniger sichere (z. B. *Vitis* - *Ampelopsis*, *Tilia* - *Vitis*, *Crataegus* - *Sorbus*) zu vollkommen unsicheren (*Catalpa* - *Toonia*, *Malus* - *Celastrus*) bis zur Zeit noch vollkommen unbestimmbaren Blättern ausgehen, obwohl solche Taxa gut mit Früchten und Samen belegt sind (*Eurya*, *Meliosma*). Bei anderen kann der mögliche Verdacht einer Zuordnung zu den Gattungen wie *Rhododendron*, *Schima*, *Sabia*, *Schefflera*, *Meliosma* aber nicht bewiesen werden. Manche fossilen Taxa trotzten der richtigen Bestimmung. Der Grund liegt in unseren geringen Kenntnissen der rezenten Pflanzen sowie den Konvergenzen und Divergenzen, mit denen diese rezenten und fossilen Pflanzen belastet sind. Einige Beispiele sollen dies erläutern:

Außer dem häufig in Europa angepflanzten *Acer carpinifolia* SIEB. et ZUCC. gibt es im Bereich China - Philippinen - Malaysien auch zahlreiche ganzrandige laurophyll Arten, die bestimmt nicht als zu *Acer* L. gehörig erkannt würden. Manche Blätter von *Acer oblongum* WALL. (Indien, Himalaya, China) würden ohne Zweifel mit *Daphnogene bilinica* (UNG.) KVAS. et KNOBL. verwechselt werden. Von weiteren ganzrandigen *Acer*-Arten (sogar mit Träufelspitze) sind zu nennen: *Acer laevigatum* WALL., *A. niveum* BLUME oder *A. oblongum* WALL.

Fossile gezähnte *Meliosma*-Arten (*Sabiaceae*) würden wahrscheinlich als zu *Quercus* oder *Castanea* gehörende Arten identifiziert werden, von den ganzrandigen Arten ganz zu schweigen.

So eine extreme vielfältige Variabilität, wie sie bei *Populus euphratica* OLIV. vorkommt, würde auch bei Computer-Untersuchungen Sorge bereiten, da bei dieser Art mindestens 6 durchaus unterschiedliche Blattformen vorkommen, die, wenn man nicht wüsste, dass es sich um Variationen dieser Art handelt, man zu mehreren Arten stellen müsste.

Da nun aus Willershausen zweifellos die reichste oberpliozäne Flora bekannt ist, auf die in zahlreichen Arbeiten verwiesen wird, ohne dass bisher genügend Belegmaterial veröffentlicht worden wäre, möchte der Verfasser zumindestens zum Teil diese Lücke füllen. Dabei widmete er sein Augenmerk vor allem den Gattungen und Arten, die in der Oberen Süßwassermolasse in Bayern, im Pannon des Wiener Beckens sowie im Jungneogen von Griechenland vorhanden sind und die ihm gut bekannt sind (vgl. KNOBLOCH 1969, 1986a, KNOBLOCH & VELITZELOS 1987). Bei diesen Arten und Gattungen möchte er vor allem die Beziehungen, Gleichheiten und Veränderungen aufzeichnen.

Wie schon oben angedeutet wurde, ging es ihm nicht um eine vollständige Dokumentation, sondern um eine Dokumentation der verhältnismässig weniger bekannten, aber doch botanisch relativ gut erfassbaren Taxa, wobei bei einigen morphologisch gut umreissbaren Formen auch heute die systematischen Verhältnisse nicht vollkommen eindeutig sind (etwa bei *Magnolia*, aber auch bei verschiedenen Rosaceen und Betulaceen). In dem sehr verstreuten Schrifttum von Dr. A. Straus finden sich auch viele Abbildungen auf die hier erneut bezug genommen werden muss, z. B. wegen der ungenauen, unvollständigen oder unrichtigen Bestimmungen. Zu unterstreichen ist der vorzügliche Erhaltungszustand mancher Fossilien. So lassen sich auch noch sehr feine Details verfolgen. Bei den fossilen Blättern blieb im frischen Zustande das Blattgrün (Chlorophyll) erhalten. Bei dem Studium der Flora fällt auf, dass es bei zahlreichen vollkommen symmetrisch gebauten Organen zu einer Verzerrung der ursprünglich unter gleichen Winkeln sich abzweigenden Seitennerven vom Mittelnerv bei den Blättern mit einer Differenz von 10-20° kommt. Diese für Willershausen typische Deformation erklärt Prof. Dr. D. Meischner (Göttingen, mündliche Mitteilung) als Folge der Kompaktion der Sedimente auf einem synsedimentären Hang.

Wenn wir die Verdienste von Herrn Straus würdigen wollen, sei seine posthume Schrift sowie die würdigenden Worte von WILDE, LENGTAT & RITZKOWSKI (1992) nicht vergessen. In diesem Aufsatz findet sich ein Überblick in Form eines Kataloges über die Flora von Willershausen und die kommentierte Literatur über die Fauna von Willershausen, die das Schrifttum bis zum Jahre 1991 zusammenfaßt.

Dr. A. Straus hat sich durch die langjährige Aufsammlung der Flora von Willershausen ein "paläobotanisches Denkmal" gesetzt. Obwohl er dieser Flora ein ganzes Leben gewidmet hat und viele größere und kleinere Artikel verfaßt hat, wurden die Angiospermen leider etwas stiefmütterlich behandelt, obwohl sie den größten Teil der Flora ausmachen. Freilich, wesentliche Gattungen wurden schon in seiner Arbeit aus dem Jahre 1930 genannt, aber gerade in der Folgezeit kam eine sehr große Anzahl von Blättern hinzu, die auch neue Formen beinhalten und die Variabilität von verschiedenen Arten so zeigen, wie dies nur an wenigen Lokalitäten möglich ist.

Straus selbst hat in zahlreichen seiner populärwissenschaftlichen Arbeiten darauf hingewiesen, dass die Bestimmung der Blätter schwierig ist, daß er sie jedoch zu bearbeiten gedenkt (vgl. z. B. STRAUS 1978, S. 26). Das war ihm jedoch nicht mehr im notwendigem Maße vergönnt.

Das von Dr. Straus in der Göttinger Sammlung aufbewahrte Material musste umnummeriert werden (52-31200 - 31500). In Klammern werden jedoch auch die ehemaligen Nummern erwähnt, so dass in Zukunft eine doppelte Kontrolle möglich ist. Eine Übersicht der Sammlungen aus Willershausen und der benützten Abkürzungen wird in dem gleichnamigen Kapitel VII am Ende der Arbeit gegeben.

II. Geologie und Fundumstände

II.1. Geologie der Fundstelle nebst der Umgebung

Westlich und südlich des Harzes sind Senkungsgebiete bekannt, deren Entstehung auf die im Untergrund liegenden Salzablagerungen des Zechsteins zurückzuführen sind.

Wie aus den Ausführungen von VINKEN (1967) hervorgeht, wurden nördlich von Willershausen (Abb.1), im Gebiet von Düderode-Oldenrode, 270 m mächtige tertiäre Schichten mit mächtigen Braunkohleflözen erbohrt. Die stratigraphischen Beziehungen dieser sehr mächtigen Schichten zu dem Vorkommen Willershausen sind nach VINKEN (1967) nicht bekannt. Die Fundstelle Willershausen liegt im Harzvorlande, im ehemaligen Kreis Osterode, dem heutigen Kreis Northeim, etwa 29 km NNE von Göttingen. Angaben zum Profil in der ehemaligen Ziegelei finden sich bei VINKEN (1967), eine schematische Darstellung des Profils, das in viele andere Schriften übernommen wurde, findet sich bei MEISCHNER und PAUL (1982, S. 150) und Aufnahmen vom pliozänen Profil in der Ziegelei in Willershausen bei KNOBLOCH (1989b, S. 223, 225). VINKEN (1967) gibt lediglich ein Profil aus Willershausen an, in dem unter 8,70 m mächtigen sandig-tonigen Schichten 24 m mächtige blaugraue, grünliche, z. T. bituminöse Ablagerungen mit Lagen von Kalkmergelsteinknollen, vorkommen. Diese haben in der Vergangenheit die reiche Flora und Fauna geliefert. Es handelt sich in diesem Sinne um ein kleines isoliertes Vorkommen, das nach der Fauna in das Pliozän eingestuft wird.

In Willershausen kam es im Pliozän zum Einbrechen des Deckgebirges wodurch ein kleines Becken von etwa 100-200 m Durchmesser und einigen 10 m Tiefe entstand. Die Küstenlinie bildeten Sandsteine und Tone des Buntsandsteins. In der Ziegelei waren vor etwa 30 Jahren ca. 36 m mächtige, blaugraue, hellgrüne bis rötlichgraue Tone mit gebänderten aufgeschlossen, in denen es isochron zur Entstehung, sehr feingeschichteten Kalkmergelsteinknollen, die die meisten Fossilien lieferten. Die gleiche Fossil-Assoziation war auch in den Tönen enthalten, jedoch wegen des raschen Zerfalls des Tones nicht erhaltungsfähig. Bei frischer Bergung enthalten die Blätter auch noch Chlorophyll.

Nach den Untersuchungen von MEISCHNER & PAUL (1977, 1982) war der See eutroph, mit permanent anoxischem Bodenwasser und H_2S -Bildung. Höheres Bodenleben war daher im Becken nicht möglich, wohl aber in der Uferregion und im Flachwasser. Das Bodenwasser hatte hohe Na^+ - und Mg^{++} -Gehalte, bei hohem pH-Wert (über pH 9).

An ungestörten Stellen der Schicht kann man, wie SCHMIDT (1939) nachwies, alle 20 cm eine Anreicherung an Blättern finden, die Herbstschichten. Dazwischen sind öfters Frühlingsablagerungen mit Knospenschuppen zu erkennen.

Die ehemalige Ziegelei befand sich am östlichen Ortsrand von Willershausen (siehe die Skizze in VINKEN (1967, S. 7). Die Fundstelle Willershausen liegt im Harzvorlande, im ehemaligen Kreis Osterode, dem heutigen Kreis Northeim, etwa 29 km NNE von Göttingen.

II.2. Die Unterschutzstellung des Fossilvorkommens Willershausen

Straus hat öfters die Forderung vorgebracht, die Fossilagerstätte Willershausen unter Naturschutz zu stellen. Dies ist auf sehr interessante Art und Weise geschehen. Nach der Stilllegung der Ziegelei wurde der zentrale Beckenteil eingezäunt und das pliozäne Becken auf komplizierte Art und Weise unter Wasser gesetzt. Dies geschah durch persönliches Engagement von Prof. Dr. Dieter Meischner vom Institut für Geologie und Paläontologie der Universität in Göttingen. Es ist jedoch geplant, das Gelände von Zeit zu Zeit für wissenschaftliche Zwecke trocken zu legen. Dies würde es ermöglichen, frisches Material zu gewinnen und nach den neuesten Stand der Forschungen zu bearbeiten. In dieser Hinsicht stehen Untersuchungen über das Chlorophyll der Blätter noch aus, genauso wie detaillierte geochemische Untersuchungen über den Sedimentations-Rhythmus sowie über die besonderen Erhaltungszustände der Fossilien (hervorgerufen durch die besonderen geochemischen Bedingungen des Wassers). Das Ergebnis waren sehr gut erhaltene Skelette oder auch die Anwesenheit von Chitin (näheres siehe in MEISCHNER & PAUL 1977 sowie MEISCHNER in JÄCKELT et al. 1994).

Die Fundstelle Willershausen wurde am 15. 3. 1977 unter Naturschutz gestellt und als Naturdenkmal deklariert. In dem sie unter Wasser steht, ist kein unkontrollierbarer Abbau mehr möglich. Dies ist umso wertvoller, weil das zur Verfügung stehende Material begrenzt ist, jedoch sehr wertvoll, was aus den bisherigen sehr zahlreichen Veröffentlichungen hervorgeht. Eine Zusammenfassung findet sich in der "Kommentierten Bibliographie zum Pliozän von Willershausen" von WILDE und LENGTAT in STRAUS (1992, S. 75-91).

Im Sinne des internationalen "Code der Botanischen Nomenklatur" müssen bei den fossilen Arten ab den 1. Januar 1996 laut Artikel 36. 3. (siehe GREUTER 1994, S. 49) die neuen Taxa durch eine lateinische oder englische Beschreibung oder Diagnose ergänzt werden. Aus diesem Grunde werden die neuen Taxa durch Diagnosen in Englisch ergänzt.

Die in der älteren Literatur sich eingebürgerte Abkürzung ssp. für Subspezies wurde in der neuen Literatur als subsp. abgekürzt und benutzt (siehe die mehrbändige "Kvetena CSR"). Wir gebrauchen die Abkürzung in der gleichen Weise.

Da es sich in diesem Falle um keine ausgesprochene systematische Arbeit handelt, wird von einer Beschreibung des Materials bewusst Abstand genommen, da viele der Taxa schon mehrere Male beschrieben wurden. Dies betrifft solche Gattungen wie *Saassafras*, *Zelkova* und andere.

Die Transkription und Transliteration der russischen Buchstaben wird zwar durch den Duden geregelt, steht aber im Widerspruch zu den englischen Normen und den russischen Gepflogenheiten. In dieser Schrift wird dem Vorschlag von ZHILLIN (in TAKHTAJAN 1982, S. 205-206) gefolgt, da dieser Vorschlag den bisherigen Gepflogenheiten entspricht. In diesem Sinne wird KRYSHTOFOVICH gebraucht, anstatt KRYSTOFOVIC, was dem Duden entsprechen würde. In Sinne von ZHILLIN (in TAKHTAJAN 1982) wird KOLAKOVSKY geschrieben anstatt KOLAKOVSKI oder KOLAKOVSKIJ, was ebenfalls benützt wurde.

In die Gruppe der Transkription und Transliteration gehören auch die Wiedergabe von den verschiedensten orthografischen Zeichen, die für unterschiedliche Sprachen typisch sein können (z.B. das „weiche l“ in der polnischen Sprache oder verschiedene Aussprachezeiten, z.B. ein o über dem U, oder das eingedeutschte „Hatschek“ (vgl. 21. Aufl. des DUDEN auf S. 86, 131), das dem tsch entsprechen kann, wobei verschiedene Schreibweisen gebraucht werden. Als Beispiel sei der Name KVACEK der aufgrund der unterschiedlichen Schreibweise auch unterschiedlich ausgesprochen werden kann. So wird auch die deutsche Version von „Schossnitz“ polnisch unterschiedlich geschrieben. Da die mitunter auch sehr speziellen Schriftzeichen nicht bei allen Computern zur Verfügung stehen, werden diese Fremdlaute gegenüber der deutschen Sprache in dieser Arbeit nicht berücksichtigt.

III. Systematik ausgewählter Angiospermen-Blätter

Dicotyleoneae

III.1. *Aristolochiaceae*

Aristolochia LINNÉ

Aristolochia pliocaenica (GIVULESCU et TICLEANU) comb. n.

Abb.2; Taf. 1, Fig. 1, 7

1978 *Polygonum pliocaenicum* GIV. et TICL. - GIVULESCU et TICLEANU, S. 45-47, Abb. 4. Basionym.

1988 *Syringa schweitzeri*, with *Phagophyticum circumsecans* - GIVULESCU, Taf. II, Fig.5.

Beschreibung: Rundliche, ganzrandige Blätter mit einer beschädigten Spitze und einer sehr typischen Basis. Die Sekundärnerven gabeln sich, wobei sich die Gabelenden bogen- (schlingen-) förmig miteinander verbinden. Schlecht erhaltene bogenförmige Schlingen zweigen sich auch außenseits von dem untersten Sekundärnervenpaar ab. Aus dem sehr starken Stiel im Schnittpunkt Stiel/Blattlamina, zweigt der Hauptnerv sowie die untersten Sekundärnerven ab.

Bemerkungen: Bis auf die unterschiedliche Größe scheinen keine wesentlichen Unterschiede zwischen dem hier abgebildeten Blatt und der Abbildung von *Polygonum pliocaenicum* bei GIVULESCU & TICLEANU (1978) vorhanden zu sein. GIVULESCU & TICLEANU (1978) erwähnen jedoch keine Gründe, für die Einordnung zur Gattung *Polygonum* L. Da es sich um krautige Pflanzen handelt, bei denen die Blätter meistens fest mit den Stengeln verwachsen sind und also auch aus diesem Grunde schlechte Bedingungen für eine Fossilisation aufweisen, halte ich eine derartige systematische Stellung für sehr unwahrscheinlich. Demgegenüber scheint eine Stellung bei der Gattung *Aristolochia* viel wahrscheinlicher zu sein. Diese ist besonders durch die auf charakteristische Art und Weise ausgerandete Basis begründet, wobei bei den von mir untersuchten rezenten Arten ein Merkmal besonders bemerkenswert zu sein scheint: das unterste Paar der Sekundärnerven wird auf einigen Millimetern auf deren Außenseite nicht mit Blattlamina umgeben, wie auch bei der fossilen *Parrotia*. Dieses Merkmal ist auch bei dem hier beschriebenen Blatt schwach entwickelt und kann auch bei dem Holotypus aus Rumänien nicht ausgeschlossen werden. Auch bei der sog. *Aristolochia colchica* ist dieses Merkmal gut entwickelt (vgl. KOLAKOVSKY 1964, Taf. XVI, Fig. 4). Diese, sowie die Art aus Georgien kommt wegen dem bogenläufigen Verlauf der Sekundärnerven für einen näheren Vergleich nicht in Frage. Auch die außerordentliche Größe eines der Blätter aus Willershausen spricht eher für die großen Blätter der Gattung *Aristolochia*. Bei *Aristolochia primaeva* WEBER (1852) aus Rott kommt es zu einer deutlicheren Entwicklung des Basallappens. Auch der Nervenverlauf scheint unterschiedlich zu sein.

Ein Exemplar von *Polygonum pliocaenicum* in GIVULESCU & TICLEANU (1978, Abb. 4) wurde zeichnerisch dargestellt, ist wahrscheinlich in GIVULESCU (1988, Taf. II, Fig. 5) als *Syringa schweitzeri* mit *Phagophytichnus circumsecans*, abgebildet. *Syringa schweitzeri* ähnelt *Polygonum pliocaenicum*.

Für die rezenten *Aristolochia*-Arten (vgl. KRÜSSMANN 1976, Abb. 113/a-d) sind die auf der unteren Seite der Basis spreitenlosen Regionen bezeichnend. Wenn sich dieses Merkmal als für *Aristolochia* bezeichnend herausstellen sollte (neben der doch etwas extrem herzförmigen Basis), müssten unsere zwei Funde zur Gattung *Aristolochia* gestellt werden. Dieses Merkmal trifft man auch bei den bisher beschriebenen fossilen Arten an.

Die rezente koreanische Art *Aristolochia manshuriensis* KOMAR. und die nordamerikanische *Aristolochia macrophylla* LAM. weisen untereinander keine signifikanten morphologischen Unterschiede auf. Von der fossilen Art unterscheiden sich die rezenten Arten durch den tiefer ausgerandeten Blattgrund.

Aristolochia pliocaenica (GIVULESCU et TICLEANU) comb. nov. ähnelt der nordamerikanischen Art *Aristolochia macrophylla* LAM. sowie der in der Manschurie und Korea wachsenden *Aristolo-*

chia manshuriensis KOMAROV. Zur Zeit lässt es sich nicht entscheiden, ob ein nordamerikanisches oder asiatisches Element vorliegt.

Eine der seltenen fossilen Arten ist *Aristolochia aesculapi* HEER (1856), wogegen die anderen *Aristolochia* - Funde (vgl. SCHIMPER 1870-72, S. 863-864) weniger gesichert erscheinen. Die von ANDREÁNSZKY (1959, Taf. 14, Fig. 3) beschriebene *Aristolochia nógránsis* ANDREÁNSZKY ist sehr fragmentarisch und weist Blätter mit dem Apex zustrebenden extrem spitzen Sekundärnerven auf.

KIRCHHEIMER (1957) verneint die Zugehörigkeit von Früchten zur Gattung *Aristolochia* im europäischen Tertiär.

cf. *Aristolochia venusta* SAPORTA

Taf. 1, Fig. 5

1881 *Aristolochia venusta* SAP. - SAPORTA, S. 287, Abb. 86.

Beschreibung: Ein *Smilax*-artiges ganzrandiges Blatt mit einer tief eingeschnittenen herzförmigen Basis und einer zugespitzten Spitze. In der Basis zweigen vom Mittelnerv zwei bogenförmig aufwärts verlaufende Nerven ab, die sich mit Hilfe von Queranastomosen mit den folgenden Sekundärnerven verbinden. Aus dem Schnittpunkt Spreite/Mittelnerv (Stiel nicht erhalten) zweigen gleichzeitig auf beiden Seiten zwei sich gabelnde und schlingenbildende Nerven in die lappenförmige Basis ab. An diese schmiegt sich eine relativ unregelmäßige großmaschige Nervatur an. Über den zwei aufwärts strebenden grundständigen Nerven lassen sich mindestens zwei relativ gut erkennbare bogig verlaufende Sekundärnerven erkennen, die sich jedoch auch alsbald in den nicht sehr deutlichen, unregelmäßigen, polygonalen großen tertiären Feldern verlieren, wobei die ganze Blattspreite von kleineren polygonalen Maschen der quartären Nervatur verdeckt werden.

Bemerkungen: Der Blattstiel mündet (wie es für *Aristolochia* charakteristisch ist) von hinten in die Blattspreite. Es scheint, daß diese Art nie gültig beschrieben wurde. SAPORTA (1881, S. 286-7) schreibt "Eine Gattung der Kletterpflanzen, deren Stämme die Aeste der größten Bäume umwinden und sich zu den Sassaparillen gesellen mussten, hat ebenfalls unbestreitbare Reste hinterlassen, ich meine, die Tabakspfeifen (*Aristolochia*), von welchen Fig. 86 eine sehr schöne Art abbildet, die aus dieser Gegend stammt und dem Scharfsinn Unger's, der sie nicht kannte, entgangen ist".

III.2. **M a g n o l i a c e a e**

Liriodendron LINNÉ

***Liriodendron procaccinii* UNGER emend. n.**

Abb. 3a, 3b; Taf. 1, Fig. 6, Taf. 2, Fig. 7-8

1845 *Liriodendron procaccinii* UNG. - UNGER, S. 232.

1850 *Liriodendron procaccinii* UNG. - UNGER, S. 443.

1859 *Liriodendron procaccinii* UNG. - MASSALONGO - SCARABELLI, S. 312, Taf. 7, Fig. 23, Taf. 39, Fig. 3-6, Taf. 44, Fig. 7.

1951 *Liriodendron tulipifera* - STRAUS, Abb. 8. WILLERSHAUSEN.

1990 *Liriodendron* cf. *procaccinii* UNG. - KNOBLOCH, S. 270. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung (Emendation): Blätter in der Umrissform annähernd rundlich, an der Spitze ausgerandet. Diese "Ausrandung" ist konvex, der obere Blatteil ist beiderseitig abgerundet, das Blatt in den oberen zwei Dritteln oder in der Mitte tief eingeschnürt, Einschnürung rund, die unteren Lappenenden gleichfalls rund, die Basis gerade, mitunter ist die Basis ganz schwach herzförmig oder keilförmig. In der Spreite lassen sich 6-7 gut hervortretende Sekundärnerven beobachten. Im wesentlichen verläuft in der Mitte beider Lappen ein Sekundärnerv, der beiderseitig von je einem Nerv flankiert wird und sich mit diesem bogenförmig verbindet. Manchmal verläuft auch noch ein Nerv

in Richtung der Einbuchtung, vor der er sich gabelt und mit den niederen und folgendem Nerv verbindet.

Bemerkungen: Mit der neuen Emendation ist *Liriodendron procaccinii* UNGER von den weiter unten angeführten Formen, bei denen die Lappenenden zugespitzt sind, durch die abgerundeten Lappenenden unterschieden. Für letztere sollte vielleicht ein neuer Name gewählt werden, sobald eine größere Menge diesbezüglicher Blätter von einer Fundstelle vorliegen.

UNGER (1845, S. 232) führte erstmalig eine neue Art mit einem Hinweis auf eine uns unbekannte und nicht zugängliche Schrift unter "Procaccini Ricci Filleti f. 41. 66. 70.121. Il progresso delle scienc. Napoli XI. 1835" an. In seiner später veröffentlichten Diagnose (UNGER 1850a, S. 443) beschreibt Unger indirekt, dass der Mittellappen abgestutzt und die Seitenlappen stumpf sind "lobo medio maximo truncato-emarginato" und die "lobis lateralibus obtusis v. acutis integerrimus". Abgebildet wurde diese Art jedoch erst durch MASSALONGO in MASSALONGO & SCARABELLI (1859) aus Senigallia - einer Fundstelle, die neben Willershausen wahrscheinlich die meisten *Liriodendron*-Blätter aus dem europäischen Neogen geliefert hat. Nach den Abbildungen urteilend, waren die meisten *Liriodendron*-Blätter mit stumpf-abgerundeten Lappenenden, bis auf die Ausnahme der Var. *acutilobium* MASSAL. (vgl. MASSALONGO & SCARABELLI 1859, Taf. 7, Fig. 23), wo die Lappenenden zugespitzt sind. Es scheint, dass die neogenen *Liriodendron*-Blätter, wie es das Willershausener Material beweist, abgerundete Lappenenden besaßen. Zu Vergleichszwecken von den rezenten Blättern, lag Herbariummaterial aus dem Herbarium in Leningrad, *Liriodendron chinense* (HEMSL.) SARG. vor, bei dem die Lappenenden abgerundet waren. Im Gegensatz dazu waren bei den Blättern eines in Berlin-Dahlem angepflanzten Bäumchens derselben Art, die Lappenenden zugespitzt und von *Liriodendron tulipifera* L. nicht zu unterscheiden. Aus dem europäischen Neogen liegen demnach Blätter vor, deren Lappenenden entweder zugespitzt oder abgerundet-zugespitzt sind (z. B. HEER 1859, Taf. 108, Fig. 6, 6b, MASSALONGO & SCARABELLI 1859, Taf. 7, Fig. 23, KNOBLOCH 1961, Taf. VII, Fig. 3, GIVULESCU - GHIURCA 1969, Taf. XVII, Fig. 5) oder abgerundet sein können (MASSALONGO & SCARABELLI 1859, Taf. XXXIX, Fig. 3-6, SAPORTA & MARION 1876, Taf. 33, Fig. 1-6). Auch diese sehr eindeutigen Blätter beweisen erneut, dass es nicht am Platze ist, bestimmte Beziehungen nur zu einer einzigen rezenten Art anzunehmen.

Die fossilen *Liriodendron*-Blätter aus dem Tertiär Japans, die vorwiegend als *Liriodendron honsyuensis* ENDO bezeichnet werden, sind meistens fragmentarisch erhalten, scheinen meistens abgerundete Lappenenden aufzuweisen und somit dem rezenten chinesischen Tulpenbaum nahezustehen, obwohl beide rezenten *Liriodendron*-Arten für einen Vergleich herangezogen werden (vgl. dazu z. B. UEMURA 1988, OZAKI 1991). Es läßt sich annehmen, daß bestimmte "Unstimmigkeiten" in der Variabilität der *Liriodendron*-Blätter auch ein Ergebnis der polymorphen Entwicklung der ganzen Gattung sind. Es ist ja bekannt, daß die Hauptentwicklung von *Liriodendron* in der Oberkreide erfolgte. Die im ausgehenden Miozän gefundenen Samen werden meistens als *Liriodendron tulipifera* L. foss. sowie auch als *L. geminata* KIRCHH. bezeichnet. MAI (in GEISSERT et al. 1990, S. 17) bemerkt dazu: Im Bau der Karpelle nähert sich die Art sehr *Liriodendron tulipifera* L., hat allerdings nach KIRCHHEIMER (1957) wesentlich kleinere Karpelle als die Mehrzahl der Karpelle bei der heutigen Art messen. Im Bau der Samen steht die Art allerdings *Liriodendron chinensis* (HEMSL.) SARG. viel näher (DOROFEEV 1963, 1970). Es ist daher falsch, die im Jungtertiär Mitteleuropas sehr verbreitete Art einfach als *Liriodendron tulipifera* L. fossilis (C. et E. M. REID 1915, MÄDLER 1939, SZAFER 1947) zu bezeichnenn. Damit nähert sich MAI der Aussage von STRAUS (1969a) und unterstützt auch die des Verfassers hinsichtlich bestimmter Beziehungen der fossilen Blätter zu *Liriodendron chinense* (HEMSL.) SARG.

STRAUS (1969a, S. 178) konnte nachweisen, dass die stumpfen Flügelfrüchte auf den heutigen *Liriodendron sinense* SARG. hinweisen, wogegen die spitzfrüchtigen Flügelfrüchte aus dem Frankfurter Klärbecken (MÄDLER 1939, S. 168) dem heutigen nordamerikanischen *Liriodendron tulipifera* L. ähneln und als solche bestimmt wurden.

? *Magnolia* LINNÉ

aff. "*Magnolia*" sp. 1

Abb. 4; Taf. 3, Fig. 1, 4, 6, 7, 9, Taf. 4, Fig. 1-3, 6, 8-10

Beschreibung: Verschieden große und verschieden breite elliptische oder eirunde ganzrandige Blätter, deren größte Breite in der Mitte oder im oberen Drittel liegt. Die Blätter können in eine verschieden lange Spitze auslaufen, wobei die Sekundärnerven aus dem Primärnerv unter Winkeln von 50-60° entspringen und bilden Schlingen. Oft gabeln sich die Sekundärnerven, bevor sie sich bogenläufig verbinden. Oftmals kommt eine sehr großmaschige tertiäre Nervatur vor.

Bemerkungen: Es liegen etwa 20 sich ähnelnde ganzrandige Blätter vor, die nicht eindeutig bestimmt werden können. Es handelt sich wahrscheinlich nicht immer um immergrüne Blätter, da diese Gruppe auch *Diospyros* oder andere ganzrandige sommergrüne Blätter beinhalten kann. Sie können zu ganz unterschiedlichen Arten und Gattungen gestellt werden.

Die aufgespaltenen Sekundärnerven, die größte Breite im oberen Blattdrittel und der Verlauf der anderen Leitbündel sprechen nicht gegen die Stellung bei der Gattung *Magnolia* L.

Daß dies nur eine der vielen Möglichkeiten darstellt, zeigen allein schon Abbildungen von rezenten Blättern in Arbeiten, wie die von GODET (1987, S. 170-174).

Folgende Arten besitzen Ähnlichkeiten mit dem nicht näher bestimmenden Material:

1856 *Persea braunii* HEER - HEER, Taf. 89, Fig. 9, 10. Vgl. dazu NEMEJC - KNOBLOCH (1973) und GIVULESCU (1993, Fig. 2, 3).

1858 *Laurus princeps* HEER: GAUDIN - STROZZII, S. 48, Taf. VII, Fig. 2.

1922 *Laurus canariensis* WEBB. subsp. *pliocenica* SAP. & MAR.: DEPAPE, Taf. X, Fig. 4.

1957 *Diospyros brachysepala* AL. BRAUN.: GIVULESCU, S. 83-84, Taf. XIII, Fig. 6.

1969 *Magnolia* cf. *dianae* UNGER: GIVULESCU & GHIURCA, S. 19-20, Taf. III, Fig. 4.

Die angeführten Abbildungen beziehen sich absichtlich nicht auf Erstbeschreibungen der einzelnen Arten, sondern auf Abbildungen aus jüngstneogenen Lokalitäten, die eine unterschiedliche Einstufung morphologisch sich ähnelnder Abbildungen beweisen sollen. Sie sollen eben gerade diese nicht leicht erfaßbaren und vergleichbaren Gegebenheiten demonstrieren.

Manche unserer Blätter könnten auch mit *Apollonias canariensis* NEES (*pliocenica*) aus dem Tuffen von Meximeux verglichen werden (SAPORTA & MARION (1876, Taf. 26, Fig. 1-4). Solche Blätter wurden aber auch schon früher (GAUDIN & STROZZII 1858, Taf. 9, Fig. 10, Taf. 10, Fig. 1) unter *Laurus guicardii* GAUDIN beschrieben, wobei nur auf die Ähnlichkeit, nicht jedoch auf die Identität hingewiesen werden soll.

Obwohl von Givulescu manche Blätter aus Chiuzbaia zur Gattung *Magnolia* gestellt wurden, wurden andere, die mit unseren Blättern auf Tafel 3, Fig. 6, 7 verglichen werden könnten, auch als "unbestimmt" abgehandelt (vgl. GIVULESCU 1979, Taf. XXI, Fig. 5).

Ausser den sehr zahlreichen Gattungen, kann auch die Gattung *Phellodendron* für einen weiteren Vergleich angeführt werden. So bildet TRALAU (1963, Taf. IV, Fig. 4, 5) Blätter aus Willershau- sen als aff. *Phellodendron* ab, die mehreren der hier beschriebenen Blättern ähneln.

"*Magnolia*" sp. 2

Abb. 5; Taf. 3, Fig. 5, 10, Taf. 4, Fig. 4, 5, 7

Bemerkungen: Die als cf. *Magnolia* sp. bezeichneten Blätter gehören wahrscheinlich wirklich zu den Magnolien. Diese zeichnen sich dadurch aus, dass die größte Breite in oder kurz über der Mitte liegt (vgl. Taf. 3, Fig. 6, 7, Taf. 4, Fig. 2, 3, 6, 9), im Gegensatz zu schmäleren Blättern, die öfters in eine ausgezogene Spitze auslaufen (z. B. Taf. 3, Fig. 5, Taf. 4, Fig. 4, 5, 7). Die sehr polymorphen Blätter lassen keine eindeutige Deutung zu.

III.3. ? Lauraceae

Laurophyllum GOEPPERT

***Laurophyllum* sp.**

Taf. 1, Fig. 2

Beschreibung: Ein schmal längliches, ganzrandiges Blatt, das allmählich in eine zugespitzte Basis und Spitze ausläuft. Die größte Breite beträgt 28 mm und die Länge 11,6 cm (an der absoluten Länge fehlen einige Millimeter). Die Erhaltung ist schlecht. Dennoch lassen sich lange Sekundärnerven erkennen, die aus dem starken Primärnerv unter spitzen Winkeln abzweigen, relativ steil der Spitze zu verlaufen und sich mit den weiteren Sekundärnerven unter Schlingenbildung verbinden. Senkrecht zum Hauptnerv verlaufen auch tertiäre Nerven.

Sassafras TREW***Sassafras ferretianum* MASSALONGO**

Abb. 6; Taf. 5, Fig. 3, Taf. 6, Fig. 1

1859 *Sassafras ferretianum* MASSAL. - MASSALONGO - SCARABELLI, S. 268-269, Taf. XII, Fig. 1-3, Taf. XIII, Fig. 1.

1930 *Sassafras variifolium* NIL. - STRAUS, S. 318-319, Taf. 41, Fig. 7-9, Taf. 45, Fig. 4. WILLERSHAUSEN.

1962 *Sassafras variifolium* NIL. *foss.* - STRAUS, Taf. II, Fig. 9. WILLERSHAUSEN.

1979 *Sassafras* cf. *tzumu* (HEMSL.) HEMSL. *foss.* - STRAUS, Taf. I, Fig. 1. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Diese Art wurde schon von Straus mehrmals abgebildet und ähnlich wie bei der Gattung *Liriodendron* L. mit der in Nordamerika oder China wachsenden rezenten Art verglichen. Während die meisten fossilen Blätter dreilappig sind, kommt in Willershausen auch ein Blatt mit einem weiteren Lappenansatz vor (Taf. 6, Fig. 1). Interessant ist das Vorkommen der Gattung im Alttertiär von Island, wo sie auch mit *Comptonia*, genauso wie in Willershausen auftritt (FRIEDRICH 1966). Während die obermiozänen Funde dieser Art relativ häufig sind und auch in Vegora aus Griechenland angegeben werden (VELITZELOS & PETRESCU 1981, Taf. II(XLV), Fig. 1-2), scheinen Blätter dieser Art auch im Pliozän von Megalopolis auf dem Peloponnes vorzukommen (VELITZELOS mündl. Mitteilung), was weitere Vergleichsmöglichkeiten zu Willershausen anzeigt.

III.4. Berberidaceae*Epimedium* LINNÉ***Epimedium praeasperum* (ANDREÁNSZKY) GIVULESCU**

Taf. 5, Fig. 8, 9

1956 *Smilax praeaspera* ANDREÁNSZKY - ANDREÁNSZKY, S. 228, Taf. 5, Fig. 19.

1959 *Smilax praeaspera* ANDREÁNSZKY - ANDREÁNSZKY, S. 182, Abb. 236, Taf. 58/5.

1973 *Smilax praeaspera* ANDREÁNSZKY - GIVULESCU & OLOS, S. 44, Taf. XXI, Abb. 13.

1973 *Epimedium europaeum* STEPHYRTZA - STEPHYRTZA, S. 119, Abb. 1a, 2a.

1973 *Smilax praeaspera* ANDREÁNSZKY 1956 - GIVULESCU - OLOS, S. 44, Taf. XXI, Fig. 13.

1974 *Epimedium europaeum* STEPHYRTZA - STEPHYRTZA, S. 97-99, Taf. 5, Fig. 7.

1979 *Epimedium praeaspera* (ANDREÁNSZKY 1956) n. comb. - GIVULESCU, S. 99.

1979b *Epimedium* sp. - STRAUS, Taf. 1, Fig. 7. WILLERSHAUSEN.

1990 *Epimedium* sp. (Sockenblume). - KNOBLOCH, S. 272 (Abb.). WILLERSHAUSEN.

1993 *Epimedium alpinum* L. *foss.* - STRAUS, Abbildung auf S. 47. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Es ist durchaus möglich, daß alle bisherigen Blätterfunde aus Deutschland, Ungarn, Rumänien, Moldavien und dem Nordkaukasus zu einer Art gehören und die morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Exemplaren (und ? Arten) nur im Rahmen der Variabilität zu

deuten sind. An dieser Stelle sei noch auf die "ausgeprägte herzförmige asymmetrische Basis, deren abgerundeten Lappen sich zum Teil decken" im Sinne von GIVULESCU & OLOS (1973, S. 44) aufmerksam gemacht. *Epimedium takhtajanii* KUTUZKINA (1965) steht dann in ihrer Morphologie genau zwischen der Morphologie von *Epimedium praeasperum* (ANDREÁNSZKY) GIVULESCU & OLOS und den Funden aus Willershausen (STRAUS 1979b), von Chiuzbaia (GIVULESCU & OLOS 1973) und Moldavien (STEPHYRTZA 1973).

STRAUS (1992) erwähnte das abgebildete Blatt aus Willershausen als *Epimedium alpinum* L. *foss.*, während SPETHYRTZA (1974, S. 99) eher Beziehungen zu *Epimedium pinnatum* FISCH. sah.

III.5. *Cercidiphyllaceae*

Cercidiphyllum SIEBOLD et ZUCCARINI

Cercidiphyllum crenatum (UNGER) BROWN

Taf. 5, Fig. 4

1850a *Dombeyopsis crenata* - UNGER, S. 448.

1935 *Cercidiphyllum crenatum* (UNGER) BROWN - BROWN, S. 575.

Weitere Synonyma: Siehe ILJINSKAJA in TAKHTAJAN et al. (1974, S. 126), JÄHNICHEN, MAI & WALTHER (1979, S. 357-399), BELZ & MOSBRUGGER (1994, S. 44).

Beschreibung: Es liegen 3 Blätter vor: 5,0 x 4,1 cm, 4,4 x 5,4 cm und 6,2 x ca. 8,2 cm groß. Umrißform rundlich (Breite größer als die Länge), Rand gekerbt. Das Blatt wird von 5 Basalnerven durchzogen, wobei es strittig ist, ob man nur von 3 Basalnerven sprechen sollte, da der zweite Basalnerv (vom Mittelnerv aus gerechnet) auch als Sekundärnerv angesehen werden könnte. Dieser läßt sich jedoch bis kurz vor dem Rand verfolgen, wo er sich dann mit den weiteren Sekundärnerven schlingenbildend mit dem ersten Basalnerv verbindet. Von diesem Nerv zweigen jedoch in der Basis von einem Punkt aus weitere schlingenbildende Tertiärnerven ab, so daß aus diesem Punkt im Schnittpunkt Blattspreite/Blattstiel 7 Nerven entspringen. Zwischen den einzelnen bogenförmigen Nerven verlaufen verschieden anastomosierende Nerven in der polygonalen quartären und quintären Nervatur.

Bemerkungen: Die Art ist sehr häufig in den oligozänen vulkanischen Ablagerungen des Böhmisches Mittelgebirges mit seinen Ausläufern nach Nordböhmen und die Oberpfalz (vgl. Kundratice - ENGELHARDT 1885, Bechlejovice - KNOBLOCH 1994, Hrazeny - KNOBLOCH 1961, Seussen - KNOBLOCH 1971b). Verstreut tritt die Art im Miozän und vor allem in Pliozän auf (Frankfurt - MÄDLER 1939, Berga - WALTHER in MAI & WALTHER 1988).

Im Unterschied zu anderen neogenen *Cercidiphyllum*-Funden weisen die Willershausener eine höhere Anzahl von aus der Basis entspringenden Basalnerven auf oder diese verlaufen unter steileren Winkeln. Gleiche Verhältnisse wie bei Blättern aus Willershausen treffen wir auch bei dem rezenten *Cercidiphyllum japonicum* S. et Z. aus Japan an.

III.6. *Hamamelidaceae*

Parrotia C. A. MEYER

"*Parrotia*" *pristina* (ETTINGSHAUSEN) STUR

Taf. 1, Fig. 3-4, Taf. 5, Fig. 1, Taf. 6, Fig. 2

1851 *Styrax pristinum* ETTINGSH. - ETTINGSHAUSEN, S. 19, Taf. 3, Fig. 9.

1867 *Parrotia pristina* (ETT.) STUR - STUR, S. 192, Taf. 5, Fig. 2, 3.

1935 cf. *Parrotia persica* - STRAUS, Taf. 34, Fig. 8. WILLERSHAUSEN.

1963 aff. *Parrotia persica* - TRALAU, Taf. III, Fig. 2-7. WILLERSHAUSEN.

1971 "*Parrotia*" *pristina* (ETTINGSHAUSEN 1851) STUR 1867 - BUZEK, S. 52, Abb. 4, Taf. 16, Fig. 8-12, Taf. 17, Fig. 1-11.

1988 *Parrotia persica* foss. - KRÜGER in WEIDERT (1988, S. 182, Abb. 1, S. 183, Abb.3). WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Über diese polymorphe Art liegt ein sehr vielschichtiges Schrifttum vor, wobei die wesentlichsten Daten von TRALAU (1963), BUZEK (1971), KNOBLOCH & KVACEK (1976), MAI & WALTHER (1988), HUMMEL (1983) und BELZ & MOSBRUGGER (1994) geliefert wurden. Was Willershausen anbelangt, bildet bisher die meisten Blätter TRALAU (1963, Taf. III, Fig. 2-7) ab, der ähnliche rezente Arten der Gattungen *Hamamelis* L., *Fothergilla* L. und *Parrotia* C. A. MEYER zeichnerisch erfaßte. Wegen der sich überschneidenden Morphologie der erwähnten Gattungen benutzte BUZEK (1971) die Bezeichnung "*Parrotia*" C. A. MEYER, wobei zahlreiche Autoren die fossilen Belege direkt mit dem rezenten Namen *Parrotia persica* C. A. MEYER verbinden [siehe STRAUS (1992, S. 49) oder KRÜGER (in WEIDERT 1988, S. 182)].

III.7. *Altingiaceae*

Liquidambar LINNÉ

Liquidambar europaea A. BRAUN

Obwohl eigentlich keine Gründe vorlagen, warum Blätter der Gattung *Liquidambar* L. in Willershausen fehlen sollten, zumal diese in Reuver sowie soziologisch und altersmäßig gleichgestalteten Floren vorkommen, schienen diese in Willershausen zu fehlen. Nach SCHWEIGERT (1992, S. 14) und einer brieflichen Mitteilung wurde ein *Liquidambar*-Blatt zwischen ähnlichen Ahornblättern in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart übersehen. Dies ändert demnach nichts an der Tatsache, dass diese Auenwaldpflanze in Willershausen sehr selten war.

Ich habe mich von der Richtigkeit der Feststellung von Herrn Schweigert nicht persönlich überzeugt, aber ich möchte die Richtigkeit der Bestimmung der Blätter nicht bezweifeln, zumal *Liquidambar* L. zu den häufigsten neogenen Fossilien zählt (siehe z. C. BUZEK 1971 oder KOVAR-EDER 1988).

Zu überlegen blieb jedoch die Frage, ob die seiner Zeit von STRAUS (1935, Taf. 34, Fig. 4, 5) als *Liquidambar orientalis* Mill. abgebildeten Blätter nicht eher zu *Malus pulcherrima* GIVULESCU (siehe dort in diesem Aufsatz) als zu *Liquidambar* L. gehören (siehe auch unter *Liquidambar pseudoprotensa* ANDREÁNSZKY in KNOBLOCH 1969, S. 96 und den Bemerkungen in STRAUS 1992, S. 49).

Es sei auch der Pollen der Gattung *Liquidambar* L. von Willershausen gedacht (FRANTZ 1961, Taf. 6, Fig. 16-17, MOHR 1986, S. 142, Taf. 1, Fig. 8).

III.8. *Eucommiaceae*

Eucommia

cf. *Eucommia* sp.

Taf. 46, Fig. 1, 3-6

1979 *Eucommia europaea* - KRÜGER, Taf. 2, Fig. 6. WILLERSHAUSEN.

1988 *Eucommia europaea* - KRÜGER in WEIDERT, Abb. 5 auf S. 182. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: Rundliche bis eirunde Blätter mit einem einfach gesägten Rand, in eine kurze, mitunter etwas abgesetzte Spitze auslaufend und einer sehr schwach herzförmigen oder schwach keilförmig-abgerundeten Basis. Die Sekundärnerven entspringen aus dem Mittelnerv unter verschiedenen spitzen Winkeln, verlaufen bogenförmig und verbinden sich durch zahlreiche Schlingen miteinander. Zwischen den Sekundärnerven verlaufen mehr oder minder senkrecht zum Mittelnerv tertiäre Anastomosen, zwischen denen sich eine quartäre polygonale Nervatur befindet. Der Rand ist mit relativ kleinen, stumpfen Zähnen und mit stumpfen Zahnbuchten versehen. Die Zähne werden von den Bögen der Sekundärnerven innerviert. Auf den Sekundär-, Tertiär- und Quartärnerven blieben

bei dem Blatt auf Taf. 46, Fig. 1b, 1c noch die Leitbündel erhalten. Die Größe schwankt zwischen 4,7 x 3 cm und 9 x 6,4 cm.

Bemerkungen: Da von NEMEJC (1975, Abb. 73/2) ein vollständiges Blatt unter *Eucommia europaea* aus Mizerna bei Czorsztyn abgebildet wurde, das unserer Art ähnelt (die Zähne sind aber sehr spitz gezeichnet). Es gelang nicht ausfindig zu machen, aus welcher Arbeit dieses Blatt von Nemejc umgezeichnet wurde. Von Szafer wurden unseres Wissens nach nur Fragmente von Blättern unter *Eucommia europaea* (MÄDLER) SZAFER veröffentlicht, die zu keinen der hier untersuchten fossilen Reste Beziehungen aufweisen (vgl. SZAFER 1952, Taf. III, Fig. 1-9, Taf. IV, Fig. 1-2). Auch andere zu *Eucommia* gestellte Blätter, wie *Eucommia palaeoulmoides* BAIK. (in KRYSHTOFOWICH & BAIKOVSKAJA 1965, Taf. XIX, Fig. 6) sind von den hier bearbeiteten Funden verschieden.

Während die fossilen Blätter von *Eucommia europaea* aus Mizerna bei Czorsztyn (SZAFER 1952, z. B. Taf. III, Fig. 6, NEMEJC 1975, Abb. 73/2) in ihrem Nervenverlauf mit der rezenten Art *Eucommia ulmoides* OLIV. übereinstimmen, kann dies nicht in allen Fällen von den Blättern von Willershausen behauptet werden. Während ein Blatt (Taf. 46, Fig. 1) fein gesägt und mit einem schwach herzförmigen Blattgrund versehen ist, zeigt ein weiteres Blatt (vgl. WEIDERT 1988, S. 183, Abb. 7) einen grob gesägten Blattrand mit einem unterschiedlichen Blattgrund. Es ähnelt durch den Verlauf der Sekundär- und Tertiärnerven jedoch teilweise *Eucommia*. Die Blattform scheint jedoch auch bei dem letztgenannten Blatt verschieden von rezenten *Eucommia*-Blättern zu sein. STRAUS (1992, S. 44-45) gab folgende Beschreibung: "Blätter zahlreich, meist erkennbar an dem sich ablösenden Klein-Nervennetz, verursacht durch den Kautschukgehalt". Das Vorhandensein des feinen Verlaufes der Leitbündel, der anscheinend nur bei dieser Art auffällt, ist bemerkenswert, muss jedoch nicht die Zugehörigkeit zur Gattung *Eucommia* beweisen. Es ist daher auch anzunehmen, dass diese Blätter in die Nähe der Gattung *Malus* zu stellen sind. Die mögliche Anwesenheit der Gattung *Eucommia* ist jedoch nicht auszuschliessen, zumal auch Früchte dieser Gattung angegeben wurden [vgl. STRAUS 1969a, Taf. 31, Fig. 14-15 - *Eucommia europaea* (MÄDLER) SZAFER].

Es sei noch angemerkt, dass der Artnamen *Eucommia europaea* (MÄDLER) SZAFER im Sinne von SZAFER (1952, S. 406-407) wohl eher für fossile Blätterreste gedacht war, wogegen die Früchte von SZAFER (1952, S. 404-405) als *Eucommia ulmoides* OLIV. beschrieben wurden.

MÄDLER (1939) beschrieb aus dem Klärbecken von Frankfurt-Niederrad Früchte unter *Eucommia europaea* n. sp. Die Bezeichnung übernahm STRAUS (1969a, S. 176, Taf. 31, Fig. 14-15) und von ihm auch KRÜGER (in WEIDERT 1988, vgl. Abb. 5, S. 182 und Abb. 7, S. 183) für Blätter. Gegenüber der rezenten Art *Eucommia ulmoides* OLIV. (vgl. z. B. KRÜSSMANN 1977, Taf. 10/i) sind die Blätter aus Willershausen wesentlich rundlicher. Es ist jedoch wohl die einzige Art, bei der im wesentlichen das gesamte Nervennetz sehr gut erhalten blieb (vgl. Taf. 46, Fig. 1b, 1c in diesem Aufsatz). Es wäre interessant zu wissen, ob der bei *Eucommia* vorkommende guttaperchaartige Stoff, die Nervatur bei der Fossilisation erhaltungsfähiger macht. Dies könnte einen wesentlichen Hinweis für die systematische Zugehörigkeit der fossilen Reste geben.

STRAUS (1992) erwähnte unter dem unrichtigen Namen *Eucommia europaea* (MÄDLER 1939) SZAFER 1951 Früchte, wobei ihm auch Blätter bekannt waren (vgl. vor allem KRÜGER 1979, Taf. 2, Fig. 6, KRÜGER in WEIDERT 1988, Abb. 5 auf S. 182 und Abb. 7 auf S. 183). STRAUS (1992) erwähnte bei dieser Art "Blätter zahlreich, meist erkennbar an dem sich ablösenden Klein-Nervennetz, verursacht durch den Kautschukgehalt. Die Beobachtung, dass bei dem Zerreißen der rezenten Blätter von *Eucommia ulmoides* OLIV. sich ein zusammenhängendes Nervennetz entblöst, wobei auch bei manchen bestimmten habituell sich ein wenig ähnlichen fossilen Blättern sich ein Nervennetz erhielt (vgl. Taf. 46, Fig. 1b, 1c in dieser Arbeit), das dann anhand dieser mechanischen Gegebenheiten der Leitbündel in Verbindung gebracht wurde, kann durch die morphologischen Gegebenheiten nicht unterstützt werden. Die morphologischen Gegebenheiten, zumindestens bei *Eucommia ulmoides* OLIV., die mit den fossilen Funden direkt in Verbindung gebracht werden, wei-

sen andere morphologische Gegebenheiten auf, die keinen direkten Vergleich ermöglichen (die erwähnte *Eucommia* hatte eine unterschiedliche Gesamtform, Basis und Zähnung des Randes).

Malus pliocenica sp. n., *Dicotylophyllum eucommoides* sp. n. und *Actinidia pliocenica* sp. n. zeigen bestimmte Blätter, die oftmals einige verbindende Merkmale aufweisen, andere sprechen dagegen. Besonders ist hervorzuheben, dass die Blätter von *Eucommia ulmoides* OLIV. einen guttaperchaartigen Stoff enthalten, der beim Zerreißen, Teile in Form von silberweisse Fäden erkennen lässt (KRÜSSMANN 1977, S. 49).

Auch das Blatt, das TRALAU (1963, Taf. V, Fig. 1) als aff. *Eucommia* abbildet, zeigt keinerlei Ähnlichkeiten mit den Blättern, die bisher mit Blättern der Gattung *Eucommia* in Verbindung gebracht wurden, noch mit den Blättern, die hier als *Malus pliocenica* sp. n. abgehandelt wurden.

Bei den fossilen und rezenten *Eucommia*-Blättern tritt eine schwer zu klärende Frage auf. Auf der einen Seite kommen bei den rezenten Blättern scharf zugespitzte Zähne vor (vgl. TAKHTAJAN 1974, Taf. 78, Fig. 8), die mit abgerundeten Zähnen verglichen werden (l. c. Taf. 78, Fig. 2), auf der anderen Seite die Guttapercha-Fäden bei rezenten und unterschiedlichen fossilen Blättern (vgl. TAKHTAJAN 1974, Taf. 78, Fig. 5, 6, 9).

Nur wenn die Guttapercha-ähnlichen Fäden bei den fossilen Blättern nachgewiesen wurden, kann bei diesen Funden von *Eucommia* gesprochen werden (vgl. z. B. SZAFER 1954, Taf. VI, Fig. 9-15) und HABLY & KVACEK 1997, Taf. XVI, Fig. 86). Bei den meisten fossilen Fällen ist dem nicht so. Als Beispiele seien die unter verschiedenen Namen beschriebenen "*Eucommia*" - ähnlichen Arten genannt (vgl. unter *Eucommia serrata* (NEWBERRY) BROWN n. comb. bei BROWN (1962, S. 72-73) oder *Dicotylophyllum anomalum* (WARD) HICKEY bei McIVER & BASINGER 1993, S. 51-52). Für die meisten der von BROWN (1962) und McIVER & BASINGER (1993) erwähnten Reste lag *Eucommia ulmoides* OLIV. als rezente Vergleichsart zugrunde, was jedoch meistens auf unberechtigten Vergleichen beruht, die eine unberechtigte Gattungseinstufung hervorriefen.

III.9. Ulmaceae

Celtis LINNÉ

Entgegen der früheren Ansicht des Verfassers (KNOBLOCH 1961, S. 271), die durch den damaligen Trend beeinflusst war, eine größere Variabilität bei den einzelnen Arten anzunehmen und eine große Anzahl der in der älteren Literatur beschriebenen Arten zu Formenkreisen zusammenzufassen, meine ich heute, dass dieses Vorgehen von Fall zu Fall geprüft werden muss und nicht immer berechtigt ist. Der Verfasser schloss damals die Arten *Celtis trachytica* ETT. *C. primigenia* SAP., *C. trachytica* UNG. und *C. vulcanic* KOV. zum Formenkreis von *Celtis japeti* UNG. zusammen. Schon RÜFFLE (1963, S. 188) drückte sich dazu skeptisch aus. Im Unterschied zu anderen Gattungen, von denen uns eine Vielzahl von Blättern zur Verfügung stehen, ist dem bei *Celtis* L. nicht so, da diese Gattung in den Waldgesellschaften niemals dominant ist und war. Es stehen uns gewöhnlich nur Einzelfunde zur Verfügung. Auch aus Willershausen liegen nur einige Blätter vor.

***Celtis trachytica* ETTINGSHAUSEN**

Abb. 7; Taf. 5, Fig. 7, 11-12, Taf. 55, Fig. 4

1852 *Celtis japeti* UNG. - UNGER, S. 44, Taf. 20, Fig. 25, 26.

1854 *Celtis trachytica* ETTINGSH. - ETTINGSHAUSEN, S. 801, Taf. I, Fig. 7.

1856 *Celtis Trachytica* ETTINGSH. - KOVATS, S. 20, Taf. VI, Fig. 7.

1979 *Celtis* sp. - STRAUS, S. 26-27, Taf. II, Fig. 3. WILLERSHAUSEN.

1990 *Celtis begonioides* GOEPP. - KNOBLOCH, S. 216 (Abb.), S. 222. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: Eirunde Blätter, 5,2 bis 6,5 cm lang und meistens 2,5 - 3,3 cm breit, mit der größten Breite im unteren Drittel, Basis abgerundet (etwas unsymmetrisch), im unteren Teil ganzrandig, in eine etwas eingeschnürte Spitze auslaufend. Rand einfach gesägt, Zähne groß, die Spitzen der meis-

ten Zähne deutlich hakenförmig eingeschnürt, nach innen gebogen. Aus der Basis entzweigen neben dem Mittelnerv beidseits grundständige Nerven, die sich schlingenförmig mit den nächsten Sekundärnerven verbinden. Linkseits des Basalnervs entspringen zwei, rechtsseits 3 Sekundärnerven, die sich durch Anastomosen miteinander verbinden. Die Zähne werden von Nerven innerviert, die sich von den Bögen der Sekundärnerven abzweigen. Zwischen den Sekundärnerven wird ein loses Maschennetz durch tertiäre Anastomosen und eine polygonale Quartärnervatur gebildet.

Bemerkungen: Diese Art weist Beziehungen zu den heutigen *Celtis glabrata* PLANCH. (Kaukasus, Kleinasien), *Celtis caucasica* WILLD. (Kaukasus, Kleinasien, Afghanistan) und *Celtis occidentalis* L. (Nordamerika) auf.

Obwohl bei den Blättern aus Willershausen eine Zugehörigkeit zu zwei Arten nicht vollständig ausgeschlossen werden kann, wird das vorliegende Material mit den größeren und grob gezähnten Blättern von *Celtis trachytica* ETT. (vgl. ETTINGSHAUSEN 1854, Taf. I, Fig. 7, KOVATS 1856, Taf. VI, Fig. 7, UNGER 1870, Taf. II, Fig. 6-8) in Verbindung gebracht und nicht zu dem kleineren, schmäleren und klein gezähnten Blättern von *Celtis japedi* UNG. (vgl. UNGER 1852, Taf. XX, Fig. 25-26, ETTINGSHAUSEN 1854, Taf. II, Fig. 3) gestellt.

Im "Katalog" zu Willershausen erwähnt STRAUS (1992, S. 43) zwei unabgebildete Blätter unter *Celtis* cf. *caucasica* foss. vel *Celtis australis*.

Ulmus LINNÉ

***Ulmus* cf. *carpinoides* GOEPPERT**

Taf. 6, Fig. 3, 5-8, Taf. 18, Fig. 5, Taf. 33, Fig. 4

1855 *Ulmus carpinoides* GOEPP. - GOEPPERT, S. 30, Taf. XIII, Fig. 4-8.

1855 *Ulmus urticaefolia* GOEPP. - GOEPPERT, S. 30, Taf. XIV, Fig. 2, 3.

1855 *Ulmus elegans* GOEPP. - GOEPPERT, S. 30, Taf. XIV, Fig. 7, 8, 9.

1855 *Ulmus quadrans* GOEPP. - GOEPPERT, S. 30, Taf. XIV, Fig. 4, 5.

1920 *Ulmus carpinoides* GOEPP. - REIMANN in KRÄUSEL, S. 83-89, Taf. 5, Fig. 2, Taf. 6, Fig. 11, Taf. 7, Fig. 5, 10, Taf. 8, Fig. 13, 14, 16-23, Taf. 9, Fig. 3, 4, 6, 11, 12, Taf. 10, Fig. 13, Textfig. 7.

1959 *Ulmus campestris* L. foss. (*U. carpinoides* GOEPP.). - KILPPER, S. 64, Taf. 1, Fig. 11.

1981 *Ulmus carpinoides* GOEPP. - LANCUCKA-SRODONIOWA, WALTHER & ZASTAWNI-AK, Taf. 1, Fig. 3.

Beschreibung: Variable Blätter oval bis breit elliptisch, mitunter auch ovat, Basis meistens asymmetrisch, Sekundärnerven 10-20, meistens am Ende gespalten, in die größeren Zähne endend, wogegen die kleineren Zähne von Seitenästen der Sekundärnerven innerviert werden. Die Sekundärnerven entspringen unter sehr großen Winkeln - etwa 60° aus dem Hauptnerv (Taf. 6, Fig. 8, wogegen der Durchschnittswinkel etwa 30-40° beträgt (vgl. Taf. 6, Fig. 3). Die Dichte der Sekundärnerven ist ebenfalls sehr unterschiedlich (vgl. Taf. 6, Fig. 5, 8 mit den Blättern auf Taf. 6, Fig. 3 und Taf. 18, Fig. 5).

Bemerkungen: Ich habe schon öfters die selbständige Stellung von bestimmten *Ulmus*-Arten diskutiert (vgl. z. B. KNOBLOCH 1969, S. 105-106, 1986, S. 18).

Die Willershausener Flora lieferte dazu nun weiteres Material. Die Gesamtpopulation der *Ulmus*-Blätter ist morphologisch relativ einheitlich - bis auf einige wenige Ausnahmen. Sie läßt sich wie folgt umreißen: Die Blätter sind durchschnittlich etwa 3,5 - 6 cm lang und 1,5 - 3,3 cm breit. Von rund 210 gesichteten Blättern waren nur 7 beträchtlich größer: 8 x 4 cm, 9 x 3 cm, 9 x 3,5 cm, 9 x 4 cm, 9 x 4,5 cm, 12 x 5 cm und 12 x 7 cm. Diese Blätter werden als extreme Blattformen zur behandelten Art gestellt. Die normalen Blätter zeichnen sich vorwiegend durch einen ausgeprägten unsymmetrischen Blattbau, mit schiefer Basis und größter Breite im unteren Drittel (vorwiegend) oder in der Mitte, aus. Der Rand ist auffallend regelmäßig doppelt gesägt. Zwischen zwei größeren Zähnen kommen auf deren unterer Seite 1-3 kleinere Zähne vor. Es wurden keine Blätter beobachtet,

bei denen nur einfache ungesägte Zähne, vorkämen. Die tertiäre und quartäre Nervatur ist ausgesprochen dicht. Manchmal werden die oftmals gegabelten tertiären Anastomosen zwischen den Sekundärnerven von einer sehr dichten polygonalen quartären Nervatur übertönt.

Von *Ulmus carpinoides* GOEPP. liegt bisher eine ungenügende Dokumentation vor (vgl. GOEP-
PERT 1855, REIMANN in KRÄUSEL 1919, LANCUCKA - SRODONIOWA, WALTHER &
ZASTAWNIAK 1981). Die bisherige Literatur vermittelt den Eindruck, als ob hier nur einfach ge-
sägte Blätter der Großteil ausmachten (diese Blätter sind als *Ulmus minuta* GOEPP. bekannt und
werden auch als kleine Blätter von *Ulmus pyramidalis* GOEPP. aufgefaßt, oder als selbständige Art
ausgegliedert - vgl. JUNG 1963, KNOBLOCH 1969). Weiter scheint die Asymmetrie nicht so aus-
geprägt zu sein und die Blätter sind rundlicher. Es ist daher möglich, dass die Willershausener Blät-
ter einer neuen Art angehören.

Wesentlich erschien dann, dass die Willershausener Blätter nichts mit *Ulmus pyramidalis* GOEPP.
gemein hätten. JUNG (1963, S. 137) gliederte bei Blättern, die er als *Ulmus longifolia* UNG. s. lat.
bezeichnete 4 Formen aus, die einen folgenden Prozentsatz aufwiesen: Form *longifolia* 25 %, *pyra-
midalis* 52 %, *carpinoides* 20 %, *minuta* 2 %. Dies war damit begründet, da an einem Zweig einer
Ulmus-Art unterschiedlich große und geformte Blätter vorkommen, die auch an bestimmte Stellen
dieses Zweiges gebunden sind. Natürlich sind die Verhältnisse bei den einzelnen Arten unterschied-
lich und dürfen nicht von einer Arbeit in die andere kritiklos übertragen werden, wie das Beispiel
von Willershausen lehrt. Hier kommen schlanke und lange Blätter (Jung's Formen "*longifolia*" und
"*pyramidalis*" nur selten vor und müssen wiederum als Randformen der als *Ulmus* cf. *carpinoides*
GOEPP. determinierten Art aufgefaßt werden. Das von JUNG (1963, Taf. 36, Fig. 41) als Form
"*carpinoides*" und zu *Ulmus longifolia* UNG. s. lat. gestellte Blatt weist zwar Andeutungen eines
doppelt gesägten Randes auf - jedoch bei weitem nicht in der regelmäßigen Form, wie dies bei den
Willershausener Blättern der Fall ist. Da dies an die morphologischen Verhältnisse im polnischen
Neogen von der Fundstelle Sosnica erinnert, wird die Frage aufgeworfen, ob wir dort nicht analoge
Verhältnisse zu Massenhausen antreffen - mit anderen Worten, ob es richtig ist im Sinne von REI-
MANN (in KRÄUSEL 1919) von zwei Arten: *Ulmus longifolia* UNG. und *Ulmus carpinoides*
GOEPP. zu sprechen, anstatt nur von einer Art, *Ulmus pyramidalis* GOEPP. (zu dieser Problematik
siehe auch die Bemerkungen und Fotodokumentation von *Ulmus*-Arten in der Oberen Süßwasser-
molasse bei KNOBLOCH 1986a, 1988a).

Die von MENZEL (1906) als *Ulmus carpinoides* GÖPP. abgehandelten Blätter weisen gegenüber
von denen aus Willershausen eine unterschiedliche Morphologie auf und gehören einer anderen Art
an.

Ulmus carpinoides GÖPP. wird von REIMANN (in KRÄUSEL 1919, S. 79) mit der rezenten *Ul-
mus glabra* HUDS. (= *U. scabra* MILL., *U. montana* STOKES, *U. campestris* L.) sowie *U. pedun-
culata* FOUG. in Verbindung gebracht. In der Tat existieren keine eindeutigen Beziehungen nur zu
einer der rezenten *Ulmus*-Arten.

Bei den Ulmenblättern aus Willershausen fällt gegenüber von anderen häufigeren Formen von ande-
rer Fundstellen eine unterschiedliche morphologische Prägung auf. Im Vergleich zu *Ulmus ruzso-
wensis* HUMMEL (1983) sind die Willershausener Blätter vor allem durch die mehr oder minder
geraden und parallel verlaufenden, sehr zahlreichen Sekundärnerven charakterisiert.

Zelkova SPACH

***Zelkova zelkovifolia* (UNGER) BUZEK et KOTLABA**

Abb. 8a-c; Taf. 7, Fig. 1-10, Taf. 8, Fig. 1-9, Taf. 48, Fig. 5

1843 *Ulmus zelkovaefolia* UNG. - UNGER, Taf. 24, Fig. 9-13.

1850a *Ulmus zelkovaefolia* UNG. - UNGER, S. 411.

1930 *Zelkova ungeri* KOV. (? = *Z. cretica* SPACH.). - STRAUS, S. 317-318, Taf. 40, Fig. 3-10,
Taf. 42, Fig. 2-3, Taf. 43, Fig. 1-5, Taf. 44, Fig. 1, Taf. 46, Fig. 1, Taf. 47, Fig. 1. WIL-
LERSHAUSEN.

1963 *Zelkova zelkovaefolia* (UNG.) BUZEK et KOTLABA - KOTLABA, S. 59, Taf. 3, Fig. 7, 8.

1967 *Zelkova zelkovifolia* (UNG.) BUZEK et KOTLABA - ZHILIN, S. 483.

1988 *Zelkova*-Blatt - KRÜGER in WEIDERT, S. 182 (Abb. 2, 7), S. 183 (Abb. 4), S. 185. WIL LERSHAUSEN.

Weitere Synonyme: vgl. TRALAU (1963, S. 21-26), TAKHTAJAN (1982, S. 18-19). KNOB- LOCH (1986a, S. 19), BELZ & MOSBRUGGER (1994, S. 59).

Beschreibung: Diese Art wurde schon öfters beschrieben, so dass auf Abbildungen bei KNOB- LOCH (1961) und GIVULESCU (1979) verwiesen werden kann. Blätterfunde aus Berga (MAI & WALTHER 1988), aber auch aus Suletice-Berand (KVACEK & WALTHER 1995, S. 39) tendieren zu lanzettlichen Formen (vgl. z. B. Taf. 7, Fig. 5, 8, Taf. 8, Fig. 5, 6). In Willershausen kommen auch Blätter vor, die von den erwähnten länglichen Formen stark abweichen (vgl. Taf. 7, Fig. 9, Taf. 8, Fig. 7-9). Blätter, die TRALAU (1963, Textfig. 2) zu 4 verschiedenen Arten der Gattung *Zelkova* stellte, finden sich in vielen Tertiärfloren wieder. Es könnten auch noch weitere Formen ausgegliedert werden, wobei eine sehr polymorphe fossile Art entstünde, die keiner der rezenten Arten entspräche.

Nach der Ansicht von Herrn Doz. Dr. Z. Kvacek dürften die einfach gezähnten Blätter auf Taf. 7, Fig. 2, 4 eher zu *Ulmus*, als zu *Zelkova*-Blättern gehören. Es handelt sich um eine strittige Frage, da bei gleicher Form auch gleiche Zähne vorkommen können (siehe *Zelkova serrata* (THUNB.) MAK. in KRÜSSMANN 1978, Abb. 338a und Taf. 7, Fig. 2), wogegen die Fig. 4 auf Taf. 7 beiderseitig konvexe Zähne aufweist, die gleichfalls mit *Zelkova serrata* verglichen werden kann (vgl. auch TRALAU 1963, Textfig. 2c).

Bemerkungen: Bei der in der Literatur meistens unter *Zelkova ungeri* KOV. [in neuerer Zeit *Zelkova zelkovaefolia* oder *Z. zelkovifolia* (UNGER) BUZEK et KOTLABA] bekannten Art wurde meistens auf einen großen Polymorphismus hingewiesen. Die meisten Funde wurden dennoch zu einer Art gestellt, obwohl schon frühere Funde bei der Gattung *Planera* GMEL. eingeordnet wurden. Erst BERGER (1952) gliederte eine weitere Art aus: *Zelkova praelonga* (UNGER) BERGER [zu dieser Problematik vgl. reichhaltigere Dokumentationen und Diskussionen bei GIVULESCU (1979) und KNOBLOCH (1986a)].

Die artliche Bezeichnung wurde im Sinné des "Codes" als "*zelkovifolia*" von ZHILIN (1967) zu Ungunsten von "*zelkovaefolia*" umgeändert.

Sehr ausführlich beschäftigte sich mit der *Zelkova*- Problematik GIVULESCU (z. B. 1979). Er behandelt die Funde nach den verschiedenen Autoren sowohl nach biometrischen und morphologischen Kriterien. So unterschied er die Blätter ebenfalls nach Größenklassen und bemerkt (S. 30/94): "So kann auch in diesem Fall keine kategorische Trennung in zwei Arten durchgeführt werden".

Das Studium der rezenten Arten *Zelkova carpinifolia* (PALL.) K. KOCH (= *Z. crenata* SPACH) und *Zelkova serrata* (THUNB.) MAKINO (= *Z. acuminata* PLANCH., *Z. keaki* MAXIM.) im Herbarium der Bayerischen Staatssammlung in München ergaben beträchtliche Unterschiede, die auch auf die fossilen Reste übertragen werden konnten. Leider gelten diese Vergleiche nur für eine beschränkte Anzahl der fossilen Blätter, während ein Großteil der Blätter übrigbleibt, die zu keiner der rezenten Arten Beziehungen aufweisen. Phytogeographisch betrachtet handelt es sich um eine sommergrüne Gattung, die einerseits Beziehungen zum japanischen Raum [*Zelkova serrata* (THUNB.) MAK.], und andererseits zu den kolchysch-hyrkanischen Laubwäldern aufweist.

Gleiche Reste wie aus Willershausen sind ebenfalls aus Cerdagne in Spanien bekannt. Aus Spanien werden zwei Arten unterschieden: kleine Blätter als *Zelkova crenata* Spach und größere Blätter mit beiderseitig ausgebauchten Zähnen als *Zelkova subkeaki* nov. sp. Wenn die *Zelkova*-Blätter von anderen Fundstellen nicht die gleiche Morphologie aufweisen würden, könnten wir die Zweiteilung der Arten von Cerdagne auch für Willershausen übernehmen. Zu erwähnen bleibt weiter, dass die kleinen (und schmalen Blätter) mitunter die gleiche Anzahl der Sekundärnerven aufwiesen.

III.10. Fagaceae

Fagus LINNÉ

Fagus pliocenica SAPORTA subsp. *willershausenis* subsp. n.

Abb. 9a-c, 10; Taf. 5, Fig. 2, Taf. 9, Fig. 1-4, Taf. 10, Fig. 1, 4, 6, 8, Taf. 13, Fig. 5, Taf. 15, Fig. 7, Taf. 16, Fig. 4

1914 *Fagus pliocenica* GEYL. et KINK. *ovata* nov. var. - WEGELE, S. 24.

1914 *Fagus silvatica* L. - WEGELE, S. 24.

1930 *Fagus silvatica* - STRAUS, S. 331. WILLERSHAUSEN.

1935 *Fagus grandifolia* - STRAUS, Taf. 33, Fig. 9. WILLERSHAUSEN.

1962 Gruppe *Fagus grandifolia* EHRH. - TRALAU, Taf. IV. WILLERSHAUSEN.

1979 *Fagus* cf. *orientalis* foss. - KRÜGER, S. 398-9, Taf. 1, Fig. 3. WILLERSHAUSEN.

1988 *Fagus* aff. *silvatica* L. foss. - KNOBLOCH, S. 136. WILLERSHAUSEN.

Holotypus: Taf. 9, Fig. 2, Institut und Museum f. Geologie u. Paläontologie (IMGP), 52-31246 (16564).

Locus Typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Plätter oval bis breit-oval mit keilförmiger Basis und kurzer Spitze. Blattrand ganzrandig oder mit unterschiedlich großen hakenförmigen Zähnen versehen, Sekundärnerven 9-12, überwiegend unter Winkeln von 40-50° vom Mittelnerv abzweigend.

Diagnosis: Leaves ovate, base cuneate, apex bluntly acute. Length 4.6-10.0 cm, width 3.2-6.8 cm, margin entire or with hook-shaped teeth.

Beschreibung: Blätter oval bis breit-oval, allmählich in eine kurze Spitze sowie abgerundete bis schwach keilförmig-abgerundete Basis verschmälert. Aus dem geraden Mittelnerv entspringen unter einem Winkel von (37)-40-50-(60°) gerade verlaufende Sekundärnerven, die sich kurz vor dem Rand ein wenig biegen und in die unterschiedlich grossen Zähne des Blattrandes münden. Diese grossen Zähne haben eine lange Rückseite, sind etwas hakenförmig und haben meistens eine runde Bucht, die allerdings auch spitz sein kann. Weiter können sie schnabelförmig oder abgerundet-dreieckig sein oder auch eine Kombination von beiden Formen aufweisen. Zwischen den Sekundärnerven verlaufen mehr oder weniger senkrecht tertiäre Anastomosen, wobei zwischen diesen eine polygonale quartäre Nervatur sichtbar ist. Länge: 4,7 - 10,0 cm, Breite: 3,2 - 6,8 cm.

Bemerkungen: Zum Unterschied zu älteren und neueren Publikationen vertrete ich die Ansicht, dass man nur in ganz seltenen Fällen den Artnamen einiger heutiger Arten benutzen sollte, da eine vollkommene Übereinstimmung aller Merkmale mit heutigen Arten nur selten möglich ist.

Zu Beginn meiner Untersuchungen folgte ich der Nomenklatur von TRALAU (1962) und beschrieb die Willershausener Buchen-Blätter als *Fagus* aff. *silvatica* L. foss. und *F.* aff. *grandifolia* EHRH., um die Objekte vorläufig zu benennen (vgl. KNOBLOCH 1988a, S. 136-7).

Da mir von Anfang der Bearbeitung an klar war, dass in der langen vergangenen Zeit wesentlich evolutive Veränderungen stattgefunden haben müssen, erscheint es notwendig, die fossilen Formen als alte, neu emendierte Arten zu erwähnen. Es ist allgemein bekannt, dass zuerst die am häufigsten verbreiteten Arten beschrieben wurden und somit auch die ältesten Namen gewöhnlich "in den Umlauf" gerieten, jedoch in der Folgezeit vergessen, übersehen oder nicht beachtet wurden. Die ersten Beschreibungen wurden oftmals auf Fragmenten oder schlecht erhaltenen Material begründet. Auch stützen Beschreibungen neuer Taxa oft auf Randformen oder Extremformen, die das anschwellende Schrifttum weiter belasten. BIACANI beschrieb fossile Blätter aus Senigallia als *Fagus silvatica*, wobei von der gleichen Fundstelle VIVIANI (1833, Taf. X, Fig. 5) eine *Cornus ambigua* VIV. beschrieb, die von MASSALONGO (1853) zu *Fagus ambigua* (VIV.) MASS. gestellt wurde. Dies war eines der ältesten beschriebenen Buchenblätter.

Wenn uns die Variabilität der bisher beschriebenen Arten bekannt wäre, ließe sich annehmen, dass von den meisten dieser Arten einige Exemplare mit den *Fagus*-Blättern aus Willershausen überein-

stimmen würden. Da wir jedoch die Variabilität der einzelnen Arten nur ungenügend kennen, können wir meistens nicht feststellen, welche der beschriebenen Arten mit den *Fagus*-Blättern aus Willershausen übereinstimmen.

Wie aus der Textabb. 10 und den Fotos hervorgeht, kommen in Willershausen - zum Unterschied von anderen Fundstellen - doch recht viele breite Blätter vor, die, wie auch des öfteren in der Literatur geschehen, mit der Rotbuche in Verbindung gebracht worden könnten.

Diese breiteren Blätter können jedoch von den lanzettlichen (ovaten) nicht getrennt werden und eine Beschreibung einer weiteren Unterart wäre nur willkürlich. Während im Cantal nur das Blatt auf Taf. 6, Fig. 5A den meisten Blättern aus Willershausen entspricht, kommen im Cantal eher lanzettliche Blätter vor. Es erscheint mir sehr wesentlich, dass diese Unterschiede das Charakteristikum einer Population von einer Fundstelle ausmachen, wobei von Fundstelle zu Fundstelle beträchtliche Veränderungen vorkommen.

Neben extrem breiten Blättern (Taf. 9, Fig. 1) wurden auch extrem schmale Blätter gefunden, die ebenfalls erwähnt werden sollen (vgl. Taf. 13, Fig. 3, Taf. 61, Fig. 6).

In einer früheren Arbeit (KNOBLOCH 1969) habe ich zu *Fagus haidingeri* KOVATS emend. KNOBLOCH auch als ein Synonym mit Fragezeichen *Fagus pliocenica* SAPORTA (1884) gestellt. Heute würde ich auch nicht anders verfahren. Obwohl in der Population von *Fagus haidingeri* aus dem Pannon des mährischen Teils des Wiener Beckens auch etliche Blätter vorkommen, die mit denen aus Willershausen vergleichbar wären - so ist die Übereinstimmung nicht so groß, daß die Funde aus Willershausen mit diesem älteren Namen (*Fagus haidingeri* KOVATS 1856) bezeichnet werden könnten. Manche größeren Blätter von *Fagus haidingeri* KOV. emend. KNOBL. aus Österreich zeigen eher Anklänge zu *Fagus pliocenica* SAP. aus Willershausen (vgl. ZETTER 1984, Abb. 10/1, 11/1, 13/1). Auch in diesem Fall handelt es sich um Einzelfunde.

Ausgehend von dieser Feststellung, scheint es am einfachsten, in Zukunft nicht mehr auf die alten Artbezeichnungen zurückzugreifen. Dies scheint aus den Arbeiten von KVACEK & WALTHER (1991) und WALTHER & ZASTAWNIAK (1991) hervorzugehen, indem sie die neuen Arten *Fagus krauselii* KVACEK et WALTHER und *Fagus silesiaca* WALTHER et ZASTAWNIAK anhand der Blätter aus dem Frankfurter Klärbecken und Sosnica beschreiben.

Dadurch konnte zwar dieses Material gründlich (vor allem anatomisch) abgehandelt werden - eine Bestimmung und Abgrenzung gegenüber von den Material aus anderen Fundstellen, wurde dadurch jedoch nicht erreicht. Wie der Vergleich mit einer größeren Menge auf gleiche Art und Weise vermessener Blätter aus dem Frankfurter Klärbecken und Willershausen zeigt, besteht keine artliche Übereinstimmung. Wenn ich die Funde mit aff. oder cf. zu einer Art stellen soll, bin ich doch der Meinung, dass die Artnamen von KVACEK & WALTHER (1991) und WALTHER & ZASTAWNIAK (1991) gegenüber von älteren Namen wenig korrekt und unbegründet sind. Natürlich hätte auch ich können die Blätter aus Willershausen mit einem weiteren neuen Namen belegen.

Obwohl die vorgeschlagene Bezeichnung für die Blätter von Willershausen auch nur als eine Kompromisslösung aufgefaßt werden kann, erscheint dies als momentan einzig gangbarer Weg. Durch eine artliche Neubeschreibung der Blätter aus Willershausen wäre nicht geholfen. Im wesentlichen beschränken sich ja unsere Florenvergleiche sowieso nur auf die Abbildungen durch die eine Gleichheit oder Ähnlichkeit gegeben ist.

Nach Ansicht des Verfassers ist es nicht möglich, eindeutig die fossilen Buchenblätter aus Willershausen mit einer beschriebenen Art zu bezeichnen, da die Populationen (Taphozönosen der Buchenblätter) morphologisch meistens nicht gut umrissen sind. Dies wird im folgenden Text erläutert. Aus der Sicht der unterschiedlichen Morphologie der Buchenblätter von verschiedenen Fundpunkten (etwa Senigallia, Cantal oder Willershausen) ist es kaum möglich eindeutige Arten zu definieren, vielmehr gleiche Blätter auch von anderen Fundstellen nennen zu können. An allen Fundpunkten kommt eine große Menge Blätter vor, die sich von den typischen Exemplaren einer Art unterscheiden. Man vergleiche nur die unterschiedliche Variabilität von *Fagus gussonii* MASS. in KNOBLOCH & VELITZELOS (1986) bei der man viele Unterschiede aber auch Gemeinsamkeiten zu den Blättern aus Willershausen und anderen Fundstellen beobachten kann.

Weiter unten folgt eine Übersicht von Arten (beschrieben zwischen 1833-1959) bei denen morphologische Übereinstimmungen mit Formen aus Willershausen festgestellt wurden. Alle diese Arten müssten bei der artlichen Bestimmung der Blätter aus Willershausen berücksichtigt werden:

Fagus ambigua (VIVIANI 1833) MASSALONGO 1853

Fagus castaneafolia (UNGER 1841-1847)

Fagus herthae (UNGER 1850c) ILJINSKAJA 1964

Fagus haidingeri (KOVATS 1856) emend. KNOBLOCH 1969

Fagus incerta MASSALONGO 1859

Fagus betulaefolia MASSALONGO 1859

Fagus gussonii MASSALONGO 1859 (in MASSALONGO & SCARABELLI 1859)

Fagus marsilii MASSALONGO 1859

Fagus chiericii MASSALONGO 1859

Fagus pliocenica SAPORTA 1884

Fagus pristina SAPORTA 1892

Fagus latissima ANDREÁNSZKY 1959

Fagus aperta ANDREÁNSZKY 1959

Fagus angusta ANDREÁNSZKY 1959

Fagus palaeojaponica ANDREÁNSZKY 1959

Fagus oblonga ANDREÁNSZKY 1959

Trotz der Möglichkeit einer Übereinstimmung mit einer Vielzahl von Arten, wurde ein Blatt aus der Taphozönose von *Fagus pliocenica* SAPORTA auf die Willershausener Buchenblätter übertragen und für die artliche Bestimmung der Blätter aus Willershausen benutzt.

Es konnte gezeigt werden, dass es sehr viele ältere Namen gibt, als der Artnamen *Fagus kraeuselii* KVACEK et WALTHER (1991) von allem die Populationen zeigen verschiedene Einzelexemplare eine gleiche Morphologie zu den Exemplaren aus Willershausen. Man kann diese Beziehungen mit verschiedenen wenig unklaren und unbestimmten Beziehungen umschreiben, aber nie eindeutig beweisen, weil gewöhnlich nicht genügend Material entweder vorhanden war oder nicht zur Abbildung gelangte bis auf die Ausnahme von *Fagus pliocenica* SAPORTA (1884) aus Cantal. In dieser Arbeit wurden von SAPORTA Blätter abgebildet, die im unteren Drittel am breitesten sind (SAPORTA 1884, Taf. 6, Fig. 5A), neben Blättern, die einen abgerundeten Blattgrund aufweisen (Taf. 6, Fig. 4) oder die beiderseitig zugespitzt sind (Taf. 6, Fig. 2). Alle diese Blätter kommen in der Kollektion von Willershausen vor und weitere Blätter könnten für die Illustration der Verhältnisse erwähnt werden.

KVACEK & WALTHER (1991) beschrieben die Blätter aus dem Frankfurter Klärbecken als neue Art *Fagus kraeuselii* ohne ähnliche Arten zu berücksichtigen. Da zu *Fagus kraeuselii* KVACEK et WALTHER eindeutig die Blätter aus Willershausen gestellt werden, muss dieser Frage besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden.

Da KVACEK & WALTHER (1991) die neue Art beschrieben haben, sei erwähnt, dass sie, wenn sie nicht auf eine der mehr oder minder unsicheren älteren Arten hätten ausweichen wollen, ihre Funde durchaus *Fagus pliocenica* SAPORTA zuordnen können. Vergleichbare Reste wurden sowohl in KVACEK & WALTHER (1991, Taf. XIX, Fig. 2) als auch in SAPORTA (1884, Taf. 6, Fig. 5A) abgebildet, wobei für einen Vergleich der Funde aus dem Cantal auch weitere Funde aus dem Frankfurter Klärbecken herangezogen werden können. Es dürfte wohl auch nicht als ein Zufall zu werten sein, wenn GEYLER und KINKELIN (1887) ein gewolltes oder nicht gewolltes Homonymum in Form des *Fagus pliocenica* GEYLER & KINKELIN zu dem um 3 Jahre früher beschriebenen *Fagus pliocenica* SAPORTA (1884) definierte. Die Blätter dieser Art wurden von MÄDLER (1939) zu zwei Taxa gestellt: *Fagus ferruginea* AIT. *fossilis* Nath. und *Fagus decurrens* REID, wobei letztgenannte Art ursprünglich für Cupulen gedacht war. Eine Trennung der Blätter aus dem Frankfurter Klärbecken in zwei Taxa im Sinne von MÄDLER (1939) konnte ich anhand meiner Untersuchungen nicht bestätigen. Eine ähnliche Ansicht sprechen auch KVACEK und WALTHER (1991, S. 489) aus.

Obwohl aus Frankfurt und Willershausen gleich große Blätter mit 8 oder 9 Sekundärnerven bekannt sind, kommen in Willershausen Blätter mit 10 oder 11 Sekundärnerven vor, die gegenüber den Blättern aus Frankfurt vollkommen verschieden groß sind und die nach der Ansicht des Autors nicht zu *Fagus kraeuselii* gestellt werden können (vgl. Abb. 10). Im wesentlichen erreichen die Blätter aus Frankfurt nur die halbe Grösse der Blätter aus Willershausen. Die hohe Anzahl von 11 Sekundärnerven treten selten auf. Aus dem Material von Willershausen sind jedoch mindestens 5 Blätter mit 12 Sekundärnerven bekannt und einmal sogar 13 bis 14 Sekundärnerven.

Meine Untersuchungen zur Variabilität bestimmter *Fagus*-Blätter zeigen deutliche Unterschiede zu den in der Literatur veröffentlichten Auffassungen.

KVACEK und WALTHER (1991, Abb. 12) gaben für *Fagus kraeuselii* in Bezug auf die Sekundärnerven folgende prozentuellen Verteilung: 7 Sekundärnerven (30 %), 8 (40 %), 9 (10 %), 10 (20 %). Nach meinen Auszählungen treten im Material von Willershausen folgende Verhältnisse auf: (6 Sekundärnerven - 4 Blätter = 9,7 %, 7 Sekundärnerven - 7 Blätter = 17,0 %, 8 Sekundärnerven - 9 Blätter = 21,9 %, 9 Sekundärnerven - 13 Blätter = 31,5 %, 10 Sekundärnerven - 7 Blätter = 17,0 %, 11 Sekundärnerven - 1 Blatt = 2,4 %). Die Unterschiede zwischen den Funden aus Willershausen und Frankfurt gehen jedoch recht eindeutig aus den Größenunterschieden (in Millimetern ausgedrückt) von beiden Fundstellen hervor (vgl. Abb. 10). Diese wurden jedoch bei KVACEK & WALTHER (1991) nicht behandelt. Gegenüber den Funden aus Frankfurt vermerken wir bei den Blättern aus Willershausen eine deutliche Verschiebung der Größe, gekoppelt mit einer höheren Anzahl der Sekundärnerven. KVACEK & WALTHER (1991, S. 488) bemerken, dass "die breitovaten". Formen, die von Willershausen (s. TRALAU 1962) beschrieben wurden, bisher weder aus Berga noch vom locus typicus bekannt sind. Diese Formen liegen mir auch vor, sie sind jedoch genauso selten, wie die länglichen Blätter mit den mehr als 12 Sekundärnervenpaaren, die TRALAU (1962) unter seiner Gruppe *Fagus grandifolia* EHRH. abhandelt.

Wie man sich durch die Belege aus dem Frankfurter Klärbecken und aus Willershausen überzeugen kann, weisen die Blätter aus Frankfurt eine größere Ähnlichkeit zu denen aus Cantal (SAPORTA 1884) als aus Willershausen auf. Dies sind Unterschiede, die sich beim Vergleich von Lokalfloren immer bemerkbar machen. Ähnliche Unterschiede bestehen auch zwischen Willershausen und den Floren aus einigen anderen Fundstellen, z. B. die Belege vom sog. *Fagus gussonii* MASS. aus Licudi in Griechenland (KNOBLOCH & VELITZELOS 1986, Taf. 2, Fig. 2-4, 6-8).

Sobald Buchenblätter in größeren Mengen auf einer neuen Fundstelle vorkommen, weisen sie gewöhnlich sehr unterschiedliche morphologische Gegebenheiten auf, die zur Definition von mehreren Arten oder Formen verleiten. Obwohl die Populationen der verschiedenen Fundstellen durch einige gemeinsame Merkmale Ähnlichkeit aufweisen, unterscheiden sie sich auch in anderen voneinander. Dies geht klar aus einem graphischen Vergleich einer größeren Anzahl von Blättern hervor, die nach KVACEK & WALTHER (1991) *Fagus kraeuseli* angehören sollen - sowohl aus Willershausen als auch aus dem Frankfurter Klärbecken (vgl. Abb. 10). Die Blätter von der zweiten Lokalität sind kleiner und haben im Durchschnitt eine geringere Anzahl der Sekundärnerven. Die Funde aus Licudi (KNOBLOCH & VELITZELOS 1986, Taf. 2, Fig. 2-4, 6-8) weisen zu dem Material aus Willershausen und Frankfurt z. T. eine sehr unterschiedliche Morphologie auf. Einige Blätter stimmen mit dem oben diskutierten Material überein, andere weniger.

KVACEK & WALTHER (1991, S. 497) und WALTHER (1994, Tab. 1) fassen die 4 *Fagus*-Arten des europäischen Tertiärs als eine evolutionäre Reihe in Raum und Zeit auf. Ähnliche Auffassungen vertrat bereits vor etwa 100 Jahren Krasan für unterschiedlich bezeichnete *Fagus*-Arten im französischen Cantal (siehe KRASAN 1894). Nach KRASAN (1894) führt die "Pliozän-Buche" direkt zur *Fagus silvatica* L., wogegen die letztgenannte Art aus dem Balkan nach Mitteleuropa einwanderte.

***Fagus pliocnica* SAPORTA subsp. *multinervis* subsp. n.**

Taf. 9, Fig. 5, Taf. 10, Fig. 3

1962 Gruppe *Fagus silvatica* L. - TRALAU, Taf. I-III. WILLERSHAUSEN.

1988 *Fagus* aff. *grandifolia* EHRH. foss. - KNOBLOCH, S. 136-7. WILLERSHAUSEN.

Holotypus: Taf. 10, Fig. 3, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31547 (2129).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Ovale, beiderseitig zugespitzte Blätter mit 12-13 gerade verlaufenden Sekundärnerven die unter einem Winkel von 40-50° in die kleine Zähne münden.

Diagnosis: Leaves elliptical, base rounded or cuneat, 12-13 pairs of subopposite secondaries, originating at an angle of 40-50° to very small teeth.

Bemerkungen: Vier von der Vielzahl, der als *Fagus pliocenica* SAPORTA subsp. *willershausensis* subsp. nov. bezeichneten Blätter werden als eine neue Subspezies *multinervis* subsp. sp. n. beschrieben. Von der genannten Spezies unterscheidet sich die neue Unterart durch die größeren Blätter und die höhere Anzahl der Sekundärnerven.

TRALAU (1962) bezeichnete diese Art mit dem Namen der rezenten Art: *Fagus grandifolia* EHRH.

Quercus LINNÉ

Die rezenten, wie die fossilen Eichenblätter mit ihrem sehr variablen, verschieden tief gebuchteten Rand und ihrer dadurch verursachten unterschiedlichen Form, verleiteten die Rezentbotaniker zu sehr unterschiedlichen Gruppierungen der heutigen Eichen. So wurden schon 1857 in der Botanischen Zeitung von LASCH (1857) 71 Varietäten der heutigen Stiel-Eiche (*Quercus robur* L.) aus einem mitteleuropäischen Walde unterschieden und mit Namen belegt. Im Jahre 1859 unterschied der italienische Paläobotaniker Massalongo aus der Lokalität Senigallia 21 Eichenarten mit zahlreichen Variationen. Von der sehr reichen obermiozänen Fundstelle Chiuzbaia in Rumänien nennt GIVULESCU (1979) 30 verschiedene Eichen-Taxa. STRAUS (1956) stellte die gebuchteten Eichen von Willershausen zu 4 heutigen Arten, wobei er bei den einzelnen Arten immer noch Hinweise zu anderen heutigen Arten gab (vgl. dazu auch KNOBLOCH 1987). Wenn man die Definition von einer Art oftmals als eine Kompromisslösung mehreren Ansichten auffassen kann, so gilt dies insbesondere bei den roburoiden Eichen, die in Willershausen eine oder mehrere Arten ausmachen.

Außer von *Quercus praeerucifolia* STRAUS hat (STRAUS 1956) alle von ihm aus Willershausen erwähnten Eichenarten zu rezenten Arten gestellt (meistens mit Cf.), wobei er bei jeder Art wiederum auf Beziehungen zu einer Vielzahl von Arten hinwies (z. B. bei *Quercus iberica* M. v. B. erwähnt er Beziehungen zu *Q. castaneifolia* C. A. MEY., *Q. macranthera* E. et M. und *Q. dsorochensis* K. KOCH). Wenn eine fossile Art Beziehungen zu mehreren rezenten Arten aufweist - und dies ist in der Regel der Fall (monotypische Arten ausgenommen) - so kann sie meiner Meinung nach auch nicht mit dem Namen einer rezenten Art belegt werden. Solche Namen sollten überhaupt nur in Ausnahmefällen gebraucht werden.

Die Gattung *Quercus* war - wenn wir von der Anzahl der Blätter ausgehen - eine der häufigsten und dominantesten Gattungen in Willershausen. Eine solche Dominanz kommt z. B. auch in Gabbro in der Toskana vor. BERGER (1957) beschrieb von dieser Lokalität 16 Sippen von meistens roburoiden Eichen, wobei die Artzuordnung z. T. ebenfalls subjektiv ist.

Wesentliche Information zur Variabilität der Blätter der Gattung *Quercus* enthält die Arbeit von BRENNER (1902). Dort finden sich zahlreiche Gegenüberstellungen von Sonnen- und Schattenblättern bei der gleichen Art. Gleichzeitig weist er bei zahlreichen unterschiedlich gestalteten Blättern von *Quercus pubescens* WILLD. darauf hin, als welche Arten diese in verschiedenen Ländern beschrieben wurden. Die Schattenblätter bei der gleichen Art der Gattung *Quercus* sind oft größer, wenngleich dies auch nicht allgemein gültig ist. Ebenso erscheinen manche Schattenblätter im Gegensatz zu Sonnenblättern der gleichen Art eher gezähnt.

Die roburoiden Eichen gestatten eine Vielzahl an Klassifikationen und für jede Gliederung lassen sich bestimmte Kriterien oder Gründe anführen, die mehr oder weniger zutreffend sind. Es scheint

auch so zu sein, daß für jede Fundstelle ein gewisser "Morphotyp" charakteristisch ist, der dann einer oder mehreren fossilen oder rezenten Arten entsprechen kann. So ein "Morphotyp" wären für die Fundstelle Gabbro in der Toskana (BERGER 1957) Blätter, deren Rand nur wenig tief gebuchtet oder gelappt ist, wobei die Lappenenden meistens abgerundet sind. Im Unterschied dazu ist von der Fundstelle Chiuzbaia in Rumänien dieser Blatt-Typus durch schmalere Blätter ersetzt, bei denen die Lappenenden länger sind und oftmals als große Zähne bezeichnet werden könnten, die Sekundärnerven verlaufen steiler. Diese Blätter entsprechen dem "Morphotypus" von *Quercus pseudocastanea* GOEPP., der oftmals in der Literatur mit *Quercus macranthera* FISCH. et MEY. in Verbindung gebracht wird. Es ist natürlich nicht möglich, in einem bestimmten Zusammenhang die roburoiden Blatt-Typen nur auf zwei Arten zu reduzieren.

***Quercus ex gr. gigas* GOEPPERT emend. WALTHER et ZASTAWNIAK**

Taf. 17, Fig. 1, 2, 5

1956 cf. *Castanea sativa* MILL., fol. - STRAUS, S. 6-7, Taf. 7, Fig. 6-7. WILLERSHAUSEN.

1991 *Quercus gigas* GOEPPERT emend. nov. - WALTHER & ZASTAWNIAK, S. 160-169, Taf. 4, Fig. 1-3, Taf. 5-6, 7, Fig. 1-3, 8-10, Abb. 3-7.

Bemerkungen: Es liegen uns aus Willershausen zwei Blätter vor, deren Randzählung unterschiedlich ist, jedoch dem polnischen Material im Sinne von WALTHER & ZASTAWNIAK (1991) entspricht. Ein Blatt (vgl. Taf. 17, Fig. 1a) ist das Original zu STRAUS (1956, Taf. 7, Fig. 6), wogegen das zweite Blatt (Taf. 21, Fig. 1, 1a), für das die sehr zugespitzten Zähne charakteristisch sind, bisher noch nicht abgebildet wurde.

Durch das Auffinden von Blättern, die zu *Quercus gigas* GOEPP. gestellt werden konnten, war es möglich, die Taxonomie einer sehr wichtigen jungneogenen Art aufzuzeigen. Dadurch können nun einige Blätter richtiger gestellt werden (z. B. die aus Aubenham unter *Quercus* sp. 2 beschriebenen Blätter, vgl. KNOBLOCH 1988a). Der Verfasser vertritt jedoch die Ansicht, dass *Quercus gigas* GOEPP. eine sehr charakteristische Art für das polnische Jung-Neogen darstellt (vor allem in Sosnica, Malczyce und Ruszow), die jedoch nicht im vollen Umfang in den Fundstellen Erdöbenye in Ungarn sowie Achldorf und Aubenham in Südbayern vorkommen muß.

Verfasser (KNOBLOCH 1969, 1986a, 1988a) beschäftigte sich mehrmals mit der Blättern, die in der Literatur als *Castanea* oder *Quercus kubinyi* bekannt sind. Während in diesen Arbeiten die taxonomische sowie nomenklatorische Seite beleuchtet wird, kann auch weiterhin die Frage der Anzahl der in Frage kommenden Arten nicht geklärt werden und hängt wie früher von der Ansicht des einzelnen Bearbeiters ab. So ordneten z. B. GIVULESCU & GHIURCA (1969) und GIVULESCU (1979) die *Quercus*-Blätter aus Chiuzbaia mit einem verschiedenartigen Blattrand zu einer großen Anzahl von Arten zu. Ähnliche Verhältnisse wurden auch in Mont Dore (BOULAY 1892) verzeichnet. Das Problem sehe ich in der subjektiven Beantwortung der Frage, wo die Grenzen der relativ schmalblättrigen stachelspitzigen "*kubinyi*" - Blätter im Sinne der Abbildung des Basionyms von Sväti Križ (ETTINGSHAUSEN 1852, S. 6, Taf. I, Fig. 12) und der gleichaltrigen Abbildung von Erdöbenye in Ungarn (KOVATS 1856, S. 25-26, Taf. III, Fig. 1, 2, 4, 7) zu manchen breitblättrigen Blättern im Sinne von *Quercus pontica miocenica* KUBAT zu suchen sind. Mit anderen Worten lautet die Frage, ob *Castanea kubinyi* KOV. ex ETT., *Quercus grandidentata* UNG. und *Quercus latifolia* (SORD.) KNOBLOCH aus Moravska Nova Ves (KNOBLOCH 1969, Abb. 210, 212, 213, 216) zu einer Art angehören. Ich würde die Frage auch heute noch negativ beantworten, wogegen WALTHER und ZASTAWNIAK (1991) eher eine positive Antwort geben würden. Zum Unterschied von früher, neige ich heute zur Ansicht, dass die meisten der *Quercus*-Blätter aus Aubenham (mit Ausnahme von Taf. 13, Fig. 1, 2) zu *Quercus gigas* GOEPP. emend. WALTHER et ZASTAWNIAK gehören. Obwohl die Variabilität der fossilen Eichenarten unwahrscheinlich groß sein kann und aus diesem Grunde alle in Achldorf unterschiedenen Arten zu einer Art gehören könnten, bin ich doch der Ansicht, dass dem nicht so sein muss. Natürlich wäre es besser, wenn eine

gleiche anatomische Struktur auch für die Blätter aus Sosnica und Swoszowice erwiesen werden könnten. Wenn dem jedoch nicht so ist, müssen die vorhandenen morphologischen Kriterien als ausschlaggebend gelten. Das gilt besonders für das Blatt, das UNGER (1849, Taf. XIII, Fig. 5) als *Quercus furcinervis* UNG. abbildet und das erneut von ILJINSKAJA (1964, Taf. VI, Fig. 8) abgebildet wurde, wobei sie das Blatt als *Castanea atavia* UNG. bezeichnet. Dieses Blatt kann nicht mit *Phyllites furcinervis* ROSSM. als identisch erklärt werden, da es zur Zeit zur Gattung *Eotringonobalanus* gestellt wird (vgl. KNOBLOCH, KONZALOVA & KVACEK 1996, S. 58-76). Das breitere Blatt (auf Taf. XIII, Fig. 7) kann nur mit *Quercus furcinervis* UNG. (Taf. XIII, Fig. 5) dank der vielgestaltigen Blätter, die WALTHER & ZASTAWNIAK (1991) von der Fundstelle Sosnica abbilden. *Quercus deperdita* (UNG.) ILJINSKAJA (= *Myrica deperdita* UNGER 1849, Taf. XIII, Fig. 2) gehört nicht zu *Quercus gigas* UNGER, da bei *Quercus deperdita* craspedrome Nerven vorkommen. Es ist ein Verdienst von WALTHER und ZASTAWNIAK, dass sie zu den lanzettlichen Blättern auch die breiten Blätter gestellt haben, die ich seiner Zeit noch als einige Taxa aufgefasst habe (siehe KNOBLOCH, 1986a - Aubenham).

WALTHER & ZASTAWNIAK (1991, S. 168) waren sich klar darüber, daß der Name *Quercus grandidentata* UNGER 1849 ein älterer Name ist als *Quercus gigas* GOEPPERT (1852). Sie meinen (S. 168), dass "The priority of the name *Q. grandidentata* could be considered only when details of its epidermal structure are known".

Doch zurück zu unserem Ausgangspunkt. Aus Willershausen liegen uns zwei Blätter vor: das erste wurde bisher nicht veröffentlicht und ist sehr charfspitzig und entspricht etwa der Abbildung bei WALTHER und ZASTAWNIAK (1991, Fig. 7/4, 4a, Taf. 6, Fig. 2) und das zweite wurde schon von STRAUS (1956, Taf. 7, Fig. 6-7) als cf. *Castanea sativa* MILL., fol. veröffentlicht. Hinsichtlich der sehr variablen Zähnung bei *Quercus gigantea* UNGER im Sinne des polnischen Materials bei *Quercus gigas* GOEPP. emend. WALTHER & ZASTAWNIAK (1991) könnten die zwei Blätter zu dieser Art gehören.

Zur nomenklatorischen Seite muss bemerkt werden, dass UNGER (1849) aus Swoszowice 3 *Quercus*-Arten erwähnt, die mit den Gattungen *Quercus* oder *Castanea* in Verbindung gebracht wurden: *Quercus furcinervis* UNGER (1849, S. 3, Taf. XIII, Fig. 5) = *Castanea atavia* UNG. im Sinne von ILJINSKAJA (1964, S. 132, Taf. VI, Fig. 8) = *Quercus kubinyi* (KOVATS ex ETTINGSHAUSEN) CZECH. im Sinne von ETTINGSHAUSEN (1852, S. 6, Taf. I, Fig. 12), d.h. im Sinne der stachelspitzen Blätter bei KNOBLOCH (1986a, 1988a). Dieser Name sollte nicht verwendet werden, da die Gefahr einer Verwechselung mit der obereozänen Art *Trigonobalanus furcinervis* (ROSSM.) WALTHER et KVACEK (vgl. KNOBLOCH, KONZALOVA & KVACEK 1996) besteht. *Quercus grandidentata* UNGER (1849, S. 3, Taf. XIII, Fig. 6, 7) = *Quercus grandidentata* UNGER von ILJINSKAJA (1964, Taf. I, Fig. 4, Taf. VI, Fig. 1) könnte nur für die sehr breiten Blätter im Sinne von *Quercus grandidentata* UNGER (= *Quercus pontica miocenica* KUBAT) benützt werden (vgl. KNOBLOCH 1969, S. 86-87, Abb. 210). *Myrica deperdita* UNGER (1849, S. 3, Taf. XIII, Fig. 2) = *Quercus deperdita* (UNG.) ILJINSKAJA (1964, S. 134, Taf. I, Fig. 5, 5a, Taf. VI, Fig. 5) hat gegabelte (craspedrome) Nerven und soll mit dem *Quercus coccifera* L. korrespondieren.

***Quercus praecastaneifolia* sp. n.**

Abb. 11a-b; Taf. 13, Fig. 4, Taf. 15, Fig. 1-6

Holotypus: Taf. 15, Fig. 5, IMGP (= Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen, im weiteren Text unter Slg. Uni Göttingen angeführt), 52-31271 (30121).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.

1935 *Quercus* cf. *castaneaefolia*. - STRAUS, Taf. 33, Fig. 1. WILLERSHAUSEN.

1956 *Quercus iberica* M. v. N., fol. - STRAUS, S. 10-11, Taf. 5, Fig. 1, 5, 6(?), Taf. 7, Fig. 4. WILLERSHAUSEN.

1956 *Quercus cf. libani* OLIV., fol. - STRAUS, S. 16, Abb. 11/1, 3, Taf. 5, Fig. 4-5, Taf. 7, Fig. 4-5. WILLERSHAUSEN.

Diagnose: Blätter lanzettlich, länger als 10 cm, Breite 3-5 cm, Basis schwach herzförmig, Rand mit abgerundeten mukronaten Zähnen, Sekundärnerven gerade, craspedodrom, 16 Paare unter Winkeln von 40-70° verlaufend, Tertiärnerven schwach.

Diagnosis: Leaf elliptical, base auriculate or obtuse, apex missing. Length longer than 10 cm, width 3-5 cm. Margin lobate, lobes mucronate. Venation craspedodromous, midrib stout, secondary veins rather stout, more than 16 subopposite pairs, diverging from the midrib at angles of about 40-70° in the middle of blade. Tertiary veins are very slender, perpendicular or oblique to the secondaries.

Beschreibung: Blätter lanzettlich, 1,7-4 cm, breit, 4-13 cm lang. Größte Breite in der Mitte oder im oberen Drittel. Die Sekundärnerven verlaufen meistens schnurgerade (nur selten können sie am Anfang gebogen sein), ihre Winkel bewegen sich zwischen 40-60°. Es überwiegen Blätter mit größeren Winkeln. Die Sekundärnerven münden in etwas abgerundete Zähne oder dreieckige Zähne, deren Spitzen meistens abgebrochen sind. Sie durchwachsen diese Zähne nicht borsten-(grannen-) förmig, sondern enden vor dem Rand oder machen sich höchstens punktförmig bemerkbar. Die Buchten zwischen den Zähnen sind rund. Die Tertiärnerven sind oftmals sehr gut ausgeprägt, verlaufen wenig schräg oder senkrecht zwischen den Sekundärnerven. Die Basis ist schwach keilförmig, leicht gerundet oder schwach eingezogen. Der Stiel (soweit erhalten) ist 1-1,5 cm lang.

Bemerkungen: Die Zähnung erscheint auf den hier abgebildeten Stücken oftmals als zugespitzt. Dies entspricht nicht der Wirklichkeit, denn die Zähne sind oftmals teilweise vom Sediment bedeckt oder sie sind beschädigt (teilweise mit dem Sediment weggebrochen).

STRAUS (1956, S. 16) macht mit Recht darauf aufmerksam, daß sich diese Blätter durch die fehlenden Stachelspitzen von der rezenten *Quercus libani* OLIV. unterscheiden.

Die fossile Art nähert sich in ihrer Morphologie den rezenten Arten *Quercus castaneaefolia* C. A. MEY. (aus dem Kaukasus und dem Iran) (vgl. MENICKIJ 1984, Abb. 42) und dem rezenten Blatt, das ROIRON (1979, Taf. IX, Fig. 7) unter *Quercus prinus* var. *castanea* Muhl. abbildet. Die von KRÜSSMANN (1978, Taf. 35b, Abb. 76), als *Quercus prinus* L. dargestellten Blätter weisen eine durchaus unterschiedliche Morphologie auf.

Quercus castaneaefolia C. A. MEY. in Berlin-Dahlem hat Blätter mit dreieckigen Zähnen und abgerundet dreieckigen Zähnen durch die die Enden der Sekundärnerven durchwachsen.

Ähnlich, wie es möglich wäre die Unterschiede zwischen den Arten *Quercus castaneaefolia* C. A. MEY., *Qu. libani* Oliv. und *Qu. trojana* Webb. auch auf unser fossiles Material zu übertragen und so mehrere Arten zu definieren. Solche Unterschiede wären z. B. die Blätter mit den dreieckigen Zähnen im Unterschied zu den Blättern mit teilweise abgerundeten Zähnen. Diese Unterschiede scheinen aber zu geringfügig, zu sein um von zwei verschiedenen Arten zu sprechen. Auch müßte mehr Material vorhanden sein.

Quercus praecastaneaefolia sp. n. unterscheidet sich von *Quercus pseudocastanea* GOEPPERT (1852) durch die dichtere Sekundärnervatur und die nicht so tief gebuchteten Lappen.

***Quercus praeerucifolia* STRAUS**

Abb. 12; Taf. 11, Fig. 1-8, Taf. 12, Fig. 4

1935 *Quercus alba* - STRAUS, Taf. 33, Fig. 2-5. WILLERSHAUSEN.

1956 *Quercus praeerucifolia* nov. sp. - STRAUS, S. 11-14, Abb. 4-9, Taf. 1-4. WILLERSHAUSEN.

1990b *Quercus praeerucifolia* STRAUS - KNOBLOCH, S. 221: 2 Strichzeichnungen. WILLERSHAUSEN.

1992 *Quercus praeerucifolia* STRAUS - STRAUS, S. 42, Taf. 1, Fig. 1. WILLERSHAUSEN.

1994 *Quercus praeerucifolia* STRAUS - MEISCHNER, S. 22, Taf. 1. Dort zahlreiche Schriften zur Art genannt.

Beschreibung: STRAUS (1956, S. 11-14).

Bemerkungen: STRAUS (1956, S. 11-14) nennt eine große Menge von rezenten Arten, die mit den fossilen Blättern von *Quercus praeerucifolia* STRAUS in Verbindung gebracht werden können. Wie ein Blick in die Arbeit von KRÜSSMANN (1978, Taf. 29-34) zeigt, kommen für den Vergleich mit den fossilen Blättern noch einige weitere Arten in Frage - etwa *Quercus x ludoviciana* SARG. (*Quercus falcata* MICHX. var. *pagodifolia* x *Quercus phellos*., *Quercus falcata* MICHX. oder *Quercus garryana* DOUGL. ex HOOK. Diese 3 letztgenannten Arten kommen in den heutigen Floren der USA vor.

Quercus praeerucifolia STRAUS erscheint, im europäischen Neogen ziemlich selten, obwohl sie in Willershausen recht häufig verbreitet ist. Sie scheint fossil nur bisher unter *Quercus cerris-fossilis* KOLAKOVSKY (1952) aus dem Pliozän von Suchumi in Georgien bekannt zu sein. Die fossilen Reste lassen sich mit *Quercus cerris* L. vergleichen und sind vor allem aus Vorderasien bekannt (siehe KOLAKOVSKY in TAKHTAJAN 1982, S. 89, Abb. 69, Taf. 66, Fig. 1, 2). Es handelt sich um eine Art, die aus dem Sarmat und Pliozän bekannt ist.

Die fossilen Belege von *Quercus praeerucifolia* STRAUS aus Willershausen unterscheiden sich von den rezenten Blättern der *Quercus falcata* MICHX., da diese nicht die feinen Zähne an den Lappenenden mit ihren borstenförmigen Enden wie bei letzterer Art aufweisen.

***Quercus roburoides* GAUDIN**

Taf. 6, Fig. 4, Taf. 12, Fig. 1-3, Taf. 13, Fig. 1-3, Taf. 14, Fig. 1, 2, Taf. 17, Fig. 4

1859 *Quercus roburoides* m. - GAUDIN, S. 44, 58, Taf. 3, Fig. 14.

1964 *Quercus kodorica* sp. nova. - KOLAKOVSKY, S. 84-85, Taf. XXVII, Fig. 6-7, Tf. XXVIII, Fig. 1-3, Taf. XXIX, Fig. 1.

1956 *Quercus iberica* M. v. B., fol. - STRAUS, S. 10-11, Abb. 2/1, 3-4, Taf. 5, Fig. 2, 3, Taf. 8, Fig. 3. WILLERSHAUSEN.

1956 *Quercus* cf. *macranthera* F. et M., fol. - STRAUS, Abb. 10/3, Taf. 7, Fig. 1, 3. WILLERSHAUSEN.

1986 *Quercus roburoides* GAUDIN - VELITZELOS & KNOBLOCH, S. 24, Taf. 11, Fig. 3, 8.

1988 *Quercus iberica* foss. - KRÜGER in WEIDERT, S. 182, Abb. 3. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: Blätter im Umriss rundlich, in kurze Spitze und Basis auslaufend. Rand deutlich gebuchtet, Lappenenden abgerundet, Buchten gerundet. Größte Breite in oder über der Mitte. Im Durchschnitt 12 Sekundärnerven. Sie zweigen vom Mittelnerv unter stumpfen Winkeln ab (in der Blattmitte 50-70°), verlaufen gerade und münden in die Lappenenden. Mäßig schräg zwischen den Sekundärnerven verlaufen abundzu sich gabelnde Tertiärnerven, zwischen denen sich ein polygonales quartäres Netz befindet. In den Lappen sind die Tertiärnerven schlingenbildend. Größe der Blätter von 5,5 x 5,4 cm bis rund 16 x 13 cm. Länge des Stieles: 1,5 cm.

Bemerkungen: Trotz der beträchtlichen Variabilität der roburoiden Eichen, glaube ich nicht, dass es möglich ist, die extrem breiten Blätter mit den unter relativ stumpfen Winkeln verlaufenden Sekundärnerven mit den schlankeren und mit relativ längeren Blättern, die unter *Quercus pseudocastanea* GOEPP. angeführt werden, zu einer Art zu vereinigen.

Bei einer jeden fossilen Art muss vor allem von den sehr typischen Merkmalen des Holotyps oder den mit ihm vergesellschafteten Blättern ausgegangen werden. In diesem Sinne scheinen mir die großen, zugespitzten Zähne bei *Quercus pseudocastanea* GOEPPERT (1852, Taf. XXXV, Fig. 1, 2) wichtig zu sein. Anhand dieses Merkmals wurden auch einige der ältesten Funde als *Quercus pseudocastanea* GOEPP. aus Gleichenberg (UNGER 1854, Taf. II, Fig. 7) und aus Senigallia (MASSALONGO & SCARABELLI 1859, Taf. 22-23, Fig. 6) ausgeschieden. Unter Nutzung dieses Merkmals dürften die Blätter, die BELZ & MOOSBRUGGER (1994) als *Quercus pseudocastanea* GOEPP. abbildeten, nicht zu dieser Art gehören. Im Gegensatz dazu können die Blätter aus Kodor

in Georgien eher zu dieser Art gestellt werden (vgl. TAKHTAJAN 1982, Taf. 55, Fig. 1, Taf. 55, Fig. 1). Obwohl Blätter von *Quercus pseudocastanea* GOEPP. nicht nur dreieckige Zähne haben können, die auch einen rundlichen läppchenförmigen Charakter annehmen können (vgl. WALTHER & ZASTAWNIAK 1991, Abb. 8) führt ein Rand mit stumpfen lappenförmigen Zähnen wie bei *Quercus pseudorobur* KOV. oder *Quercus cardanii* MASSALONGO schon zu einer anderen Art, die z. B. von KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAJA (1965, S. 60) oder KOLAKOVSKY (in TAKHTAJAN 1982, S. 95) umrissen wurde. Auf jeden Fall verbleibt bei *Quercus pseudocastanea* GOEPP. eine bestimmte Anzahl von Funden, deren Stellung nicht eindeutig ist (man vergleiche die Synonymie-Listen bei MENZEL 1906, S. 63, TAKHTAJAN 1982, S. 92 und WALTHER & ZASTAWNIAK 1991, S. 169).

Wir können die Art *Quercus roburoides* GAUDIN als eine extreme Form dieses "Morphotyps" auffassen und zwar in dem Sinne, dass es sich dabei um Blätter handelt, die sehr regelmäßig und relativ tief eingebuchtet und viel breiter sind als *Quercus cardanii* MASSALONGO (der nicht so breite Blätter und keinen so tief eingebuchteten Rand aufweist). Für den Fall, dass *Quercus cardanii* MASSALONGO mit *Qu. roburoides* GAUDIN zu einer Art gestellt würde, hätte *Qu. cardanii* die nomenklatorische Priorität. Tiefer eingebuchtete Blätter hat auch *Quercus cf. pseudorobur* KOVÁTS (1856) in unserer Auffassung (siehe KNOBLOCH, KVACEK & GREGOR 1992, Taf. 1, Fig. 3). Ob der Holotypus von *Quercus pseudorobur* KOVÁTS (1856) eher symmetrisch-regelmäßige Blätter wie *Quercus roburoides* GAUDIN hatte, oder verschieden tiefe Einbuchtungen, wie aus dem Rotton in KNOBLOCH et al. (1992, Taf.1, Fig. 3) angegeben werden, lässt sich kaum einwandfrei entscheiden. Etwa gleichgestaltete Blätter aus dem Rotton des Tagebaues Hambach bildeten BELZ & MOOSBRUGGER (1994) ab, wobei nach meiner Ansicht keine Übereinstimmung mit *Quercus roburoides* GAUDIN besteht, da bei letztgenannter Art zahlreichere Sekundärnerven auftreten.

Während das Blatt aus Erdöbénye (KOVÁTS 1856) eine verschiedene Interpretation gestattet, weisen die Blätter, die WALTHER in MAI & WALTHER (1988, Taf. 43, 44) aus Berga als *Quercus* spec. Typ I-III (vor allem Typ II) abbildet, eine morphologische Ähnlichkeit zu dem Blatt aus Hambach auf. Eine Gleichheit mit den Blättern (*Quercus roburoides* GAUDIN) ist hier nicht gegeben.

Zum Holotypus von *Quercus roburoides* GAUDIN sei noch erwähnt, daß die Sekundärnerven im unteren Drittel unter einem Winkel von rund 70° abzweigen und in der Mitte etwa 40-50° betragen. Der buchtige Lappenrand ist bei dem Blatt in GAUDIN & STROZII (1859) nur teilweise erhalten, zeigt aber gleichmäßig abgerundete Lappen, wobei der Holotypus auch in der Anzahl der Sekundärnerven etwa den Blättern aus Willershausen entspricht. Da der Winkel der Sekundärnerven im unteren Blatt-Teil stets sehr hoch und mitunter fast waagrecht orientiert ist, wurde er nicht vermessen. Auch in den mittleren und höheren Blattregionen wurde vor allem der kleinste Winkel verfolgt. Die Blätter, von *Quercus roburoides* GAUDIN aus Willershausen wurden vermessen. Anhand dieser Messungen können die Blätter in zwei Gruppen im Rang von Subspecies zugeordnet werden.

Quercus roburoides* GAUDIN subsp. *roburoides

Abb. 13; Taf. 12, Fig. 1-3, Taf. 14, Fig. 1, 2, Taf. 17, Fig. 4

Holotypus: vgl. GAUDIN 1859, Taf. 3, Fig. 14.

Diagnose: Ovale Blätter, die sehr selten zu verkehrt eiförmigen Formen tendieren, wobei die Sekundärnerven steiler sind als in der zweiten Gruppe. Das Verhältnis Länge: Breite liegt über 1,5 (Messungen von L:B) 1,6, 1,7 (3 Messungen), 1,75, 1,8 (Holotypus), 1,9 (2x), 2,1 (3x).

Diagnosis: Leaves ovale, the secondaries are sheerer than at subspecies *latifolia*.

***Quercus rubroides* GAUDIN subsp. *latifolia* subsp. n.**

Abb. 14a-c; Taf. 6, Fig. 4, Taf. 13, Fig. 1-3

Holotypus: Taf. 13, Fig. 1

Diagnose: Breit elliptische bis rundliche Blätter mit gebuchtem Rand und Sekundärnerven, die vom Mittelnerv in der Blattmitte unter Winkeln von 50-80° abzweigen. Das Längen/Breiten-Verhältnis liegt unter 1,5 (8 Messungen): 0,94, 1,00, 1,04, 1,09, 1,23, 1,26, 1,33 und 1,42.

Diagnosis: Leaves elliptical to rounded. Margin with rounded lobes, secondaries diverging from the midrib of about 50-80°. The length/width/ratio is under 1,5 (8 measurements): 0,94, 1,00, 1,04, 1,09, 1,23, 1,26, 1,33 and 1,42.

Bemerkungen: Sollten die zwei Unterarten in den Rang von selbständigen Arten erhoben werden, könnten zur ersten Unterart auch sehr schmal elliptische Blätter gestellt werden (vgl. Taf. 14, Fig. 2), bei denen die Sekundärnerven unter spitzen Winkeln abzweigen - im Unterschied zu den Blättern, bei denen die Sekundärnerven unter stumpfen Winkeln vom Mittelnerv abzweigen (vgl. Taf. 13, Fig. 2).

Ich teile auch nicht die Ansicht von KOLAKOVSKY (in TAKHTAJAN 1982, S. 95), der *Quercus pseudorobur* KOVATS als Ausgangspunkt für viele neogene *Quercus* - Arten ansieht, genauso wie in noch mehr erweiterten Form von KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAJA (1965), die eine große Zahl, der von GAUDIN & STROZZI (1859) und MASSALONGO & SCARABELLI (1859) beschriebenen Arten ebenfalls zu *Quercus pseudorobur* KOVATS stellten. Es ist ebenfalls nicht zu entscheiden, ob die länglichen Blätter mit dem schwach gebuchtem Rand als junge Blätter einer der behandelten Arten aufzufassen sind. Während *Quercus pseudorobur* KOV. nicht mit unseren Blättern vereinigt werden sollte, finden sich in der Literatur zahlreiche Hinweise, die einen Vergleich unserer Blätter aus Willershausen mit anderen Blättern ermöglichen. In erster Stelle seien die Funde aus dem Massiv Mont-Dore erwähnt. BOULAY (1892, Taf. IV, V) nennt folgende gelappte Arten, die kaum zu unterscheiden sind: *Quercus senogalliensis* MASS., *Q. cardanii* MASS. und *Q. ruboroides* GAUD. Wenn wir von der Variabilität dieser Funde ausgehen und noch Blätter von *Q. sessiliflora* (BOULAY 1892, Taf. V, Fig. 1, 2) einbeziehen, finden wir einige Blätter, die wir mit der schlecht definierten Art von *Quercus pseudorobur* KOV. im Sinne der Synonymik bei KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAJA (1965) mit *Quercus ruboroides* GAUDIN in Verbindung setzen können. Dabei kann eine unterschiedliche Art entstehen, mit einerseits länglich ovalen bis länglichen Blattformen wie bei WALTHER & ZASTAWNIAK (1991, Fig. 8) und andererseits sehr breit länglichen bis breit elliptischen, gegebenenfalls rundlichen Blättern. Es ist wahrscheinlicher, dass in der Flora von Willershausen eher eine sehr variable *Quercus*-Art vorhanden gewesen ist, als dass mehrere Arten vorhanden wären.

Manche Blätter weisen Ähnlichkeiten zu *Quercus hartwissiana* Stev. (vgl. MENICKIJ 1984, Abb. 27) oder zu *Q. petraea* L. ex Liebl. subsp. *Iberica* (STEV.) KRASSILN. (MENICKIJ 1984, Abb. 25) auf. Bei allen diesen Beispielen wurden jedoch nie solche große (und vor allem breite) Blätter abgebildet, wie z. B. bei manchen Funden aus Willershausen vorkommen. Ebenso sind die Lappenenden tiefer eingeschnitten und der Winkel der Sekundärnerven größer. Wesentlich erscheint, dass alle die für einen Vergleich herangezogenen Arten auf das westasiatische Gebiet beschränkt sind (östlich von Kaspischen Meer).

***Quercus mohrae* sp. n.**

Abb. 15; Taf. 16, Fig. 1, 2, 3, 5

Holotypus: Taf. 16, Slg. Uni Göttingen, Fig. 1, IMGP, 52-31273 (38/159a).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.

Derivatio nominis: Nach Dr. B.Mohr benannt, die die Palynoflora von Willershausen bearbeitet hat.

Beschreibung: Längliche bis breit längliche, einfach gezähnte Blätter mit einer geraden Basis, allmählich in die Spitze endend. Die Sekundärnerven entspringen vom Mittelnerv unter stumpfen Winkeln (bei den schmalen Blättern bei 60°, bei den breiteren bei 70° bis unter fast senkrechten

Winkel im unteren Blatteil und enden in die niedrigen und dreieckigen Zähne, die sehr breit und groß sind). Die Zahnbuchten erscheinen abgerundet, die tertiären Anastomosen verlaufen ausgesprochen schräg zwischen den Sekundärnerven. Zwischen ihnen tritt ein polygonales Maschennetz auf.

Diagnosis: Leaf oblong, base auriculate, apex missing. Length longer than 7 cm, width 2.2-4.5 cm. Margin dentate with broadly triangular teeth. Venation craspedodromous in some specimens (see pl. 16, fig. 1a, 1b) the secondaries have a slightly undulate course and the tertiaries form meshes. Texture subcoriaceous.

Bemerkungen: Es liegen nur wenige Blätter mit einer äußerst charakteristischen Zähnung vor. Der Erhaltungszustand der Blätter weist darauf hin, dass es sich um Blätter von sehr derber Konsistenz handelt. Es lassen sich zwei Blatt-Typen unterscheiden: schmale und breitere. Obwohl Stachelspitzen nicht beobachtet werden konnten, lässt sich deren Existenz nicht ausschließen.

Die engsten Beziehungen scheinen zu den rezenten vorderasiatischen Arten *Quercus libani* OLIV. und *Q. trojana* WEBB. zu existierten (vgl. MENICKIJ 1984, Abb. 47, ROIRON 1979, Taf. IX, Fig. 2, 3), wobei sich beide Arten durch die unterschiedlich Zähnung und den Winkel der Sekundärnerven unterscheiden.

In seiner Textur und den ausgesprochenen dreieckigen Zähnen dürfte unsere Art *Quercus macedonica* A. D. C. aus Makedonien am nächsten stehen. KRÜSSMANN (1978, S. 111) fasst diese Art als ein Synonymum von *Quercus trojana* WEBB. auf.

Quercus castaneifolia C. A. MEY. mit teilweise sehr abgeflachten Zähnen bildet KRÜSSMANN (1978, Abb. 54) ab, während *Quercus libani* OLIV. und *Quercus regia* LINDL. als rezente Vergleichsart auch für die durchaus anders gestaltete Eiche *Quercus kuschukensis* KORNILOVA (1960) verwendet wurde. Die rezenten Blätter dieser Arten beweisen eher Unterschiede als beiderseitige Gemeinsamkeiten.

III.11. Betulaceae

REIMANN (in KRÄUSEL 1919) hat den Versuch unternommen, die Betulaceen und Ulmaceen des schlesischen Tertiärs ausführlich zu bearbeiten. Was die Unterscheidung der einzelnen Betulaceen-Gattungen anbelangt, erwähnte er, dass für die einzelnen Gattungen nur Normalformen bedeutsam sein können und "die Wahrscheinlichkeit, dass ein Blatt zu einer der Gattungen gehört, ist um so größer, je näher es der Normalform derselben kommt". Dies ist eine schwerwiegende Tatsache, die wir uns immer vor Augen halten müssen, wobei nicht in allen Fällen garantiert ist, dass fossile Blätter, die zu einer Betulaceen-Gattung gestellt werden, auch tatsächlich zu dieser Gattung gehören müssen.

Als solche "Normalformen" können die Birkenblätter mit dreieckiger bis eiförmig zugespitzter Umrissform genannt werden, im Unterschied zur Gattung *Carpinus*, die eher ovate bis elliptische Blätter hat und im Unterschied zur Gattung *Alnus*, bei der rundliche Blätter überwiegen. Die Gattung *Ostrya* unterscheidet sich von der Gattung *Carpinus* durch die unterschiedlichen Randverhältnisse. Die *Corylus*-Blätter sind relativ eindeutig erkennbar, wenn eine Lappenbildung am Blattrand vorhanden ist. Bei unseren vielgestaltigen Betulaceen und Corylaceen Blättern ist es nicht sehr schwierig, allmähliche Übergangsformen - ausgehend von den typischen Birkenblättern und endend bei typischen *Carpinus*- und *Alnus*-, und *Corylus*- Blättern zu finden.

Die deltoiden Blätter von *Betula hummelae* sp. n. (= *B. "prisca"* ETT. - Taf. 19, Fig. 7) und *Betula speciosa* RÉROLLE (Taf. 21, Fig. 9) bilden eine Endform einer morphologischen Reihe, die auch mit kleinen Blättern in Verbindung gebracht werden können (Taf. 21, Fig. 2, 3, 10, 11), wobei diese Blätter sowohl mit den rezenten Arten *Carpinus polyneura* FRANCH. und *C. betulus* L. sowie mit den Arten mit kleineren Blättern verglichen werden konnten. Solche kleinblättrigen Arten kommen vor allem bei *Carpinus orientalis* MILL., *C. tschonoskii* MAXIM. und *C. turczanovii* HANCE vor, die auch vor allem anhand deren Involucren Erwähnung fanden (vgl. BERGER 1953, STRAUS 1969a, GREGOR 1986) wogegen ein Nachweis nur anhand der Blätter immer sehr schwierig, ja gewöhnlich unmöglich ist. So kann das Blatt auf Taf. 21, Fig. 3 sowohl mit einem rezenten Blatt der

Art *Carpinus betulus* L. oder *C. orientalis* MILL. verglichen werden. Eine Entscheidung ist anhand eines fossilen oder rezenten Blattes nicht möglich. Es wäre anhand einer reicheren Population möglich diese Frage zu entscheiden, da im Durchschnitt bei *Carpinus betulus* L. viel größere Blätter als bei *C. orientalis* MILL. vorkommen. Unsere fossilen Blätter, wenn wir von den aktualistischen Prinzip ausgehen, könnten eher mit dem *Carpinus orientalis* MILL. verglichen werden, als mit der europäischen Hainbuche, was auch aus anderen Indizien hervorgeht.

Bei Blättern, abgebildet auf Taf. 21, Fig. 6, 7, ist es nicht möglich zu entscheiden, ob *Carpinus* oder *Betula*-Blätter vorliegen. Erst die schmalen Blätter (Taf. 20, Fig. 4, 6) gehören wieder zur Gattung *Carpinus* L., wobei wir jedoch auch nicht die Gattung *Ostrya* SCOP. ausscheiden können.

Alnus GÄRTNER

***Alnus* cf. *gaudinii* (HEER) KNOBLOCH et KVACEK**

Taf. 43, Fig. 1-7, Taf. 45, Fig. 1, 2

1859 *Rhamnus gaudini* HEER - HEER, S. 79, Taf. 124, Fig. 4-15, Taf. 125, Fig. 1, 7, 13.

1934 *Rhamnus gaudini* HEER - WEYLAND, S. 99, Taf. 19, Fig. 7, 8.

1976 *Alnus gaudinii* (HEER) comb. nov. - KNOBLOCH & KVACEK, S. 33-35, Taf. VI, Fig. 1, 3, Taf. VII, Fig. 1, 5, Taf. XIII, Fig. 4, Taf. XV, Fig. 1-4, 7, 8, 10, 11, 13, 15, 17, Taf. XVI, Fig. 1-5, Taf. XIX, Fig. 15, Taf. XX, Fig. 10, Abb. 11, 12.

1988 *Alnus gaudinii* (HEER) KNOBLOCH et KVACEK - MAI & WALTHER, S. 133, Abb. 48, Taf. XXIV, Fig. 1-15, Taf. XXXIII, Fig. 6-12.

1991 *Alnus gaudinii* (HEER) KNOBLOCH u. KVACEK - MAI & WALTHER, S. 65, Taf. 34, Fig. 5-7, Bild 5/11.

Weitere Synonyme s. KNOBLOCH & KVACEK (1976, S. 33), MAI & WALTHER (1988, S. 133).

Beschreibung: Blätter oval, Apex obtuse, Basis sehr schwach herzförmig bis abgerundet, 8-10 (meistens 9) Sekundärnerven, die in fein zugespitzte, kurze, haarfeine Zähne münden, wobei sie sich vor dem Rande meistens gabeln. Ihre Winkel betragen in der Mitte des Blattes 35-45°. Die Nerven, die von den Sekundärnerven abzweigen, enden meistens in die Zahnbuchten. Zwischen den Sekundärnerven verlaufen senkrecht oder schräg Tertiärnerven, die sich in einer feinen polygonalen Nervatur verlieren.

Bemerkungen: Schon HEER (1859) beschrieb anhand von mehreren Exemplaren *Rhamnus gaudini* HEER, die dann erneut von WEYLAND (1934) aus Kreuzau beschrieben wurde. *Alnus gaudinii* ist neben Vertretern der Gattungen *Castanea*, *Castanopsis* und *Daphnogene* die häufigste Gattung in der Grube Oder bei Wackersdorf (KNOBLOCH & KVACEK 1976). Sie gehört neben den Vertretern der Gattung *Fagus* auch zur häufigsten Gattung in Berga (MAI & WALTHER 1988, S. 211). Auch bei der Tonlinse K von Nieder-Drove bei Kreuzau macht die Art mit 53 Blättern neben *Cin-namomum scheuchzeri* (65 Blätter) den Hauptbestandteil aus, ähnlich wie in der Grube Oder bei Wackersdorf. Die sehr feinen Zähne, die auch bei zahlreichen unserer Blätter, sowie denen aus der Schweiz (HEER 1859) vorkommen, seien erneut betont. Die richtige Stellung dieser Blätter bei der Gattung *Alnus* wurde vom Verfasser nicht erkannt. Einen diesbezüglichen Hinweis verdankt er Herrn Kollegen Doz. Dr. Z. Kvacek (Prag), da der Verfasser diese Blätter als eine *Amelanchier* (?) - Art hielt, was vor allem durch die haarscharfen Zähne und andere morphologische Gegebenheiten betont wird (vgl. auch KRÜSSMANN 1976, Taf. 35).

***Alnus* sp. 2**

Taf. 22, Fig. 5, 6

1959 *Alnus* cf. *subcordata* C. A. MEY. - ANDREANSZKY, S. 83, Abb. 53.

Beschreibung: Blätter rundlich, in eine kurze (?) Spitze ausgezogen, Basis abgerundet. 8-9 gerade Sekundärnerven zweigen unter einem Winkel von 45-50° in dem doppelt gesägten Rand. Die Zähne sind niedrig, mit einer breiten Basis, beiderseitig ausgebaucht in eine kleine, etwas abgesetzte Spitze endend (zwischen 2 größeren Zähnen kommen in der Blattmitte 2-3 kleinere Zähne vor). Zwischen den Sekundärnerven verlaufen unterschiedlich schräg, meistens hin- und hergeschlängelte Tertiärnerven, zwischen denen am Negativabdruck ein vorzüglich erhaltenes, unterschiedlich gutes, polygonales Maschennetz sichtbar ist. Länge: 6,5 cm (7 mm ergänzt), Breite: 5 cm.

Bemerkungen: Die größten Beziehungen zwischen den fossilen Blättern auf Taf. 22, Fig. 5, 6 bestehen zu den rezenten Blättern von *Alnus subcordata* C. A. MEY., wie wir diese an rezenten Bäumen in Berlin-Dahlem sammeln konnten. Gleiche Blätter wurden auch von KRÜSSMANN (1976, Taf. 32, Fig. b) abgebildet. Die rezente Art ist nach KRÜSSMANN (1976, S. 146) am Kaukasus und in Persien verbreitet.

Die unter *Alnus* sp. 2 abgebildeten Blätter weisen beträchtliche Ähnlichkeiten mit den Blättern auf, die BOZUKOV & PALAMAREV (1992, Taf. 10, Fig. 1-3) aus dem Satovca-Graben der West-Rhodopen abbilden.

***Alnus* sp. 3**

Taf. 20, Fig. 1, 2 Taf. 23, Fig. 2 (aff.)

Bemerkungen: Ein schlecht erhaltenes fragmentarisches Blatt, das sich durch die lappenförmigen Zähne des Blattrandes auszeichnet und dadurch an manche rezente Erlenblätter erinnert, so vor allem auch an die Grau-Erle (*Alnus incana* (L.) MOENCH.), aber auch an außereuropäische Arten, wie *Alnus sinuata* (REGEL) RYDB. oder *A. hirsuta* (SPACH.) RUPR. var. *sibirica* (SPACH) SCHND. (vgl. KRÜSSMANN 1976, Taf. 31/d, 32/f, h).

***Alnus* sp. 4**

[= *Alnus* cf. *rotundata* GOEPP. vel *Alnus* cf. *alnoidea* (MENZEL) KNOBLOCH]

Taf. 19, Fig. 5-6, Taf. 22, Fig. 1, Taf. 24, Fig. 7, Taf. 25, Fig. 3.

(?) 1855 *Alnus rotundata* GOEPP. - GOEPPERT, S. 12, Taf. IV, Fig. 4.

(?) 1986a *Alnus alnoidea* (MENZEL) comb. nov. - KNOBLOCH, S. 24, Taf. 1, Fig. 1, Taf. 6, Fig. 1, Taf. 10, Fig. 6, 12, Taf. 12, Fig. 8(?), 9(9).

Bemerkungen: Ovale, rund 4,5 cm lange und 2,9-3,4 cm breite Blätter mit 7-10 Sekundärnerven, die am Ende gebogen und gegabelt sind. Der Rand ist doppelt gezähnt und die Zähne treten wenig hervor. Manche Zähne sind kaum sichtbar (vgl. z. B. Taf. 19, Fig. 5, 6), andere sind hervortretend (vgl. Taf. 22, Fig. 1).

***Alnus* sp. 2 vel cf. *Corylus* sp.**

Taf. 19, Fig. 1

Beschreibung: Blatt oval, doppelt gezähnt in eine etwas abgesetzte Spitze auslaufend und in einer schwach herzförmigen Basis endend. Die 10 relativ gerade verlaufenden Sekundärnerven zweigen vom Mittelnerv in der Mitte unter einem Winkel von 30-40° ab und enden in den etwas ausgebauchten dreieckigen Zähnen des Blattrandes. Zwischen 2 Sekundärnerven befinden sich 3-5 Zähne, von denen manche noch ein kleines Zähnchen aufweisen. Senkrecht zu den Sekundärnerven verlaufen nicht dichte Tertiärnerven. Die Zähne werden von Abzweigungen auf der unteren Seiten der Enden der Sekundärnerven innerviert. Die größte Breite liegt in der Mitte des Blattes. Länge (ohne Stiel): 11,3 cm, größte Breite: 6,3 cm.

Bemerkungen: Ein nur halb so großes Blatt bilden LAURENT & MARTY (1908) als *Corylus avellana* L. foss. ab.

Bei dieser Art kann auch eine Zugehörigkeit zur Gattung *Alnus* nicht ausgeschlossen werden, denn auch bei dieser Gattung können ähnlich gestaltete Blätter vorkommen. Diese Blätter sind jedoch in der unteren Blatthälfte mehr abgerundet (bei unserem Blatt ist die untere Blatthälfte der Basis deutlich verschmälert - vgl. die rezenten Arten *Alnus subcordata* C. A. MEY. (Kaukasus, Iran), *A. sinuata* (REGEL) RYDB. (N-Amerika), jedoch mit abgerundeter Basis. Eine ähnliche Basis (wiederum jedoch nicht herzförmig wie bei unserer Art) und mit einer größeren Zähnung weist die variable rezente *Alnus spaethii* CALL. [= *A. japonica* (THUNB.) STEUD. X, *A. subcordata* C. A. MEY] auf.

Blätter der Gattung *Corylus* L. haben im Durchschnitt breitere Blätter, was bei diesem Blatt eher auf die Zugehörigkeit zu *Alnus* GAERTN. hinweisen würde.

Betula LINNÉ

***Betula hummelae* sp. n.**

Taf. 19, Fig. 7, Taf. 26, Fig. 7

1990 *Betula prisca* ETT. (Birke). - KNOBLOCH, S. 268. Abb. auf S. 268.

Holotypus: Taf. 19, Fig. 7, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31283 (21916).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Blätter ovat, mit runder bis ganz schwach herzförmiger Basis, in eine ausgezogene Spitze endend. Durchschnittliche Größe etwa: Länge 5-7 cm (meist 5,5 cm), 5 x 2,5 cm (ohne Stiel). Breite 2,5 - 4,0 cm. Die meisten der 8 Sekundärnerven entzweigen unter einem Winkel von etwa 30-45°, verlaufen gerade in die "Haupt"-Zähne des Blattrandes, die von 1-3 kleinen Zähnen begleitet werden.

Diagnosis: Leaves ovate, bases rounded or slightly cordate, apex acuminate. Length 5-7 cm (mostly 5.5 cm), width 2.5-4 cm. Margin doubly serrate, each larger tooth with two smaller teeth. Venation pinnate, craspedodromous. Secondary veins 8 per side, departing at an angle of 30-45°, straight to the teeth.

Bemerkungen: HUMMEL (1991a) stellte die hier als neue Art *Betula hummelae* n. sp. beschriebenen Blätter, die früher als *Betula prisca* ETT. bekannt waren, zu drei verschiedenen Arten: *Alnus julianaeformis* (STERNB.) KVACEK et HOLY, *Betula subpubescens* GOEPPERT und *Carpinus grandis* UNGER emend. HEER. *Betula subpubescens* GOEPP. unterscheidet sich von den hier beschriebenen Blättern durch die keilförmige Basis, wobei *Betula hummelae* sp. n. eine abgerundete oder schwach herzförmige Basis besitzt (vgl. auch KNOBLOCH 1986a, Taf. 10, Fig. 11, Taf. 12, Fig. 6 - *Betula subpubescens* GOEPP.). Die Blätter, die als *Betula* cf. *subpubescens* GOEPP. aus Willershausen angeführt werden, unterscheiden sich nur durch eine geringfügig keilförmige Basis, die auch im Extrem zu *Betula hummelae* sp. n. gestellt werden könnten. Ein ähnliches Verhältnis treffen wir bei den Blättern von *Betula speciosa* RÉROLLE (1884-5) an, die nach der alten Auffassung wiederum in manchen Fällen für große Blätter von *Betula "prisca"* ETT. gehalten werden könnten (vgl. Taf. 4, Fig. 1). Diese Blätter wurden früher als *Betula macrophylla* (GOEPP.) HEER behandelt. Ähnliche Blätter von *Carpinus grandis* UNG. emend. HEER unterscheiden sich durch morphologische Gegebenheiten (ovale Form, nicht abgesetzte Blattspitze, höhere Anzahl der Sekundärnerven).

***Betula insignis* GAUDIN**

Taf. 18, Fig. 1-4, Taf. 23, Fig. 1, 3, Taf. 24, Fig. 4, Taf. 28, Fig. 4

1858 *Betula insignis* GAUDIN. - GAUDIN & STROZZI, S. 39, Taf. X, Fig. 1, 2.

1892 *Alnus insignis* N. BOULAY. - N. BOULAY, S. 54-55, Taf. 2, Fig. 1-3, ?4.

1977 Großblättriges *Betula*-Blatt. - STRAUS, S. 70, Taf. I, Fig. 17. WILLERSHAUSEN.

- 1978 Großblättrige Birke. - STRAUS, S. 127. Unnummerierte Abbildung. WILLERSHAUSEN.
 1979 Birkenblatt (*Betula*). - MUNDLOS, Abb. auf S. 192. WILLERSHAUSEN.
 1979 *Betula pseudoluminifera* GIV. - GIVULESCU, S. 82-83, Taf. X, Fig. 1-5, Taf. XI, Fig. 14.
 1984a *Betula pseudoluminifera*. - GIVULESCU, Taf. II, Fig. 2.
 1984b *Betula pseudoluminifera*. - GIVULESCU, Taf. V, Fig. 1.
 1986 *Betula insignis* GAUDIN. - KNOBLOCH & VELITZELOS, S. 12-13, Taf. 7, Fig. 1-4.
 1990 *Betula pseudoluminifera* GIVULESCU (= *B. insignis* GAUDIN). - KNOBLOCH, S. 268.
 1991 *Betula* sp. - ROIRON, S. 176, Taf. 1, Fig. 12-13, Taf. 2, Fig. 1.

Beschreibung: Blätter von eirunder bis sehr breit eirunder Umrißform, mit schwach herzförmiger, abgerundeter oder abgestutzter Basis, allmählich in eine ausgezogene Spitze auslaufend. Die Sekundärnerven sind vorwiegend vollkommen gerade und verlaufen in einen sehr charakteristisch gezähnten (gefransten) Blattrand, da die Zähne zugespitzt lang sind und vorwiegend zur Spitze konvergieren. Das kleinste Blatt erreicht eine Größe von 4,5 x 4,3 cm, das größte 11,5 x 7,3 cm.

Bemerkungen: Diese wenig bekannte Art behandelte der Verfasser ausführlich an anderer Stelle (KNOBLOCH & VELITZELOS 1986). Wesentlich erscheint, dass sie bisher nur aus jüngsttertiären Ablagerungen Rumäniens, Griechenlands, Südfrankreichs und Italiens erwähnt wurde.

Der von mir früher benutzte Name *Betula insignis* GAUDIN (siehe KNOBLOCH in KNOBLOCH & VELITZELOS 1986, S. 12-13) darf nicht benutzt werden, obwohl eine gleichlautende rezente Art existiert, nämlich *Betula insignis* FRANCHET., 1899.

Zu dem Rezentvergleich sei bemerkt, dass *Betula maximoviczii* REGEL (auch *B. maximovicziana* REGEL geschrieben), eine tief herzförmige Basis, eine dichtere Tertiärnervatur und ähnlich ausgefrante Blätter wie bei der fossilen Art besitzt (wogegen *Alnus maximoviczii* CALL. eine etwas zur Keilförmigkeit neigende Basis aufweist, keine so langen Fransen am Rand hat und keine so dichte Tertiärnervatur, wie die fossile Art besitzt).

Eine Zuordnung zur Gattung *Alnus* anhand eines Vergleiches mit der rezenten *Alnus viridis* DC., wie er von BOULAY (1892, S. 54) erwogen wurde, ist nicht zutreffend, da bei dieser rezenten Art keine so großen und langen Fransen vorkommen.

In der letzten Zeit veröffentlichte ROIRON (1991, Taf. 1, Fig. 12, 13, Taf. 2, Fig. 1) Blätter dieser Art aus Murat (Cantal) als *Betula* sp., die nach diesem Autor der rezenten *Betula utilis* D. DON. (Himalaya, China) und *Betula medwediewii* REGEL (Kaukasus) ähneln. Da bei den erwähnten zwei rezenten Arten kein ausgefranter Blattrand vorkommt, scheint mir ein Hinweis auf diese rezenten Arten nicht angebracht zu sein.

Weitere Arten, die gegebenenfalls Beziehungen zur besprochenen Art aufweisen, führt KNOBLOCH (in KNOBLOCH & VELITZELOS 1986, S. 12-13) an.

Die Art *Betula pseudoluminifera* GIV. ist auch aus dem japanischen Tertiär oder aus dem Fernen Osten unter verschiedenen Namen bekannt, so z. B. als *Betula oobae* SUZUKI aus dem Untermiozän von Sachalin (FOTJANOVA 1988, Taf. XV, Fig. 2-4 und Abb. 44/5, 45/8, 46/5), oder werden bei größeren Blättern als *Betula miomaximowicziana* ENDO angeführt (siehe FOTJANOVA 1988, Taf. XV, Fig. 7, Abb. 46/1).

Es ist wenig einleuchtend, warum so gut erhaltene Blätter, wie die von ROIRON (1991, Taf. 1, Fig. 12, 13, Taf. 2, Fig. 1) nur als *Betula* sp. behandelt wurden. Andererseits bildet der gleiche Autor ein mehr fragmentarisches Blatt (Taf. 1, Fig. 8 bei ROIRON) als *Alnus glutinosa* GAERTN. ab. Das bei ROIRON (1991, Taf. 2, Fig. 1) abgebildete Blatt von *Betula* sp. zeigt Sekundärnerven dessen Spitzen den Blattrand überragen oder grannenartig verlängert sind und sich dadurch von anderen bei ROIRON (1991) erwähnten rezenten *Betula*-Arten grundsätzlich unterscheidet. Hier erscheint die Zuordnung zu *Betula pseudoluminifera* GIVULESCU als gerechtfertigt. Während bei dem erwähnten Blatt (ROIRON 1991, Taf. 2, Fig. 1) die grannenförmigen Verlängerungen der Sekundärnerven eine Stellung bei *Betula pseudoluminifera* GIV. außer Zweifel setzen, ist dies bei den übrigen zwei Blättern (Taf. 1, Fig. 12-13) nicht so eindeutig der Fall. Nach Ansicht des Verfassers sind diese angedeutet, was jedoch eine Ähnlichkeit mit anderen rezenten Birkenblättern nicht ausschließt.

Es ist interessant zu erwähnen, dass Blätter, die STRAUS (1978, S. 127) als "Großblättrige Birke" abbildete, in seiner zusammenfassenden Darstellung der Willershausener Flora fehlen (STRAUS 1992).

Manche kleineren Blätter haben weniger deutliche fransenförmige Zähne und weisen daher auch Beziehungen zu *Betula speciosa* RÉROLLE auf. Ein solches Blatt wird als *Betula* cf. *speciosa* RÉROLLE vel *Betula* cf. *pseudoluminifera* GIVULESCU bezeichnet (Taf. 26, Fig. 5), da eine eindeutige Stellung nicht möglich ist.

***Betula speciosa* RÉROLLE**

Taf. 21, Fig. 9, Taf. 27, Fig. 9

1855 *Alnus macrophylla* m. - GOEPPERT, S. 12, Taf. 4, Fig. 6, Taf. 5, Fig. 1.

1868 *Betula macrophylla* (GOEPP.) HEER. - HEER, S. 146.

1884-5 *Betula speciosa*, Nova sp. - RÉROLLE, S. 23-27, Taf. IV, Fig. 1.

1936 *Betula dubiosa* HOLLICK. - HOLLICK, S. 192.

Beschreibung: Blätter im Umriss schmal eiförmig bis eiförmig, Blattgrund abgerundet bis schwach keilförmig abgerundet, ganz selten schwach herzförmig, allmählich in eine kurze Spitze ausgezogen, wobei diese gewöhnlich ein wenig eingeschnürt ist. Blattrand doppelt gesägt. Sekundärnerven gerade oder etwas durchgebogen. Ihre Anzahl beträgt 7-8(9) mit relativ großen Abständen (4-6 mm in der Blattmitte und Winkeln von 35-40°). Die Tertiärnervatur bildet senkrecht oder mäßig schräg orientierte Anastomosen zwischen den Sekundärnerven, zwischen denen mitunter eine sehr ausgeprägte polygonale Quartärnervatur sichtbar ist. Die Blattgröße scheint relativ konstant zu sein und beträgt ohne Stiel 4,6 x 2,5 cm bis 5,5 x 3,6 cm (8,8 x 4,9 cm). Die größte Breite liegt im unteren Drittel bis maximal in der Mitte.

Bemerkungen: Die Beschreibung unseres Materials entspricht der Abbildung des ehemaligen Lectotypus von *Betula prisca* bei ETTINGSHAUSEN (1851), der heute zur Gattung *Alnus* L. gehört. Als wesentlich erscheinen mir für diese Art, die ein wenig eingeschnürte Spitze, die geringe Anzahl der Sekundärnerven und deren großen Zwischenabstände. Demgegenüber weisen andere *Betula*-Blätter aus Willershausen eine unterschiedliche Blattform, eine höhere Anzahl der Sekundärnerven oder eine herzförmige Basis auf.

Alnus macrophylla GOEPP. wurde zu Recht durch HEER (1868, S. 146) zur Gattung *Betula* gestellt, wobei übersehen wurde, dass ETTINGSHAUSEN (1852) aus Wildshut das Epitheton *macrophylla* als ein Homonymum für andere Zwecke verwendete. Deswegen schlug HOLLICK (1936, S. 192) für das Epitheton von GOEPPERT den neuen Namen *Betula dubiosa* Hollick vor. Hier wiederum blieb unbeachtet, dass der ältere Namen *Betula speciosa* RÉROLLE (1884-85) für diese Reste ist. Dieser Artnamen könnte auch für *Betula prisca* aus Willershausen benutzt werden, wenn nicht für diese Art weniger Sekundärnerven und kleinere Dimensionen wesentliche Unterscheidungsmerkmale wären.

Als ich (vgl. KNOBLOCH 1990a, S. 268 nebst Abbildung) in einer populärwissenschaftlichen Abhandlung über die Willershausener Blätter schrieb "Die Gattung *Betula* (Birke) ist sicher belegt mit *B. prisca* ETT.", war mir nicht bewusst, dass HUMMEL (1991a) *Betula prisca* ETT. im Sinne von ETTINGSHAUSEN (1851) zum Teil einerseits *Betula subpubescens* GOEPP. und andererseits (der Fund aus Bílina) *Alnus julianaeformis* (STERNB.) KVACEK & HOLY entspricht (HUMMEL 1991a). Mit gutem Gewissen wurde daher als Lectotypus von *Betula prisca* ETT. durch BUDANTSEV in TAKHTAJAN et al. 1982, S. 139, Taf. 82, Fig. 3) ein "*Alnus*"-Blatt in der untermiozänen Flora von Brezanky (Brestany, Preschen) bestimmt. Dieses Beispiel zeigt stellvertretend wieder, wie notwendig es ist, vom Typenmaterial auszugehen, denn auch heute müsste man das Blatt aus Brezanky anhand der Zeichnung (und der Zähnung) als ein Birkenblatt erklären. Die Zähnung ist im Gegensatz zur Zähnung des Blattrandes, bei den fossilen Erlenblättern von *Alnus julianaeformis* durchaus unterschiedlich und entspricht nicht der Zähnung eines Erlenblattes [vgl. dazu die Abbil-

dung des Lectotypus von *Alnus julianaeformis* = *Alnus feroniae* (UNG.) CZECHOTT (bei TAKHTAJAN et al. 1982, Taf. 86, Fig. 4, KVACEK & HOLY 1974, Taf. I-II)].

Ich möchte daher erneut unterstreichen, dass die hier als *Betula speciosa* RÉROLLE abgebildeten Blätter nach meiner Meinung wirklich zu einer Birke zu stellen sind. Die Stellung bei der Birke geht vor allem aus der Form hervor, die sich durch ein Dreieck umschreiben lässt, aus der etwas eingeschnürten Spitze und der doppelten Zähnung des Blattrandes. Ein bestimmter Teil der bisher sehr zahlreichen als *Betula prisca* ETT. beschriebenen Blättern sind echte Birkenblätter. Die meisten gehören jedoch nicht zu *Betula prisca* ETT. (zusammenfassend siehe NAGEL 1916, S. 84-87). Besonders sei dies bei den Blättern unterstrichen, die der Verfasser (KNOBLOCH 1961) aus dem Mitteloligozän des Hrazeny (Pirskenberges) in Nordböhmen beschrieb und die in ihrer Randausbildung von den Blättern aus Willershausen unterschiedlich sind. Wenn wir allerdings die Variabilität verschiedener sog. *Betula speciosa* - Blätter untersuchen, kommen wir bald in Verlegenheit. Bei den hier nicht abgebildeten Blättern stellen wir alsbald fest, dass solche Blätter Merkmale unserer oligozänen Birkenfunde annehmen. Bei solchen Fällen gerät natürlich auch die Möglichkeit der artlichen Bestimmung ins Schwanken. Fraglich sind auch die Formen, bei denen die Basis beiderseitig abgessägt ist und so an *Betula subpubescens* GOEPPERT (1855, Taf. III, Fig. 9, vgl. auch KNOBLOCH 1986a, Taf. 12, Fig. 1-6, 13) erinnern oder an größere Blätter denken lassen, für die sich der Name *Betula macrophylla* (GOEPP.) HEER eingebürgert hat.

Die sehr große Variabilität der einzelnen fossilen *Betula* "Arten" macht es leicht subjektiv, viele Arten zusammenzuziehen bzw. auseinanderzuhalten. So erscheinen bei großzügiger Auslegung keine großen Unterschiede zwischen der Art aus Willershausen und den Blättern, die MENZEL (1906, Taf. 3, Fig. 1-2, Taf. 8, Fig. 8-9) als *Betula prisca* ETT. aus der Niederlausitz beschrieben hat. Die Auslegung sollte allerdings nicht so weit gehen, bei *Betula subpubescens* GOEPP. von einer "keilförmigen Basis mit einem zahnlosen Blattrand" zu sprechen um dann das Gegenteil abzubilden (vgl. MENZEL 1906, S. 36, Taf. 2, Fig. 6b, 18). Die keilförmige Basis scheint nicht nur bei der Abbildung des Holotypus von *Betula subpubescens* GOEPP. ein wesentliches Merkmal darzustellen, sondern es scheint auch bei anderen Funden maßgeblich entwickelt gewesen zu sein (vgl. HUMMEL 1991b, Taf. 7, Fig. 2-4, KNOBLOCH 1986a, Taf. 12, Fig. 5, 6).

Nach meinen taxonomischen Vorstellungen, müssten die Figuren 3 und 4 bei GRANGEON (1958) zu *Betula subpubescens* GOEPP. (wie angeführt) gehören, wogegen die Figuren 1-2 zu einer anderen Art zu stellen sein. Zur behandelten Art steht auch *Betula macrophylla* (GOEPP.) HEER nahe, unterscheidet sich aber in der großen Breite im unteren Drittel.

Soweit man sich auf Abbildungen verlassen kann und nicht viele ältere Funde übersehen wurden, lassen sich die Reste aus Willershausen mit dem als Lectotypus für *Betula speciosa* RÉROLLE (1984-5, Taf. IV, Fig. 1, non Fig. 2, 3) zu einem bestimmten Blatt, vergleichen.

Es überrascht, dass STRAUS (1992) in seiner Zusammenfassung der Flora von Willershausen die Gattung *Betula* überhaupt nicht erwähnt.

***Betula* cf. *subpubescens* GOEPPERT**

Taf. 21, Fig. 8, Taf. 22, Fig. 4, Taf. 28, Fig. 3.

1855 *Betula subpubescens* m. - GOEPPERT, S. 11, Taf. III, Fig. 9.

Bemerkungen: Bei dem untersuchten Material aus Willershausen treten keine so ausgesprochen keilförmigen Basen auf, wie beim Holotypus von GOEPPERT (1855). Die Blatt-Basen des hier abgebildeten Materials sind wenig keilförmig, jedoch auch nicht ausgesprochen abgerundet wie bei *Betula hummelae* sp. n. (vgl. Taf. 19, Fig. 7).

***Betula* sp. 1**

Taf. 24, Fig. 6, 8

Beschreibung: Ovale, 3,6 - 4,2 cm lange und 2,8 cm breite Blätter mit 7-9 geraden Sekundärnerven, von denen sich auf der unteren Seite Nerven abspalten, die die verschiedenen grossen, hin- und hergebogenen Nerven innervieren. Die Zähne sind verhältnismässig groß, vorn etwas ausgezogen und hin- und hergebogen. Die Zahl der deutlich sichtbaren Sekundärnerven ist geringer als bei anderen Formen.

cf. *Betula* sp. 2

Taf. 21, Fig. 1, 5, Taf. 24, Fig. 5

Bemerkungen: Für diese Form sind die rund 10 Sekundärnerven typisch (davon 8-9 sehr gut sichtbar), die bereits mit blossen Augen sehr gut sichtbar sind. Der Blattrand ist einfach bis doppelt gesägt, die Basis der wahrscheinlich terminal angeordneten Blätter keilförmig (Taf. 28, Fig. 1, 1a), und die Basis herzförmig (Taf. 21, Fig. 5).

Nach SCHNEIDER (1906) sollen bei der Gattung *Carpinus* keine Blätter mit einer keilförmigen Basis vorkommen - also müsste das Blatt auf Taf. 21, Fig. 1, zur Gattung *Betula* gehören. In diesem Falle wäre es kein typisches *Betula*-Blatt, was auch von einem weiteren Blatt behauptet werden könnte (Taf. 21, Fig. 2, 2a). Auch das schöne von Herrn Kelber gesammelte Blatt dürfte eher ein *Betula*-Blatt sein (vgl. Taf. 28, Fig. 2, 2a).

cf. *Betula* sp. 3

Taf. 21, Fig. 6, 7

Beschreibung: Blätter schmal eiförmig, doppelt gesägt, Basis sehr schwach herzförmig, 7-9 sehr gut sichtbare Sekundärnerven vorhanden.

cf. *Betula* sp. 4

Taf. 21, Fig. 2

Beschreibung: Ein schmal eiförmiges Blatt mit einem einfach gesägtem Rand und einer abgerundeten Basis. 13 Sekundärnerven (die weniger gut sichtbaren und kurzen in der Spitze wurden mitgerechnet) verlaufen gerade und krümmen sich nur unter einem Winkel von 45° an den Enden. Alle Zähne haben eine punktförmige Verdickung an ihren Spitzen (? Drüsenreste). Die tertiären Nerven sind sehr gut sichtbar und bilden meistens gespaltene Anastomosen und polygonale Maschen in denen noch andeutungsweise quartäre Nervillen sichtbar sind.

Bemerkungen: Durch die punktförmigen Verdickungen der Zähne charakteristisch und von anderen Formen zu unterscheiden.

cf. *Betula* sp. 5

Taf. 24, Fig. 1

Bemerkungen: Unter dieser Bezeichnung fassen wir Betulaceen-Blätter zusammen, die zu keinen der definierten Taxa gestellt werden können.

III.12. *Corylaceae*

Corylus LINNÉ

Fossile *Corylus*-Reste scheinen im europäischen Tertiär zu den Seltenheiten gehören. Die Früchte sind leicht erkennbar und etwas häufiger (vgl. eine diesbezügliche Zusammenstellungen oder Mitteilungen in MENZEL 1906 und MÄDLER 1939). Auch STRAUS (1969a, Taf. 29, Fig. 24) bildet eine schlecht erhaltene Nuß aus Willershausen ab. Die Bearbeiter der Früchte aus dem europäischen Tertiär kommen im wesentlichen zu dem Schluß, dass die mit der rezenten *Corylus avellana* L. zu

vergleichen sind. Dies wäre insofern begründet, da es sich um eine Art handelt, die in ganz Europa bis nach Armenien im Osten verbreitet ist.

Die fossilen Blätter werden meistens als *Corylus MacQuarrii* FORBES bezeichnet, wobei zu dieser Art verschiedenste Reste gestellt wurden, die z. T. überhaupt nicht zur Gattung *Corylus* gehören. Manche Autoren beweisen zwar die wahrscheinliche Existenz der Gattung *Corylus*, so GIVULESCU & GHIURCA (1969) mit *Corylus* cf. *avellana* L. Eine weitere und neue Art - *Corylus minima* - wurde von letzteren Autoren so schlecht dokumentiert, dass sie für jegliche Vergleichsstudien ungeeignet ist. Auch die neuzeitige Zusammenstellung der *Corylus*-Reste aus der ehemaligen UdSSR (TAKHTAJAN et al. 1982) lieferte zwar 9 Arten, von denen jedoch mindestens vier auch eine andere systematische Stellung nicht ausschließen.

Bei den fossilen Funden aus Willershausen lassen sich insbesondere Unterschiede im Verlauf der tertiären Nervatur erkennen, die mitunter sehr dicht sein kann und waagrecht zum Mittelnerv verläuft (vgl. Taf. 25, Fig. 2, 2a). Dies steht im Unterschied zu anderen Blättern, bei denen sie eher schräg zwischen den Sekundärnerven verläuft und weniger dicht ist. Zum Blatt auf Taf. 25, Fig. 2 sei weiter erwähnt, daß der unterschiedliche Verlauf der Tertiärnervatur in der rechten und linken Blattseite durch die unterschiedliche Deformation des Blattes hervorgerufen ist. Weitere Unterschiede bestehen in den Endungen der Sekundärnerven mit der verschieden ausgebildeten Lamina und dem Rand (doppelt gesägter Rand, unterschiedliche Form der Zähne). Im Zusammenhang mit dem Nervenverlauf des rezenten *Corylus avellana* L. (vgl. z. B. LAURENT & MARTY 1908, Taf. 3, Fig. 4 - Niac) muss insbesondere auf die etwas unterschiedliche Tertiärnervatur hingewiesen werden.

***Corylus avellana* L. fossilis**

Taf. 5, Fig. 10, Taf. 19, Fig. 2, 3, Taf. 22, Fig. 10, Taf. 23, Fig. 4, Taf. 25, Fig. 1, 2, 5

1990 *Corylus avellana* L. foss. (Gemeine Haselnuß). - KNOBLOCH, S. 268, 273 (Foto). WILERSHAUSEN.

Beschreibung: Ein verkehrt eiförmiges Blatt (vgl. Taf. 23, Fig. 4), das einerseits in einer lang ausgezogenen Spitze endet, andererseits in eine herzförmige Basis ausläuft. Der Rand ist meistens einfach (seltener doppelt) gezähnt, die Seiten der dreieckigen Zähne sind meistens ausgebaucht. Die Sekundärnerven verlaufen schnurgerade unter spitzen Winkeln in die Zähne der schwach gelappten gezähnten Blattränder.

Bemerkungen: Dieses, durch bestimmte morphologische Gegebenheiten ausgezeichnete Blatt fällt ein wenig aus der Reihe der Variabilität von *Corylus avellana* L., ist jedoch nicht soweit vom Blatt auf Taf. 19, Fig. 2 verschieden, dass man von einer anderen Art sprechen könnte. Ebenfalls das auf Taf. 5, Fig. 10, 10a abgebildete Blatt stellt ein junges Blatt dar, das in der Literatur auch unter *Corylus insignis* HEER bekannt ist (z. B. MENZEL 1906, Taf. II, Fig. 7, 11, 12). Dieser Blatt-Typus wird auch mit der Gattung *Alnus* in Verbindung gebracht.

Ähnlich wie bei anderen Gattungen, scheinen die fossilen Blätter einer Art anzugehören, die sehr nahe Beziehungen zur europäischen Gemeinen Haselnuss aufweist (KNOBLOCH 1990b, S. 273). Große Schwierigkeiten entstehen bei dem Vergleich von erlenartigen Haselnussblättern, wie es z. B. *Alnus subcordata* C. A. MEY. darstellen (siehe KRÜSSMANN 1976, Taf. 32/b) und die unter *Alnus* sp. 2 vel *Corylus* sp. abgehandelten fossilen Blätter.

Carpinus LINNÉ

***Carpinus cuspidens* (SAPORTA) KOLAKOVSKY**

Taf. 10, Fig. 7. Taf. 20, Fig. 3, 4, 6, Taf. 22, Fig. 3, Taf. 25, Fig. 6

1855 *Carpinus ostryoides* G. - GOEPPERT, S. 19, Taf. IV, Fig. 7-10.

1865 *Betula cuspidens* SAP. - SAPORTA, S. 107, Taf. 6, Fig. 1.

- (?)1892 *Ostrya atlantidis* UNG. - SAPORTA, S. 58-59, Taf. XV, Fig. 7-12.
 (?)1892 *Carpinus heerii* ETT. - SAPORTA, S. 56-57, Taf. XV, Fig. 1-5, Taf. XX, Fig. 11.
 1955 *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. - KOLAKOVSKY, S. 232, Taf. 4, Fig. 8.
 1957 *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. - KOLAKOVSKY, S. 253, Taf. 7, Fig. 6.
 (?)1964 *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. - KOLAKOVSKY, S. 63, Taf. 18, Fig. 7-9, Taf. 19, Fig. 1.
 1982 *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. - TAKHTAJAN et al., S. 162, Taf. 97, Fig. 2, 4, 6, Abb. 27/1- 3.

Beschreibung: Blätter schmal lanzettlich, schlank, allmählich in eine Spitze verjüngt, Blattgrund keilförmig oder abgerundet-keilförmig, Blattrand doppelt gesägt, zwischen den etwas größeren Zähnen, in die die Sekundärnerven münden, meistens 2 (selten 3) kleinere, scharf zugespitzte Zähnen sichtbar. Sekundärnerven gerade, in der Zahl von 9-11, höchstens die untersten oder obersten etwas gebogen, unter spitzen Winkeln (rund 30°) vom Hauptnerv abzweigend. Tertiärnervatur sehr dicht (mäßig schräg zwischen den Sekundärnerven verlaufende Anastomosen). Quartärnervatur fein-polygonal. Größe: 4,5 x 1,4 cm bis 9,0 x 3,8 cm. Durchschnittliche Größe 6,5 x 2,1 cm.

Bemerkungen: *Carpinus ostryoides* GOEPPERT (1855) unterscheidet sich von den hier behandelten Resten von *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. durch die größere Breite und die feineren Zähne.

Carpinus cuspidens (SAPORTA) KOLAKOVSKY wurde anhand eines schmal elliptischen bis elliptischen Blattes und kleinen Samen aus Armissan von SAPORTA (1865, Taf. VI, Fig. 1) als *Betula cuspidens* SAP. beschrieben. Vor und nach der Beschreibung dieser Art, wurde eine Menge weiterer Arten beschrieben, die ihr mehr oder minder ähneln. Ein typisches Beispiel ist z. B. *Ostrya atlantidis* UNG., wo eine Stellung bei der Gattung *Ostrya* SCOPOLI meistens durch die charakteristischen Involucren belegt ist (wie z. B. in Kundratice, siehe ENGELHARDT 1885, Taf. 3(X), Fig. 3-8). Diese Involucren werden durch Blätter mit einer sehr typischen Zähnung begleitet (vgl. ENGELHARDT 1885, Taf. 3/X, Fig. 23-29). Vergleichbare Involucren fehlen in Willershausen vollkommen (siehe STRAUS 1969a) und auch unsere Blätter weisen vergleichbare wimperige Zähne auf.

Für *Carpinus cuspidens* (SAPORTA) KOLAKOVSKY, sei noch erwähnt, daß diese, sich von der ähnlich benannten *Carpinus cuspidata* SAPORTA (1863) nur wenig unterscheidet. Während für *C. cuspidens* auch eine Stellung bei der Gattung *Ostrya* SCOPOLI möglich erscheint, wäre für *cuspidata* auch eine Stellung bei *Carpinus ostryodes* GOEPP. oder *Carpinus grandis* UNG. emend. HEER denkbar.

Bei den rezenten *Carpinus*-Blättern wurde keine Art gefunden, die sich mit unseren fossilen Blättern gut vergleichen liesse.

Mit der Art *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. sind einige prinzipielle Fragen der Tertiärpaläobotanik verbunden, die kurz erwähnt werden müssen.

Obwohl angenommen wird, daß Arten aus dem Oligozän nicht bis in das Pliozän überleben sollten, nehme ich an, dass dies dennoch möglich war, wenngleich, das anhand der Blätter nicht so leicht, als bei Früchten und Samen nachweisbar ist. Daß einige Arten diese Zeitspanne überdauern konnten, belegen solche eindeutige Arten wie *Comptonia acutiloba*, *Cercidiphyllum crenatum* oder *Engelhardia orsbergensis*.

Schwieriger ist jedoch die Frage zu beantworten, inwieweit man von gleichen Arten sprechen kann. Hier geht es um das Problem, daß die unterschiedlichen Autoren Blätter durch bestimmte morphologische Merkmale bei seinen dem Alter und der Morphologie unterschiedlichen Blättern ergänzt, bis beim dritten oder vierten Autor ganz andere Arten "entstehen". Wenn wir bei der *Betula cuspidens* SAPORTA (1865) anhand der einzigen Originalabbildung entscheiden, so können wir zu der Art schlankere Blätter aus Willershausen stellen, genauso wie KOLAKOVSKY (1964, Taf. 18, Fig. 7-9, Taf. 19, Fig. 1) dazu beträchtlich breitere Blätter stellte (wogegen er die schlankeren als eine neue Art *Carpinus uniserrata* (KOL.) RAT. bezeichnete; vgl. KOLAKOVSKY 1964, Taf. 19, Fig.

7-14). *C. uniserrata* würde ich eher mit *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK. vereinigen, was ja auch schon einmal geschehen war (vgl. KOLAKOVSKY 1954, Taf. 4, Fig. 6-7).

SAPORTA (1892) bildet schlankere Blätter mit einer keilförmigeren und weniger dichten und etwas unterschiedlich verlaufenden Tertiärnervatur als *Ostrya atlantidis* UNG. und breitere (sowie im Durchschnitt größere) Blätter mit einer dichteren Tertiärnervatur und abgerundeten bis schwach herzförmigen Basis als *Carpinus heerii* ETT. aus dem Untermiozän von Manosque ab. Die Willershausener Blätter weisen im Vergleich zu der Abbildungen von SAPORTA (1892) in der Blattform größere Beziehungen zu *Ostrya atlantidis* UNG. und im Verlauf der Tertiärnervatur zu *Carpinus heerii* ETT. auf. Als rezente Vergleichsarten werden dementsprechend *Ostrya carpinifolia* SCOP. und *O. virginica* WILD. sowie *Carpinus betulus* L. und *C. americana* MICHX. (*C. caroliniana* WALT.) genannt. In diesem Zusammenhang wurden beide Blätterarten mit fossilen Früchten gekoppelt.

***Carpinus grandis* UNGER emend. HEER**

Taf. 20, Fig. 7, 8, Taf. 21, Fig. 2-3, 10-11, Taf. 22, Fig. 7, Taf. 23, Fig. 5, Taf. 32, Fig. 5-6

Synonymie und Beschreibung: Eine Zusammenstellung der meisten synonymen Bezeichnungen bis zum Jahre 1914 findet sich in NAGEL (1916).

Weitere Angaben aus der Nachkriegszeit finden sich bei BERGER (1955, S. 88), GIVULESCU & GHIURCA (1969, S. 26), ZASTAWNIAK (1972, S. 17), MAI & WALTHER (1978, S. 69, 1991, S. 67), TAKHTAJAN et al. (1982, S. 163), KOVAR-EDER (1988, S. 37), HUMMEL (1991a, S. 94), BELZ & MOSBRUGGER (1994, S. 90-91).

Bemerkungen: Der als *Carpinus grandis* UNGER emend. HEER erwähnte Blatt-Typus ist in Willershausen relativ verbreitet und dürfte daher auch den sehr häufigen *Carpinus*-Involukren entsprechen (siehe STRAUS 1969a). Für ihn sind besonders die herzförmige Basis, eine ausgeglichene Umrissform und der nicht lappenförmig gezähnte Blattrand charakteristisch.

Die Funde aus Willershausen entsprechen im wesentlichen den Funden von REIMANN in KRÄUSEL (1919) und BERGER (1952).

Dem Lectotypus von *Carpinus grandis* UNGER (vgl. TAKHTAJAN et al. 1982, Taf. 99, Fig. 9a, b) dürften wohl sehr wenige (eher überhaupt keine) der bisher als *Carpinus grandis* UNG. in der Literatur so zahlreich beschriebenen Blätter entsprechen. Sie ähneln auch nicht dem rezenten *Carpinus betulus* L. mit der die fossile Art stets in Verbindung gebracht wurde.

Carpinus ostryoides GOEPPERT (1855) wird von REIMANN in KRÄUSEL (1919, S. 66-68) zu *Carpinus grandis* UNG. gestellt, ohne dass er einen Vergleich dieser Art mit den ursprünglichen, schlechten Abbildungen von *Carpinus grandis* bei UNGER (1852) unternimmt. Er erwähnt lediglich verschiedene Ansichten vor allem von HEER und MENZEL, die *C. grandis* auf ihre Weise auffassen. Während *Carpinus ostryoides* nach den Abbildungen von GOEPPERT (1855) eine eindeutig vergleichbare Art darstellt, ist *Carpinus grandis* UNGER im Sinne von UNGER (1852, Taf. 20, Fig. 4, 5) kaum brauchbar.

Wie schon WALTHER in MAI & WALTHER (1978, S. 70) und andere erwähnten, ist *Carpinus grandis* UNGER emend. HEER eine Sammelart, die mehrere Arten umfasst. Die *Carpinus*-Blätter, die zur Art *C. grandis* gestellt werden könnten, sind in Willershausen sehr zahlreich und deren artliche Abgrenzung ist sehr subjektiv. Deswegen wird eine Revision der Blätter, wie sie WALTHER (in MAI & WALTHER 1978, S. 71) fordert, kaum gewinnbringend sein. So zeigen Blätter eines Baumes, der häufig verbreiteten Art *Carpinus betulus* L. eine so große morphologische Variabilität, daß die Unterschiede zwischen den einzelnen Exemplaren zu Überschneidungen von zahlreichen rezenten *Carpinus*-Arten führen würden. Diese beziehen sich z. B. von den rundlichen kleineren Blättern, die ebenfalls bei *Carpinus betulus* L. fossil oder rezent vorkommen, die aber auch fossil als *Carpinus orientalis* LAM. von der Fundstelle Prata beschrieben wurden (siehe GAUDIN & STROZZI 1860, Taf. I, Fig. 9-13). Es ist daher sehr relativ, ob man diese kleineren Blätter als eine

selbständige Art abzutrennen hat, oder ob man sie als "Rand"-Formen mit den größeren, ovalen Blättern vereinigen sollte, wie es schon HEER (1856, Taf. LXXII, Fig. 2-8) vorschlug.

Diese Blätter, die in dem vorliegenden Aufsatz unter *Carpinus* sp. abgehandelt werden, weisen teilweise nahe Verbindungen zu den kleineren Blättern von *Carpinus betulus* L. auf (siehe z. B. KRÜSSMANN 1976, Abb. 191), zum anderen zu solchen "kleinblättrigen" Blättern wie *Carpinus orientalis* MILL. oder *Carpinus* MILL. oder *Carpinus tschonoskii* MAXIM., die sich durch sehr unterschiedliche Fruchthochblätter von der Gemeinen Hainbuche unterscheiden.

cf. *Carpinus grandis* UNGER emend HEER

Taf. 5, Fig. 13

Bemerkungen: Das auf Taf. 5, Fig. 13 abgebildete Blatt ähnelt dem Lectotypus von *Carpinus grandis* UNGER (1852, Taf. 21, Fig. 5) mehr als andere Exemplare, die zu dieser Art gestellt wurden (vgl. dazu auch die Wiedergabe des Lectotypus in TAKHTAJAN 1982, Taf. 99, Fig. 9b).

***Carpinus* sp.**

Taf. 19, Fig. 8, Taf. 21, Fig. 4, Taf. 22, Fig. 8, 9, Taf. 24, Fig. 3, Taf. 56, Fig. 6

Beschreibung: Eirunde Blätter, die in eine kurze Spitze und eine abgerundete bis schwach herzförmige Basis auslaufen. Der Rand ist mit kleinen, abgestumpften Zähnen besetzt. Meistens sind die Zähne einfach. Die Sekundärnerven zweigen vom Hauptnerv unter stumpfen Winkeln von 40-60° ab und enden in Zähnen, die nicht beträchtlich größer als die übrigen Zähne sind. Andere Zähne (hauptsächlich Taf. 22, Fig. 6, 6a) machen den Eindruck eines doppelt gesägten Randes.

III.13. Myricaceae

Comptonia HÉRITIER

***Comptonia difformis* (STERNBERG) BERRY**

Abb. 16; Taf. 15, Fig. 8

1821 *Asplenium difforme* STERNB. - STERNBERG, S. 29, Taf. 24, Fig. 1.

1828 *Comptonia acutiloba* BRONG. - BRONGNIART, S. 140, 141, 143, 209.

1906 *Comptonia difformis* (STERNB.) BERRY. - BERRY, S. 495.

1968 *Comptonia acutiloba* BRONGN. - VASSILIEV & ZHILIN, S. 557.

1976 *Comptonia acutiloba* - MUNDLOS, S. 196. WILLERSHAUSEN.

1979b *Comptonia difformis* (STERNB.) BERRY. - STRAUS, S. 25, Taf. II, Fig. 4. WILLERSHAUSEN.

Synonyme: vgl. KOTLABA (1961, S. 133), BUZEK (1971, S. 41), RÜFFLE (1976, S. 343-346), STRAUS (1992, S. 35), KVACEK & STRAKOVA (1997, S. 3).

Beschreibung: BUZEK (1971, S. 41).

Bemerkungen: Blätter von *Comptonia acutiloba* BRONGNIART (1828) wurden bereits durch STERNBERG (1821, 1825) als *Aspleniopteris difformis* beschrieben und abgebildet und gehören damit mit zu dem am frühesten beschriebenen angiospermen Blättern. Erwägungen hinsichtlich *Asplenium difforme* STERNBERG (1821) im Sinne von KOTLABA (1961) und VASILIEV & ZHILIN (1968) wurde durch KVACEK & STRAKOVA (1997, S. 63) richtiggestellt.

Comptonia acutiloba BRONGN. ist eine Art, die sich in ihrem Laub seit dem Oligozän (z. B. Pirskenberg - KNOBLOCH 1961) bis in das Pliozän ohne großer Veränderung erhalten hat. Es werden aus dem Tertiär zahlreiche *Comptonia*-Arten angegeben, die sich wahrscheinlich bis in die obere Kreide verfolgen lassen (vgl. BAYER 1896). Aus verschiedenen Abschnitten des Tertiärs sind auch Blätter bekannt, die sich von der heutigen Art *Comptonia peregrina* (L.) COULTER kaum unterscheiden lassen. Die sehr charakteristische Art beweist, dass einzelne Arten lange Zeiträume

überdauern konnten. Die Floren des Pirskenberges (KNOBLOCH 1961) und von Willershausen führen folgende gleiche Gattungen (und teilweise auch Arten): *Salix*, *Populus*, *Juglans*, *Carya*, *Betula*, *Carpinus*, *Alnus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Liriodendron*, *Cercidiphyllum*, *Rosa*, *Crataegus*, *Aesculus*, *Acer* und *Swida*. Trotz des sehr verschiedenen Alters treffen wir viele ähnliche ökologische Gemeinsamkeiten an.

So zeigen die Funde vom Pirskenberg (KNOBLOCH 1961, Taf. III, Fig. 4-7, 9, 10, Taf. XII, Fig. 6, Taf. XV, Fig. 8) eine sehr große Variabilität, die auch die isländische *Comptonia hesperica* BERRY beinhalten können (vgl. Taf. XII, Fig. 6 bei KNOBLOCH 1961).

Die Funde von Island treten in Breiten auf, die denen von Alaskas entsprechen (HOLLICK 1936). Es erscheint nicht uninteressant, dass die wahrscheinlich alttertiären Sedimente Brjanslaekurs in Island (FRIEDRICH 1966) und die oligozäne Ablagerungen der Anhöhe Aschutas in Kasachstan (KRYSHTOFOVICH et al. 1956) ebenso wie die Sedimente in Willershausen die Gattungen *Comptonia*, *Sassafras* und zahlreiche weitere laubwerfende Vertreter beinhalten.

Während früher *Comptonia* auf der ganzen Nordhalbkugel verbreitet war, ist die Gattung heute von Neu-Schottland bis Manitoba und nach Süden bis Carolina, Indiana und Tennessee verbreitet, wo der sommergrüne Strauch trockene Standorte besiedelt.

Im Jahre 1976 veröffentlichte MUNDLOS irrtümlicherweise als Farn das richtig bestimmte Blatt von *Comptonia acutiloba*. Ein Jahr später wurde das *Comptonia*-Blatt in Beziehung zur Gattung *Nilssonia* angeführt (STRAUS 1977b). In den folgenden zwei Jahren wurde das gleiche *Comptonia*-Blatt noch zweimal abgebildet (vgl. STRAUS 1978, Abb. auf S. 124, STRAUS 1979b, Taf. 2, Fig. 4). Im Jahre 1981 ging das *Comptonia*-Blatt in das Wappen von Willershausen ein - eine wohl große Seltenheit für ein fossiles Blatt. Nach MAI (1995, S. 207) starb die Gattung *Comptonia* in Europa aus und überlebte nur in Nordamerika.

GIVULESCU (1979) beschrieb aus Chiuzbaia als neue Art eine sog. *Comptonia inexpectata*. Die Abbildungen dieser Art weisen jedoch eher auf eine Konifere (etwa *Taiwania*) hin, als auf *Comptonia* und mit den von ihm genannten *Comptonia*-Arten haben diese zwei Bruchstücke nicht das Geringste gemein.

III.14. Juglandaceae

Carya NUTTALL

Carya minor (SAPORTA et MARION) SAPORTA

Taf. 25, Fig. 5, Taf. 26, Fig. 1-3, Taf. 55, Fig. 8

1875 *Juglans minor*, SAP. et MAR. - SAPORTA & MARION, S. 296-298, Taf. 37, Fig. 1-6.

1892 *Pterocarya fraxinifolia* SPACH. - BOULAY, S. 79, Taf. 8, Fig. 1-5.

1904-1905 *Carya minor*, SAP. - SAPORTA & MARION, S. 119-121, Abb. 8-9, Taf. 9, Fig. 7, Taf. 11, Fig. 1, 2.

1930 *Carya porcina* NUTT. - STRAUS, S. 315-316, Taf. 34, Fig. 6, Taf. 38, Fig. 7-10, Taf. 41, Fig. 5. WILLERSHAUSEN.

1962 *Carya glabra* (MILL.) SWEET fossilis. - STRAUS, Taf. II, Fig. 8.

1986a *Carya minor* SAP. & MAR. - KNOBLOCH, S. 27-28, Taf. 14, Fig. 1-4, Taf. 15, Fig. 2, 3, 3a, 5(?), 10, Taf. 20, Fig. 4/1.

Weitere Literaturhinweise siehe KNOBLOCH (1986a, S. 27).

Beschreibung: Blätter unpaarig gefiedert. Beidseitig sitzen 4 Teilblättchen, wobei die untersten beträchtlich kleiner sind als die höhergestellten. Die Basis ist wie auch bei anderen *Carya*-Arten bei den terminalen Teilblättchen keilförmig, wogegen sie bei den übrigen mehr asymmetrisch abgerundet ist. Die Sekundärnerven verlaufen in der Regel sehr regelmäßig bogenförmig, wobei von den Bögen Nerven abzweigen, die in dem wiederum sehr regelmäßig einfachen und sehr scharf gesägten Rand münden. Auffallend ist die dichte Tertiärnervatur - die Anastomosen zwischen den Sekundär-

nerven verlaufen zwar nicht parallel zum Mittelnerv, weichen aber von dieser Richtung nur wenig ab. Dazwischen sind polygonale quartäre Nerven sichtbar mit verästelten quintären Nerven.

Bemerkungen: Diese Art wurde schon von STRAUS (1930) unter *Carya porcina* NUTT. abgehandelt. Hervorzuheben sei die sehr große Regelmäßigkeit des einfach dicht gesägten Blattrandes, der bogenförmig verlaufenden und schlingenbildenden Sekundärnervatur und die sehr dicht stehenden tertiären Nerven.

Weitere instruktive Abbildungen dieser Art finden sich unter *Carya minor* SAP. et MAR. bei GRANGEON (1958), GIVULESCU & GHIURCA (1969) und KNOBLOCH (1986a). GRANGEON (1958) erwägt Beziehungen zu nordamerikanischen *Carya*-Arten: *C. tomentosa* NUTT., *C. ovata* KOCH und *C. glabra* (MILL.) SWEET (= *C. porcina* NUTT.).

WALTHER (1964, Abb. 3) hat anhand von Beispielen aus der Literatur 4 Juglandaceen-Gattungen nach den Nervaturverhältnissen charakterisiert. Die dort für die Gattung *Carya* angegebene craspedodrome Nervatur bezeugt die Stellung verschiedener Blätter bei der Gattung [ein typisches Beispiel ist *Carya serraefolia* (GOEPP.) KRÄUSEL]. Gezähnte Blätter, wie die aus Willershausen, können bei den rezenten Gattungen *Juglans*, *Pterocarya* und *Carya* vorkommen und weisen zu allen drei Gattungen Beziehungen auf. Eine Zuordnung zu der Gattung *Juglans* (z. B. durch SAPORTA & MARION 1876) scheint deshalb genauso berechtigt, wie die Stellung bei der Gattung *Carya*. Eine Klassifikation anderer Funde bei der Gattung *Pterocarya* (siehe BOULAY 1892, Taf. 8, Fig. 1-5) scheint ebenfalls möglich. Ich meine, daß die Funde aus Willershausen am ehesten zur Gattung *Carya* zu stellen sind, worauf auch die nicht typische campodrome Nervatur und die Zähnung hinweisen (semicraspedodrome Nervatur im Sinne von Sinne von DILCHER 1974). Ähnlich wie bei den Gattungen der Betulaceen kann auch bei den Juglandaceen nur von Gattungen gesprochen werden, deren Stellung bei einer bestimmten Gattung wahrscheinlicher ist, als wie bei der anderen. In diesem Sinne ist die Zuordnung zu *Carya* am wahrscheinlichsten, eine Stellung bei *Juglans* oder *Pterocarya* kann aber auch nicht ausgeschlossen werden.

Diese Art wurde wahrscheinlich erstmals von SAPORTA & MARION (1876, S. 296-8, Taf. XXXVII, Fig. 1-8) als *Juglans minor* SAP. et MAR. gültig abgehandelt und mit der rezenten *Juglans nigra* L. verglichen. In späteren Arbeiten (z. B. DEPAPE 1922, GRANGEON 1958) wird diese Art durchweg als *Carya minor* SAP. et MAR. angeführt, obwohl sie ursprünglich als *Juglans* beschrieben wurde.

Weitere Funde (BOULAY 1892) wurden zur Gattung *Pterocarya* gestellt, wobei eine Identität mit der rezenten *Pterocarya fraxinifolia* SPACH nicht gegeben ist.

***Carya serrifolia* (GOEPPERT) KRÄUSEL**

Taf. 26, Fig. 4, Taf. 41, Fig. 1

1855 *Quercus serraefolia* GOEPP. - GOEPPERT, S. 17, Taf. V, Fig. 14.

1919 *Carya serraefolia* (GOEPP.) KR. - KRÄUSEL, S. 389-392, Taf. 2.

Bemerkungen: Für *Carya serrifolia* (GOEPP.) KRÄUSEL sind die gegabelten Sekundärnerven bezeichnend.

Juglans LINNÉ

***Juglans acuminata* AL. BRAUN ex UNGER**

Taf. 20, Fig. 5

Synonymie: vgl. PALAMAREV & PETKOVA (1987, S. 85-86).

Bemerkungen: Die uns zur Verfügung stehenden Blätter beweisen die mögliche Zugehörigkeit zur weit verbreiteten *Juglans acuminata* AL. BRAUN ex UNG.

III.15. Salicaceae

Populus LINNÉ

Die fossilen Pappelblätter sind in Willershausen recht zahlreich vertreten. Es liegen 34 fotografierte Blätter vor, die wahrscheinlich mehreren Arten entsprechen. Der größte Teil der *Populus*-Blätter, der hier aus räumlichen Gründen nicht abgehandelt werden kann, muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Die bisherigen Funde wurden von STRAUS (1930, 1992) zu 2-4 rezenten Arten gestellt, die dann von KRÜGER (1979, S. 400), KRÜGER (1988, S. 182, 187) wiederholt als *Populus latior* abgebildet wurden. Während ich in einer früheren Arbeit noch die rezenten Namen von STRAUS benutzte (KNOBLOCH 1990a, S. 220), sprach ich an anderer Stelle (KNOBLOCH 1990b, S. 266) von Beziehungen zu *Populus populina* (BRONGN.) KNOBLOCH, vier morphologischen Kategorien und der möglichen Verwendung des Namens *Populus tremulaefolia* SAPORTA (1868). Letztlich entschied ich mich für 4 neue Arten, die ich nicht im Sinne der rezenten Arten, wie z. B. *Populus tremula* L. [wie sie RÉROLLE (1884-5), BOULAY (1892), LAURENT & MARTY (1923) oder ROIRON (1991)] auffasste, sondern als fossile Arten ausschied, die sich durch ähnliche, aber meistens unterschiedliche Merkmale von den rezenten Arten unterscheiden. Zahlreiche fossile Blätter weisen auch bestimmte Beziehungen zur miozänen Art *Populus populina* (BRONGNIART 1822), KNOBLOCH (1964) auf, oder scheinen zu wenig bekannten Arten zu gehören.

Unsere Aufmerksamkeit richtete sich vor allem auf die jungneogenen Funde, die nicht der Nomenklatur der heutigen Pappeln entspricht. Ich bin der Ansicht, dass mit diesen keine eindeutig nachweisbaren Beziehungen bestehen. Die Benutzung rezenter Artbegriffe führt nur zu Verwirrungen. Ähnliche Ansichten vertreten bei jungneogenen Arten auch andere Wissenschaftler bei anderen Gattungen (siehe z. B. *Ulmus ruszovensis* HUMMEL 1983, *Fagus silesiaca* WALTHER & ZASTAWNIAK 1991 oder *Betula plioplatyptera* HUMMEL 1991b).

UNGER (1850b, S. 166-167, Taf. XXXVI, Fig. 2-5) beschrieb die Art *Populus crenata* UNG. sowohl aus Socka (vgl. Taf. XXXVI, Fig. 2-3 bei UNGER) als auch aus Radoboj (UNGER 1869, Taf. XXXVI, Fig. 4-5). Letztgenannte Blätter aus Radoboj sind sehr schematisch gekennzeichnet und es ist wenig gesichert, ob diese Abbildungen als Grundlage für eine Bestimmung brauchbar sind. Später erwähnte UNGER (1869, S. 38) diese Art als *Populus mutabilis crenata* HEER. Wie auch bei anderen Blättern dieser Art fügte UNGER (1850b, S. 167) die Bemerkung hinzu "unter den jetzt vorhandenen Arten dürfte der fossilen Art *Populus tremula* am nächsten stehen". Dies kann mit den an anderer Stelle erwähnten Einschränkungen bestätigt werden (vgl. dazu auch KRÜSSMANN 1977, Taf. 174, Fig. b - *Populus canescens* und Fig. c - *Populus tremula*).

Auch MEYER in KRÄUSEL (1919, S. 158-159, 1921, S. 384-385) erwies sich bei der Bearbeitung der schlesischen Pappelblätter recht großzügig, da nach ihm (1919, S. 159) "*Populus crenata* UNG. als Vorläufer der rezenten *P. tremula* L. entschieden im Tertiär Schlesiens als nachgewiesen angenommen werden kann", wobei er noch eine *Populus crenata* KRÄUSEL beschrieb (siehe KRÄUSEL 1921, S. 384). Die lichtdrucktechnischen Aufnahmen geben leider kein klares Bild über deren Morphologie, beweisen jedoch, dass sie nicht mit den Willershauseneren Exemplaren identisch sind, obwohl die schlesischen (heute polnischen) Fundstellen stratigraphisch Willershausen näher stehen als Öhningen und die Schrotzburg.

Sehr gut hat BOULAY (1892, Taf. II, Fig. 5-8) die Morphologie bei den fossilen Pappelblättern getroffen. Bereits früher wies ich (vgl. KNOBLOCH 1992, S. 17-18, 20-25), auf die engen Beziehungen zwischen Willershausen und Mont-Dore hin. Außer einigen weiteren taxonomischen Details in beiden Floren machen sich diese auch in einer ähnlichen Morphologie der Pappelblätter bemerkbar.

In den von BOULAY (1892, Taf. II, Fig. 5-8) abgebildeten Pappelblättern können wir 2-3 Grundtypen erkennen: 1. Blätter mit zwei dominant hervortretenden gebogenen Basalnerven (Taf. II, Fig. 6, 7) bei BOULAY (1892) entsprechend der typischen Form bei *Populus willershausensis* sp. n., während die zwei anderen Blätter teilweise als *Populus* cf. *canescentoides* sp. n. (Taf. II, Fig. 5 bei

BOULAY), (wogegen sich die letzte Figur 8 auf Taf. II mit sehr großer Vorsicht annähernd zu *Populus* aff. *gregorii* sp. n. gestellt werden könnte). Gleichgestaltet mit diesem Blatt sind auch die Funde aus Murat im Cantal (ROIIRON 1991, Textfig. 3/6, Taf. 3, Fig. 9, 12), die ebenfalls als *Populus tremula* L. abgehandelt werden.

Im Jahre 1991 stellten KVACEK & WALTHER (1991, S. 497) die folgende These auf, die sich in anderem Wortlaut auch in der älteren Literatur finden könnte: "Die tertiären *Fagus*-Arten sind in ihrer Gesamtheit als eine evolutionäre Reihe aufzufassen, wobei die von uns durchgeführte Abgrenzung in einzelne Arten nur die Entwicklungsschritte in Raum und Zeit demonstrieren sollen".

Die Gattung "*Fagus*" könnte auch mit anderen Gattungsnamen ersetzt werden und der evolutionäre Vorgang wäre ein ähnlicher. Wir möchten in diesem Zusammenhang die Gattung *Populus* skizzieren.

Schon bei der Bearbeitung der Flora aus der Oberen Süßwassermolasse von Unterwohlbach (KNOBLOCH in GREGOR et al. 1989) fiel die Häufigkeit von *Populus balsamoides* GOEPP. auf, die von *P. populina* (BRONG.) KNOBL. (= *P. latior* AL. BR. s. l.) begleitet wurde. Ähnliche Verhältnisse wurden auch in Illerstissen (HOLZER 1984), Öhningen (HEER 1856) oder Schrotzburg (HANTKE 1954) und weiteren Fundstellen verzeichnet.

Die Blätter von *Populus populina* (BRONGNIART) KNOBLOCH stellen die letzten Nachzügler der miozänen Arten dar und werden durch die hier als neu beschriebene Arten verdrängt.

Im Laufe der Zeit nehmen fossile Blätter vom Charakter der Zitterpappel (*Populus tremula* L.) zu, die sich von der rezenten Art unterscheiden, ähnlich wie sich die rezenten Buchenarten von den fossilen Buchenblättern aus dem Obermiozän und Pliozän unterscheiden.

Ähnlich wie in Willershausen, in Mont Dore (BOULAY 1892) und Reuver (LAURENT & MARTY 1923) bestimmte "jüngere" *Populus*-Blätter dominieren, kommen die "älteren" *Populus*-Arten, wie *P. populina* (BRONG.) KNOBL. oder *P. balsamoides* GOEPP. in pliozänen Schichten seltener vor.

Die Arten *Populus willershausensis* sp. n., *P. albiformis* sp. n. und *P. gregorii* sp. n. weisen Gemeinsamkeiten und Unterschiede zur rezenten Zitterpappel (*Populus tremula* L.) auf. Analog zu anderen neogenen Gattungen können auch andere rezente Arten zum Vergleich herangezogen werden (vgl. KRÜSSMANN 1977, Taf. 173-174).

Im Vergleich zu *P. tremula* fällt ein markanter Zahn in der Mitte des oberen Teils der eingedellten Blätter auf, der bei dem rezenten Material nicht beobachtet wurde. Ebenso sind bei *Populus tremula* L. keine Blätter mit großen dreieckigen Zähnen bekannt, wie sie bei *Populus albiformis* sp. n. auftreten.

Auch die Pappelblätter, die aus dem sog. Pliozän der Ebene von Sofia von STEFANOFF & JORDANOFF (1935, Fig. 29, Taf. VII, Fig. 1-3) als *Populus tremula* L. abgebildet wurden, gehören zu Blättern, die im Durchschnitt größere Zähne als die meisten Blätter von Willershausen aufweisen. Sie nehmen daher eine nicht sehr eindeutige Stellung ein, vor allem was die Beziehungen zu den miozänen Funden anbelangt.

Eine maximale Zahl von 19 *Populus*-Arten erwähnte ANDREANSZKY (1959) aus dem Sarmat von Ungarn, wobei er manche als ausgestorben betrachtete und andere mit rezenten Namen belegte. Leider sind die meisten von Andreánszky beschriebenen Arten nicht unbedingt brauchbar, was teilweise mit dem Erhaltungszustand, teilweise mit der Abbildungstechnik zusammenhängt.

Es wäre denkbar, dass sich das Auftreten der Pappel an fossilisationsfreundlichen Standorten auch durch einen größeren Artenreichtum in der Fossildokumentation bemerkbar machen könnte. Dies ist jedoch nicht der Fall.

***Populus albiformis* sp. n.**

Abb. 17; Taf. 27, Fig. 10-11

(?) 1875 *Populus alba* L. (*pliocenica*). - SAPORTA & MARION, S. 228-229, Taf. XXIV, Fig. 11-12.

(?) 1923 *Populus alba* L., *pliocenica* SAP. - LAURENT & MARTY, S. 13, Taf. III, Fig. 3, 5, 6.

(?) 1957 *Populus leucophylla* UNG. - BERGER, S. 36, Taf. XII, Fig. 176-178.

Holotypus: Taf. 27, Fig. 11, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31341 (31200).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am östlichen Ortsende.

Stratum typicum: Hellgraue Tonsteinknollen des Pliozäns.

Diagnose: Blätter von dreieckigem bis dreieckig-rundlichem Umriss und mit dreieckigen Zähnen.

Beschreibung: Blätter breit-eiförmig, rundlich oder mit dreieckiger Umrissform, Rand grob und spärlich gezähnt, Zähne von unterschiedlicher Form und Größe - abgeflacht-dreieckig, gleichseitig und zugespitzt, dreieckig und abgerundet, eine Seite länger, als die andere, aber nicht drüsenförmig oder drüsentragend, Buchten zwischen ihnen abgerundet. Beiderseits vom Mittelnerv entspringt ein grundständiger Nerv, der sich gewöhnlich gabelt, wobei entweder Gabeläste in Zähne münden (so weit sie vorhanden sind; wenn nicht, verbindet sich der eine bogenförmig mit dem nächsten Nerv). Ähnliches gilt auch für die Nerven, die von der unteren Seite der grundständigen Nerven abzweigen oder die weiter höherstehenden Sekundärnerven, die sich, sobald der Rand nicht gezähnt ist, vor dem Rande miteinander verbinden und somit mehr oder minder abgerundete Felder entlang des Randes bilden. In diesen finden sich verschiedene klein- und großmaschige Felder vor. In der unteren Blatthälfte treten in diesem Maschennetz deutliche senkrecht oder schräg zwischen den Nerven verlaufende tertiäre Anastomosen auf. Die Länge des Stiels beträgt bis 4 cm. Größe der Blätter: L = 4,5 - 7,5 cm, B = 5 - 9,2 cm.

Diagnosis: Leaves simple, ovate, base truncate, apex acute. Length 6-8 cm, width 5-7 cm. Margin coarsely dentate. Petiole longer than 1.2 cm. Venation actinodromous, 3-veined, median primary vein stout and straight; lateral primary veins departing from the base at angles of 40°, gently curving upwards. Secondary veins for in number, diverging from the median primary vein at angles of about 30°. Tertiaries percurrent perpendicular or oblique to the secondaries.

Bemerkungen: Die grob und sparsam gezähnten *Populus*-Blätter mit wenigen und relativ steilen Basal- und Sekundärnerven weisen auf Beziehungen zur rezenten *Populus alba* L. hin.

In der Literatur wurde dieser polymorphe Blatt-Typus bisher nicht sehr oft erwähnt und es ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob die oftmals nur fragmentarisch erhaltenen und meistens unterschiedlich gestalteten Reste wirklich zu der beschriebenen Art gehören.

***Populus canescentoides* sp. n.**

Taf. 27, Fig. 5, 7, Taf. 29, Fig. 7, 9

Holotypus: Taf. 29, Fig. 7, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31358 (10601).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.

Diagnose: Blätter rundlich, Basis rundlich-keilförmig, in der Mitte wird der Rand von einem sehr breiten, zahnartigen Gebilde gebildet, die Größe schwankt zwischen 29-39 mm. Auf die Gesamtlänge kommen meistens 5 deutliche Sekundärnerven, die unter spitzen Winkeln von 35-45° vom Mittelnerv abzweigen. Ihre Ende gabeln sich mehrmals und enden in die unterschiedlich geformten Zähne. Die Zähne sind entweder sehr zugespitzt (Taf. 27, Fig. 5, 7) oder abgeflacht (Taf. 29, Fig. 5). Zwischen den Sekundärnerven verlaufen verschieden geformte Tertiärnerven.

Diagnosis: Leaves rounded, base rounded or cuneate, apex broadly acute. Length 29-39 mm, width 29-31 mm. Margin dentate, teeth large, irregular in form. Venation pinnate, craspedodromous, secondary veins 5 per side, widely spaced, their ends divided several times. Tertiary veins form an irregular polygonal network, some of them ending in the teeth, others orientated between the secondaries veins.

Bemerkungen: Es ist nicht klar, ob die kleinen Blätter wirklich eine selbständige Art darstellen (= *Populus canescentoides* sp. n.), da sie durch die sehr spitzen und größeren Zähne dem Blatt auf Taf. 28, Fig. 7, 7a, 7b eine Artgleichheit (= *Populus willershausensis* sp. n.) vortäuschen (vgl. mit der Abbildung auf Taf. 29, Fig. 7), da sich andere Blätter von *Populus willershausensis* sp. n. durch gebogene Sekundärnerven unterscheiden.

***Populus gregorii* sp. n.**

Abb. 18; Taf. 27, Fig. 1-4, 6

1923 *Populus tremula* L., *pliocenica* SAP. - LAURENT & MARTY, S. 12-13, Taf. II, Fig. 4-9.**Holotypus:** Taf. 27, Fig. 4, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31334 (11487).**Locus typicus:** Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.**Stratum typicum:** Graue Tonsteinknollen des Pliozäns.**Derivatio nominis:** Nach Herr. Dr. H.-J. Gregor, der sich große Verdienste um die Erforschung der deutschen Tertiärfloren erworben hat. Kollege GREGOR hat bereits als Student in Willershausen gesammelt und die Fossilien alle an die Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. in München abgegeben, sowie einen Katalog der Früchte und Samen aus Willershausen vorbereitet, der baldmöglichst publiziert werden soll.**Diagnose:** Blätter rundlich, meistens breiter als länger, in Fortsetzung des Mittelnerves ein rundliches kerbzähniges Gebilde.**Diagnosis:** Leaves simple, obovate, mostly broader than long. Base truncate, apex emarginate. Margin shallowly lobate-crenate. Venation actinodromous, 3-veined; median primary vein undulate, lateral primary veins departing from the base at angles of 40-50°, bifurcating and reaching the margin. Secondary veins 3-4 in number, diverging from the median primary vein at angles of 40-50°, often bifurcating, or forming loops. Margin with rounded teeth.**Beschreibung:** Blätter rundlich, breiter als lang, Basis gerade, Rand wellig-gelappt, in Verlängerung des Mittelnervs kommt meistens in einer kleinen Vertiefung ein abgerundeter Zahn von dem gleichen Charakter wie bei den "Zähnen" des Blattrandes vor. In der Basis zweigen beiderseitig vom Mittelnerv grundständige Nerven ab, die aufwärts streben und sich vor dem Blattrand gabeln, wobei sie auf ihrer Außenseite weitere, meistens sich gabelnde Nerven entsenden. Dabei mündet ein Gabelast in die abgerundeten Zähne, der andere verbindet sich mit Hilfe von Schlingen mit dem folgenden Gabelast oder verliert sich in der tertiären Nervatur. Das gleiche wiederholt sich bei den 2-3, sich über den grundständigen Nerven abzweigenden Nerven. Die zwischen den Sekundärnerven verlaufenden Anastomosen und quartären Nerven bilden ein sich verschiedenartig verzweigendes unregelmäßiges Maschennetz. Der Stiel kann bis 3,5 cm lang sein. Folgende Größen treten bei den besser erhaltenen Blättern auf (Breite x Länge): 4,7 x 2,5 cm, 4,7 x 2,2 cm, 5,2 x 3,2 cm, 4,4 x 2,6 cm, 4,7 x 3,7 cm, 4,3 x 3,2 cm.**Bemerkungen:** Die Blätter, die ich zu dieser Art stelle, sind im Durchschnitt breiter als länger, der Rand ist gekerbt-wellig gezähnt und in der Blattmitte macht sich in Fortsetzung des Mittelnervs ein etwas eingesenkter dreieckiger Zahn bemerkbar [ähnlich wie er für *Alnus ducalis* (GAUDIN) KNOBLOCH, vgl. KNOBLOCH (1969, Abb. 159-164), charakteristisch ist]. Es fragt sich, ob dieses Merkmal ein artspezifisches Merkmal darstellt, oder ob die Blätter, die in eine deutliche ausgezogene Spitze enden auch zu dieser Art gehören. Bei den Abbildungen von LAURENT & MARTY (1923, Taf. II, Fig. 4, 7, 8) ist dieses Merkmal bei zahlreichen Blättern aus Reuver deutlich sichtbar. Von den bei STRAUS (1930, Taf. 41, Fig. 1-4) unter *Populus* cf. *tremula* L. abgebildeten Blättern gehört möglicherweise die Fig. 4 zu dieser Art, wogegen die übrigen Figuren zu einer anderen *Populus*-Art zu stellen sind.

Vielleicht ist die Diagnose dieser Art zu eng gefasst. Auf jeden Fall unterscheiden sich die anderen Pappelblätter aus Willershausen durch eindeutig zugespitzte Zähne.

Ich habe bei keiner rezenten *Populus*-Art auf diese Art und Weise geformte Blätter gefunden. Ein ähnliches Blatt bilden LAURENT & MARTY (1923, Taf. II, Fig. 10) von *Populus tremula* L. ab. Aber auch hier ist der mittlere Teil des Blattes nicht auf so typische Weise eingesenkt, das Länge/Breite-Verhältnis ist nicht so gravierend und die Basis ist schwach herzförmig.***Populus* aff. *populina* (BRONGNIART) KNOBLOCH**

Abb. 19a-b; Taf. 37, Fig. 8

Zur Synonymie dieser Art siehe HANTKE (1954, S. 53) und KNOBLOCH (1968, S. 128).

Bemerkungen: Die hier unter *Populus* aff. *populina* (BRONGN.) KNOBL. erwähnten Blätter sind in der Literatur weit über hundert Jahre unter *Populus latior* AL. BRAUN bekannt. Aus Prioritätsgründen wurde dieser Name umkombiniert (vgl. KNOBLOCH 1964, 1968). HEER (1856), der diese Art sehr ausführlich aus dem Neogen der Schweiz abbildete, unterschied auch zahlreiche Unterarten. Obwohl HEER Blätter mit einer durchaus unterschiedlichen Zähnung beschrieb, sind die meisten aus dem Miozän abgebildeten Blätter grob gezähnt. Die Zähne dieser Blätter sind groß, beidseitig konkav, wie sie bei den Blättern aus Willershausen weniger häufig auftreten und erwecken den Eindruck einer unterschiedlichen Art. Auf der anderen Seite sind auch die Zähne bei verschiedenen Blättern des Materials aus Willershausen sehr unterschiedlich: klein, abgerundet-hakenförmig nach vorn geneigt, größer und von sehr unterschiedlicher Form bis zu einem gekerbten Blattrand, wobei jedoch bei den kerbförmigen Zähnen stets ein Spitzchen zu erkennen ist. Diese Formen kommen bei den besonders großen und breiten Blättern vor, die Heer (1856, Taf. IV, Fig. 1, 2) als *Populus latior cordifolia* bezeichnet.

***Populus willershausensis* sp. n.**

Abb. 20a-b; Taf. 27, Fig. 8 (cf.), Taf. 28, Fig. 1, 5, 7, Taf. 29, Fig. 3, 5, 6, 11, Taf. 40, Fig. 1 (cf.)

Holotypus: Taf. 28, Fig 7, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31346 (6867a).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Graue Tonsteinknollen des Pliozäns.

1930 *Populus monilifera* AIT. - STRAUS, S. 310-311, Taf. 42, Fig. 1. WILLERSHAUSEN.

Diagnose: Blätter rundlich, Basis rundlich bis schwach herzförmig mit mehr oder minder gerade verlaufenden Sekundärnerven, deren erstes Paar den Charakter der Basalnerven übernehmen kann. Ausgeprägte, teilweise drüsenförmige Zähne, die zur Hakenförmigkeit neigen, wobei es zu einer verschiedenen Reduktion der Blattlamina um die Nervenenden kommen kann.

Diagnosis: Leaves simple, broadly ovate, or rounded, base deeply cordate to rounded, apex acute. Length 4,5-7 cm, width 4-8 cm. Margin serrate, teeth equal sized, sharp. Venation actinodromous, 3-veined, median primary vein stout and straight; lateral primary veins departing from the base at angles of 20-30° rather straight and then gently curving upwards, almost reaching margin in the upper half of leaf. Secondary veins, mostly 4 in number, diverging from the median primary vein at angles of 40-50°; semicraspedodromous. Tertiary veins percurrent, slightly convex, 4 per cm. Fourth and fifth order veins present, forming irregular meshes.

Beschreibung: Blätter rundlich, in eine kurze Spitze auslaufend, Rand kerbig gezähnt, Basis schwach herzförmig oder gerade. Neben dem Mittelnerv steigen beiderseitig unter spitzen bis sehr spitzen Winkeln gebogene grundständige Nerven auf, die sich zumindestens bis in zwei Drittel der Blattlänge oder höher verfolgen lassen. Von diesen grundständigen Nerven verlaufen von deren unteren Seite Sekundärnerven, die sich gegenseitig miteinander bogenförmig verbinden (wobei bei größeren Blättern sich von dem untersten Paar noch einmal bogenförmige Nerven abzweigen können). Auch die über den grundständigen Nerven höherstehenden Sekundärnerven verbinden sich bogenläufig. Erst von diesen verschiedenen Bögen zweigen Nerven ab, die stellenweise nur den Rand in Form von kurzen Borsten (Grannen) durchwachsen oder in ganz unterschiedlich geformte Zähne oder zahnartige Gebilde münden können. Es handelt sich um rundliche, drüsenförmige Auswüchse, kleine hakenförmige Zähne, dreieckige abgeflachte Zähne und rundliche Zähne, wobei die letzteren zwei Typen wiederum von den Nerven durchwachsen sein können. Die tertiären Nerven bilden Anastomosen zwischen den Sekundärnerven und die quartären Nerven bilden unterschiedlich große polygonale Maschen, in denen sich noch verästelte quintäre Nerven vorfinden. Kleinstes Blatt (ohne Stiel): 4 x 4 cm, größtes Blatt: rund 9,5 cm (Länge) x 10,2 cm (Breite). Stiellänge: 4,4 cm.

Bemerkungen: Bei *Populus willershausensis* sp. n. lassen sich zwei morphologische Formen unterscheiden: *tiliaeformis* und *multistriata*. Die Form *tiliaeformis* unterscheidet sich durch das Vorhandensein von etwas deutlicher ausgeprägten zwei grundständigen Nerven, die bogenförmig zur Blattspitze hin verlaufen, wogegen bei der Form *multistriata* keine stärker betonten Basalnerven vorkommen, sondern nur mehr oder minder gerade und parallel verlaufende Sekundärnerven, die sich vor dem Blattrand meistens gabeln. Die Form "*tiliaeformis*" geht allmählich zu *Populus* aff. *populina* (BRONGN.) KNOBL. über, von der sie sich durch die geringere Breite unterscheidet.

Wahrscheinlich steht *Populus crenata* UNG. im Sinne von GOEPPERT (1855, Taf. XVI, Fig. 2) aus dem Neogen Schlesiens manchen der Funde aus Willershausen nahe. Die Abbildungen bei GOEPPERT (1855) und auch bei KRÄUSEL (1921, Taf. 9, Fig. 7) zeigen jedoch eine unterschiedliche Zähnung. Da der Holotypus an die Socka-Schichten gebunden ist, kann von keiner artlichen Identität die Rede sein.

STRAUS (1930, Taf. 42, Fig. 1) bezeichnete die gleichen Blätter der Form *tiliaefolia* bei *Populus willershausensis* sp. n. mit dem Namen der rezenten Pappelart *Populus monilifera* AIT. (= *P. deltoides* MARSH.). Zwischen den fossilen Blättern und den Blättern der letztgenannten rezenten Art sehe ich keinerlei Ähnlichkeit.

Durch die rautenförmige Gestalt des einzigen Blattes (Taf. 40, Fig. 1) kann diese Form als Grenzform angesehen werden. Die Nerven verlaufen unregelmäßig. Der linke basale Nerv verläuft vom Hauptnerv zum Rand hin, wobei er sich vor dem Rand noch mit dem aufgespaltenen Nerv verbindet. Dagegen spaltet sich der rechte, vom Hauptnerv sich abzweigende Nerv in seiner halben Länge mehrere Male gabelig auf. Der Blattrand ist von kleinen, niedrigen Zähnen besetzt, die von kurzen Nerven innerviert werden. Es ist sehr relativ, ob dieses Blatt als eine Randform von *Populus willershausensis* sp. n. bezeichnet werden soll oder zu den *Populus* div. sp. gestellt werden muss.

***Populus* sp. div.**

Taf. 29, Fig. 10

Neben den neu beschriebenen Arten kommen einige Blätter vor, die auch Merkmale anderer Arten aufweisen und von denen ich nicht weiss, zu welcher Art sie am richtigsten zu stellen sind. Ich erwähne diese unter *Populus* div. sp. ohne auf spezielle Arten einzugehen. Es wäre ein großer Fehler diese "Übergangsformen" nicht zu erwähnen und die Dinge so darzustellen, als wenn sie nicht vorhanden wären. Ein Vergleich der Holotypen zeigt, dass diese Blätter soweit voneinander verschieden sind, dass an einer artlichen Selbständigkeit wohl nicht gezweifelt werden kann.

? *Salix* Linné

Der Verfasser (KNOBLOCH 1990a, S. 220) unterstrich die Seltenheit von Weiden in Willershausen. In der Sammlung des Institutes für Geologie und Paläontologie in Göttingen sind die Reste wirklich sehr selten vorhanden. Bereits STRAUS (1930, Taf. 38, Fig. 2) bildete jedoch vereinzelte, sehr gut erhaltene Weidenblätter mitsamt ihrer Kutikula ab (vgl. STRAUS 1930, Taf. 38, Fig. 2, Taf. 39, Fig. 1-2, Taf. 40, Fig. 1-2).

An dieser Stelle seien hier zwei Blätter aus der Slg. Georges des Senckenberg-Museums in Frankfurt am Main erwähnt.

cf. *Salix* sp. 1

Taf. 33, Fig. 2

Beschreibung: Das schmal elliptische Blatt ist durch einen regelmäßig gekrümmten Verlauf der Sekundärnerven gekennzeichnet, wobei sich die Nerven schlingenförmig miteinander verbinden und nahezu in den Rand hinein verlaufen. Die tertiären Nerven bilden ein hervortretendes Maschenetz. Das hier beschriebene Blatt ist ganzrandig, hat die größte Breite in der Mitte und ist relativ gleichmäßig in Basis und Spitze zugespitzt.

Auch bei diesem Blatt lässt es sich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob es sich um Weidenblättern handelt. Ähnliche Blätter gibt es bei verschiedenen Weiden-Arten, die auch allerdings unterschiedliche Merkmale aufweisen (z. B. *Salix lapponum* L. bei POKORNY 1864, Taf. 17, Fig. 219-221) oder *Salix sitchensis* BONG. (vgl. KRÜSSMANN 1978, Taf. 93/d).

***Salix* sp. 2**

Taf. 37, Fig. 7

Beschreibung: Dieses schmal obovate Blatt mit einem sehr feinen crenulaten Rand und sehr schwachen bogenläufigen Sekundärnerven, die sich durch kaum sichtbare Bögen miteinander verbinden. Sie weisen keine Zwischenerven auf, sondern nur ein unregelmäßiges tertiäres Maschennetz.

Bemerkungen: Das Blatt weist bestimmte Beziehungen zur nordamerikanischen *Salix sitchensis* BONG. hin. (vgl. KRÜSSMANN 1978, Abb. 209). Dieses Blatt wurde in der Frankfurter Sammlung wahrscheinlich von Kräusel als *Salix grandifolia* bestimmt, wobei dieser Name im Sinne der neueren Nomenklatur nicht entziffert werden konnte.

Für einen weiteren Vergleich kann allerdings auch die europäische *Salix pentandra* L. (vgl. POKORNY 1864, Taf. 15, Fig. 158) herangezogen werden, obwohl auch manche Vertreter der Gattung *Euonymus* L. nicht ganz ausgeschlossen werden können.

cf. *Salix* sp. 3

Taf. 35, Fig. 3

Beschreibung: Ein schmal ovales Blatt, allmählich in Spitze und Basis verschmälert. Aus dem Hauptnerv zweigen unter sehr steilen Winkeln Sekundärnerven ab, die sich durch Schlingen miteinander verbinden. Schräg zwischen diesen Nerven verlaufen tertiäre Nerven. Der Blattrand ist durch entfernt zugespitzte Zähnen besetzt.

Bemerkungen: Eine Stellung bei der Gattung *Salix* ist zwar möglich, jedoch nicht gesichert.

III.16. Actinidiaceae

Actinidia LINDLEY

Problematisch sind die Beziehungen zwischen Blättern, die hier als *Actinidia* (?) *pliocenica* sp. n. (Taf. 54, Fig. 1-3, 6-8), *Malus* (?) sp. (Taf. 46, Fig. 2 und unter *Dicotylophyllum actinidoides* sp. n. (Tafel 41, Fig. 2-5) dargestellt werden. Diese Blätter können in der Tat zu den Gattungen *Malus* oder *Actinidia* gehören, allerdings auch noch zu vielen anderen Gattungen.

.Zur Gattung *Malus* können Blätter gestellt werden, deren Rand fein gekerbt ist (vgl. Taf. 46, Fig. 2, 2a, 3) im Unterschied zur Gattung *Actinidia*, bei der ein sehr fein gezählter Rand mit sehr fein zugespitzten Zähnen auftritt (Taf. 41, Fig. 1).

Wie von STRAUS (1992, S. 45) dargestellt wurde, ist für die Gattung *Eucommia*, das sich ablösende Klein-Nervennetz charakteristisch. Obwohl sich so ein Netz bei mehreren Blättern vorfindet (siehe Taf. 46, Fig. 1, 1b, 5), ist die Zähnung des Randes bei den Funden aus Willershausen viel feiner als wie bei der rezenten Vergleichsart *Eucommia ulmoides* OLIV. Aus diesem Grunde ist es unwahrscheinlich, dass es sich wirklich um die rezente Gattung *Eucommia* handelt.

Das von NATHORST (1888, S. 34 (228), Taf. X, Fig. 12) unter *Actinidiophyllum* sp. abgehandelte Blatt, zeigt sowohl Beziehungen zu *Malus* (?) sp. (vgl. Taf. 46, Fig. 5 als auch zu *Actinidia* (?) *pliocenica* sp. n. ssp. *orbicularis* ssp. n. (vgl. Taf. 42, Fig. 5), und *Dicotylophyllum actinidoides* sp. n. (vgl. Taf. 41, Fig. 4).

NATHORST (1888, S. 34) weist bei dem behandelten fossilen Rest auf Ähnlichkeiten mit ganz unterschiedlichen Gattungen hin, wie *Prunus*, *Celastrus*, *Amelanchier* und *Actinidia*.

***Actinidia (?) pliocenica* sp. n.**

Taf. 42, Fig. 1, 2, 3, 6, 7, 8

Holotypus: Taf. 42, Fig. 1, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31426 (20488).**Locus typicus:** Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.**Stratum typicum:** Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.**Diagnose:** Ovale bis eirunde Blätter, die in eine kurze Spitze verjüngt sind und in eine abgerundet bis abgerundet-keilförmige Basis enden. Länge: 6,5-7,0 cm, Breite: 3,4-4,0 cm. Der Blattrand ist mit sehr kleinen, sehr feinen und zugespitzten, stachelartigen Zähnen besetzt. Die Sekundärnerven zweigen vom Hauptnerv unter sehr spitzen Winkeln (25-40°) ab, deren Enden sich meistens gabeln, um sich dann undeutlich miteinander zu verbinden.**Diagnosis:** Leaves elliptical, base broadly cuneate, apex bluntly acute. Length 6.5-7.0 cm, width 3.4-4.0 cm. Margin serrulate, teeth irregularly spaced. Venation pinnate, camptodromous, midrib stout, 3-4 pairs of subopposite secondaries, originating at an angle of 25-40° with the midrib in the middle of the lamina, curving upward, forming a series of loops with the secondaries above, tertiaries thin, forming a fine network of rhombic or polygonal meshes.The species *Actinidia pliocenica* is divided into two subspecies:1. *pliocenica* and2. *orbicularis* subsp. n. differing in leaf shape and angles of the secondaries. Holotypus: pl. 42, fig. 5.**Bemerkungen:** Diese Blätter weisen eine sehr große Ähnlichkeit mit der rezenten *Actinidia melanandra* FRANCH auf, die als Strauch in Hubei und Sichuan wächst (vgl. KRÜSSMANN 1976, Abb. 78f, Taf. 22/d).In meinem Herbarmaterial, gesammelt in den Botanischen Gärten in Berlin - Dahlem und Berlin - Blankenfelde, kommen zwei rezente Arten vor, die sich durch ihre Blätter nur schwierig unterscheiden lassen. *Actinidia arguta* (S. et Z.) PLANCH. ex MIQ. (Japan, Korea, China) hat eher ovale, wogegen *A. polygama* (S. et Z.) MAXIM. (= *A. repanda* HONDA) (Sachalin, Mandschurei, Korea, Japan) besitzt eher ovate Blätter. Es lässt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob bei unserem fossilen Material gleiche Trichome wie bei den rezenten Vertretern vorkommen.

Wir unterscheiden bei dem hier beschriebenen Material nach der Form zwei Unterarten:

1. subsp. *pliocenica* - Taf. 42, Fig. 1-3, 6-8.2. subsp. *orbicularis* - Taf. 42, Fig. 4, 5. Holotypus: Taf. 42, Fig. 5.

Die erste Unterart unterscheidet sich von der zweiten auch durch die steileren Sekundärnerven, was auch durch die unterschiedliche Blattform bedingt wird.

Die Arten *Actinidia (?) pliocenica* sp. n. und *Malus (?)* sp. sind manchmal schwer zu trennen. Als Unterscheidungsmaterial gilt hier die unterschiedliche Zähnung. Während bei der Gattung *Actinidia* scharf zugespitzte haarfeine Zähnnchen (vgl. 42, Fig. 1, 2, 2a) vorkommen, sind es bei der Gattung *Malus* abgerundete Zähnnchen (vgl. Taf. 46, Fig. 2a) vorhanden.**III.17. Tiliaceae**Obwohl die Blätter oder Hochblätter der Gattung *Tilia* L. aus Mitteleuropa schon aus dem Oligozän angegeben werden, scheint deren mengenmäßige Verbreitung in den einzelnen Fundstellen sehr gering zu sein. Dies führte zur Aufstellung mehrerer Arten, welche jedoch meistens nicht gut definiert sind (eine Übersicht der älteren Funde siehe in MENZEL 1906, zahlreiche Arten erwähnt auch SPITZLBERGER 1984). Im Unterschied zu anderen Fundstellen sind die Linden in Willershausen äußerst häufig und hatten einen nicht übersehbaren Anteil an der Zusammensetzung der Gesamtflo-
ra.

Wie ich mich anhand rezenter Lindenblätter bei verschiedenen Arten überzeugen konnte, lassen sich die rezenten Linden-Arten anhand ihres Laubes schlecht diagnostizieren. So kommen bei der glei-

chen Art Blätter mit einer herzförmigen sowie auch schiefen Basis vor, was verdeutlicht, dass diese Merkmale keine taxonomische Bedeutung besitzen.

Tilia LINNÉ

***Tilia saportae* sp. n.**

Abb. 21; Taf. 30, Fig. 1-2, Taf. 31, Fig. 6, Taf. 33, Fig. 3, 6.

Holotypus: Taf. 31, Fig. 6, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31369 (13143).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Kalkmergelsteinknollen, Pliozän.

1951 Lindenblatt; STRAUS, S. 574, Abb. 1.

Diagnose: Ovate bis abgerundete Blätter (maximale Länge 17 cm ohne Stiel, Breite 10,5 cm). Basis herzförmig, Spitze zugespitzt, Rand gezähnt, Zähne zugespitzt, Stiel stark, bis 3,5 cm lang, Aderung actinodrom, beiderseitig vom Mittelnerv befinden sich 3-5 Nerven.

Diagnosis: Leaf ovate-orbicular (length 17 cm without petiole, width 10.5 cm), base cordate, apex acuminate, margin dentate ordenticulate with widely spaced teeth, petiole stout, more than 3.5 cm long. Venation actinodromous, 3-5 nerves on each side.

Beschreibung: Obwohl die Blätter dieser Art auch klein sein können (6,5 x 4,5 cm) erreichen sie eine beträchtliche Größe von 14,5 x 9,0 cm. Hinsichtlich dieser Größe ist die einfache Zähnung des Blattrandes nicht sehr groß. Die Zähne sind sehr scharf zugespitzt. Bezeichnend sind die gerade oder etwas gebogen verlaufenden Sekundärnerven, die unter sehr spitzen Winkeln (16-20°) vom Mittelnerv abzweigen und sich nur ganz selten an den Enden gabeln. Mitunter kommt es bei einem Blatt zu einer seitlichen Lappenbildung. Der strahlenförmige Verlauf der grundständigen Nerven im Schnittpunkt Blattstiel/Lamina ist stärker betont als bei *Tilia saviana* MASSALONGO. Ansonsten ist der Nervenverlauf der gleiche. Die tertiären Nerven sind nicht dicht, oft gegabelt und bilden senkrechte Anastomosen zwischen den Sekundärnerven, während die quartären Nerven kleine, regelmäßige, polygonale Felder bilden. Der Blattstiel ist mindestens 3,2 cm lang.

Bemerkungen: Wenn der Holotypus als Normalform betrachtet wird, sehen wir, daß es einerseits zur Entstehung von größeren, rundlicheren Blättern kommt und andererseits zur Entstehung von einseitigen Lappen oder eben nur zu einer Vergrößerung der Lamina mit langen, steil aufstrebenden Nerven (wobei bei diesem Blatt ebenfalls Seitenlappen angenommen werden können). Zwischen den Holotypen von *Tilia saportae* sp. n. und *Tilia* cf. *saviana* MASSALONGO gibt es verschiedene Zwischenformen.

***Tilia* cf. *saviana* MASSALONGO**

Abb. 22; Taf. 28, Fig. 6, Taf. 30, Fig. 3-5, Taf. 31, Fig. 1-4, Taf. 32, Fig. 1-4, Taf. 40, Fig. 2

(?) 1859 *Tilia saviana* MASSAL. - MASSALONGO & SQUINABOL, S. 323, Taf. XXXIX, Fig. 9.

(?) 1859 *Tilia mastajana* MASSAL. - MASSALONGO & SCARABELLI, S. 322, Taf. 39, Fig. 7.

(?) 1859 *Tilia Passeriana* MASSAL. - MASSALONGO & SQUINABOL, S. 320-2, Taf. IX, Fig. 10.

(?) 1881 *Tilia mastaiana* MASSAL. - SAPORTA, Abb. 101/4.

Beschreibung: Blätter eirund bis breit eirund, Basis schwach bis tief herzförmig, mitunter schief, ungleichseitig, Rand einfach gesägt (Zähne nach vorn gerichtet, zur Spitze hin sich verschmälernd, konvex, dreieckförmig in eine kurze Spitze auslaufend. Sekundärnerven aus dem Hauptnerv unter spitzen Winkeln entspringend, oftmals in einer Blatthälfte gerade, in der anderen gebogen, selten aufgespalten, gegabelt, in die Zähne mündend. Während auf der einen Seite aus dem Basalnerv auf der unteren Seite gebogene Seitennerven abzweigen, zweigt auf der anderen Seite noch ein weiterer Nerv ab, der als weiterer "kurzer Basalnerv" bezeichnet werden könnte, von dem aus sich weitere, dem Rande zu bogenläufige Nerven abzweigen. Zwischen den Sekundärnerven verlaufen vorwie-

gend senkrecht, meistens nicht gegabelte Anastomosen. Die Größe schwankt zwischen 3,8 x 3,4 cm, 8,5 x 5,4 cm und maximal 9 x 8 cm.

Bemerkungen: Die älteste Arbeit in der fossile Lindenblätter aus dem jüngeren Tertiär von Europa (wahrscheinlich Sarmat s. l.) beschrieben wurden, ist die umfangreiche Schrift von MASSALONGO & SCARABELLI (1859). Leider sind die Abbildungen so schlecht, dass man zwar noch erkennt, daß es sich um Lindenblätter handelt, diese jedoch nicht als Ausgangsbasis für weitere Bestimmungen dienen können.

Manche fossilen *Tilia*-Funde haben eine unterschiedliche Morphologie. Das eine Blatt von *Tilia protojaponica* ENDO (vgl. TANAI & SUZUKI 1963, Taf. 26, Fig. 7) ähnelt sehr manchen unserer Funde (vgl. Taf. 30, Fig. 3, Taf. 31, Fig. 3).

Manche der von uns unter *Tilia* cf. *saviana* MASS. dargestellten Blätter unterscheiden sich nicht von *Tilia protojaponica* ENDO aus Zentral-Honshu (vgl. OZAKI 1991, Taf. 15, Fig. 11).

aff. ? *Tilia* sp. div.

Taf. 40, Fig. 3-4

Bemerkungen: Als aff. ? *Tilia* sp. div. werden Blätter zusammengefaßt, die wahrscheinlich nur lindenähnlich sind und möglicherweise eher zu anderen Gattungen zu stellen wären.

? *Tiliaceae*

Dombeyopsis UNGER

***Dombeyopsis lobata* UNGER**

Taf. 33, Fig. 1, 5, Taf. 34, Fig. 1-2, Taf. 35, Fig. 1, 4, ?5

1994 *Paulownia* - MEISCHNER, s. 24, Taf. 3.

Synonymie: vgl. BELZ & MOSBRUGGER 1994, S. 92.

Beschreibung: Dreilappige Blätter, die folgende Abmessungen aufweisen: 8 x 9,5 cm, 11,8 x 12,8 cm, 13,5 x 15,5 cm, 6,0 x 5,5 cm, 6,3 x 5,5 cm (die Masse ohne Stiel, maximale erhaltene Stiellänge 16,5 cm). Die drei Basalnerven verlaufen in die Spitzen der Lappen. Vom Mittelnerv und von den Basalnerven verlaufen seitlich dem Rande zu Sekundärnerven, gleichwie von den ersten Basalnerven. Die Nervatur ist typisch actinodrom.

Alle zum Rand verlaufende Nerven sind etwas gekrümmt und verbinden sich untereinander nicht durch Schlingen, sondern verlaufen direkt in den mehr oder minder deutlich gezähnten Rand. Oftmals gabeln sich diese Nerven. Die Tertiärnerven verlaufen als manchmal aufgespaltene Anastomosen vorwiegend schräg zwischen den Sekundärnerven.

Ein weiteres dreilappiges Blatt (Taf. 34, Fig. 2) mit großer, herzförmigen Basis und einem breitem Mittellappen und kurzen Seitenlappen. Die Basalnerven senden dem Rande zu Nerven ab, die sich gabeln und in sehr kleine (soweit sichtbar) Zähne des Blattrandes münden. Im Mittellappen sind diese Zähne etwas größer und werden von den teilweise aufgespaltenen Sekundärnerven innerviert.

Die Variabilität dieser Art ist sehr groß und macht sich vor allem in der verschiedenen Ausbildung der Zähnchen und "Zähne" bemerkbar. In einigen Fällen handelt es sich um kleine Aufstülpungen am Blattrand (Taf. 34, Fig. 1), in anderen Fällen sind es Einkerbungen am linken Blattrand (Taf. 35, Fig. 1a) oder auf beiden Seiten des Mittellappens (Taf. 34, Fig. 2, 2a). Drüsentrichterartige Verbreiterungen der Blattspreite machen sich in der Fortsetzung der Tertiärnerven eines Blattes (Taf. 33, Fig. 1a) bemerkbar, wobei keine Dreilappigkeit entwickelt ist. Ein weiteres Blatt (Taf. 35, Fig. 1, 1a, STRAUS 1992, Taf. 10) ist besonders groß, mit einem sehr langen Stiel und meistens verdeckten Blattrand, der durch sehr schlecht erhaltene Zähne charakterisiert ist (Taf. 35, Fig. 1a).

Eine Übersicht über die verschiedene Ausbildung des gezähnten Randes wird in KNOBLOCH & KVACEK (1976, S. 63) gegeben. Die Unterschiede der Zahnung der verschiedenen Exemplare besitzen wahrscheinlich auch eine taxonomische Bedeutung. In diesem Zusammenhang nimmt das

Blatt aus Bergheim mit seinen einfachen Zähnen eine Sonderstellung ein, da es von anderen Fundstellen kaum Exemplare gibt, bei denen so eindeutige Zähne abgebildet wurden (siehe BELZ & MOSBRUGGER 1994, S. 92-93, Abb. 37, Taf. 5, Fig. 7).

Außer den sehr deutlich umrissenen Blättern dieser Art, kommen in Willershausen auch zwei Blätter vor, deren Einordnung zu *Dombeyopsis lobata* UNGER fraglich bleibt. Bei dem Blatt auf Taf. 35, Fig. 5 weisen die Sekundärnerven kleinere Winkel auf und die Randpartien des Blattes sind weniger variabel. Ein weiteres Blatt (Taf. 54, Fig. 3) ist durch die sehr gleichmäßig ausgerandete, herzförmige Basis charakterisiert. Die strahlenförmig sich verzweigenden Basalnerven weisen jedoch auch auf Zuordnung zu *Dombeyopsis lobata* hin.

Bemerkungen: Obwohl ähnliche Reste bereits unter verschiedenen Namen beschrieben wurden, ist deren Zugehörigkeit zur Gattung *Dombeyopsis* nunmehr geklärt (siehe KNOBLOCH 1969, S. 111-112, 1971a, S. 253-255, KNOBLOCH & KVACEK 1976, S. 60-63). Der bisher älteste Name *Dombeyopsis lobata* UNGER (1850a) bezieht sich laut Ungers Angaben auf die Funde von Nidda bei Salzhausen in der Wetterau und auf Brezanky (Preschen) bei Bilina. Unter *Dombeyopsis lobata* UNG. wurden in der alten Literatur keine Blätter abgebildet, sondern nur unter Arten wie *Dombeyopsis tridens* LUDWIG (vgl. LUDWIG 1859-1861) oder *Ficus dombeyopsis* UNG. (vgl. UNGER 1860) oder *Ficus tiliaefolia* UNGER. Eine Zusammenstellung siehe in KNOBLOCH (1969, S. 111). In diesem Sinne sind die Blätter weder mit *Byttneriophyllum tiliaefolium* (AL. BRAUN) KNOBLOCH & KVACEK (vgl. KNOBLOCH & KVACEK 1965) noch mit *Bombax decheni* (WEBER) FRIEDRICH (vgl. FRIEDRICH 1883, S. 142-144) zu verwechseln. Es hat wahrscheinlich Friedrich recht, wenn er für die letztgenannte Art eine alttertiäre Verbreitung annimmt, für die allerdings eher der Name *Dombeyopsis decheni* WEBER (1852) am Platze wäre. Für uns ist wesentlich, dass die Funde aus Willershausen nicht als nomenklatorische Ausgangsbasis für den Weber'schen Blätter-Fund aus dem Rheinlande benutzt werden darf.

Die taxonomische Einordnung der Blätter, die von LAURENT & MARTY (1904-05) als *Paulownia europaea* LAURENT (in LAURENT & MARTY 1904-05, S. 241, Taf. XX, Fig. 1-3) beschrieben wurden, scheint unsicher, da die Reste fragmentarisch sind.

Auf das Problem der taxonomischen Einordnung dieser Reste hat KVACEK et al. (1991) und KVACEK (1993) hingewiesen, indem er auf die SE-chinesische Gattung *Craigia* W. W. SMITH et EVANS aufmerksam gemacht hat. Als *Craigia* sind Früchte bekannt, die z. T. als *Pteleaecarpum* WEYLAND und andere Gattungen beschrieben worden sind und die zusammen mit Blättern von *Dombeyopsis lobata* UNG. vorkommen. STRAUS (1969b) beschrieb solche Früchte als *Pteleaecarpum* sp. aus Willershausen. Da diese Blätter ebenfalls in die *Craigia*-Verwandtschaft gehören, müssten sie ebenfalls zur Familie *Tiliaceae* gestellt werden.

Gleiche Blätter bildete ROIRON (1991, Abb.4/8, Taf. 5, Fig. 11, 12, Taf. 6, Fig. 1, 11) unter *Dombeyopsis lobata* UNG. ab. Die von ihm abgebildeten Blätter sind teilweise ganzrandig, teilweise gezähnt.

Aus Willershausen liegen immerhin etwa 4 verschiedene Blätter vor, die sich voneinander soweit unterscheiden, dass sie zu mehreren Gattungen gestellt werden müssen. Ihr Merkmal sind gemeinsame Wesenszüge mit den Gattungen *Dombeyopsis* UNGER, *Paulownia* SIEB. et ZUCC., *Toona* ROEM., *Catalpa* JUSS., *Ficus* L., *Grewia* L. und anderen mehr (vgl. auch die rezenten Blätter in KNOBLOCH & KVACEK 1965). So läßt sich ein fossiler Blattgrund gut mit *Ficus nymphaefolia* L. vergleichen (siehe KNOBLOCH & KVACEK 1965, Taf. IX, Fig. 1). Leider ist die Morphologie der einzelnen Blatt-Typen zu wenig bekannt, dass es möglich wäre, die einzelnen Blätter ausschlaggebend zu charakterisieren. Diese Problematik kann deshalb noch nicht genügend geklärt werden.

Bei dem bisher größten erhaltenen Blatt kann zwar eine Stellung bei *Dombeyopsis lobata* UNGER oder bei *Dombeyopsis decheni* WEBER (1852, Taf. XXI, Fig. 10) nicht von der Hand gewiesen werden, zumal das Bestehen der sehr ähnlichen Arten zur Zeit noch besteht (vgl. dazu das abgebildete Material in HURNIK & KNOBLOCH 1966, KNOBLOCH 1969, KNOBLOCH 1971a).

III.18. B u x a c e a e

Buxus LINNÉ

Buxus pliocenica SAPORTA et MARION

1881 (?) *Buxus pliocenica* SAP. et MAR. - SAPORTA, S. 325, Fig. 105/7.

1955 cf. *Buxus pliocenica* SAP. - BERGER, S. 97, Abb. 103.

1969b *Buxus sempervirens* L. - STRAUS, 57-64, Taf. 13. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: STRAUS 1969b, S. 59.

Bemerkungen: STRAUS (1969b, S. 57) erwähnt, dass in Willershausen bisher 48 *Buxus*-Blätter gefunden wurden, von denen schon MÄDLER (1939) behauptete, dass sie von den rezenten *Buxus sempervirens* L. und *Buxus japonica* MUELL. nicht zu unterscheiden sind. STRAUS (1969b, 61-62) nannte auch noch weitere rezente Arten, die Beziehungen zu den fossilen Blättern aufweisen. Obwohl schon *Buxus*-Blätter aus den Cyprisschiefern erwähnt wurden (KVACEK, BUZEK & HOLY 1982), kommt es zu einer Häufung der Funde doch erst im ausgehenden Miozän und im Pliozän (eine Übersicht siehe in STRAUS 1969b, S. 62).

III.19. ? V i c i a c e a e

Leguminosites BOWERBANK

Leguminosites strausii sp. n.

Abb. 23; Taf. 34, Fig. 4

Holotypus: Taf. 34, Fig. 4, Slg. Museum f. Naturkunde Stuttgart, P 1425.

Locus typicus: Willershausen. Ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Blätter gefiedert, mehr als 2 Teilblätter auf jeder Seite. Teilblätter eiförmig, ganzrandig, 4,5-5,2 cm lang und 2,5 cm breit. Nervatur brochidodrom, Sekundärnerven 10-11, wechselständig, unter einem Winkel von 40-50° vom starken Mittelnerv abzweigend. Stiel kurz, 3-5 mm lang.

Diagnosis: Leaves pinnately compound, more than 4 leaflets present, leaflet 4.5-5.2 cm long and 2.5 cm wide, base rounded, apex acute, venation brochidodromous, midrib rather stout, secondary veins 10-11 pairs, subopposite, at the middle diverging from the midrib at angles of 40 to 50 degrees, petiole short, 3-5 mm long.

Beschreibung: Ein Fiederblatt mit mindestens 3 Teilblättern auf jeder Seite. Die ganzrandigen Blättchen sind elliptisch bis länglich-rundlich, die Spitze ist bei einem Blättchen abgerundet, die Basis abgerundet bis abgestumpft, der Stiel kurz, 2-3 mm lang. Die Teilblätter sind asymmetrisch gebaut, was sich in dem unterschiedlichen spitzen Winkeln der Sekundärnerven bemerkbar macht. Die Sekundärnerven verlaufen gegenseitig relativ regelmäßig, verbinden sich bogenförmig miteinander, wobei sich zwischen diese Bögen und dem Rand noch kleinere Bögen einfügen. Sobald die Tertiärnerven etwas stärker sind, bedingen sie ein leichtes Einknicken der Sekundärnerven. Die Tertiärnerven bilden verästelte Anastomosen (seltener) zwischen den Sekundärnerven. Meistens bilden sie ein sehr loses, unterschiedlich großes Maschennetz, das wiederum von einem gleichfalls nicht gut abgegrenzten, quartären Maschennetz mit verschiedenen verästelten quartären oder quintären Nerven gebildet wird.

III.20. S p i r a e a c e a e

? Physocarpus MAXIMOWICZ

? Physocarpus sp.

Taf. 38, Fig. 5(?), 6(?), Taf. 39, Fig. 4, 9(?), Taf. 44, Fig. 7

Bemerkungen: Im Unterschied zu den meisten Exemplaren, die von Straus zu *Physocarpus opulifolius* (L.) MAXIM. gestellt wurden und jetzt bei *Malus pulcherrima* GIV. eingeordnet werden, stellt ein Blatt aus der Slg. Georges (Taf. 39, Fig. 9), das von Kräusel als *Physocarpus opulifolius* bestimmt wurde, einen ziemlich sicheren Nachweis der Gattung dar. Auch Kräusel bestimmte das Blatt als *Physocarpus opulifolius*. Für dieses Blatt ist der sehr breite Mittellappen und die abgestumpfte Spitze bezeichnend. Die zwei basalen Lappen sind kurz und deren Rand ist gezähnt. Die Zähne sind flach, lang anliegend, mit einem etwas kerbigen Charakter. Bis auf die Basalnerven sind die höherstehenden Sekundärnerven kaum sichtbar. Bei allen rezenten *Physocarpus*-Arten ist der Blattrand stärker (auch oftmals doppelt) gesägt und der Mittellappen ist nicht so groß wie bei den fossilen Funden.

Von den *Crataegus*-Funden unterscheiden sich die abgebildeten Blätter durch die ausgeprägte Dreilappigkeit und vor allem durch den klein-gekerbten Blattrand.

III.21. R o s a c e a e

Rosa LINNÉ

Rosa sp.

Taf. 36, Fig. 1-4

Beschreibung: Blätter unpaarig gefiedert, die beiderseitigen Teilblättchen stiellos, das untere Paar beträchtlich kleiner, als das obere. Teilblätter eiförmig, allmählich in eine Spitze auslaufend, Basis abgerundet. Die Sekundärnerven sind etwas geschlängelt, hervorgerufen durch die sich abzweigenden bogenförmigen Tertiärnerven. Sie verbinden sich miteinander durch Schlingen. Von diesen Schlingen zweigen zarte Nerven ab, die in die Zahnbuchten sowie die etwas nach vorn gerichteten, langgestreckten, oftmals scharf zugespitzten Zähne enden. Zwischen den Sekundärnerven ist ein loses, großmaschiges Netz von Tertiärnerven sichtbar, in dem nur selten Anastomosen zwischen den Sekundärnerven zur Geltung kommen.

Obwohl Vertreter der Familie Rosaceae verbreitet sind (karpologische Reste sowie auch Blätter) kommen Vertreter der Gattung *Rosa* L. seltener vor. Vielleicht gibt es eine erste Phase der Verbreitung im Oligozän mit der Art *Rosa lignita* HEER (zusammenfassend siehe MAI & WALTHER 1978), wo auch die nordböhmischen Funde erwähnt werden [vgl. BUZEK (in BUZEK et al. 1990, Abb. 6/2)].

Aus Willershausen wurden Blätter schon von STRAUS (1930, Taf. 34, Fig. 7) unter *Rosa* sp. erwähnt. Aus ungefähr gleichalten Schichten beschrieb MAI (in MAI & WALTHER 1988) eine *Rosa bergaensis* MAI.

Das hier beschriebene Fiederblatt dürfte wahrscheinlich zur Gattung *Rosa* L. gehören - leider zeigt es keine Details, die diese Zuordnung zweifelsfrei belegen. Die etwa 250 der heutigen *Rosa*-Arten und eine große Zahl der bisher beschriebenen fossilen *Rosa*-Blätter [KIRCHHEIMER (1942a)] lassen keine Rückschlüsse auf das Material aus Willershausen zu.

Außer den auf der Tafel 36 abgebildeten Blättern kommt wahrscheinlich in Willershausen noch eine zweite, weniger gut definierte *Rosa*-Art vor, die zur Zeit noch als *Dicotylophyllum* sp. 11 auf Tafel 62, Fig. 4, 4a abgebildet wird.

Sorbus LINNÉ

Die Gattung *Sorbus* mit etwa 100 Arten gliedert KRÜSSMANN (1978) in 5 Sektionen, wobei in jeder Sektion eine bestimmte Anzahl von Cultivaren unterschieden wird. Die sommergrüne Gattung weist Tendenzen zu vielen Kreuzungen auf, was zur Entstehung von Gattungen führte, die heute als selbständig angeführt werden. Deren Laub ist sehr unterschiedlich. Dies beweisen Gattungen wie *Sorbaronia* SCHNEIDER, *Sorbocotoneaster* POJARK. oder *Sorbopyrus* SCHNEID. Gattungen wie *Sorbaria* A. BR. weisen mitunter ähnliche Blätter auf, wie die schmal-ovalen Blätter der Gattung *Sorbus* L.. Manche Blätter von Rosaceen weisen ein ulmoides Gepräge auf, was eine Bestimmung erschwert, bzw. unmöglich gestaltet.

***Sorbus ariaefolia* sp.n.**

Taf. 37, Fig. 4, 5

Holotypus: Taf. 37, Fig. 5, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, P 1450.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Breit elliptisches Blatt, in eine ausgezogene Spitze verjüngt, an der Basis abgerundet-keilförmig, Blattrand doppelt gesägt. Beiderseitig vom Hauptnerv entspringen unter spitzen Winkeln (30-40°) 14 schnurgerade verlaufende und in größere Zähne mündende Nerven, wobei zwischen zwei Nerven (Zähnen) 2-3 kleinere Zähne sichtbar sind. Kleine Zähne sind auch an der Basis erkennbar.

Diagnosis: Leaves elliptic, base cuneate, apex acute. Venation pinnate, craspedodromous, midvein stout, straight, secondaries in 14 pairs, angle of divergence 30-40°, sometimes forked, dichotomizing toward the margin. Margin doubly serrate, main teeth with 2-3 smaller teeth also present at the base.

Bemerkungen: Große Ähnlichkeiten bestehen zwischen unserem mitteleuropäischen *Sorbus aria* (L.) CRANTZ und der hier beschriebenen Form aus Willershausen.

***Sorbus (?) gabbrensis* (BERGER) comb. n.**

Abb. 24; Taf. 38, Fig. 1, 2, 3, 4

1957 *Crataegus gabbrensis* BERGER. - BERGER, S. 47-48, Taf. XVIII, Fig. 280.

(?) 1982 *Sorbus pannonica* n. sp. - GIVULESCU, S. 135-136, Taf. II, Abb. 1, 2.

1990b *Sorbus gabbrensis* (BERGER) KNOBLOCH. - KNOBLOCH, S. 269, 272 (Abb.). WIL LERSHAUSEN.

Beschreibung: Blätter obovat bis breit elliptisch, Basis keilförmig, allmählich in eine nicht abgesetzte Spitze auslaufend, Rand doppelt gesägt, wobei dieser auch eine Lappenform annehmen kann. Blattrand in der Basis ganzrandig. Sekundärnerven 11-12, relativ dicht, gerade verlaufend, Winkel 30-40°. Tertiärnastomosen ausgesprochen dicht, oftmals gegabelt, senkrecht, schräg zwischen den Sekundärnerven verlaufend, mitunter auch senkrecht zum Mittelnerv orientiert. Quartärnervatur polygonal. Länge (ohne Stiel): 6,5-10,3 cm, Breite: 3,7-5,7 cm.

Bemerkungen: Nach Prof. D. Meischner (Göttingen) kommt es im Laufe des Sedimentationsprozesses zu verschiedenen Verstauchungen der Fossilien, durch die sich vielleicht auch die ungleichen Randverhältnisse bei diesen Blättern erklären lassen. (Es ist jedoch nicht immer notwendig zu denen mitunter extremen Erklärungen zu kommen). Bei bestimmten Formen von *Sorbus aria* (L.) CRANTZ gibt es an einem Ast craspedodrome Blätter mit einem einfach gesägten Rand ohne und mit lappenartiger Randausbildung, wie in dem hier beschriebenen Fall. Es ist zu bemerken, dass die Randausbildung recht unterschiedlich sein kann - im Unterschied zu *Sorbus intermedia*

(EHRH.) PERS., wo es zu einer lappchenförmigen Ausbildung am linken und rechten Blattrand kommt.

Ein Vergleich der Morphologie der Blätter bei den Gattungen *Crataegus* L. und *Sorbus* L. bei KRÜSSMANN (1976, 1978) zeigt, dass eine Stellung bei der Gattung *Sorbus* L. wahrscheinlicher ist, als bei *Crataegus* Linné.

Mit größter Wahrscheinlichkeit gehört zu *Sorbus* (?) *gabbrensis* (BERGER) comb. nov. auch *Sorbus pannonica* GIVULESCU (1982), die sich von *Sorbus gabbrensis* (BERGER) comb. nov. nur durch die geringere Anzahl der Sekundärnerven unterscheidet.

Eine sehr schöne Abbildung dieser Blätter wurde an anderer Stelle gegeben, auf die deshalb verwiesen sei (KNOBLOCH 1990b, nichtnummerierte Abbildung auf S. 272).

***Sorbus praetorminalis* KRYSHTOFOVICH et BAIKOVSKAJA**

Abb. 25; Taf. 36, Fig. 7-8, Taf. 39, Fig. 8, 10, Taf. 51, Fig. 6

1951 *Sorbus praetorminalis* sp. n. - KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAJA, S. 202, Taf. V, Fig. 1, 6.

1965 *Sorbus praetorminalis* KRYSHT. et BAIK. - KRYSHTOFOVICH et al., S. 125-6, Taf. XLII, Fig. 4, Taf. XLIII, Fig. 3.

1969 *Sorbus praetorminalis* KRYSHTOFOVICH et BAIKOVSKAJA. - GIVULESCU & GHIURCA, S. 45, Taf. XVII, Fig. 20.

1979 *Sorbus torminalis* (L.) CRANTZ foss. - Straus, Taf I, Fig. 3. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Diese beiderseitig auf typische Art und Weise tief spitz gelappten Blätter mit einem sehr fein gesägten Rand könnte man wohl wirklich mit dem rezenten Namen *Sorbus torminalis* (L.) CRANTZ belegen (Europa, Kleinasien, N-Afrika).

***Sorbus cf. uzenensis* HUZIOKA**

Taf. 37, Fig. 1-3, Taf. 44, Fig. 4

1988 *Sorbus uzenensis* HUZIOKA. - FOTJANOVA, S. 104, Abb. 41/5, 50/3, Taf. XXII, Fig. 11.

Bemerkungen: Eine den hier beschriebenen Blättern wahrscheinlich nahestehende Art ist aus jungneogenen Ablagerungen von Zentral Honshu in Japan als *Sorbus uzenensis* HUZIOKA bekannt (vgl. OZAKI 1991, Taf. 4, Fig. 10). Die Zeichnungen von FOTJANOVA (1988) unterscheiden sich nicht von unseren Blättern. Sie werden hier jedoch unter "cf." geführt, da ein direkter Vergleich des Materials bisher nicht möglich war.

Die Blätter, die HUZIOKA (1964, S. 86, Taf. XIII, Fig. 8, 8a, 9) von Honshu abbildete, unterscheiden sich von den hier beschriebenen Blättern durch die gebogenen Sekundärnerven (bei den Blättern aus Willershausen sind sie gerade) und einen unterschiedlichen Winkel.

STRAUS (1930, S. 323, Taf. 34, Fig. 8) erwähnte die in Mitteleuropa allgemein verbreitete *Sorbus cf. aucuparia* L. ebenfalls aus Willershausen. Das Original dazu lag dem Verfasser nicht vor, so dass zu dessen Einordnung hier nichts ausgesagt werden kann.

? *Rosaceae* gen. et sp. indet. vel ? *Ulmus carpinoides* GOEPPERT

Taf. 35, Fig. 2

Beschreibung: Eirunde bis ovale Blätter mit abgerundeter oder abgerundet-keilförmiger Basis und einem doppelt gezähnten Rand in den meistens gerade aber auch gebogene Nerven in die Zähne verlaufen. Manche Sekundärnerven gabeln sich in zwei Dritteln ihrer Länge (Taf. 35, Fig. 2a). Die hierher gestellten Blätter gehören wahrscheinlich mehreren Taxa an. Ihr Erhaltungszustand gestattet jedoch keine präzise Aussage.

Cydonia MILL. - *Cotoneaster* EHRH. - *Capparis* L.

? *Cydonia* sp. vel ? *Cotoneaster* sp. vel ? *Capparis* sp.

Taf. 45, Fig. 10, 11

Beschreibung: Rundliche bis schmal ganzrandige rundliche Blätter, deren Spitze leicht emarginat und der Blattgrund schwach herzförmig ist. Aus dem Mittelnerv zweigen unter sehr steilen Winkeln nicht sehr ausgeprägte 2-4 Sekundärnerven unter einem Winkel von 20-35° ab. Die Tertiärnerven sind nur ganz schwach angedeutet und scheinen (soweit überhaupt sichtbar) senkrecht zum Hauptnerv orientiert zu sein.

Bemerkungen: Relativ ähnliche Blätter besitzt *Capparis spinosa* L. (vgl. POKORNY 1864, Taf. 41, Fig. 904-905). Die meisten Blätter dieser Art sind jedoch in eine kleine Spitze ausgezogen, wogegen bei den vorliegenden Exemplaren die Spitze abgerundet ist. Die meiste Übereinstimmung scheint jedoch mit *Cotoneaster tomentosa* LINDL. (vgl. POKORNY 1864, Taf. 56, Fig. 1152-1154) zu bestehen. Die Art ist in den Alpen und Karpaten verbreitet.

Für einen annähernden Vergleich können die rundlichen ganzrandigen Arten, wie *Cotoneaster niger* (THUNB.) FRIES. und *C. integerrimus* MED. erwähnt werden. Meistens handelt es sich um sommergrüne Sträucher, die auch aus Europa bekannt sind. Manche *Betula*-Blätter, können sich auch unter *Crataegus*-Arten versteckt halten, so z. B. *Crataegus calpodendron* (EHRH.) MED.

III.22. M a l a c e a e

Malus MILLER

Malus pulcherrima GIVULESCU

Abb. 26; Taf. 32, Fig. 7, Taf. 34, Fig. 3, Taf. 36, Fig. 6, Taf. 39, Fig. 1-3, Taf. 48, Fig. 6, Taf. 49, Fig. 6, Taf. 55, Fig. 1

1930 *Physocarpus opulifolius* (L.) MAXIM. - STRAUS, S. 320-1, Taf. 44, Fig. 2. WILLERSHAUSEN.

1935 *Liquidambar orientale*. - STRAUS, S. 182, Taf. 34, Fig. 4, 5. WILLERSHAUSEN.

1980 *Malus pulcherrima* n. sp. - GIVULESCU, S. 46, Taf. I, Fig. 5.

Beschreibung: Dreilappige, variable Blätter. Manche dieser Blätter sind nur dreilappig, bei anderen machen sich bei den Mittellappen Andeutungen von zwei kleineren Läppchen (so beim Original zu STRAUS 1930, Taf. 44, Fig. 2) sichtbar. Bei wieder anderen sind an der linken und rechten Seite des Mittellappens Andeutungen relativ großer weiterer Lappen erkennbar. Der Rand ist gekerbt-gezähnt bis ganzrandig. Die Nervatur passt sich der Morphologie an. Wenn im Mittellappen keine weiteren lappenartigen Auswüchse entwickelt sind, ist die meistens kaum sichtbare Sekundärnervatur in dem Mittellappen sowie in den Seitenlappen schlingenbildend.

Bemerkungen: Unabhängig von GIVULESCU (1980) stieß ich 1987 im Menzel-Herbarium in Berlin-Dahlem auf rezente Blätter, die als *Pyrus trilobata* (LAB.) DC. beschriftet waren und mit den fossilen Blättern aus Willershausen zahlreiche Gemeinsamkeiten und Unterschiede aufwiesen. 1989 machte mich Prof. Givulescu auf die von ihm beschriebene neue Art *Malus pulcherrima* GIV. aufmerksam, die er mit *Malus* MILL. (= dem ehemaligen *Pyrus*) *trilobata* anhand einer Abbildung aus SCHNEIDER (1906) verglich. Wie man sich leicht aus den Abbildungen bei SCHNEIDER (1906) und vor allem bei KRÜSSMANN (1977, Taf. 121) überzeugen kann, kommen bei der Gattung *Malus* MILL. mehrere dreilappige Arten vor, bei denen der mittlere Lappen durch weitere Einschnitte gelappt oder verschiedenartig segmentiert wird. Vor allem bei regelmäßig ausgerichteten Lappen kann es daher sogar zu Überschneidungen mit den Gattungen *Acer* L. und *Crataegus* L. kommen. Da auch bei dem fossilen Material aus Willershausen ein großer Formenreichtum auftritt, soll die hohe Zahl der rezenten Arten, die durch sehr unterschiedliche morphologische Merkmale gekennzeichnet sind, ein Grund sein, auch bei den fossilen Blättern zwei Formen zu unterscheiden. Die erste ist durch segmentierte Mittellappen gekennzeichnet (z. B. Taf. 39, Fig. 1,2), bei der zweiten

Form ist der Mittellappen nicht segmentiert, nicht gelappt, kaum fein gezähnt (vgl. Taf. 39, Fig. 3, Taf. 48, Fig. 6). Da bei den einzelnen rezenten *Malus*-Arten eine beträchtliche Variabilität auftritt, soll auch bei den fossilen Funden keine besondere Klassifikation angestrebt werden (vgl. auch KRÜSSMANN 1977, Taf. 121). Für weitere Vergleiche seien vor allem *Malus sieboldii* (REGL.) REHD. (Japan), *Malus floribunda* VAN HOUTTE (? Japan) (viele ungelappte Blätter), *Malus sargentii* REHD. (USA ?), *Malus kansuensis* (BATAL.) SCHNEID. (NW-China), *Malus glabrata* REHD. (N-Carolina - Alabama), *Malus toringoides* (REHD.) HUGHES (= *M. transitoria* var. *toringoides* REHD. (W-China), *M. sieboldii* (REG.) REHD. (= *M. toringo* SIEB.) (Japan), *M. transitoria* (BATAL.) SCHNEIDER (NW-China) und *M. trilobata* (LABILL.) SCHNEIDER (W-Asien) genannt.

Zu der ausgesprochen dreilappigen Form (wobei der Mittellappen wiederum zwei große Lappen aufweist, die von *Acer* etwas unterschiedlich sind), gehört auch das von WEYLAND (1934, S. 94, Taf. 17, Fig. 1) als *Acer crenatifolium* ETT. angesprochene Blatt. Auf der Abbildung sind auch deutlich sehr kleine, voneinander weit entfernte Zähnnchen sichtbar. Es sei hervorgehoben, dass unabhängig von den neuen Erkenntnissen, schon PROCHAZKA (in PROCHAZKA & BUZEK 1975, S. 47) zu der Weyland'schen Abbildung bemerkt "The general outline of the leaf and in particular the straight secondary veins forming with the midrib acute angles are not suggestive of *Acer*".

FERGUSON (1971, S. 178-183), der die Weyland'sche Abbildung von *Acer crenatifolium* ETT. mit der gleichfalls von WEYLAND (1934, S. 94-95, Taf. 18, Fig. 1-3) beschriebenen *Acer integrilobum* WEBER und *Acer subcampestre* GOEPP. im Sinne von WEYLAND (1934, S. 94) unter seinem Taxon XXXIII. *Acer* Section *Platanoidea* PAX vereinigte, nennt zwar eine sehr große Anzahl von rezenten Arten der Gattung *Acer* L. und 7 Gattungen von anderen Familien, die er einem eingehenden Studium unterzogen hatte, scheint aber keinen Hinweis auf die Rosaceen zu geben.

Eine weitere Art, die vielleicht mit *Malus pulcherrima* GIV. in Verbindung gebracht werden könnte, ist vielleicht *Acer bicornes* ANDREANSZKY (1963b, S. 36-37, Abb. 10, Taf. V, Fig. 2) aus dem ungarischen Sarmat der Lokalität Mikófalva. Die Art, die besser als bei ANDREANSZKY in HABLY & SZAKALY (1989, Taf. IV, Fig. 3) abgebildet ist, beweist, dass es sich eher um eine *Acer*-Art handelt, als um *Malus pulcherrima* GIV., obwohl beide Arten zwei auffallend große Zähne im Mittellappen haben.

***Malus* (?) sp.**

Taf. 46, Fig. 2

Beschreibung: Ein Fragment eines rundlichen Blattes mit einem kerbig gesägt - gezähnten Rand und gebogenen, schlingenbildenden Sekundärnerven.

Bemerkungen: Ähnliche Blätter sind bei der Gattung *Malus*, *Prunus*, aber auch anderen Gattungen anzutreffen.

Bei den vorliegenden Funden ist die kerbige Zähnung des Blattrandes bemerkenswert. Wenn es überhaupt angebracht ist, morphologische Beziehungen zu erwägen, scheinen diese besonders zu *Malus baccata* (L.) BORKH., var. *mandschurica*, vorhanden zu sein.

Bei dieser Art gibt es Hinweise auf eine Einordnung zur Familie *Rosaceae*.

Weiter scheinen manche *Pyrus*-Arten *Malus* (?) sp. von morphologischer Sicht sehr zu ähneln. Solche sind vor allem als *Pyrus ussuriensis* MAXIM. var. *ovidea* (REHD.) REHD. (vgl. KRÜSSMANN 1978, Taf. 27/b) erwähnt. Diese unterscheiden sich durch unterschiedliche Randverhältnisse. Gleiches gilt auch für verschiedene *Prunus*-Arten, die verschiedene morphologische Gegebenheiten gemein haben. Ähnliches lässt sich auch bei den Blättern verschiedener *Rosaceae* feststellen, die auch Gemeinsamkeiten mit den Blättern der Gattung *Eucommia* OLIV. aufweisen. Eine Unterscheidung ist vor allem durch anatomische Belege möglich.

ILJINSKAJA (1968, S. 49) beschrieb eine neue Art als *Populus rhamnifolia* ILJINSKAJA, die manchen Blättern aus der vorliegenden Kollektion ähnelt und die von KRÜGER (1979, Taf. 2, Fig. 6) und KRÜGER in WEIDERT (1988, Abb. 5 auf S. 182) als *Eucommia europaea* MÄDLER abge-

handelt wurden. Diese Art unterscheidet sich von dem Willershäuser Material durch die gröbere und größere Zähnung (vgl. auch SZAFER 1952, NEMEJC 1975). ILJINSKAJA (1968) sah bei *Populus rhamnifolia* ILJINSKAJA Beziehungen zu den rezenten Arten *Populus maximoviczii* A. HENRY, *P. suaveolens* FISCH. und *P. koreana* REHDER. Das rezente Vergleichsmaterial war nicht sehr reich, so dass sie auch Beziehungen zur Gattung *Celastrus* für möglich hält.

Das als *Malus* sp. beschriebene Blatt weist entfernte Ähnlichkeiten mit dem als *Malus* sp. in OZAKI (1991, Abb. 27/1) aus jungneogenen Schichten Japans abgebildeten Fossil auf.

Crataegus LINNÉ

SCHNEIDER (1906, S. 766-802), der sich ausführlich mit den südeuropäisch-vorderasiatischen und teilweise auch amerikanischen Arten auseinandergesetzt hat, spricht davon, dass "bei dem Chaos neuer Arten war ich gar nicht in der Lage, eine große Anzahl alter eingebürgerter Namen auch nur annähernd zu identifizieren" (S. 767). Er spricht weiter von einer großen Verwirrung und vollkommen ungeklärten Systematik.

In der Tat genügt es, wenn man sich einen *Crataegus*-Strauch ansieht um festzustellen, wie vielgestaltig die Blätter der gleichen Art sein können. Auf der anderen Seite kann man sich anhand der Literatur leicht überzeugen, wie groß die Überschneidung der gleichen oder ähnlichen Morphologie bei unterschiedlichen Arten sein kann.

Auf der einen Seite ist es nicht möglich jedes unterschiedliche Blatt als eine selbständige Art auszugliedern, auf der anderen Seite dürfte die Variabilität der Willershausener *Crataegus*-Blätter wiederum zu groß sein, daß man nur von einer Art sprechen könnte. Eine jegliche Gruppierung zu Arten ist daher rein künstlich. Leider sind fossile *Crataegus*-Reste auch recht selten, so dass oftmals jedes einzelne Blatt als neue Art beschrieben wurde.

STRAUS (1930, S. 321-322, Taf. 37, Fig. 8-9, Taf. 41, Fig. 10-11), der sehr fragmentarisch erhaltene *Crataegus*-Reste zur rezenten Art *C. cf. oxyacantha* L. stellte, kann auf keinem Fall zugestimmt werden, da auch diese Blätter eben nur Belege für die Existenz der Gattung *Crataegus* L. in Willershausen darstellen.

***Crataegus* aff. *dyssenterica* MASSALONGO**

Taf. 50, Fig. 7, 8, Taf. 52, Fig. 1, Taf. 57, Fig. 5

1859 *Crataegus dyssenterica* MASSAL. - MASSALONGO in MASSALONGO & SCARABELLI, S. 414-415, Taf. XIX, Fig. 1.

***Crataegus* (?) *meischneri* sp. n.**

Taf. 48, Fig. 2

Holotypus: Taf. 48, Fig. 2, Inv. Nr. P 1396, Coll. Mundlos.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Kalkmergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Dreilappiges Blatt, bei dem der Mittellappen der größte ist. Basis stumpf, etwas am Stiel herablaufend. Rand spitz gesägt mit dreieckigen Zähnen. Nervatur craspedodrom. Die Sekundärnerven zweigen vom Mittelnerv meistens unter etwa 60 Grad ab.

Diagnosis: Leaves with three triangular lobes of which the central one is the largest. Base rounded, apex acute. Margin serrate, the triangular teeth variable in size. Venation craspedodromous, the secondary veins arising at various angles, mostly about 60°.

Beschreibung: Ein dreilappiges Blatt von einer breit-eirunden Umrissform und kesselförmiger, abgerundeter Basis. Die beiden Seitenlappen sind kurz und deren Einschnitte stehen senkrecht zum Mittelnerv. Der Mittellappen ist an seinem unteren Teil sehr breit und verschmälert sich allmählich in die Spitze. Der Rand einfach, an einigen Stellen doppelt gesägt, die Zähne sind ungleich groß, die

größten befinden sich im mittleren Teil des Mittellappens, die kleinsten an der Basis, sie sind beiderseitig etwas konkav, die Buchten zwischen ihnen sind scharf-zugespitzt oder auch gerundet. Aus dem Mittelnerv zweigen in der linken Blatthälfte unter wenigen spitzeren Winkeln als in der rechten Blatthälfte, bogenförmig verlaufende Sekundärnerven ab, die sich manchmal gabeln, manchmal zweigen sich von ihnen Tertiärnerven ab, die die Zähne innervieren. Mitunter kommen auch Zwischenerven vor, die sich allmählich zwischen den Sekundärnerven verlieren. Die tertiäre Nervatur bildet ein unregelmäßig großes polygonales Maschennetz, in dem sich ein undeutlich abgegrenztes polygonales Maschennetz vorfindet. Auf der gesamten Oberfläche finden sich (meistens jedoch abradiert) halbkugelförmige schwarze Gebilde vor (? Drüsen). Länge der Blattspreite: 5,1 cm, Breite: 3,8 cm, Länge des Stiels: 2,2 cm.

Bemerkungen: Bei den meisten gelappten *Acer*-Arten, die in ihrer Form bei oberflächlicher Betrachtung diesem Fossil ähneln, kommen aus der Basis entspringende Basalnerven vor (Ausnahme z. B. *Acer negundo* L.). Bei diesem Blatt ist dem nicht so, abgesehen von der sehr charakteristischen Zähnung. Eine Stellung bei der Gattung *Crataegus* L. ist möglich, eine andere systematische Einstufung kann aber eben nicht ausgeschlossen werden. Die Zugehörigkeit zu den Rosaceen ist wahrscheinlich.

***Crataegus* aff. *oxyacanthoides* GOEPPERT**

Taf. 39, Fig. 6, 7

1855 *Crataegus oxyacanthoides* m. - GOEPPERT, S. 38-39, Taf. XXVI, Fig. 1.

1930 *Crataegus* cf. *oxyacantha* L. - STRAUS, S. 321-2, Taf. 37, Fig. 8, Taf. 41, Fig. 10-11. WIL LERSHAUSEN.

***Crataegus praemonogyna* KRYSHTOFOVICH**

Taf. 36, Fig. 5, Taf. 45, Fig. 7, Taf. 49, Fig. 5, Taf. 52, Fig. 2

1914 *Crataegus praemonogyna* KRYSHT. - KRYSHTOFOVICH, S. 894, Taf. 1, Fig. 8.

1954 *Crataegus praemonogyna* KRYSHT. - PIMENOVA, S. 72, Taf. 18, Fig. 6.

1961 *Crataegus pirskenbergensis* nov. sp. - KNOBLOCH, S. 278-9, Taf. VIII, Fig. 8.

1965 *Crataegus praemonogyna* KRYSHT. - KRYSTHOFOVICH & BAIKOVSKAJA, S. 85, Taf. XXXVIII, Fig. 4.

Die vielgestaltigen *Crataegus*-Arten gestalten auch eine sehr unterschiedliche Deutung, vor allem wenn das Ausgangsmaterial fragmentarisch und vielgestaltig ist, wie das unsere.

Wenn wir davon ausgehen, dass eine häufig verbreitete Art auch auf mehreren Fundstellen gefunden wurde und dabei auch morphologisch vielgestaltige Blattformen vorkommen, können wir vielleicht auch den unwissenschaftlichen Vorgang akzeptieren, dass in unserem Falle eine solche Art *Crataegus oxyacanthoides* GOEPPERT gewesen sein könnte. Unsere recht zahlreichen Funde, wenn wir sie alle zu einer Art stellen wollen, geben da zahlreiche Hinweise. Wir finden bei der Art dreilappige Blätter, bei denen der mittlere Lappen weiter segmentiert ist und weiter Blätter, bei denen es nicht mehr möglich ist, von einer Dreilappigkeit zu sprechen, sondern von fiederteiligen Blättern, die die Form von *Crataegus dysenterica* MASSALONGO annehmen, wobei diese Blätter jegliche Zähnung vermissen, was mit dem Erhaltungszustand verbunden sein kann.

***Crataegus* sp. 1**

Abb. 27; Taf. 44, Fig. 8

1990b *Crataegus* sp. (Weißdorn). - KNOBLOCH, S. 269 (Abb.) WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: Blatt im Umriss schmal eiförmig, fiederteilig in drei Segmente, Basis keilförmig. Die Segmente (Fiedern) stehen zum Mittelnerv unter einem Winkel von rund 35° (unten), 28° (in der Mitte) und 10° (oben). Deren Rand ist entfernt scharfspitzig gesägt. In der Mitte werden sie durch einen sehr schwachen Nerv durchzogen, der in deren Spitze endet. Weitere Nerven verlaufen zwischen diesen in Richtung der Fiederbuchten, vor denen sie sich gabeln, wobei sich deren Enden mit der sehr feinen tertiären Nervatur verbinden. Diese bildet teilweise Felder entlang der Sekundärnerven, teilweise verläuft sie unregelmäßig. Länge der Spreite: 4,4 cm, größte Breite: 2,1 cm, Länge des Stiels: 1,2 cm.

Bemerkungen: Dieser Rest steht morphologisch *Crataegus neckerae* KNOBLOCH (1986a) nahe, von der er sich durch die unter spitzeren Winkeln abzweigenden Fiedern unterscheidet. Die große Variabilität der fossilen und rezenten *Crataegus*-Blätter und das Vorhandensein von nur einem Blatt mag die nichtspezifische Einstufung dieses Restes rechtfertigen.

Crataegus sp. 2

Taf. 45, Fig. 8

Beschreibung: Ein rundliches, an beiden Enden zugespitztes Blatt: mit schwach keilförmiger Basis. Die Sekundärnerven entspringen unter einem Winkel von 30-40°. Beidseitig vom Hauptnerv zweigen sich 6-7 gerade verlaufende Sekundärnerven, die in die doppelt gesägten Zähne münden.

III.23. *Amygdalaceae*

Cerasus LINNÉ

Cerasus avium (L.) MOENCH *fossilis*

Abb. 28; Taf. 44, Fig. 1, 2, 3, 5, 6

1892 *Carya bilinica* UNG. - BOULAY, S. 79-80, Taf. 6, Fig. 12.

(?) 1904-5 *Prunus pereger* UNG. - LAURENT - MARTY, S. 181-3, Taf. XIV, Fig. 3.

1983 *Cerasus avium* (L.) MOENCH. - MAI, S. 87-88, Taf. 41, Fig. 1, Abb. 5/50, 10/8-9.

Beschreibung: Ein ovales Blatt mit einer etwas abgerundeten keilförmigen Basis, das in eine relativ langausgezogene Spitze ausläuft. Die Zähne etwas kerbförmig, zugespitzt-abgerundet. Die Sekundärnerven (14-15) entspringen vom Mittelnerv unter einem Winkel von rund 40°, sind ziemlich gerade, um sich dann vor dem Rande umzubiegen und sich bogenförmig miteinander zu verbinden. An diese Bögen grenzen weitere kleinere Bögen von denen durch kurze Anastomosen die Randzähne innerviert werden. Die tertiäre Nervatur ist schwer sichtbar. Im wesentlichen wird sie von einem unterschiedlich großen Maschennetz gebildet, das teilweise den Charakter von Anastomosen annehmen kann.

Bemerkungen: Diese schon früher als Kirschblätter angesprochenen Fossilien (vgl. KNOBLOCH 1990b, S. 269-270) gehören zu den wenigen Formen aus Willershausen, die direkt mit bestimmten heutigen Arten in Verbindung gebracht werden konnten, obwohl gerade diese Blätter zu den selteneren Blättern der Rosengewächse gehören. Wahrscheinlich wurden sie im Tertiär bisher wenig erkannt und lediglich aus dem Interglazial von Bilzingsleben angeführt (MAI 1983).

Es ist weiter interessant zu erwähnen, dass MAI (1983), die Vogelkirsche anhand von Blättern oder Steinkernen aus verschiedenen Ablagerungen erwähnt. Für das Vorkommen der Vogelkirsche in Bilzingsleben werden mitunter ähnliche soziologische Ordnungen angegeben, wie sie in Willershausen vorkommen könnten: *Prunetalia*, *Carpineto-Fagetalia*, *Fraxininetalia* oder die Sippen in kolchisch-taurischen Eichenmischwäldern im Sinne von RADDE (1899, S. 169).

Außer den Blättern auf Taf. 44, Fig. 1-3, auf denen Blätter mit deutlichen Schlingen und einen relativ kleinen und doppelt gezähnten Blattrand vorkommen, sind auf Taf. 44, Fig. 5, Taf. 45, Fig. 3-4, Blätter abgebildet, bei denen die Zähne etwas größer und abgerundeter sind. In unserem Herbarmaterial sind beide Typen von Zahnungen vertreten.

Die zu *Cerasus avium* zu stellende *Carya bilinica* aus Varennes (BOULAY 1892, Taf. 6, Fig. 12) ähnelt den Funden aus Willershausen durch die vollkommen gleiche Zähnung sowie die sehr charakteristischen Schlingenbögen. Es ist bemerkenswert, dass die Floren von Willershausen und des Gebietes des Mont Dore gerade diese recht selten gemeinsamen Arten führen.

III.24. *Cedrelaceae*

Cedrela P. BROWNE

***Cedrela heliconia* (UNGER) comb. n.**

Abb. 29a-b; Taf. 47, Fig. 1, 6

1850a *Sapindus heliconius* UNG. - UNGER Gen. et sp. plant. S. 457

1860 *Sapindus heliconius* UNG. - UNGER, S. 34, Taf. XV, Fig. 1-5.

1867 *Juglans attica* UNG. - UNGER, S. 78, Taf. XIV, Fig. 11, 12.

1869 *Cedrela europaea* UNG. - UNGER, S. 146, Taf. IV, Fig. 8

1957 *Cedrela sarmatica* E. KOVACS. - E. KOVACS, S. 440, Textfig. 6, Taf. XXIII, Fig. 9.

1968 *Cedrela sarmatica* E. KOVACS. - ILJINSKAJA, S. 78, Taf. VI, Fig. 1, Taf. XI, Fig. 1-4, Taf. XXIV, Fig. 7, Taf. XXVI, Fig. 3, 4.

1987 *Cedrela attica* (UNGER 1867) PALAMAREV et PETKOVA comb. nov. - PALAMAREV & PETKOVA, S. 119-120, Taf. XXXI, Fig. 1-2, 6. Dort auch weitere Literaturhinweise.

Bemerkungen: Da keine anatomischen Belege vorliegen, ist die Zuordnung zur Gattung *Cedrela* zweifelhaft. Die Form der Blattbasis sowie der Charakter der Sekundärnervatur (dazu vgl. auch KNOBLOCH 1969, Taf. LXIV, Fig. 1, 2) sprechen für die mögliche Zugehörigkeit zu dieser Gattung. Gleichfalls ist bemerkenswert, dass schon UNGER (1869) eine *Cedrela*-Art aufstellte. Eine weitere *Cedrela*-verdächtige Art ist auch *Sapindus erdőbényensis* KOVATS (1856) mit einer jedoch extrem asymmetrischen Basis. Früher (KNOBLOCH 1969, S. 124) wurde in diesem Zusammenhang auf die *Sapindus dubius* UNGER (1854) aufmerksam gemacht.

Herr Doz. Dr. Kvacek (mündliche Mitteilung, Dezember 1997) zweifelt an der richtigen Bestimmung dieser Blätter als *Cedrela*.

III.25. *Aceraceae*

Die fossilen Ahornblätter sind in Willershausen nicht sehr häufig, was deren Bestimmung sehr erschwert, da bei diesen oft großflächigen Blättern meistens ganze Blätter notwendig sind. Ausgesprochen häufig ist lediglich der polymorphe *Acer integerrimum* (VIVIANI) MASSALONGO.

Acer LINNÉ

***Acer integerrimum* (VIVIANI) MASSALONGO**

Abb. 30a,b,d; Taf. 45, Fig. 5, Taf. 48, Fig. 4, Taf. 49, Fig. 3, Taf. 50, Fig. 2-6, Taf. 52, Fig. 6, Taf. 53, Fig. 4, Taf. 54, Fig. 2, Taf. 55, Fig. 5, Taf. 61, Fig. 7

1856 *Acer trachyticum* KOV. - KOVATS, S. 32, Taf. VII, Fig. 1, 2.

1856 *Acer inaequilobum* KOV. - KOVATS, S. 32, Taf. VII, Fig. 3.

1859 *Acer sterculiaefolium* MASS. - MASSALONGO & SCARABELLI, S.344, Taf. 15-16, Fig. 5.

1873 *Acer subpictum* SAP. - SAPORTA, S. 221, Taf. 24, Fig. 2-3.

1876 *Acer laetum* C. A. MEY. *pliocenicum* SAP. et MAR. - SAPORTA & MARION, S. 324, Fig. 105/3.

1881 *Acer nervatum* VEL. - VELENOVSKY, S. 39, Taf. 7, Fig. 5, 6.

1891 *Acer laetum* C. A. MEY. - BOULAY, Taf. IX, Fig. 3.

(?) 1892 *Sterculia obtusiloba* N. BOUL. - BOULAY, S. 91-92, Taf. 9, Fig. 7.

- (?) 1930 *Acer monspessulanum* L. *fossilis* EGH. - STRAUS, S. 326, Taf. 43, Fig. 7. WILLERSHAUSEN.
- 1930 *Acer laetum* C. A. MEY. *pliocenicum* SAP. et MAR. - STRAUS, S. 323-324, Taf. 36, Fig. 3-4, Taf. 44, Fig. 5-6. WILLERSHAUSEN.
- (?) 1930 *Acer decipiens* AL. BR. - STRAUS, S. 324-325, Taf. 42, Fig. 5, Taf. 43, Fig. 6. WILLERSHAUSEN.
- 1951 Blatt des kaukasischen Ahorns. - STRAUS, Abb. 2. WILLERSHAUSEN.
- 1979 *Acer cappadocicum* - STRAUS, S. 25. WILLERSHAUSEN.
- 1992 *Acer cappadocicum* GLED. *foss.* (= *A. laetum* C. A. MEY.). - STRAUS, S. 56. WILLERSHAUSEN.
- 1994 *Acer integerrimum* - MEISCHNER, S. 23, Taf. 2. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Zu diesem Formenkreis (von einer Art kann man wohl kaum sprechen) sei anhand des Materials aus Willershausen erwähnt, daß meines Erachtens mindestens zwei rezente Arten für den Vergleich mit fossilen Funden in Frage kommen: *Acer mono* MAXIM. (= *Acer pictum* THUNB.), verbreitet in China und Korea, und *Acer cappadocicum* GLEDITSCH (= *A. laetum* C. A. Mez., *A. colchicum* HARTWISS.), verbreitet im Kaukasus, Kleinasien bis zum Himalaja.

Beide rezente Arten besitzen eine unwahrscheinlich große morphologische Variabilität der Blätter, die meistens die Formen aus Willershausen problemlos abdecken. Bei beiden rezenten Arten kommen verschieden tief gelappte Blätter vor, wobei diese meistens fünflappig sind. Die jungen Blätter können jedoch auch dreilappig sein (wobei für einen Vergleich noch weitere rezente Arten in Frage kommen können). Der große Formenreichtum der fossilen Funde führte zur Aufstellung zahlreicher fossiler Arten (zur Synonymie vgl. BERGER 1957, S. 52, KNOBLOCH 1969, S. 138, BUZEK 1971, S. 79, WALTHER 1972, S. 107-108 und PROCHAZKA & BUZEK 1975, S. 15). Ähnlich wie bei dem rezenten *Acer mono* MAXIM. einige Varietäten unterschieden werden (vgl. KRÜSSMANN 1976, Abb. 60), unterschied auch PROCHAZKA in PROCHAZKA & BUZEK (1975, S. 16-19) 8 Formen. Diesen Formen legte er gewöhnlich verschiedene in der Literatur beschriebene Arten zugrunde. So etwa begründete er die Form *saportae* f. n. anhand der Abbildung von *Acer laetum pliocenicum* SAP. & MAR. in SAPORTA (1881, Abb. 105/3).

Auch bei dem Material aus Willershausen wäre es möglich verschiedene Formen zu unterscheiden. Es wäre jedoch wahrscheinlich wenig sinnvoll, Arten zu unterscheiden wie bei GIVULESCU & GHIURCA (1969) in der Flora von Chiuzbaia: Fünflappige, tief gelappte Blätter: *Acer integerrimum* VIVIANI; fünflappige, weniger tief gelappte Blätter: *Acer laetum* C. A. MEYER, *pliocenicum* SAPORTA; dreilappige kleine (junge Blätter): *Acer decipiens* AL. BRAUN und dreilappige Blätter mit einem langausgezogenen Mittellappen und einem vierten Ansatz eines kleinen Lappens unten rechts: *Acer staubi* n. sp. Im letzteren Fall handelt es sich um eine seltenere Abnormalität. Die Existenz von zwei, oder auch mehreren Arten lässt sich in diesem Formenkreis nicht ausschließen. Auf keinen Fall können jedoch die dreilappigen jungen Blätter, bei denen die Lappenenden zugespitzt sind, als selbständig ausgegliedert werden.

Auffallend sind in der Göttinger Kollektion besonders zwei Formen:

1. Blätter mit kürzeren und sehr breiten Lappen
2. Blätter mit längeren und schmalen Lappen.

116 Blätter des Willershausener Materials konnte ich zu 10 unterschiedlichen Formen stellen. Wie jedoch andere taxonomische Untersuchungen zeigten, kommen die häufigsten Blätter (95 Blätter) in 4 Formen vor, wogegen 6 Formen an 22 Blätter gebunden sind. Ähnlich wie bei anderen Gattungen, von denen reichhaltiges Material bekannt ist, liegen von den 10 definierbaren Formen Einzelblätter vor, die eine Einordnung in andere Gattungen nicht ausschließen. Erwähnt sei die Abbildung, bei der man an *Sterculia obtusiloba* BOULAY denken könnte (vgl. BOULAY 1892, Taf. IX, Fig. 5). Sowohl aus Willershausen als auch aus Mont Dore und Murat (ROIRON 1991, Taf. 4) treten drei unterschiedlich Formen von *Acer integerrimum* (VIV.) MASS auf: Blätter mit schmalen Lappen und langausgezogenen Spitzen (Taf. 4, Fig. 11-12 bei Roiron), Blätter mit sehr breiten Lappen und

einer kurzen, fein zugespitzten Spitze (Taf. 4, Fig. 4), Blätter mit parallelrandigen breiten Lappen, die in kurze Spitzen auslaufen (Taf. 4, Fig. 5). Bei einer unterschiedlichen Lappenform sind die kurzen Spitzen der Lappen für die Art charakteristisch.

Acer aff. opalus MILLER fossilis

Abb. 31; Taf. 52, Fig. 5

(?) 1930 *Acer italicum* LAUTH. - STRAUS, S. 325, Taf. 42, Fig. 6, Taf. 47, Fig. 2-6. WILLERSHAUSEN.

1990 *Acer opalus* MILL. - KNOBLOCH, Abb. auf S. 217. WILLERSHAUSEN.

(?) 1992 *Acer opalus* MILL. foss. - STRAUS, S. 57. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: Ein fünflappiges Blatt, 14 cm breit und rund 13 cm lang von rundlicher Form. Die Lappen haben ebenfalls eine rundliche Form. Die Haupt- und "Neben"-Lappen stehen zu dem Mittellappen in einem Winkel von 38°. Soweit ganz selten an der Basis sichtbar, ist der Rand durch kerbige flache Zähne besetzt.

Es liegt nur ein recht gut erhaltenes Blatt vor, von dem sich der positive Abdruck in Göttingen befindet und der negative Abdruck in der Bayerischen Staatssammlung in München. Dieses Blatt ähnelt sehr dem rezenten *Acer obtusatum* WILLD. aus Sarajevo im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem (bei KRÜSSMANN 1976, S. 89 als *Acer opalus* MILL. subsp. *obtusatum* (WILLD.) GAMS. bezeichnet).

Bemerkungen: Ein entsprechendes rezent Blatt bildete PROCHAZKA (in PROCHAZKA & BUZEK 1975, Taf. 8, Fig. 1) unter *Acer obtusatum* KIT. aus Montenegro ab und ein weiteres, kleineres Blatt, das mit unserem fossilen ebenfalls übereinstimmt, aus Toskana als *Acer opulifolium* VILL. (vgl. PROCHAZKA & BUZEK 1975, Taf. 11, Fig. 2). KRÜSSMANN (1976, S. 89) erwähnt nur die Art *Acer opalus* Mill. Weitere Beziehungen existieren zu *Acer pseudoplatanus* L. (Mitteleuropa, Krim, Kaukasus).

Acer velutinum BOISS. (Kaukasus - N-Persien) hat einen etwas mehr gezähnten Rand, läßt sich in seiner Umrissform aber mit dem fossilen Blatt durchaus vergleichen.

In der Göttinger Sammlung werden noch zwei weitere untere Blatt-Teile aufbewahrt, die zu dieser Art zu stellen sind. Obwohl der Verfasser ein Gegner des Gebrauches von rezenten Artnamen für die fossilen Formen ist, sei an dieser Stelle wegen der geringen Anzahl der fossilen Belege eine der wenigen Ausnahmen gemacht.

Da das behandelte Blatt schon einmal abgebildet wurde, kann hier auf eine Wiederholung verzichtet werden (KNOBLOCH 1990a, S. 217).

Acer cf. palaeosaccharinum STUR

Abb. 32; Taf. 49, Fig. 2, Taf. 52, Fig. 4, Taf. 53, Fig. 3, 6

(?) 1867 *Acer palaeosaccharinum* STUR. - STUR, S. 177-178, Taf. 5, Fig. 8.

1972 *Acer palaeosaccharinum* STUR. - WALTHER, S. 97-107, Taf. 19-21, 52-53. Hier weitere Synonyme und Literaturhinweise.

Bemerkungen: Die Art wurde sehr ausführlich durch KNOBLOCH (1961), WALTHER (1972) und PROCHAZKA & BUZEK (1975) abgehandelt und abgebildet. Die typischen Blätter führen einen Mittellappen mit zwei größeren Zähnen, wobei der Blattrand dieses Mittellappens zunächst ganzrandig ist. Solch ein Blatt ist auf Taf. 52, Fig. 4 abgebildet. Es entspricht dem Blatt aus dem Mitteloligozän des Hrazeny bei KNOBLOCH (1961, Taf. 62, Fig. 11). Andere Blätter mit etwas feinerer Zähnung finden sich sowohl in Willershausen (vgl. Taf. 52, Fig. 4) als auch im Oligozän der Böhmischen Masse (WALTHER 1972, Taf. 21, Fig. 4-7). Die unterschiedliche stratigraphische Verbreitung geht auch aus der gleichen stratigraphischen Verbreitung anderer Arten hervor, z. B. *Cerci-*

diphyllum crenatum (UNG.) BROWN oder *Comptonia difformis* (STERNB.) BERRY im Oligozän der Böhmisches Masse und in Willershausen sowie an anderer Fundstellen, wogegen *Acer sanctae crucis* STUR nur aus dem jüngeren Neogen bekannt ist.

Die Anwesenheit einer Art beweist unumgänglich nicht ein gleiches Alter. Wesentlicher erscheinen gleiche ökologische oder soziologische Rückschlüsse für artlich gleiche Taxa.

In Willershausen finden sich keine Ahornblätter, die den Formen von *Acer tricuspidatum* BRONN aus Oehningen oder Salzhausen entsprechen, das heißt Blätter mit einem relativ breiten Mittellappen und kurzen Seitenlappen (vgl. WALTHER 1972, Taf. 13). Die Blätter aus Willershausen sind demgegenüber mit einem grob gezähnten Rand versehen, wobei die Dimensionen der Blätter klein sind. Solche Blätter kommen besonders bei den mitteloligozänen Floren des Böhmisches Mittelgebirges vor (vgl. WALTHER 1972, Taf. 16, z. B. Fig. 3). Diese Blätter, mit denen von Willershausen zu vergleichen, dürfte wahrscheinlich auch nicht zutreffend sein. Ebenfalls sollte nicht ein Blatt als ein junges Blatt von *Acer palaeosaccharinum* STUR aufgefaßt werden - nur weil es in der Mitte des Mittellappens beiderseitig relativ große Zähne aufweist, während der Rand unter diesen Zähnen glatt ist.

Acer* aff. *pseudoplatanus* LINNÉ *fossilis

Abb. 33; Taf. 50, Fig. 1, Taf. 51, Fig. 1-3

(?) 1859 *Acer Heerii* var. *Weberianum* MASSAL. - MASSALONGO & SCARABELLI, S. 351, Taf. 19, Fig. 2.

(?) 1875 *Acer opulifolium* VILL. (*pliocenicum*); SAPORTA - MARION, S. 292-294, Taf. 35, Fig. 2-6.

1930 *Acer italum* LANTH. - STRAUS, S. 325, Taf. 42, Fig. 6, Taf. 47, Fig. 2-6. WILLERSHAUSEN.

1990a *Acer* sp. - KNOBLOCH, S. 217, 222, Abb. auf S. 217. WILLERSHAUSEN.

(?) 1992 *Acer opalus* Mill. *foss.* - STRAUS, S. 57. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Obwohl viele der tertiären *Acer*-Blätter zur verbreiteten Art *Acer tricuspidatum* A. BRAUN et AGASSIZ in BRONN (1838) gestellt werden (wobei diese fast eindeutig mit *Acer rubrum* L. verglichen wurden - vgl. WALTHER 1972, S. 93), kamen bei der Beurteilung einiger fossiler Ahornblätter aus Willershausen bestimmte Zweifel auf. Diese bezeichnete ich dann als *Acer* sp. mit der Bemerkung: "mit sehr entfernten Beziehungen zum Bergahorn" (KNOBLOCH 1990a, S. 217). In der gleichen Arbeit bemerkte ich weiter, dass der weitverbreitete *Acer tricuspidatum* BRONN schon ausgestorben sein kann, wie man aus dem Fehlen seiner typischen Blätter schliessen muß. Dafür kommen Blätter vor, die Ähnlichkeit mit europäischen Arten haben und auf Beziehungen mit dem in Mitteleuropa allgemein verbreiteten Bergahorn hinweisen.

Ein Vergleich der im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem gesammelten Blättern von *Acer rubrum* L. und *A. pseudoplatanus* L. ergab, dass sich einerseits beide rezenten Arten nicht nennenswert voneinander unterscheiden, andererseits gravierende Unterschiede zwischen beiden rezenten Arten bei unterschiedlichen Standorten vorkommen.

Die taxonomische Stellung unserer Blätter ist nicht nur wegen der angesprochenen Probleme kompliziert, sondern weil weiterhin auch ähnliche Blätter, bei dem rezenten Ahorn *Acer miyabei* Max. auftreten, die mit den fossilen Arten *Acer palaeo-miyabei* MÄDLER (1939) und *Acer pseudomiyabei* BAIKOVSKAJA (vgl. KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAJA 1965) im Zusammenhang stehen. Die letztgenannte Art bildete erstmalig KELBER (1988, Abb. 12/c, d) aus der Sandgrube Wollbach bei Bad Neustadt a. d. Saale im Vorland der Rhön ab. Diese Art wird jedoch später gemeinsam mit noch nicht veröffentlichten Blätterfunden aus Frankfurt-Niederrad erörtert werden.

Letztlich kann noch erwähnt werden, dass die fossilen Blätter aus Willershausen auch zahlreiche morphologische Gemeinsamkeiten mit dem japanischen *Acer diabolicum* BL. ex K. KOCH aufweisen.

***Acer sanctae-crucis* STUR**

Taf. 53, Fig. 2

1867 *Acer sanctae-crucis* STUR. - STUR, S. 178, Taf. 5, Fig. 9-12.

Bemerkungen: Aufgrund eines Blattabdruckes aus Willershausen ist nachweisbar, dass es nicht möglich ist, *Acer sanctae-crucis* Stur mit *Acer vindobonensis* (ETT.) STUR zu einer Art zu vereinen, wie dies in meiner Synonymenliste (KNOBLOCH 1969, S. 127) mit Fragezeichen angedeutet wurde. Der einzige Blattfund aus Willershausen weist am rechten Lappen deutliche, sehr feine, nach vorn gerichtete Sägezähne auf, genauso wie dies bei der von Stur beschriebenen Art der Fall ist. Die rezente Vergleichsart *Acer palmatum* (= *A. polymorphum* S. et Z.) besitzt ähnliche Sägezähne, wobei diese mitunter zarter und zahlreicher sein können. Die gleiche Ansicht vertritt auch WALTHER (1972, S. 155). Das Blatt aus Willershausen ist der stratigraphisch jüngste Fund aus Mitteleuropa, wogegen die ältesten aus Klettwitz und Rauno in der Niederlausitz stammen (wahrscheinlich Mittelmiozän, siehe MENZEL 1906, MENZEL, GOTHAN & SAPPER 1933, WALTHER 1972). Es handelt sich um den ersten Nachweis aus Willershausen. Diese Art wird zur Zeit meistens als *Acer vindobonensis* (ETTINGSHAUSEN) STUR angegeben (KOVAR-EDER 1988, S. 48).

***Acer* sp. 1**[= *Acer* cf. *integerrimum* (VIVIANI) MASSALONGO vel*Acer* cf. *pseudomonspessulanum* UNGER]

Taf. 48, Fig. 3, Taf. 51, Fig. 5

1930 *Acer monspessulanum* L. *fossilis* EGH. - STRAUS, S. 326, Taf. 43, Fig. 7. WILLERSHAUSEN.1939 *Acer monspessulanum* L. var. *pliocenicum* MÄDLER. - MÄDLER, S. 115, Taf. 9, Fig. 11.1958 *Acer monspessulanum* LINNÉ. - GRANGEON, S. 195-198, Texttaf. XXXIV, Fig. 4, Texttaf. XXXVI, Fig. 8.**Beschreibung:** Dreilappige Blätter mit kurzen und breiten Lappen.**Bemerkungen:** Das Original zu STRAUS (1930, Taf. 43, Fig. 7) ist sehr schlecht erhalten (zwei Blätter verdecken sich teilweise gegenseitig).***Acer* sp. 2**

Taf. 49, Fig. 4, Taf. 51, Fig. 4

Bemerkungen: Unter *Acer* sp. 2 wird ein fragmentarisches Ahornblatt abgebildet (Taf. 49, Fig. 4), bei dem der rechte Lappenrand fein gesägt ist. Dieses Merkmal tritt sehr selten bei Ahornblättern auf. Deshalb wird auch dieses Taxon nicht zu *Acer tricuspidatum* AL. BRAUN gestellt.Der sehr breite Mittellappen und die kurzen, relativ schmalen Seitenlappen, sowie die relativ geraden und unter einem spitzen Winkel verlaufenden Seitennerven, die von der unteren (äußeren) Seite der Basalnerven abzweigen, deuten auf das Vorhandensein einer weiteren Ahornart hin. Diese könnte möglicherweise mit manchen breit-spreitigen Arten, wie z. B. *Acer pensylvanicum* L. (N-Amerika), *A. capillipes* MAXIM. (Japan) oder *Acer tataricum* L. (SO-Europa, Vorderasien) in Verbindung gebracht werden.***Acer* sp. 3**

Taf. 53, Fig. 1

1930 *Acer platanoides* L.; STRAUS, S. 324, Taf. 42, Fig. 4. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Es liegen 2 unvollständig erhaltene Blattreste vor, die allem Anschein nach der gleichen Art angehören. Es handelt sich um einen siebenlappigen Ahorn, bei dem die untersten (Basal-) Lappen nur gering entwickelt sind (ihr Vorhandensein wird nur durch die Anwesenheit von Nerven in der Basis dokumentiert). Bei dem in dieser Arbeit abgebildeten Blatt (vgl. Taf. 53, Fig. 1) sind die Lappenbuchten tief ausgerandet und die Lappen erscheinen in ihrem Umriss fast ganzrandig. Nur beim Mittellappen ist an der rechten Seite ein kleiner Zahn sichtbar. Die Lappenenden haben in allen Fällen eine dreieckige Umrissform und sind allmählich zugespitzt.

Das zweite Blatt, von STRAUS (1930, Taf. 42, Fig. 4) großzügig als *Acer platanoides* L. bestimmt, zeigt, dass der zweite rechte Lappen (von der Außenseite der Basis gerechnet) ebenfalls ganzrandig war. Dagegen war der weitere Lappen neben dem Mittellappen zwar gezähnt, jedoch auf der rechten Seite des Lappens ist die Zähnung von Sediment verdeckt und auf der linken Seite, ist der Lappen wahrscheinlich beschädigt. Im keinem Fall ist jedoch eine für *Acer platanoides* L. typische Zähnung sichtbar. Die Zuordnung des Restes zu *A. platanoides* durch STRAUS (1930) kann daher nicht bestätigt werden.

***Acer* sp. 4 (*Acer* aff. *tricuspidatum* BRONN, subsp. aff. ? *lusaticum* WALTHER)**

Taf. 49, Fig. 1

(?) 1876 *Acer latifolium* Sap. - SAPORTA & MARION, S. 290-291, Taf. 38, Fig. 5.

(?) 1972 *Acer tricuspidatum* BRONN. - WALTHER, S. 83, Taf. 18, Fig. 1-4, Taf. 50, Fig. 1-6.

(?) 1988 *Acer tricuspidatum* BRONN subsp. *lusaticum* WALTHER. - MAI & WALTHER, S. 173-174, Abb. 76-79, Taf. XXXIV, Fig. 1-4, Taf. 50, Fig. 1-6.

Bemerkungen: Blätter mit einer kesselförmigen Basis und einem dreieckigen Mittellappen lassen sich teilweise mit *Acer tricuspidatum* BRONN subsp. *lusaticum* WALTHER aus Hohenleipisch und Berga vergleichen. Die Randbeschaffenheit ist bei unseren Funden nicht vollständig erhalten, so dass ein eindeutiger Vergleich nicht möglich ist. Ähnlichkeiten existieren mit dem Blatt, das SAPORTA & MARION (1876, Taf. XXXV, Fig. 1) aus Meximeux erwähnten.

Die Bestimmung nicht gut oder nicht vollständig erhaltener Reste und ein Vergleich mit schlecht definierten Arten birgt gewöhnlich große Probleme. Eines der Blätter (aus Willershausen Taf. 49, Fig. 1) ist relativ vollständig erhalten. Es ist symmetrisch dreilappig, wobei die Lappen eine dreieckige Umrissform aufweisen, ohne weiterhin auffallend gelappt oder gezähnt zu sein. Der Mittellappen zeigt auf jeder Seite ca. drei nicht sehr hervortretende Zähne. Kleine Zähne scheinen auch auf der Innenseite der Seitenlappen vorhanden gewesen zu sein. Von dem geraden Basalnerven enden auch außen vier weitere Seitennerven, die wenig deutlich entwickelt sind und eher klein und abgerundet waren. Die Basis ist deutlich ausgerandet.

Entfernt ähnliche Blätter beschrieben SAPORTA & MARION (1876) unter *Acer latifolium* SAP. Der französische Fund unterscheidet sich durch eine höhere Zahl der Seitennerven, die sich im Mittellappen zum Rand hin abzweigen, sowie von den Basalnerven in die Randzähne münden. Saporta verglich sein fossiles Blatt mit der rezenten Art *Acer neapolitanum* TEN. (= *Acer opalus* MILL. var. *neapolitanum* HENRY; vgl. KRÜSSMANN 1976, S. 89), die sich ebenfalls durch weniger deutliche Zähne auszeichnet. Im Zusammenhang mit dem erwähnten fossilen Blatt aus Willershausen sollen auch zwei Fragmente erwähnt werden (Taf. 49, Fig. 4, Taf. 51, Fig. 4) zu denen keine eindeutige Aussage möglich ist.

? *Acer* sp. vel ? *Sterculia* sp.

Abb. 30c; Taf. 53, Fig. 5

Ein fünflappiges Blatt, die Lappen ganzrandig, schmal, tief eingeschnitten. Der Mittellappen ist parallelrandig, wogegen die basalen Seitenlappen kurz und zugespitzt sind. Im Vergleich zu *Acer in-*

tegrimum (Viv.) MASSAL. (vgl. Taf. 50, Fig. 2-6) zeichnet sich dieses Blatt durch lange Lappen und die beträchtlichere Größe aus, wodurch es mehr an *Sterculia*-Blätter anklingt.

III.26. Hippocastanaceae

Aesculus LINNÉ

Die Gattung *Aesculus* L. ist im europäischen Tertiär sehr selten, war aber doch anwesend. Früchte oder Samen wurden unter *Aesculus hippocastanum* L. *fossilis* GEYLER et KINKELIN aus dem Frankfurter Klärbecken (MÄDLER 1939) und unter *Aesculus spinosissima* Cl. et E. M. REID aus dem Pliozän von Reuver und Swalmen angeführt (C. REID & E. M. REID 1915). Ob die Blätter aus dem Oligozän von Rott, die WEBER (1852) unter *Pavia septimontana* WEBER aus Kundratice unter *Aesculus palaeocastanum* ETT. erwähnt [ENGELHARDT (1885)], ist nicht ganz sicher.

Aus Willershausen liegen zwei *Aesculus*-Arten vor, die sich durch den unterschiedlichen Verlauf der Sekundär- und Tertiärnerven und die unterschiedliche Zähnung unterscheiden.

***Aesculus velitzelosii* sp. n.**

Taf. 56, Fig. 4, 5

Holotypus: Taf. 56, Fig. 4, ST, P 1210.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Kalkmergelsteinknollen, Pliozän.

1930 *Aesculus* cf. *pavia* L. - STRAUS, S. 327, Taf. 48, Fig. 1-3. WILLERSHAUSEN.

Diagnose: Blättchen länglich, allmählich zugespitzt, Basis stumpf, Rand einfach gesägt. Die Sekundärnerven zweigen vom Mittelnerv unter einem Winkel von 40-55° ab (in der Basis unter noch einem größeren Winkel), verlaufen gerade, krümmen sich erst vor dem Rand, verlaufen ein kleines Stück entlang des Randes, um dann in einem der Zähne zu münden (ohne sich gegenseitig zu verbinden). Der Rand ist relativ regelmäßig gesägt, die Zähne sind klein, spitz oder abgerundet. Innerviert werden sie aus dem regelmäßigen, polygonalen quartären Nervenetz in dem tertiäre Anastomosen nicht besonders zur Geltung kommen.

Diagnosis: Leaflets oblanceolate, base narrowly cuneate, apex acuminate, margin dentate. Venation craspedodromous, midrib stout, secondaries 15 per side, originating angles (40-55°), curving distally near the margin and ending in the teeth. Tertiaries numerous, fine, dense, perpendicular to the secondaries.

Bemerkungen: *Aesculus velitzelosii* sp. n. unterscheidet sich von *Aesculus* sp. 1-3 durch die unterschiedliche Zähnung des Blattrandes. Von den rezenten Arten ähnelt die fossile Art hinsichtlich der Zähnung und des Verlaufes der Sekundärnerven am meisten *Aesculus pavia* L. (östliche USA), *A. octandra* MARSH. (N-Amerika, Pennsylvania bis Georgia und Illinois) sowie *Aesculus flava* AIT. (= *A. lutea* WANGH. mit einem vergleichbaren klein gezähnten Rand, aber mit keinen so dichten Tertiärnerven).

***Aesculus* sp. 1**

Taf. 56, Fig. 1, 3

1930 *Aesculus hippocastanum* L. - STRAUS, S. 327, Taf. 44, Fig. 11. WILLERSHAUSEN.

Beschreibung: Blätter oval, größte Breite in der Mitte, allmählich in eine Spitze und eine sich lang hinziehende, keilförmige Basis verschmälert. Rand wahrscheinlich doppelt gesägt, Rand nicht gut erhalten, aber Zähne breit, nadelförmig zugespitzt. Die Sekundärnerven entspringen dem Mittelnerv auf beiden Seiten unter einem Winkel von rund 35°, am Mittelnerv sind sie etwas eingebogen, ver-

laufen dann gerade um sich vor dem Rand wieder etwas umzubiegen und, soweit feststellbar, in die Zähne zu münden. Die tertiären Anastomosen verlaufen vorwiegend senkrecht zwischen den sekundären Nerven, sind geschlängelt und meistens aufgespalten. Zwischen ihnen verläuft ein sehr dichtes, regelmäßiges polygonales Maschennetz, das von quartären Nerven gebildet wird. Die vorliegenden ganzen Blätter erreichen eine Länge von 9-10 cm bei einer Breite von 3,5-3,8 cm.

Bemerkungen: *Aesculus* sp. 1 unterscheidet sich von *A. riegelii* sp. n. in der Form der Zähne, dem unterschiedlichen Winkel der Sekundärnerven und dem unterschiedlichen Verlauf der quartären Nervatur. Die Erwähnung von *Aesculus hippocastanum* L. bei STRAUS (1930, Taf. 44, Fig. 11) erscheint fraglich, da keine Zähnung mehr sichtbar und auch das abgebildete Blatt nicht aussagekräftig ist. Der anatomische Bau des fossilen Blattes müsste mit dem der rezenten Blätter verglichen werden. Rein morphologisch gesehen, kann das Blatt zu den verschiedensten Gattungen gestellt werden.

? *Aesculus* sp. 2

Taf. 61, Fig. 9

Beschreibung: Ein verkehrt eiförmiges Blatt (Teilblättchen), das wahrscheinlich eine keilförmige und kurze, abgesetzte Spitze hatte und einen doppelt (?) gesägten Rand aufweist. Die Sekundärnerven verlaufen gerade, spalten sich jedoch vor dem Rande und innervieren die kleinen Zähne. Die konvexen, in eine kurze Spitze endenden Zähne machen den Eindruck, als würde es sich um einfache Zähne mit einer Einkerbung handeln. Die Nervatur zwischen den Sekundärnerven ist sehr dicht und wird von polygonalen Maschen gebildet. Gut sichtbare tertiäre Anastomosen sind nicht erkennbar.

Bemerkungen: Die morphologischen Merkmale weisen auf eine mögliche Zugehörigkeit zur Gattung *Aesculus* hin, obwohl es wenig wahrscheinlich erscheint, dass in der Flora von Willershausen 3 *Aesculus*-Arten vorkommen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass es sich bei diesem Blatt um ein gefiedertes Blatt handelt.

Aesculus sp. 3

Taf. 58, Fig. 1

Beschreibung: Ein fünfzähliges Blatt, die einzelnen Blättchen elliptisch, mit größter Breite in der Mitte, ungleichseitig. Rand dicht gezähnt, der Blattspitze zu konvergierend, sehr fein zugespitzt. Aus dem geraden, sehr dicken Mittelnerv verlaufen bogenförmige Sekundärnerven unter einem Winkel von 65-50 Grad, die sich nicht gut sichtbar miteinander verbinden, was mit der dicken Blattspreite zusammenhängt. Der Blattstiel kann länger als 6 cm sein.

Bemerkungen: Die handförmig geteilten Blätter machen eine Zugehörigkeit zur Gattung *Aesculus* L. als gesichert. Die als *Aesculus* sp. 3 bezeichneten Blätter unterscheiden sich durch den bogenförmigen Verlauf der Sekundärnerven, die bei den anderen Blättern gerade verlaufen.

III.27. C o r n a c e a e

? *Swida* OPIZ

Swida (?) *graeffii* (HEER) STEFYRTZA

Taf. 5, Fig. 6, Taf. 34, Fig. 5, Taf. 47, Fig. 7

1906 *Cornus sanguinea* L. - LAURENT & MARTY, S. 38-39, Taf. 9, Fig. 8.

1956 *Thelycrania* (*Cornus*) *sanguinea* (L.) - KOLAKOVSKY, S. 232-3, Taf. 2, Fig. 7.

1974 *Swida graeffii* (HEER) STEFYRTZA comb. nov. - STEFYRTZA, S. 126-7, Taf. VI, Fig. 8, Taf. XXIII, Fig. 6, 7. (dort auch Angaben älterer Literatur).

Bemerkungen: Für die unter *Swida graeffii* abgebildeten drei Blätter sind die steilen Sekundärnerven charakteristisch. Sie unterscheiden sich voneinander durch die unterschiedlichen Dimensionen und die verschieden starken Nerven.

Das in HANTKE (1954, Taf. XIV, Fig. 2) abgebildete Blatt lässt sich mit dem aus Willershausen durchaus vergleichen. Auch die Verbreitung der heutigen Vergleichsart *Cornus mas* L. (S-Europa, Kleinasien, Transkaukasien) würde mit dem Verbreitungsgebiet anderer wichtiger rezenter Vergleichsarten aus der Flora von Willershausen gut korrespondieren. Da jedoch die wichtige Tertiärnervatur nicht sichtbar ist, und nur wenige Blattabdrücke vorliegen, bleibt die Bestimmung fraglich. Es muß allerdings bezweifelt werden, ob die bisherigen Funde aus Willershausen wirklich mit der Originalabbildung bei HEER (1859, Taf. 126, Fig. 4) übereinstimmen. Die Sekundärnervatur ist dort offensichtlich stärker hervortretend im Unterschied zu den Funden aus Willershausen, bei der sie ausgesprochen schwach (zart) ist. Daher ähnelt das Blatt aus Willershausen eher der Abbildung auf Taf. 9, Fig. 8 eines Restes aus dem Plaisancien von Niac bei LAURENT & MARTY (1908) (im Text als *Cornus sanguinea* L. bezeichnet und auf den Tafelerläuterungen noch durch *fossillis* ergänzt).

Es darf auf jeden Fall angenommen werden, dass im europäischen Jungtertiär einige *Cornus*-Arten existierten. Davon überzeugt eine Gegenüberstellung der doch gegenseitig recht ähnlichen Morphologie der rezenten *Cornus*-Arten (vgl. z. B. KRÜSSMANN, 1976, Taf. 137-138) sowie der fossilen Arten beginnend mit der schon erwähnten *Cornus* (?) *graeffii* (HEER) HANTKE über Blätter, bei denen 5 steil emporziehende Sekundärnerven zu verzeichnen sind und die bei SAPORTA (1888, Abb. 31/3) als *Cornus mas* L. und von DEPAPE (1922, Abb. 35) unter *Cornus sanguinea* L. laufen. Es soll hier nicht die Richtigkeit der Benennung erörtert werden, sondern nur die Tatsache in den Vordergrund gerückt werden, dass es mit größter Wahrscheinlichkeit einige fossile *Cornus*-Arten gegeben hat.

Obwohl die biostratigraphische Stellung der Flora von Willershausen an anderer Stelle erörtert wird, scheinen Beziehungen zu quartären Floren eher im Bezug zu den phytogeographischen Gegebenheiten am Platze zu sein, zudem schon MAI (1983, S. 119) bei der Erörterung der Flora aus den interglazialen Travertinen von Bilzingsleben schreibt, dass die "historische Wurzel in den spättertiären Mixed Mesophytic Forests Europas" zu suchen sind. Dies trifft auch für die Flora von Willershausen zu, da viele der holarktischen, europäischen oder euroasiatischen Elemente auch ihre modifizierten Taxa in der Flora von Bilzingsleben haben können. Aber auch diese Arten bedurften zahlreicher Änderungen, die nur selten eine artliche Übereinstimmung garantieren. Besondere nahe Beziehungen scheinen bei folgenden Arten vorhanden zu sein: *Acer pseudoplatanus*, *Corylus avellana*, *Buxus sempervirens*, *Cerasus avium*, *Populus tremula* (aus Willershausen z. B. als *Populus canescens* und andere neue Arten erwähnt).

Bestimmte Anzeichen von Arten, die aus Bilzingsleben unter *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, der Gattungen *Tilia*, *Celtis*, *Swida*, *Hedera* und *Syringa* scheinen aus Willershausen auch bekannt zu sein. Blätter, die aus Bilzingsleben als *Syringa josikaea* JACQ. abgebildet wurden, scheinen teilweise auch aus Willershausen bekannt zu sein (vgl. unter *Magnolia* sp. 1 und sp. 2). Diese Frage lässt sich zuverlässig nicht beantworten.

Während die Blätterflora von Wollbach (KELBER 1988) eher einen pannonischen Charakter aufweist, wobei nicht gesagt werden kann, wie eine pliozäne Flora aussehen sollte, scheinen solche Schwierigkeiten bei der Auswertung der Säuger nicht vorzukommen.

In vielen Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wurde eine relative Altersabfolge der einzelnen Vertreter angestrebt. Die Diskrepanz zwischen den verschiedenalten Floren und Faunen konnte bisher nicht geklärt werden.

III.28. **A r a l i a c e a e**

Hedera LINNÉ

Hedera helix* LINNÉ *fossillis

Taf. 40, Fig. 5, Taf. 61, Fig. 2

1930 *Hedera helix* L. - STRAUS, S. 329-330, Taf. 42, Fig. 7-8, Taf. 47, Fig. 7-10, Taf. 48, Fig. 4-6. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Ein Blatt (Taf. 40, Fig. 5) entspricht in der Lappenbildung den Blättern des Gemeinen Efeus (*Hedera helix* L.), wie sie von GODET (1987, S. 152-153) abgebildet werden. Unter der Annahme einer großen Variabilität, wie sie bei *Hedera helix* L. allgemein bekannt ist, würde sich nur auf dieses Blatt die artliche Bezeichnung *Hedera helix* L. *fossilis* beziehen, wogegen für die zwei weiter oben beschriebenen Blätter eher die Bezeichnung *Hedera* div. sp. gedacht ist.

Verschiedene Blattmorphologien treten bei der Gattung *Hedera* L. an fruchtenden Zweigen und nicht fruchtenden auf (so z. B. beim Gemeinen Efeu): vgl. VETVICKA, MATOUSOVA & MASEK (1985, S. 268), GODET (1987, S. 152-3, 182-3), HURYCH & MIKULAS (1973, Abb. 202 a, b - Zweige nichtfrüchttragend, c, d - fruchttragende Zweige).

Unter *Hedera* aff. *helix* L. *foss.* werden fossile Blätter zusammengezogen, die dieser rezenten Art am meisten ähneln und unter dieser Bezeichnung auch in den meisten Monographien behandelt werden (z. B. LAURENT 1908, S. 59, Taf. 9, Fig. 5-6).

Auch bei den Blättern von *Hedera helix* L. *foss.* aus Willershausen kann man außer der beachtlichen Variabilität der dreilappigen Formen der Blümentriebe, ganzrandige eirhombische Blätter mit einer sehr steilen strahlenförmigen, sich 1-3 malig aufgabelnden Nervatur beobachten. Dabei verlaufen zwischen etwas stärkeren Nerven wiederum etwas schwächere Nerven, die sich erneut gabeln. Ein solches Blatt (Taf. 61, Fig. 2) ist aus der Sammlung Tyroff im Forschungsinstitut Senckenberg bekannt (B 11097). In der Literatur wurde es unter anderen von LAURENT & MARTY (1908, Taf. 9, Fig. 5) unter *Hedera helix* L. *fossilis* bekannt. Diese eirhombischen Blätter werden auch von STOJANOFF & STEFANOFF (1929, Taf. 12, Fig. 4, 5) gleichfalls unter *Hedera helix* L. aus der pliozänen Flora der Umgebung von Kurilo abgebildet.

STRAUS (1930, S. 329, Taf. 47, Fig. 7) bildete ein morphologisch recht ungewöhnliches Blatt unter *Hedera helix* L. ab, wobei er auf die gleiche anatomische Struktur, wie bei den "normalen" *Hedera*-Blättern hinweist. Dem Verfasser erscheint diese Darstellung wenig glaubwürdig.

Die Variabilität von *Hedera helix* L. ist ungemein groß, ebenso ist dies für die der fossilen Blätter anzunehmen. Beschreibungen von neuen Arten sind selten, wie z. B. *Hedera Strozzi* GAUDIN & STROZZI (1858) oder *H. salzhausensis* WALTHER (1970). Wegen der äußerst großen Variabilität der rezenten und fossilen Vertreter ist es fraglich, ob man wirklich mehrere fossile Arten unterscheiden soll. Die bisher unter *Hedera helix* L. abgebildeten fossilen Blätter weisen eine große Vielgestaltigkeit auf, die auch die Blätter aus Willershausen besitzen. Diese unterscheiden sich jedoch von den etwa gleich alten Funden aus Berga in Thüringen (siehe die Abbildungen in diesem Aufsatz und die in MAI & WALTHER 1988, Abb. 83, Taf. XVIII, Fig. 12).

STRAUS (1930) bildete 4 verschiedene Blätter aus Willershausen ab, die er zur Gattung *Hedera* stellt. Mir stehen aus Willershausen 5 gut erhaltene und relativ eindeutig bestimmbare *Hedera*-Blätter zur Verfügung. Aus dem europäischen Neogen liegen Blätterfunde von Salzhausen, Niac, Rochessauve Perrier, Kövago-oldal, Borsec, Podgumer und Berga in nur ganz wenigen Einzelstücken vor, wobei die meisten Stücke aus Willershausen und Berga bekannt sind (MAI & WALTHER 1988). Die Anzahl der Fundstellen erhöht sich sprunghaft im Pleistozän, die Stückanzahl bleibt jedoch gering. So sind aus den interglazialen Travertinen von Ehringsdorf 2 und aus Bilzigleben 4 Blätter bekannt.

Allseitige Bemerkungen über den Efeu finden sich in TOBLER (1912 und 1927). Die ökologischen sowie soziologischen Verhältnisse und die gegenwärtige und historische Verbreitung der fossilen Belege erörterte für das Tertiär WALTHER in MAI & WALTHER (1988) und für das Quartär MAI (1983, S. 96-98). MAI erwähnte auf seiner Verbreitungskarte 17 Fundstellen im Quartär und eine große Anzahl von ökologischen und soziologischen Angaben für die Funde von Willershausen. Danach zeugen gelappte Blätter für erhöhte Luftfeuchtigkeit, ungelappte eher für sonnige Standorte und Lufttrockenheit. Im Einklang mit diesen Angaben wäre auch das wahrscheinliche Vorkommen an rauborkigen Eichenarten und das Vorkommen in den Laubmischwäldern der Klasse Carpino-

Fagetea gegeben. Auch die Feststellung, daß *Hedera helix* L. "besonders typisch in den westeuropäischen Buchenwäldern, gern auch in Eichenwäldern vorkommt", kann für unsere Verhältnisse zutreffend sein.

***Hedera* sp. div. (*Hedera* aff. *helix* L. foss.)**

Taf. 47, Fig. 9, Taf. 54, Fig. 4

Beschreibung: Ein dreilappiges, ganzrandiges Blatt (Taf. 54, Fig. 4) mit einem sehr großen und breiten Mittellappen, Seitenlappen und einer herzförmigen Basis. Die Nervatur wird von gut sichtbaren, aber schwachen Nerven geprägt, wobei im mittleren Lappen unter spitzen Winkeln bogenläufige Sekundärnerven abzweigen, die sich miteinander verbinden, wobei die so entstehenden Felder von einem groß-polygonalen, relativ unregelmäßig verlaufenden Maschennetz durchzogen wird.

Ein weiteres Blatt ist vollkommen anders gestaltet (vgl. Taf. 47, Fig. 9). Es weist drei sehr lang ausgezogene Lappen auf, von denen vor allem der mittlere in einer sehr lang ausgezogenen und sehr zugespitzten Spitze endet. In der Basis entspringen fünf grundständige Nerven, von denen die drei mittleren Nerven als Basalnerven zu bezeichnen sind und die äußeren als erste Sekundärnerven aufgefaßt werden können, die sich mit den weiteren bogenförmig verbinden. Dieses Blatt läßt sich annähernd mit dem Blatt von *Hedera helix* L. bei PROCHAZKA in PROCHAZKA & BUZEK (1975, Taf. I, Fig. 4) vergleichen, wobei allerdings der Mittellappen nicht so schmal und spitz ausgezogen ist und noch ein weiteres Paar basaler Lappen vorkommt.

III.29. Rhamnaceae

Paliurus MILLER

***Paliurus tiliaefolius* (UNGER) BUZEK**

Taf. 54, Fig. 5

Zur **Beschreibung**, Problematik und Synonymie siehe BUZEK (1971, S. 74-75).

Bemerkungen: Diese Art ist vor allem aus Ablagerungen des älteren Miozäns bekannt (siehe BUZEK 1971). Aus dem Pont erwähnte KNOBLOCH (1981) Samen als *Paliurus* sp., während die Blätter im Obermiozän schon recht selten sind. Sie werden z. B. aus der Oberen Süßwassermolasse von Achldorf und aus dem ungarischen Sarmat angegeben. Das Blatt aus Willershausen dürfte den stratigraphisch jüngsten Fund darstellen.

III.30. Vitaceae

Ampelopsis MICHAUX

Bemerkungen: Von der heutigen Gattung *Ampelopsis* MICHAUX., die nicht immer eindeutig von den Blätter der Gattung *Vitis* L. anhand der fossilen Blätter zu trennen ist, wurden auch eine Anzahl von künstlichen Gattungsbegriffen geprägt, die den wenig präzisen Charakter bestimmter *Ampelopsis*-Blätter noch mehr in Frage gestellt haben. Solche Gattungsbezeichnungen sind z. B. *Ampelophyllum* (anhand der Art *A. noeticum* MASSALONGO) oder *Ampelophyllites* [anhand von *A. firmum* (LES-QUEREUX) KNOWLTON]. Solche Bezeichnungen sind sehr schlecht definiert und wenig sicher. Sie sollten lieber nicht gebraucht werden (näheres siehe in KIRCHHEIMER 1939a, S. 33-36).

***Ampelopsis cordataeformis* sp. n.**

Abb. 34; Taf. 55, Fig. 2, 3, Taf. 57, Fig. 1-3

Holotypus: Taf. 57, Fig. 2, Slg. Uni Göttingen, IMGP 52-31510 (14 201a).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Kalkmergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Blätter in Umrißform dreieckig bis deltoid, dreilappig oder auch nur mit Andeutungen zur Dreilappigkeit, in eine kurze Spitze auslaufend, Basis tief herzförmig. Aus der Basis zweigen 5 grundständige Nerven ab, von denen die äußersten als das erste Sekundärnervenpaar von den Basalnerven aufzufassen sind. Von den äußersten grundständigen Nerven zweigen weitere bogenförmige Nerven in die großen dreieckigen, beiderseitig ausgebauchten Zähne des Blattrandes mit einem kleinen dornchenförmigen Fortsatz ab. In dreieckige Zähne münden auch die Basalnerven, die Sekundärnerven, und deren Gabeläste. Die Basal- und Sekundärnerven sind oftmals deutlich an den Stellen etwas eingeknickt, wo sich von ihnen weitere Nerven abzweigen.

Diagnosis: Leaf triangular or deltoid, frequently broader than long, simple or trilobate base deeply cordate, apex broadly acute. Margin with mucronate triangular teeth. Venation actinodromous with two lateral primary veins arising at an angle of approximately 38-42 degrees from the strong midrib. The lateral primaries curve slightly upwards; from the proximal side of each a few secondary veins pass outwards in an almost straight or slightly curved course. The midrib extends direct to the apex, giving off a few secondary veins, generally opposite.

Bemerkungen: Manche Exemplare der fossilen Art weisen eine frappierende Ähnlichkeit mit dem rezenten *Ampelopsis cordata* MICHX. (= *Vitis indivisa* WILLD.) auf, die in Nordamerika über Florida, Texas bis Mexiko verbreitet ist (vgl. SCHNEIDER 1912, Abb. 213/a, KRÜSSMANN 1976, Abb. 107).

Natürlich kann anhand des Blattlaubes nicht eindeutig die Frage geklärt werden, ob solche Blätter zu *Vitis* L. oder *Ampelopsis* MICHAUX zu stellen sind. Es hat jedoch den Anschein, als seien bei *Vitis* L. entweder sehr große Zähne oder kleinere Zähne vorhanden, wogegen die Form der dreieckigen Zähne, beiderseitig ausgebaucht sind und in einen kleinen dörnchenförmigen Ansatz endend, eher für *Ampelopsis* MICHAUX sprechen würden. Für eine Unterscheidung gegenüber von *Tilia* L. ist wichtig, dass bei einer herzförmigen Basis bei *Tilia*, die Spreite vom Schnittpunkt Blattstiel/Blattspreite, die Blattspreite bei den Vitaceen meistens zunächst ein klein wenig waagrecht verläuft und sich erst dann umbiegt, wogegen sie sich bei den *Tiliaceen* sofort umbiegt.

Zu dieser Art werden teilweise unterschiedliche Blätter gestellt. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Funden beziehen sich auf verschieden entwickelte Dreilappigkeit, die mitunter fehlt oder nur durch die grundständigen Nerven angedeutet ist, sowie unterschiedlich große und verschieden geformte Zähne. Bei den meisten kommt es jedoch zu einem dörnchenförmigen Durchwachsen der Spitze dieser Zähne (die mitunter nicht immer erhalten blieben oder von Sediment überdeckt worden sind). Die Größe schwankt von 4,1x3,4 cm bis 7,3x10,0 cm, 9,2x7,5 cm, 9,0x9,9 cm (immer Länge x Breite). Bei manchen Blättern ist die Länge geringer als die Breite. Stiellänge: bis 3,1 cm.

Der Verdacht von SPITZLBERGER (1984, S. 141), dass es sich bei *Vitis stricta* (GOEPP.) KNOBL. aus Moravska Nova Ves (vgl. KNOBLOCH, S. 125-126, Abb. 269, Taf. LXIV, Fig. 9) um Lindenblätter handeln könnte, ist nicht unwahrscheinlich, da aus dieser Fundstelle eine ganze Anzahl von Hochblättern der Gattung *Tilia* L. gefunden wurden (vgl. KNOBLOCH 1969, S. 120-122, Abb. 256-263, Taf. LXXVII, Fig. 1-7). Leider sind aus gleichalten Schichten von anderen Lokalitäten auch *Vitis*-Samen bekannt (vgl. KNOBLOCH 1981). Bei dem als *Vitis stricta* bezeichneten Blatt spricht nichts dagegen, dass es sich um eine Linde handeln könnte, denn die Basis ist typisch lindenartig. Leider hat jedoch die schon vom Verfasser (KNOBLOCH 1969, S. 122) erwähnte *Vitis cordifolia* MCHX. als eine der wenigen *Vitis*-Arten ebenfalls eine lindenartige Basis, so dass sich diese Frage wahrscheinlich anhand morphologischer Kriterien nicht eindeutig entscheiden läßt (vgl. dazu auch SCHNEIDER 1912, Abb. 208).

Das Blatt auf unserer Tafel 57, Fig. 1 unterscheidet sich kaum von dem als *Vitis naumanii* (NATH.) TANAI abgebildeten Blatt (vgl. FOTJANOVA 1988, Taf. XXIX, Fig. 1, Abb. 64/1).

Vitis LINNÉ

? *Vitis* aff. *stricta* (GOEPPERT) KNOBLOCH

Taf. 57, Fig. 4, Taf. 58, Fig. 3

1979 *Vitis sylvestris* C. GMEL. foss. - STRAUS, S. 27, Taf. II, Fig. 2. WILLERSHAUSEN.

1988 *Vitis* sp. - KRÜGER in WEIDERT, S. 182, Abb. 9. WILLERSHAUSEN.

Bemerkungen: Dieses Blatt unterscheidet sich von ähnlichen Blättern dieser Art durch kleinere Zähne und die weniger ausgeprägten Seitenlappen.

Es ist interessant, dass von diesem Taxon 2 Exemplare vorliegen, was die Selbständigkeit dieses Taxons in bezug zu *Ampelopsis cordataeformis* sp. n. zur Geltung bringt.

***Vitis* sp. vel *Ampelopsis* sp.**

Taf. 32, Fig. 9, Taf. 40, Fig. 7

Bemerkungen: Sehr fragmentarisch erhaltene, wahrscheinlich zur Familie der Vitaceen gehörende Blätter zeichnen sich durch eine bestimmte Asymmetrie an der Basis aus. Bezeichnend für dieses Blatt sind die durchwachsenden Sekundärnerven durch die dreieckigen Zähne. Dieses Merkmal kommt auch in weniger ausgeprägten Form bei *Ampelopsis cordataeformis* sp. n. vor.

III.31. O l e a c e a e

Fraxinus LINNÉ

***Fraxinus pliocenica* sp. n.**

Taf. 54, Fig. 1, Taf. 59, Fig. 1-4, Taf. 61, Fig. 4, 8

(?) 1956 *Sapindus pythii* UNG. - GIVULESCU, S. 75, Taf. XII, Fig. 3, 4 (Cornitel).

1979 *Fraxinus* sp. - KRÜGER, S. 398, Taf. 1, Fig. 1. WILLERSHAUSEN.

Holotypus: Taf. 61, Fig. 4, Slg. Uni Göttingen, IMGP 52-31523.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.

Diagnose: Blätter unpaarig gefiedert mit sieben Blättchen, die terminalen Blättchen bis 8,2 x 2,4 cm groß, die Seitenblättchen erreichen Größen bis zu 6 x 2,2 oder 6,6 x 1,4 cm. Die Blättchen sind schmal elliptisch oder länglich - lanzettlich, sitzen stiellos an der Spindel an, sie laufen allmählich in eine ziemlich lange Spitze aus, ihre Basis ist keilförmig oder abgerundet-keilförmig, der Rand ist entfernt gesägt, die Zähne sind anliegend nach vorn gerichtet, die Einschnitte scharf. Die Sekundärnervatur ist ausgesprochen schwach, wenig ausgeprägt und kaum sichtbar. Die bogenförmig verlaufenden Sekundärnerven gabeln sich kurz vor dem Blattrand und zweigen vom geraden Mittelnerv unter stumpfen Winkeln ab, von einem Sekundärnerven kann sowohl ein Zahn, als auch zwei Zähne innerviert werden. Mitunter kommen auch Zwischennerven vor. Die tertiären Nerven bilden ein sehr loses, großmaschiges Netz (keine Anastomosen zwischen zwei Sekundärnerven).

Diagnosis: Leaves pinnately compound, 7 or more leaflets, the terminal leaflet with a 0.5-1.5 cm long petiole, lateral leaflets subsessile, leaflets elliptic to lanceolate, base narrowly cuneate in terminal leaflet to rounded, apex narrowly acute. Length 2.3-8.0 cm, width 1.0-3.0 cm. Margin densely serrulate (4-5 teeth per 2 cm). Venation poorly visible, mixed straight, secondaries about 6-13 per side, originating at an angle of about 50°, the tertiaries are not visible.

Bemerkungen: STRAUS (1969a, S. 187) stellte die häufigen Flügelfrüchte aus Willershausen zur heutigen europäischen *Fraxinus excelsior* LINNÉ. Mit dieser Art können die fossilen Blätter nicht verglichen werden, da sie viel schmaler sind. Am ehesten kommt für einen Vergleich *Fraxinus angustifolia* VAHL. in Frage.

Bisher beschriebene fossile *Fraxinus*-Blätter unterscheiden sich wie folgt: *Fraxinus arvernensis* LAURENT (in LAURENT & MARTY 1904-5) durch größere und vor allem im Durchschnitt breitere Blätter; *Fraxinus ornus* L. (GRANGEON 1958, Taf. XIV, Fig. 3) durch sehr breite und nur geringfügig gezähnte Blätter. *Fraxinus recurvidens* POP (1936) ist eine unbrauchbare, nicht wiederzuerkennende Art, da die abgebildeten Blätter keine kennzeichnenden Merkmale führen.

Gegenüber anderen Blattfossilien, die meistens braun oder bräunlich gefärbt sind, haben viele der *Fraxinus*-Blätter eine olivgrünliche Färbung.

Scheinbar gehören auch die schematischen Zeichnungen von *Sapindus pythii* UNG. aus Cornitel (GIVULESCU 1957, Taf. XII, Fig. 3, 4) zu dieser Art. Diese Tatsache wird auch noch durch Flügel Früchte der Gattung *Fraxinus* von der gleichen Fundstelle untermauert (vgl. GIVULESCU 1957, Taf. XIV, Fig. 5, 6).

LAURENT (1899, S. 108-110, Taf. X, Fig. 8-12) beschrieb aus der alttertiären Flora von Celas in Frankreich einen *Fraxinus grosse-dentata* nov. sp., die er mit dem heute im Kaukasus wachsenden *Fraxinus oxyphylla* L. verglich. Obwohl Zähnung, Nervenverlauf sowie Blattformen denen der Funde aus Willershausen sehr ähnelt, unterscheiden sie sich in einem wesentlichen Merkmal - die Teilblättchen haben einen ziemlich langen Stiel, der bei der vorliegenden Art aus Willershausen nicht vorkommt und auch bei *Fraxinus oxyphylla* L. nur bei den terminalen Teilblättern auftritt. Hinsichtlich der ganzen Komposition der Flora von Celas (*Ficus* L., *Sabal* L., etc.) scheint es auch wenig wahrscheinlich, dass in dieser stark temperierten Flora auch *Fraxinus* L. vorkommt - es dürfte sich daher nicht um Teilblättchen handeln. Weiter ist wenig wahrscheinlich, dass eine Art aus dem ältesten Tertiär bis in das Pliozän überlebte.

***Fraxinus ungeri* (GAUDIN) KNOBLOCH et KVACEK**

Taf. 60, Fig. 1

Synonymie: vgl. KNOBLOCH & KVACEK (1976), S. 63.

Beschreibung: siehe KNOBLOCH & KVACEK (1976, S. 63-64).

Bemerkungen: Neben den vielen, isolierten Blättchen fand sich in der Sammlung der TU Clausthal ein Teil eines Fiederblattes (Taf. 60, Fig. 1), das den gleichen Charakter aufweist, wie es sehr viele Abbildungen in der Literatur unter *Juglans (Carya) bilinica* (UNG.) ETT. darstellen. Dadurch konnten auch die vielen Teilblättchen zu dieser Art gestellt werden und eine Trennung von der zweiten Art *Fraxinus pliocnica* sp. n. unternommen werden.

cf. *Fraxinus* sp.

Taf. 59, Fig. 5, Taf. 60, Fig. 2

Bemerkungen: Es liegen sehr viele Fiederblätter sowie Teilblätter der Gattung *Fraxinus* L. vor. Diese sind alle hell gelblich-olivgrün gefärbt. Ausser ihnen wurde ein viel größeres, aber nicht sehr gut erhaltenes, dunkelbraun gefärbtes Blatt gefunden, das wahrscheinlich einer anderen *Fraxinus*-Art angehört und als cf. *Fraxinus* sp. angeführt wird. Die Länge der Spreite misst 11,5 cm und die Breite beträgt 3,4 cm. Das Blatt besitzt eine langausgezogene Spitze, eine keilförmige Basis und lange, nach vorn gezogene Zähne, deren Rücken schwach gewölbt und deren Einschnitte scharf sind. Die bogenförmigen Sekundärnerven gabeln sich schwach vor dem Rande und enden an zwei besser erhaltenen Stellen in die Zahnbuchten.

III.32. Incertae sedis

Dicotylophyllum SAPORTA

***Dicotylophyllum actinidioides* sp. n.**

Taf. 41, Fig. 2-5

Holotypus: Taf. 41, Fig. 3, Slg. Uni. Göttingen, IMGP 52-31421 (21 437).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Rundliche Blätter mit abgerundeter Spitze und schwach herzförmiger bis herzförmiger Basis und einem gezähnten Rand. Die Zähne sind sehr klein, dreieckig und miteinander mit einer sehr flachen, ausgerandeten Bucht verbunden. Die 4-5 Sekundärnerven verlaufen unter sehr spitzen

Winkeln von 20-50° zur Spitze, gabeln sich teilweise und verbinden sich miteinander. Dabei münden entweder die Gabeläste direkt, oder die von den Bögen abzweigenden Nerven, in die Zähne des Blattrandes.

Diagnosis: Leaf ovate or rounded, base cordate, apex rounded. Length 3.7-5.2 cm, width 2.3-3.4 cm. Venation pinnate, semicraspedodromous with about 4-5 pairs of subparallel secondaries departing at an angle of 20-50°. Margin denticulate-spinose, petiole more than 10 mm long.

Bemerkungen: Zu *Dicotylophyllum actinidioides* sp. n. können nur die Blätter gestellt werden, die die typische Randzählung aufweisen, da auch Blätter mit einem ähnlichen Nervenverlauf bekannt sind, die entweder ganzrandig sind oder eine andere Zählung aufweisen. Manche Blätter sind mit den Blättern der Gattung *Actinidia* ähnlich. Herr Doz. Kvacek machte mich auf Unterschiede dankenswerterweise aufmerksam.

***Dicotylophyllum eucommioides* sp. n.**

Taf. 60, Fig. 3, Taf. 62, Fig. 1, 2

Holotypus: Taf. 62, Fig. 1, Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31554 (7515).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.

Diagnose: Ovale, beiderseitig zugespitzte, einfach gesägte Blätter. Die bogenförmig verlaufenden Sekundärnerven gabeln sich vor dem Rand, wobei die Gabeläste in die Zähne münden. Diese sind im unteren Blattdrittel dornenförmig, in der oberen Blatthälfte dreieckig und scharf zugespitzt. Die linke Blatthälfte ist schmaler als die rechte, was nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. MEISCHNER (Göttingen) durch Kompaktion des Sediments hervorgerufen sein kann. Dadurch wurden wahrscheinlich auch die Winkel der Tertiäranastomosen verursacht - in der linken Blatthälfte verlaufen diese ± senkrecht zu den Sekundärnerven, in der rechten Blatthälfte sind sie in der oberen Blatthälfte ± senkrecht zum Mittelnerv orientiert, in der unteren Blatthälfte verlaufen sie ± senkrecht zwischen den Sekundärnerven.

Diagnosis: Leaves ovate, base cuneate, apex acute. Length 5.8-9.0 cm, width 2.8-4.3 cm. Margin finely serrate spinulose in the proximal part of the leaf, triangular distally. Venation craspedodromous, primary vein stout. Secondary veins consisting of 11 pairs, diverging from the primary vein at 40-50°, gently curving upwards, frequently bifurcating or forming loops ending in the teeth as well as tertiaries diverging from the loops. The tertiary veins form anastomoses between the secondaries.

Bemerkungen: Wirklich systematisch gesicherte fossile *Eucommia*-Blätter wurden meines Wissens selten veröffentlicht, obwohl sie auch vorhanden sein mussten (vgl. SZAFER 1954, S. 29, Taf. VI, Fig. 9-15). Nach STRAUS (1992, S. 45) sind die "Blätter zahlreich, meist erkennbar an dem sich ablösenden Klein-Nervennetz, verursacht durch den Kautschukgehalt". Solche Blätter werden auf Taf. 46, Fig. 1b, 1c, 5, abgebildet. Die rezenten Blätter von *Eucommia ulmoides* OLIV. haben jedoch eine entferntere (grobere) Zählung des Blattrandes als wie unsere fossilen Blätter (vgl. auf Taf. 60, Fig. 3a) in dieser Schrift oder bei WEIDERT (1988). Rezente *Eucommia*-Blätter wurden von TAKHTAJAN (1974, Taf. 78, Fig. 7, 8) veröffentlicht. BAIKOVSKAJA beschreibt aus Krynka die Art *Eucommia palaeoulmoides* BAIK. (vgl. KRYSHTOFOVICH & BAIKOVSKAJA 1965, S. 75-76, Taf. XIX, Fig. 6) und BAIKOVSKAJA in TAKHTAJAN (1974, S. 154, Taf. 78, Fig. 1-6). Wie die Zählung der rezenten Art *Eucommia ulmoides* OLIV. in bezug zu den fossilen Funden beweist, unterscheiden sie sich durch eine sehr unterschiedliche Zählung, die auch zwei unterschiedlichen Gattungen angehören können (vgl. Taf. 78, Fig. 8 mit Fig. 2-4, in TAKHTAJAN 1974) die durchaus unterschiedliche Zähne darstellen). In diesem Zusammenhang vgl. auch unter *Malus* (?) sp.

Eine weitere Art aus dem nordamerikanischen paläozänen Schichten, *Eucommia serrata* (NEW-BERRY) BROWN, wird ebenfalls mit der gleichen rezenten Vergleichsart *Eucommia ulmoides* OLIV. verglichen und weist eine durchaus unterschiedliche Morphologie auf, wobei Blätter von *Eu-*

commia serrata (NEWBERRY) BROWN zu 14 Blättern von verschiedenen Gattungen gestellt wurden, was und eine kleine "Tragödie" der Paläobotanik darstellt.

***Dicotylphyllum microcrenulatum* sp. n. (? *Viburnum*)**

Taf. 62, Fig. 5

Holotypus: Taf. 62, Fig. 5, 5a, Slg. Göttingen, IMGP 50-31000 (16109).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Ein breit elliptisches Blatt, in eine abgesetzte, langausgezogene Spitze und langausgezogene keilförmige Basis und Stiel auslaufend. Der Rand ist einfach gekerbt - gesägt. Die Zähne sind relativ klein, regelmäßig, in der unteren Blatthälfte länger gestreckt, in der oberen mehr einander genähert, vorn abgerundet. Die Zahnbuchten sind ausgerundet oder spitz. Die etwas bogenförmig verlaufenden Sekundärnerven sind nicht sehr hervortretend, sie gabeln sich ein- oder zweimal, wobei sich die Enden mit den Tertiärnerven verbinden und so ein geschlossenes Nervensystem bilden, deren Enden in die Zähne verlaufen. Zwischen den Sekundärnerven finden sich unregelmäßig polygonal angeordnete Tertiärnerven, die wiederum von quartären Polygonen mit verästelten quintären Nerven gefüllt werden. Größte Breite in der Mitte (3 cm), Länge mit Stiel: 7,9 cm.

Diagnosis: Leaves obovate, apex acuminate, base decurrent. Length with petiole 8.4 cm, width 3.2 cm, margin densely crenulate, about 10 teeth per 1 cm. Venation camptodromous, midrib straight, with about 7 weak secondaries per side, originating at an average angle of 45°, tertiary venation forming a series of polygonal meshes.

Bemerkungen: Nach einer sehr schematischen Abbildung bei SCHNEIDER (1912, Fig. 342/f) liesse sich auch bei diesem Blatt an *Prunus* denken.

***Dicotylphyllum kvacekii* sp. n. (? *Euonymus*, ? *Malus*)**

Taf. 62, Fig. 3

Holotypus: Taf. 62, Fig. 3a., Slg. Uni Göttingen, IMGP, 52-31554 (7515).

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergel-Steinknollen, Pliozän.

Diagnose: Kleine, ovale Blätter mit einer abgesetzten Spitze, bei denen aus dem Mittelnerv bogenläufige Sekundärnerven abzweigen, die sich miteinander verbinden. Die Basis ist keilförmig, wobei dann weitere Schlingen folgen. Mehr oder minder senkrecht zu dem Mittelnerv sind tertiäre Nerven orientiert, die ein dichten Maschennetz bilden, in denen sich verästelte quintäre Nerven vorfinden. Im unteren Drittel sind am Blattrand sehr kleine, anliegende dornförmige Zähne sichtbar. Im oberen Teil ist ein crenulater Rand vorhanden.

Diagnosis: Leaves elliptic, base obtuse, apex apiculate, margin crenulate. Venation brochidodromous with stout midrib from which secondaries arise at angles of about 45-50°, curving up and following along the margin. Tertiary veins forming rectangular spaces within which are fine reticulate meshes.

Bemerkungen: Es ist eine diskutable Frage, ob die scheinbar sehr typische tertiäre Nervatur der Art wirklich für die erwähnte Gattung signifikant ist, wie es dem Autor erscheint. Die meisten rezenten *Euonymus*-Arten sind ganzrandig oder fein gezähnt oder gekerbt und kommen für einen direkten Vergleich nicht in Frage. Wegen der sehr charakteristischen Nervatur soll dieser Blatt-Typus erwähnt werden. Nach einer mündlichen Mitteilung von Kollegen Doz. Dr. Z. Kvacek (Prag, Dezember 1997) könnten diese Blätter auch zur Gattung *Malus* MILL. gestellt werden.

***Dicotylphyllum milenae* sp. n.**

Taf. 63, Fig. 2

Holotypus: Taf. 63, Fig. 2, 2a, Slg. Staatliches Museum f. Naturkunde, Stuttgart, P 1289.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Ein längliches, 5,1 cm langes und 1,3 cm breites Blatt, in eine Spitze ausgezogen und mit einer abgerundeten Basis und einfach gezähnten Rand. Die Sekundärnerven zweigen sich zunächst vom Mittelnerv unter einem stumpfen Winkel ab, um dann bogenförmig der Spitze zu verlaufen, wobei sie sich wiederum mit mehreren Bögen mit den nächsten Sekundärnerven verbinden. Von diesen Bögen zweigen Nerven ab, die in die sehr kleine Zahnbucht vor den sehr kleinen, nach vorn gebogenen, hakenförmigen, sehr fein zugespitzten Zähnen enden. Diese vordere Endung der Zähne wird von einem langgestreckten "Rücken" begleitet. Die tertiären Anastomosen verlaufen im oberen Blatteil mehr oder minder senkrecht zum Mittelnerv, in der unteren Blatthälfte schräg zwischen den Sekundärnerven und werden von einer kaum sichtbaren polygonalen quartären Nervatur begleitet.

Diagnosis: Leaves narrowly elliptic, base obtuse, apex narrowly acute. Length 5.1 cm, width 1.3 cm, margin crenulate or serrulate every 3-8 mm, entire towards leaf base, petiole stout, about 5 mm long and somewhat expanded toward its base. Venation brochidodromous, midvein stout with 8-9 alternate, subopposite secondaries arising at an angle of approximately 25-60°.

Bemerkungen: Was den Verlauf der Sekundärnervatur und der Zähnung anbelangt, treffen wir bei der Gattung *Clethra* L. recht ähnliche Blätter an, die im südöstlichen Asien, ähnlich wie andere tertiären Gattungen verbreitet sind. Zum Unterschied von anderen tertiären Vertretern, treffen wir bei der Gattung *Clethra* L. sowohl sommergrüne und auch immergrüne Vertreter an. Die Gattung enthält zahlreiche Arten, die mit unseren Blättern in Verbindung gebracht werden könnten (z. B. *Clethra tomentosa* LAM. oder *C. barbinervis* S. et Z. (vgl. KRÜSSMANN 1976, Taf. 131 b, c).

***Dicotylophyllum wegelei* sp. n.**

Taf. 64, Fig. 6

Holotypus: Taf. 64, Fig. 6, Slg. des Staatlichen Museums für Naturkunde, Stuttgart, P 1423.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: Ein asymmetrisch gebautes, ganzrandiges, längliches Teilblättchen eines gefiederten Blattes mit einigen sehr wesentlichen Merkmalen. Es wird durch eine langausgezogene Spitze gekennzeichnet. Die Sekundärnerven sind ausgesprochen geschlängelt, ihre Enden spalten sich ein- oder mehrere Male auf, wobei der Spitze zu geneigte Ast etwas stärker ist, als die anderen. Die Enden dieser Aufspaltungen spalten sich weiter auf. Es kommt zu keinen deutlichen bogenförmigen Verbindungen dieser Äste. Ihre Enden verbinden sich mehr oder minder zufällig miteinander. In der linken Blatthälfte entspringen die Sekundärnerven unter einem sehr stumpfen Winkel (rund 80°) in der rechten Hälfte unter spitzen Winkeln (rund 60°). Zwischen den Sekundärnerven verlaufen Tertiärnerven, die sich unregelmäßig spalten und eine undeutlich erkennbare maschenförmige Aderung bedingen, jedoch keine ausgesprochene gut abgegrenzte polygonale Maschen oder Felder. Beide Blatthälften sind unterschiedlich breit, was auch die unterschiedliche Form der Basis bedingt und sekundären Ursprungs sein kann (Einbettung in das Sediment).

Diagnosis: Leaflet narrowly elliptic, asymmetrical, base obtuse, apex narrowly acute attenuate, margin entire. Venation cladodromous with 11 pairs of secondaries having an undulate course (see pl. 64, fig. 6a).

Bemerkungen: Die geschlängelten Sekundärnerven verbunden mit deren Aufspaltung können ein wesentliches artdiagnostisches Merkmal darstellen.

***Dicotylophyllum pyriforme* sp. n.**

Taf. 63, Fig. 1

Holotypus: Taf. 63, Fig. 1. Slg. d. Institutes f. Geol. u. Paläont. der TU Clausthal, Inv. Nr. B 11.

Locus typicus: Willershausen, ehemalige Ziegelei-Grube am Ostrand der Ortschaft.

Stratum typicum: Hellgraue, feingeschichtete Mergelsteinknollen, Pliozän.

Diagnose: In Umrissform verkehrt eiförmiges Blatt, jedoch in eine kurze Spitze endend. Größte Breite in der Mitte, basal verläuft das Blatt in eine keilförmige Basis. Der Rand ist in der unteren Blatthälfte ganzrandig, in der oberen Blatthälfte unregelmäßig gekerbt, wobei die Einschnitte (Einkerbungen) durch das Auftreten von feinen Nerven bedingt sind. Auch die Sekundärnerven zweigen unter kleinen Winkeln zwischen 45-65° vom geraden Hauptnerv ab. Sie verlaufen im wesentlichen bogenläufig, spalten sich in zwei Drittel bis vier Fünftel ihrer Länge auf, um sich miteinander zu verbinden oder ein Nervenetz nahe dem Blattrand zu bilden, aus denen sich Nerven abzweigen, die in die Einschnitte zwischen den Einkerbungen münden. Die Sekundärnerven verlaufen auffällig parallel, wobei sich diesem Verlauf auch die Tertiärnerven unterordnen.

Diagnosis: Leaves obovate, base cuneate, apex acuminate. Length 14 cm, width 6.9 cm. Margin in proximal third entire, distally crenulate or serrulate crenulate. Venation camptodromous with numerous thin secondaries departing at angles of between 45-65° from the straight and thick midrib. The tertiary veins, are aligned parallel to the secondaries and end in sinuses, between the teeth.

Bemerkungen: Diese Art macht den Eindruck einer krautigen Pflanze, die im Pliozän durch viele Gattungen vertreten waren. In der Flora von Willershausen dürften in diese Kategorie auch noch andere Arten gehören.

Aus der sarmatischen Flora von Krynka wird die neue Art *Pyrus sarmatica* (KRYSH.) BAIK. beschrieben. Für sie ist der annähernd gleiche Verlauf der sekundären und tertiären Nervatur bezeichnend - verbunden mit einem unterschiedlich gekerbten Blattrand sowie einer anders geformten Basis. Es fragt sich, inwieweit diese Nervatur nicht nur für die Gattung *Pyrus* charakteristisch sein kann. Es lässt sich jedoch annehmen, dass diese Nervatur mit dem gekerbten Blattrand bei mehreren Gattungen vorkommen musste.

Das gleiche Blatt bildet RIECHERS (1958, Abb. 5) als eine Magnolie ab, was allerdings der Wirklichkeit widerspricht, da bei dieser Gattung eine unterschiedliche Nervatur vorkommt und der Blattrand nie gekerbt.

***Dicotylophyllum* sp. 1 (? Rosaceae)**

Taf. 44, Fig. 9

Beschreibung: Ovale, in eine kurze Spitze auslaufende und mit einer keilförmigen oder schwach herzförmigen Basis versehene Blätter, deren Rand gesägt ist. Die unter spitzen Winkeln verlaufenden Sekundärnerven enden in größeren, beiderseitig ausgebauchten Zähnen zwischen denen sich weitere, etwas kleinere Zähne befinden. Die tertiären Nerven bilden Anastomosen, die relativ senkrecht zwischen den Sekundärnerven verlaufen, wobei zwischen ihnen ein polygonales Maschennetz sichtbar ist.

Bemerkungen: Das Blatt auf Taf. 44, Fig. 9 erinnert durch seine Form und den Verlauf der bogenförmigen Nerven an *Betula attenuate* GOEPPERT (1855, Taf. III, Fig. 6), das wohl der gleichen Art angehört. Das Fossil hat jedoch nichts mit der Gattung *Betula* gemein, da für diese Gattung gerade Sekundärnerven charakteristisch sind, wogegen bogenförmige (wie auch in unserem Fall) bei der Gattung *Betula* wahrscheinlich nicht vorkommen.

Erwähnt soll weiter werden, dass BUDANTSEV in TAKHTAJAN (1982) die Art *Betula attenuata* GOEPP. im Rahmen der Gattung *Betula* überhaupt nicht erwähnt.

Ein weiteres Blatt, das mit einem sehr großen Fragezeichen in diese Gruppe gestellt wird, ist dadurch bemerkenswert, dass die Sekundärnerven sekundär in beiden Blatthälften sich unter verschiedenen Winkeln vom Hauptnerv abzweigen. Dies ist eine Folge der Kompression im Sinne von Prof. Meischner.

***Dicotylophyllum* sp. 2**

Taf. 64, Fig. 3

Beschreibung: Ein ganzrandiges, ovales Blatt, allmählich in Basis und Spitze verschmälert. Aus dem relativ starken Hauptnerv zweigen unter spitzigen Winkeln von rund 25 Grad, zweigen schwache, nicht vollkommen gerade verlaufende Sekundärnerven ab, deren schwachen Enden sich miteinander bogenläufig verbinden.

Bemerkungen: Die teilweise hin- und hergebogenen Sekundärnerven, zusammen mit der eher schwachen Blattlamina, weisen eher auf ein krautiges Blatt hin.

***Dicotylophyllum* sp. 3 (? *Daphne*), *Berberis* sp.**

Taf. 64, Fig. 2.

Bemerkungen: Ein fragmentarisch erhaltenes ganzrandiges Blatt, das sich durch großmaschige Felder auszeichnet, die unter spitzen Winkeln sich aus dem Mittelnerv abzweigen. Ähnliche, jedoch nicht vollkommen gleich gestaltete Blätter bilden STEFANOFF & JORDANOFF (1935) unter *Daphne laureola* L. ab (vgl. auch NEMEJC 1975, Abb. 50/10). Weitere *Daphne*-Reste behandelt KOLAKOVSKY (1964) aus Kodor. In diesem Zusammenhang dürfte auch die sog. *Pimelea oenigensis* (AL. BRAUN) HEER (HEER 1856, S. 93, Taf. XCVII, Fig. 15) erwähnenswert sein, genauso wie auch die ganzrandigen *Berberis*-Arten, auf die Herr Doz. Kvacek mich aufmerksam machte.

***Dicotylophyllum* sp. 4.**

Taf. 64, Fig. 1

Beschreibung: Ein breit elliptisches, etwas ungleichseitiges Blatt, bei dem der linke Rand durch kleine, anliegende Zähne charakterisiert wird. Bei diesem unvollständig erhaltenen Blatt ist die linke Blatthälfte 32 mm breit, wogegen die rechte 34 mm breit ist und scheinbar ganzrandig ist, wogegen der linke Blattrand durch kleine, anliegende und zugespitzte Zähne charakterisiert wird. Beiderseitig vom Hauptnerv zweigen unter 40-45°, 6-8 Sekundärnerven ab (6 sind sichtbar), die sich schlingenförmig miteinander verbinden. Das Blatt verschmälert sich allmählich in die Spitze sowie Basis.

***Dicotylophyllum* sp. 5**

Taf. 64, Fig. 5, 8

Beschreibung: Ein wahrscheinlich dünnes (häutiges), ganzrandiges Blatt, das an der Basis entlang des Hauptnervs ein wenig heruntergezogen ist. Zum Unterschied von den meisten anderen Blättern sind die Sekundärnerven sehr schwach entwickelt. Sie zweigen sich teilweise vom Hauptnerv unter fast rechten Winkeln ab, wobei sie auch teilweise bogenläufig sein können (Taf. 64, Fig. 5a).

***Dicotylophyllum* sp. 6**

Taf. 54, Fig. 6.

Beschreibung: Ein eiförmiges Blatt, dessen Rand regelmäßig gekerbt ist und sich allmählich in die Spitze verschmälert. Aus dem Hauptnerv zweigen unter sehr stumpfen (mitunter unter rechten) Winkeln Sekundärnerven ab, die etwas geschlängelt sind und sich kurz vor dem Rand schlingenförmig verbinden.

Bemerkungen: Das augenscheinlich dünne Blatt macht den Eindruck eines krautigen Blattes.

***Dicotylophyllum* sp. 7**

Taf. 5, Fig. 5

Bemerkungen: Dieses kleine, unbestimmbare Blättchen soll nur erwähnt werden um zu dokumentieren, dass in der Flora von Willershausen auch sehr kleine Blätter vorkommen, deren Bestimmung

nur selten möglich ist. Der Mittelnerv spaltet sich hier auf, die Sekundärnerven bilden vollkommen unregelmäßige Bögen in denen unregelmäßig geformte Maschen vorkommen.

***Dicotylophyllum* sp. 8**

Taf. 63, Fig. 3

Beschreibung: 2 längliche, ganzrandige Blättchen eines Fiederblattes. Ihre Spitze ist abgerundet. Die Basis ist asymmetrisch stumpf. Unter spitzen Winkeln zweigen nicht vollkommen gerade Sekundärnerven vom Mittelnerv ab um sich vor dem Rand zu krümmen und sich mit tertiären Anastomosen gegenseitig zu verbinden. Zwischen ihnen verlaufen gerade, geschlängelte oder gebrochene tertiäre Anastomosen. Zwischen ihnen sind unterschiedlich geformte Maschen sichtbar.

***Dicotylophyllum* sp. 9 (? *Prunus* sp., ? *Quercus* sp.)**

Taf. 45, Fig. 6, Taf. 64, Fig. 4

Bemerkungen: Ein rundliches Blatt, bei dem der linke Rand mit zugespitzten Zähnen versehen ist, wogegen der rechte Blattrand weniger zugespitzte Zähne besitzt.

Dieser kaum bestimmbar Rest soll nur am Rande notiert werden. Sie zeigen kaum sichtbare, nur schwach angedeutet, etwas gebogene Sekundärnerven. Bemerkenswert ist, dass in der oberen linken Blatthälfte die Zähne sägezähneförmig zugespitzt sind, wogegen in der rechten Blatthälfte die Rückenseite der Zähne abgerundet ist.

Teilweise unterschiedlich gezähnte Blätter kommen bei gleicher Form außer anderen Gattungen auch bei *Prunus ilicifolia* WALP. sowie *Quercus alnifolia* POECH. vor.

***Dicotylophyllum* sp. 10**

Taf. 60, Fig. 5

Beschreibung: Ein etwa 60 mm langes und 30 mm breites ganzrandiges ovales Blatt mit einem sehr steilen Verlauf der Sekundärnerven, die der Blattspitze zu laufen. Es fällt auf, dass die Sekundärnerven die gleiche Stärke wie die Tertiärnerven aufweisen (vgl. Taf. 60, Fig. 5b), wobei sie mit den quartären ein gleichstarkes Maschennetz bilden. Erst die quintären Nerven sind wieder schwächer.

***Dicotylophyllum* sp. 11**

Taf. 62, Fig. 4

Bemerkungen: Unter dieser Bezeichnung erwähnen wir fragmentarische, zusammengesetzte Blätter, bei denen die Einzelblätter von ovalen Blättern gebildet werden, deren Vorderrand fein gekerbt ist. Die nur ganz schwach angedeuteten Sekundärnerven sind am Ende aufgespalten.

Diese Blätter gehören nach der Ansicht von Kollegen Doz. Dr. Kvacek zur Gattung *Rosa* (Mitteilung Dezember 1997).

***Dicotylophyllum* sp. 12**

Taf. 60, Fig. 4

Beschreibung: Ein kleines, schmal-ovales, ganzrandiges Blatt, das in eine abgerundete Spitze und keilförmige Basis ausläuft.

Bemerkungen: Ähnliche Blätter kommen in Willershausen sehr selten vor und gehören zu den Blättern, die BERGER (1954) als Leguminosen-Blatt-Typus bezeichnet hat.

IV. Ergebnisse und Schlussfolgerungen

IV.1. Der Biotop von Willershausen

Ökologisch betrachtet überrascht die hohe Anzahl der verschiedenen Bäume eines Sommerlaubwaldes. Die Dichte des Waldwuchses eines Deciduous Broad-leaved Forest nach einem Foto von V. v. HANDEL-MAZZETTI in SCHIMPER-FABER (erneut wiedergegeben in MAI 1995, Taf. IV, Fig. 2) gibt einen dichten Waldbestand wieder. Er war wohl etwas zu dicht, als dass eine größere Menge verschiedenartiger Blättern erhalten geblieben wären, wie das in der Taphocoenose Willershausen der Fall ist. Was die Fundstelle Willershausen anbelangt, scheint von erstrangiger Bedeutung die Frage der Hydrodynamik des Wasserlaufes gewesen zu sein: Die bisherigen Daten zu dieser Problematik beweisen, dass dieser Wasserlauf sehr ruhig war und dass die Blätter keine Anzeichen eines schnellen Transportes zeigen und dass es sich im Rahmen dieses Wasserlaufes auch zu keiner Beschädigung der Blätter gekommen ist, sondern eher zu einer langfristigen Lagerung der Blätter an einer sehr ruhigen Stelle.

Der erste Gedanke einer park-ähnlichen Landschaft mit einem Flußlauf stammt von SCHMIDT (1939). Er ist auch der Autor einer Rekonstruktion der Landschaft im Pliozän von Willershausen. Diese Landschaft wurde auf einem sehr großen (einige Quadratmeter großen) Bild festgehalten. Dieses Bild wird im Geologischen-paläontologischen Institut und Museum der Universität in Göttingen aufbewahrt und in der Arbeit von SCHMIDT (1939) und MEISCHNER (1994, Taf. 8, S. 29) wiedergegeben. Der Gedanke von der Parklandschaft wurde auch von Straus übernommen und es sind bisher auch keine Einwände hervorgetragen worden, die gegen diese Theorie sprechen würden. Zum Unterschied von den heutigen sehr "feuchtigkeitsliebenden" Auwäldern, welche Seen und Flussläufe begleiten, wie es vor allem Pappeln und Weiden tun, sind diese in Willershausen nicht häufig. Diese Gattungen kommen als Indikator einer großen Feuchtigkeit nur dann in Frage, wenn sie in Weichholz der Auenwälder stehen. Für solche haben wir in Willershausen keine eindeutigen Hinweise. Hinweise auf Hartholz-Auenwälder geben uns nur das häufigere Vorkommen der Gattungen *Zelkova*, *Ulmus*, *Populus*, *Betula* und *Carpinus*. Diese häufiger vorkommenden Blätter sind Vertreter eines ganz normalen mesophilen Waldes von einer "durchschnittlichen" Zusammensetzung. Den Gedanken von der Parklandschaft entnahm SCHMIDT (1939, S. 145) den "nordamerikanischen Landschaften aus der Entdeckungszeit" und dachte dabei an Ähnlichkeiten etwa mit den Gegenden in Ohio.

Schmidt kam wohl als erster der Gedanke, dass der Wasserzufluss in dem See von Willershausen "aus kahlen Hochgebieten kam und deshalb nach jedem Regen viel Tontrübe mitbringen konnte. Nur einmal fand sich ein Paket schlecht erhaltener *Corylus*-Blätter, die der Bach aus der Humusdecke seines Ufers mitgenommen haben muss". Die Mehrzahl der Blätter dürfte aber wegen ihrer Mannigfaltigkeit, guten Erhaltung und gleichmässigen Verteilung eher durch den Wind aus offenem Gelände der Teichumgebung hereingeweht sein (SCHMIDT 1939, S. 145).

Der grosse Artenreichtum der Angiospermen in Willershausen setzt auch eine Klärung bestimmter taphonomischer Gegebenheiten voraus, die wiederum mit paläoökologischen Fragen verschiedenster Natur zusammenhängen. Uns interessieren in diesem Zusammenhang solche Fragen, inwieweit die Parklandschaft im Sinne von SCHMIDT (1939) der Wirklichkeit entspricht. Ob es sich um ein Altwasser handelt oder einen See und wieviel Wasserzuströmungen es gegeben hat. Zu dieser Problematik gibt es eine zahlreiche Literatur, die von MALZ (1973) angedeutet wird und am ausführlichsten wohl von REMANE (1970) und MEISCHNER (1994) abgehandelt wurde. Remane gibt einen Überblick über das "für und wider" gegen die verschiedensten Aussagen der einzelnen Tiergruppen, aber auch der im Wasser lebenden Pflanzen. Das Blatt einer Seerose wächst in einem ruhigen Gewässer, wobei es auch bestimmte Bewegungen vertragen kann, gleichwie auch die unterschiedlichen Arten der Gattungen *Potamogeton*, *Lemna*, *Najas* oder anderer Wasserpflanzen. Für die Ökologie unserer Pflanzengesellschaft ist es von eindeutiger Wichtigkeit, wie schnell die Bewegung des Wassers war. Es ist für uns nicht sehr wichtig, ob der Riesensalamander als ein ausgeprägter Wasserbewohner auch ein Beweis ist, dass die Zuflüsse des Willershauser Sees auch im Sommer

nicht ganz austrockneten. Nach REMANE (1970, S. 57) sprechen die meisten Belege für einen See mit einem größeren Zufluss, anders ist der hohe Anteil an Bewohnern schnell fließenden Wassers in der Fauna nicht zu erklären.

Die Fundstelle Willershausen, deren Durchmesser von 100 - 200 m und die Tiefe von einigen 10 Metern nicht überschreitet, lieferte zahlreiche taphonomische Angaben. In erster Linie sind es wohl die sog. Frühlings- und Herbstschichten, die einen saisonbedingten unterschiedlichen Inhalt mit sich brachten (Frühlings- und Herbstschichten in Sinne von STRAUS 1930).

Von den Diatomeen sind 8 halophile Arten hervorzuheben. Die Farne sind sehr selten und lassen sich mit etwa 8 verschiedenen Gattungen beziffern, die teilweise als neue Arten beschrieben wurden, teilweise wurden sie als Vertreter der heutigen Flora mit der Zugabe eines "*fossilis*" erwähnt. Die Koniferen sind teilweise anhand von beblätterten Zweigen, teilweise anhand von Zapfen bekannt. In die erste Gruppe gehören die Gattungen *Sequoia*, *Glyptostrobus* oder *Thuja*, in der zweiten Gruppe sind es nach STRAUS (1952) die Gattungen *Picea*, *Abies*, cf. *Keteleeria*, *Pinus*, *Thuja*, *Chamaecyparis* und *Juniperus*. Von den Monokotyledonen überwiegen sterile Vertreter der Gattungen *Potamogeton*, *Najas*, *Scirpus*, cf. *Carex*, cf. *Lemna* und *Orchidacites* (die sich jedoch als Vertreter der Gattung *Elaeagnus* L. entpuppt hat; GREGOR 1984). Die Früchte und Samen der Gattungen *Potamogeton* L., *Najas* L., *Scirpus* L. oder *Carex* L., die normalerweise bei schlammigen Sedimenten häufig auftreten, kommen in diesen Sedimenten nur in Abdrücken der sterilen Reste vor. Erst bei den Dikotyledonen kommt eine beträchtliche Anzahl von Früchten und Samen vor, von denen zahlreiche Arten und Gattungen von STRAUS (1969a) beschrieben wurden. Zu nennen sind die Involucren von *Carpinus betulus* L. und *C. kisseri* BERGER, die Früchte der Gattung *Betula* L., *Fraxinus* L., *Acer* L., *Ulmus* L. aber auch *Liriodendron* L.

Die Windeinwehung spielte in Willershausen die größte Rolle. Diese Art von Verfrachtung bezog sich auf den größten Teil der fossilen Blätter sowie die Früchte und auch auf die häufigsten Fossilien in Willershausen, die fossilen Insekten, die sich dank des feinkörnigen Sedimentes auch sehr gut erhalten haben (vgl. KNOBLOCH 1989a, S. 224).

Straus widmete sich auch den fossilen Gallen und Minen, die auf verschiedene Art beschädigte Blätter hinterliessen. Es handelt sich um Gallen, die durch Schlauchpilze (Ascomyceten) oder durch Tiere verursacht wurden. Gallen und Minen sind von den meisten tertiären Floren bekannt, jedoch ohne dass ihnen größere Aufmerksamkeit zuteil wurde. Für uns ist die Arbeit von STRAUS (1977a) insofern interessant, weil in ihr (obwohl aus anderen Gründen) 82 relativ recht gut erhaltenen Laubblätter abgebildet wurden, wobei allerdings das Hauptaugenmerk den Minen und Gallen galt.

Die gegenseitigen Beziehungen zwischen den einzelnen faunistischen Gruppen untereinander und die Beziehungen zwischen der Fauna und der Flora schilderte FERGUSON (in FERGUSON & KNOBLOCH, im Druck).

IV.2. Zielsetzung der Bearbeitung der Willershausener Flora

Dieser Aufsatz setzt sich nicht zum Ziel die Willershausener Flora erschöpfend bearbeiten zu wollen.

Ausgehend von unserer unterschiedlich motivierten Arbeit (vgl. FERGUSON & KNOBLOCH, im Druck) setzt sich dieser Aufsatz folgende Ziele:

1. Aus Willershausen noch nicht oder wenig erwähnte Angiospermen bekannt zu machen: Vertreter der Gattungen: *Aristolchia* LINNÉ, cf. *Magnolia* sp., *Sorbus* LINNÉ, *Malus* MILLER, *Crataegus* LINNÉ, *Cerasus* LINNÉ und *Ampelopsis* MICHAUX.
2. Vertreter der Arten, die bisher unter dem hier benützten Namen aus Willershausen nicht bekannt waren, ausführlich abzuhandeln: *Betula pseudoluminifera* GIVULESCU, *B. speciosa* RÉROLLE, *Malus pulcherrima* GIVULESCU, *Epimedium praeasperum* (ANDREANSZKY) GIVULESCU, *Celtis trachytica* ETTINGSHAUSEN, *Carpinus cuspidens* (SAPORTA) KOLAKOVSKY, *Carya minor* (SAPORTA et MARION) SAPORTA, *Cedrela heliconia* (UNGER) comb. nov. und *Ampelopsis cordataeformis* sp. n.

3. Der Verfasser stimmt Walther, Kvacek und Zastawniak nicht zu, die neuen Arten *Fagus kraeuse-
lii* KVAËEK et WALTHER und *Fagus sosnica* WALTHER et ZASTAWNIAK zu beschreiben,
und schlägt vor, zu älteren Artnamen zurückzukehren.
4. Eine neue Gliederung der Vertreter der Gattungen *Populus* L., *Acer* L., *Fagus* L., *Tilia* L. und
Crataegus L. aus Willershausen vorzulegen.
5. Gattungen, die aus dem europäischen Neogen allgemein verbreitet sind, erneut zu erwähnen: *Li-
riodendron procaccinii* UNGER, *Sassafras ferretianum* MASSALONGO, "*Parrotia*" *pristina* (ET-
TINGSHAUSEN) STUR, *Liquidambar europaea* A. BRAUN, *Ulmus carpinoides* GOEPPERT und
Zelkova zelkovifolia (UNGER) BUZEK et KOTLABA.
6. Ein womöglichst vollständigen Überblick über die ganze Flora zu geben.

IV.3. Beziehungen zu rezenten Arten

Wenn wir von verschiedenen sehr alten Angaben über den Vergleich der fossilen Pflanzen zu rezen-
ten Arten Abstand nehmen, klingen die Vergleiche der großen Paläobotaniker des vergangenen
Jahrhunderts (z. B. BRONGNIART, GOEPPERT, HEER, SAPORTA und andere) als "normal" im
Vergleich zu STRAUS, dessen Ansichten aus dem Jahre 1930 schon als ein teilweises Extrem gel-
ten können. Er schrieb damals (STRAUS 1930, S. 306): "Für fossile Pflanzenreste neueingeführte
"Spezies" sollte man bei so jungen Formationen wie dem Pliozän möglichst meiden und untersu-
chen, ob diese nicht einer heutigen Art unterzuordnen sind. So werden im Pliozän nur wenige jetzt
nicht mehr vorhandene Arten übrig bleiben".

Später schrieb STRAUS (1954, S. 531): "Zu der Auffassung von BERGER (1952), keinesfalls für
fossile Pflanzen die Namen rezenter Pflanzen anzunehmen, kann ich mich trotz zweifellos beach-
tenswerter von ihm angegebener Gründe nicht entschliessen, ist doch die Zweckmäßigkeit, ob ein
"fossiler" oder ein "rezipienter" Name zu wählen ist, bei den verschiedenen Pflanzengruppen ganz
unterschiedlich zu beurteilen, auch hinsichtlich des Alters der Fundstelle".

Verfasser lehnt diese Ansichten ab und schliesst sich BERGER (1952) an. Bei Blättern, die sich
relativ eindeutig bestimmen lassen, gelang es selten, Beziehungen nur zu einer Art nachzuweisen
(etwa bei *Quercus* oder *Acer*). Bei anderen Blättern lässt sich relativ sicher die Zugehörigkeit zu
einer Familie nachweisen [z. B. zu den Betulaceen, obwohl auch hier bei zahlreichen Formen die
Zugehörigkeit zu anderen Familien nicht ausgeschlossen werden kann (siehe z. B. unter *Cratae-
gus*)]. Bei einer weiteren Gruppe von Blättern ist das Spektrum der zu vergleichenden Arten und
Gattungen mit sich überschneidender Morphologie so groß, dass eine sichere Bestimmung sehr
schwierig ist.

Straus, der seine Funde meistens mit dem Namen der rezenten Vergleichsart belegte, musste natür-
lich zu vollkommen anderen Schlussfolgerungen kommen, als der Verfasser. Wesentlich ist in die-
sem Zusammenhang auch die Grundeinstellung zu den fossilen Arten. Nach Ansicht des Verfassers
sind im wesentlichen alle Arten aus Willershausen ausgestorben (nach STRAUS 1979a, S. 25 nur
3,5 %). Alle diese Arten haben nur mehr oder weniger enge Beziehungen zu heutigen rezenten Ar-
ten (eine der nächsten dürften z. B. anhand der Blätter zwischen *Cercidiphyllum crenatum* (UNG.)
BROWN und *C. japonicum* SIEB. et ZUCC. bestehen).

Nach STRAUS (1979a, S. 25) ergab "eine grobe und vorläufige Schätzung der Pflanzenfossilien in
pflanzengeographischer Hinsicht" folgende Prozentsätze:

1. am Harz noch heute einheimische Arten: 38 %
2. weitere mitteleuropäische Arten: 8,5 %
3. südosteuropäisch-westasiatische Arten: 27 %
4. ostasiatische Arten: 19 %
5. nordamerikanische Arten: 3,5 %
6. ausgestorbene Arten: 3,5 %

Es überrascht vor allem der hohe Prozentsatz der ersten Gruppe. Ich glaube, daß dieser Prozentsatz
auf einer falschen systematischen Einstufung bestimmter Fossilien beruht. Wie sich jeder kritische
Betrachter anhand der Abbildungen überzeugen kann, kann man einen Blätterabdruck ohne Randbe-

schaffenheit nicht als *Pirus malus* L. = Apfelbaum, bezeichnen (STRAUS 1930, S. 322, Abb. 6) oder einen total unbestimmbaren Blätterrest als *Ribes* sp. (Johannisbeere, Stachelbeere) deuten (STRAUS 1930, S. 320, Abb. 5). Wenn solche Artbestimmungen als Grundlage für die oben erwähnten Prozentsätze benutzt wurden, müssen diese Ergebnisse als falsch gewertet werden. Obwohl für die Arbeit von Straus aus dem Jahre 1930 noch relativ wenig Material zur Verfügung stand, hätten diese Fragmente nicht bestimmt werden sollen.

Von methodischer Seite sei bemerkt, dass sich der Verfasser auf den Standpunkt stellt, dass im Pliozän in Mitteleuropa noch wenige Arten vorhanden waren, die mit heutigen Laubgehölzen als identisch erklärt werden könnten. Aus diesem Grunde lehnt er es auch ab, rezente Artnamen für fossile Reste zu gebrauchen. Die meisten Paläobotaniker gebrauchen schon ab Obermiozän und im Pliozän rezente Artnamen (in Schriften wie MÄDLER 1939, GRANGEON 1958 und Arbeiten der französischen oder italienischen Schule). Meistens handelt es sich um Arbeiten, die sich mit pliozänen Pflanzenresten beschäftigen. Die Standpunkte der Verfasser zu dieser Problematik unterscheiden sich. Wir treffen eine unterschiedliche "Großzügigkeit" zwischen den verschiedenen Verfassern, wie z. B. Andreánszky, der schon für alttertiäre Reste Namen von heutigen Pflanzen gebraucht. Er verwechselt wohl die Ähnlichkeit verschiedener Taxa mit deren Identität.

Sei es wie es sei: Zum Unterschied von älteren Schichten, müssen wir annehmen, dass es im Pliozän schon Arten gegeben hat, bei denen der Name sowie die mit diesem zusammenhängenden morphologischen Gegebenheiten auch für diese zutreffen. Gedacht sei an die Gemeine Haselnuss (*Corylus avellana* L. *fossilis*), die verschiedenen Ahornarten, wie *Acer* aff. *pseudoplatanus* LINNÉ *fossilis*, *Acer* aff. *opalus* MILLER *fossilis* und *Cerasus avium* (L.) MOENCH *fossilis* genauso wie *Hedera* aff. *helix* L. *fossilis*.

Diese Arten sind tertiäre Relikte in den heutigen Floren. Bei Arten, die in diesem Aufsatz noch als "*fossilis*" bezeichnet werden, bestehen so viele Einwände, dass von keiner rezenten Art gesprochen werden kann. Was *Corylus avellana* L. *foss.* betrifft, kennen wir etliche Blätter aus Willershausen, von denen nicht behauptet werden kann, daß sie wirklich zu der einen rezenten Art gehören (wie in KNOBLOCH 1990b, S. 272 ausgeführt wird), oder ob es nur eine ähnliche Art ist.

Die fossilen Buchenblätter, die im heutigen Sinne der *Fagus sylvatica* LINNÉ von TRALAU (1962) mit den pliozänen Funden in Verbindung gebracht wurden, zeigte sich als unrichtig, da die heutige Rotbuche wahrscheinlich erst eine postquartäre Entwicklung durchmachte. Es ist nicht immer eindeutig zu entscheiden, ob wir tertiäre Reliktformen vor uns haben - d.h. Gattungen, deren Artengestaltung schon in der Vergangenheit verlief, wie *Cercidiphyllum* SIEB. et ZUCC. oder *Comptonia* L'HÉR. oder Gattungen, deren Arten sich noch entwickeln.

Wie unlogisch und wenig gerechtfertigt es in zahlreichen Fällen ist, die fossilen Blätter mit Namen rezenter Pflanzen zu bezeichnen, soll am Fall von *Quercus* cf. *macranthera* FISCH. et MEYER erläutert werden (STRAUS 1956, S. 14-15). Diese Arbeitsweise könnte gebilligt werden, wenn die fossilen Blätter nur eindeutige Beziehungen zu dieser einen rezenten Art aufweisen würden. Die Blätter dieser fossilen Art weisen jedoch nach Straus noch Ähnlichkeiten und Beziehungen zu *Quercus esculiformis* SCHWARZ, *Q. iberica* M. v. BIÉB. *Q. bornmülleriana* SCHWARZ, *Q. mongolica* FISCH., *Q. hartwissiana* STEV., *Q. mirbeckii* DÜR. und zu Arten aus der Sektion *Prinus* auf. Da nun diese vielseitigen Beziehungen tatsächlich existieren und nach der Ansichten der verschiedenen Autoren und des morphologisch stets unterschiedlichen fossilen Materials unterschiedlich gehandhabt und unterstrichen werden (siehe bei *Quercus roburoides* ssp. *latifolia* ssp. n.), scheint es mir angemessener und richtiger zu sein, diese Funde auch nicht mit Cf. an nur eine bestimmte rezente Art zu binden, denn gerade die fossile Art musste gezwungenerweise zur Entstehung bestimmter rezenter Arten führen.

Ich meine, dass die festgestellte oder feststellbare Zuordnung zu einer rezenten Gattung und Art klar gekennzeichnet sein sollte (durch Fragezeichen, aff. oder cf.). Ein Botaniker hat kaum die Möglichkeit die richtige Bestimmung eines Paläobotanikers zu überprüfen, genauso wie die Paläobotaniker kaum die Möglichkeit haben, die Bestimmungen bei Herbarmaterial zu überprüfen. Viele Bestimmungen der außereuropäischen Arten wurden jahrzehntelang nicht überprüft.

Oftmals wurde die Bestimmung verschiedener Taxone auch durch die gute Kenntnis bestimmter Pflanzengruppen oder der Vegetation bestimmter Gebiete beeinflusst (z. B. das sog. "neuholländische Element" bei Ettingshausen). Oftmals liest man auch in der Literatur, dass eine "vollständige Übereinstimmung" mit der oder der anderen rezenten Art bestünde, obwohl diese "vollständige Übereinstimmung" nur auf einem Zufall beruht - sei es durch eine zufällige "Entdeckung" im Herbarium, in einem dendrologischen Werk oder einem botanischen Garten.

Größte Vorsicht sollte bei der Bestimmung von Blättern bestehen, bei denen sich Konvergenzerscheinungen mit anderen Familien vermuten lassen können, die natürlich nicht alle überprüft werden können. Dies betrifft z. B. zahlreiche Zuordnungen zu den Gattungen *Alnus*, *Ampelopsis*, *Betula*, *Carpinus*, *Celastrus*, *Commersonia*, *Euonymus* u. a. bei WEYLAND (1934), aber natürlich auch bei anderen Autoren. Obwohl die jene Gattungen enthaltende Flora aus Kreuzau (WEYLAND 1934) sehr gründlich durch FERGUSON (1971) untersucht wurde und die sehr unterschiedliche botanische Interpretation der einzelnen Reste klar dargestellt wurde, muß eine andere als binäre Nomenklatur abgelehnt werden (etwa die Bezeichnung der Taxone nur durch römische Buchstaben wie bei FERGUSON (1971)). Diese Bezeichnungen haben keine botanische Aussagekraft und lassen sich für biostratigraphische Zwecke schlecht verwenden. Weil der Verfasser gleichzeitig sowohl biologische als auch biostratigraphische Fragen verfolgt, scheint ihm eine binäre artliche Bezeichnung, sofern gut erhaltene Reste vorliegen, unerlässlich zu sein.

Bei sehr polymorphen Arten und Gattungen, wie z. B. den Gattungen *Rosa* oder *Crataegus*, bei denen die Systematik selbst bei rezenten Arten noch nicht befriedigend geklärt ist und wo die Beziehungen wiederum zu sehr vielen rezenten Arten bei Berücksichtigung des nicht immer allerbesten Erhaltungszustandes der fossilen Organe (Blätter), ist es auch nicht immer möglich und sinnvoll, die Beziehungen zu allen in Frage kommenden rezenten Arten aufzuzeigen. Der Paläobotanik stehen immer auch nur Einzelorgane zur Verfügung im Unterschied zu den zoologischen Objekten, die doch viel öfter mit ganzen Lebewesen (mitunter ohne der Weichteile) arbeiten können.

Wir möchten auch nicht der Ansicht von MOHR (1986, p. 147) zustimmen, daß "REM-Untersuchungen an *Fagus*- und *Tilia*-Pollen ergaben praktisch eine Identität zu den heimischen Arten *F. sylvatica* L. und *T. cordata* MILL.". Die meisten Forscher sind sich einig, dass die Buche *Fagus sylvatica* L. erst im Quartär in Europa einwanderte (vgl. auch KVACEK & WALTHER 1991, S. 498). In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass TRALAU (1962) von einer "Gruppe der *Fagus sylvatica* L. und *Fagus grandifolia* EHRH." in der Flora von Willershausen sprach. Neben diesen Namen benutzte jedoch auch TRALAU (1963) die "gemischte" Nomenklatur, also eine solche, die für fossile und rezente Arten geschaffen wurde, wie z. B. *Zelkova ungeri* (Z. aff. *serrata*, Z. aff. *carpinifolia*) - vgl. TRALAU (1963, Taf. II).

Wie viele der fossilen Blätter mit rezenten Artnamen belegt wurden, geschah ähnliches auch bei verschiedenen tierischen Versteinerungen. Während wir die paläobotanischen Reste in dieser Hinsicht eher beurteilen können, sind wir bei der Fauna auf das Urteil anderer angewiesen, wobei aber die Fauna besonders wichtig für die Taphonomie der Ablagerungen ist [siehe in diesem Zusammenhang die "Kommentierte Bibliographie zum Pliozän von Willershausen" zur Fauna der Fundstelle von WILDE und LENGAT (in STRAUS 1992, S. 83-87)].

IV.4. Die häufigsten Laubbäume

Dem Verfasser steht eine eigene Photothek von 610 Fotos eines Teiles der sehr gut erhaltenen Flora von Willershausen zur Verfügung. Von diesen Fotos wurden 25 Taxa herausgesucht, bei denen die Anzahl der Fotos pro Taxon zahlreicher als 5 Stück war. Diesen 25 Taxa entsprechen 323 Fotos, beginnend mit *Zelkova* (32 Fotos = 9,9 %) und endend mit *Rosa* (5 Fotos = 1,5 %). Diese 25 Taxa sind in manchen Fällen überrepräsentiert (sei es aus botanischen, ästhetischen oder anderen Gründen) - z. B. *Malus pulcherrima* GIV., *Fraxinus* sp., *Ampelopsis cordataeformis* sp. n., *Liriodendron* oder *Rosa*. So eine Überrepräsentation ist jedoch auch bei den meisten Sammlungen gegeben, denn nur ganz selten wurden alle Belege gesammelt, so dass es immer zu bestimmten Verzerrungen kommen konnte. Wie Sammlungsbelege, geben die 610 Fotos bestimmte Hinweise auf die Häufig-

keit der verschiedenen Taxa. Die 25 aufgelisteten Taxa entsprechen der Zahl der 323 Fotos. Die restlichen 287 Fotos dürften etwa von 75 Laubbäumen stammen. Die Gesamtzahl der Taxa der Laubbäume ist bisher nicht bekannt. Sie sind unter den seltenen Arten versteckt oder wurden als "sowieso" bezeichnet. Ähnlich wie in anderen Floren gehören diese Taxa zu den seltenen Taxa, die durch eine geringe Stückzahl vertreten sind.

Tabelle 1: Übersicht der häufiger vertretenen Taxa in der Flora von Willershausen zusammengestellt anhand von Fotos. [Angabe wird deren prozentualer Anteil sowie die Zuordnung zu Größenklassen anhand von RAUNKIAER (1934) und WEBB (1959)]:

Art bzw. Taxon	Anzahl	%	Größenklasse
<i>Zelkova zelkovifolia</i> (UNG.) KOTL. et BUZEK	32	9,9	no - <u>m</u>
<i>Ulmus</i> cf. <i>carpinoides</i> GOEPP.	24	7,4	no - <u>m</u>
Laubblatt vom Typus cf. <i>Magnolia</i> sp. 1, 2	22	6,8	no - <u>m</u>
<i>Fagus pliocenica</i> SAP.ssp.willershausensis	22	6,8	no - <u>m</u>
<i>Quercus praecastanifolia</i> sp. n.	17	5,2	m - no - me
<i>Populus willershausensis</i> sp. n.	16	4,0	m - no
<i>Quercus roburoides</i> Gaudin	16	4,9	m - no
<i>Tilia</i> cf. <i>saviana</i> MASS.	15	4,6	no - <u>m</u>
<i>Quercus praeerucifolia</i> STRAUS	13	4,0	no - <u>m</u>
<i>Malus pulcherrima</i> GIV.	12	3,7	<u>m</u>
<i>Acer integerrimum</i> (VIV.) MASS.	12	3,7	m
<i>Tilia saportae</i> sp. n.	12	3,7	no - <u>me</u>
<i>Fraxinus</i> sp.	11	3,4	no
<i>Carpinus</i> aff. <i>grandis</i> UNG. emend. HEER	11	3,4	m
<i>Ampelopsis cordataeformis</i> sp.n.	10	3,4	no - <u>me</u>
<i>Acer</i> aff. <i>pseudoplatanus</i> L. foss.	9	2,7	no - me
<i>Betula hummelae</i> sp. n.	9	2,7	m
<i>Betula pseudoluminifera</i> GIV.	9	2,7	no - me
<i>Carya minor</i> (SAP. et MAR.) SAP.	9	2,7	me
<i>Carpinus cuspidens</i> (SAP.) KOLAK.	8	2,4	m
<i>Carpinus</i> sp.	8	2,4	m
<i>Corylus</i> div. sp.	7	2,1	no
<i>Liriodendron procaccinii</i> UNG.	7	2,1	m - no - me
<i>Quercus</i> cf. <i>mohrae</i> sp.n.	7	2,1	no - me
<i>Rosa</i> sp.	5	1,5	m
25 Taxa insgesamt	323	98,8	

Die einzelnen Größenklassen entsprechen nach DILCHER (1973, S. 48) folgenden Maximalgrößen (angegeben in Quadratcentimetern):

microphyll (m): 20,25 cm²

notophyll (no): 45,0 cm²

mesophyll (me): 182,25 cm²

Die microphyllen Blätter waren bei 17 Taxa vertreten, die notophyllen Blätter bei 12 und die mesophyllen Blätter nur bei 7 Taxa.

Die unterschiedenen Größenklassen haben bei den ausgegliederten Taxa folgenden Anteil (Exemplare):

m: 4, m: 3, no - m: 1, no - m: 5, m - no: 2, m - no - me: 1, no: 2, no - me: 3, no - me: 2, m - no - me: 1, me: 1.

Bei der Berechnung der einzelnen Größenklassen lässt sich nur ein bestimmtes Maximum ermitteln, das sowieso nur ungefähr erfassbar ist, da die Größenklassen im Rahmen einer Art oft zwischen 2 Klassen schwanken. Es wird daher bei der jeweiligen Art die überwiegende Größenklasse unterstrichen. So kommen z. B. bei *Ulmus carpinoides* GOEPP. neben überwiegend microphyllen Blättern auch notophylle Blätter vor. Wenn die in Frage kommenden zwei Größenklassen etwa im Gleichgewicht stehen, wird keine der Größenklassen unterstrichen.

Bei den 25 untersuchten häufigeren Blättern (Taxonen) sind die notophyllen und microphyllen Blätter bei der gleichen Anzahl der Taxa (17) vertreten, wobei bei den 17 microphyllen Blätter-Formen bei 5 Taxa die microphyllen Blätter über die notophyllen überwiegen. Weniger als ein Drittel der Blätter-Arten konnten zu den mesophyllen Blättern gestellt werden.

Die Waldvegetation von Willershausen besass den Charakter eines Mixed Mesophytic Forest. Wenn wir die *Zelkova*-und *Ulmus*-Blätter als den Bestandteil eines Auwaldes auffassen und auch die als cf. *Magnolia* sp. bestimmten Blätter als botanisch nicht sicher bestimmte Organe bezeichnen, verbleiben uns Blätter, die den Charakter dieses Waldes als "Buchen - Eichen - Pappel und Linden-Wald" umschreiben lassen. Weitere wichtige Bestandteile dieses Waldes lassen sich aus der Übersicht aus Tabelle 1 ersehen.

Manche Blätter könnten als teilweise wärmeliebend angesprochen werden, wobei es nicht bekannt ist, wie stark diese Indikation eingeschätzt werden soll. Sie scheint jedoch höher zu sein, als bei den sommergrünen Laubwäldern. Nach unseren bisherigen Belegen handelt es sich um folgende Typen:

1. Ganzrandige Blätter mit einer fiederspaltigen Nervatur vom Typus cf. *Magnolia*, cf. *Diospyros*, cf. *Syringa*.
2. Ganzrandige, sehr seltene Blätter, die man zu *Juglans* stellen kann.
3. Lanzettliche Blätter, die an *Cedrela* anklingen.
4. Ein lanzettliches Blatt, das mit einem älteren *Laurophyllum*-Blatt verglichen werden kann.
5. Schwer definierbare und schlecht erhaltene kleine Leguminosenblätter.
6. Blätter, die sich mit *Aristolochia* oder ähnlichen Blättern vergleichen lassen.
7. Ganzrandige Blätter, die schlecht nachweisbare Affinitäten zu *Cornus* aufweisen.
8. Blätter, deren Rand gezähnt oder gekerbt ist und die bestimmte Beziehungen zu den Gattungen *Dombeyopsis*, *Paulownia* oder anderen Gattungen aufweisen.
9. Zuletzt soll erneut die Gattung *Elaeagnus* L. als ein Vertreter der sommer- und immergrünen Gattungen angeführt werden. Damit rekonstruieren wir Typen von wärmeliebenden, sommergrünen Laubwäldern, die Gegenden bewohnen, in denen keine langfristigen Fröste und Schneedecken mehr vorkommen. Als Beispiele dieser Klimate mögen uns die Gebiete zwischen den 35 - 45 nördlichen Breitengraden dienen.

Die Anzahl der ganzrandigen Blätter in Willershausen beträgt weniger als 10 %, wobei diese meistens nicht den immergrünen paläotropischen Elementen angehören, sondern meistens sommergrünen Blättern vom Typus *Cornus* - oder *Sophora* und dergleichen entsprechen.

IV.5. Bemerkungen zur Soziologie und Ökologie

Die Waldvegetation vom Charakter eines verarmten Mixed Mesophytic Forest wird manchmal in den Florenkomplex "Reuver" gestellt (MAI & WALTHER 1988, MAI 1995). Zum Unterschied von anderen pliozänen Floren treten hier kaum tropisch-subtropische Elemente auf.

Im wesentlichen handelt es sich um einen mesophytischen Wald mit einem relativ einheitlichen ökologischen und klimatischen Gepräge, das der wärmeren gemäßigten oder "kälteren subtropischen Zone entspricht", im wesentlichen dem, was unter "Laub- und Mischwald der gemäßigten Breiten" allgemein bekannt ist [vgl. z. B. KREEB 1983, der im Sinne von KNAPP (1965) eine Übersicht der 3 Haupt-Typen von Mischwäldern in Nordamerika gibt (1. Eichen-Mischwälder, 2. Buchen-Zucker-ahorn-Mischwälder und 3. Eichen-Hickory-Wälder) und Analogien dieser Pflanzengesellschaften in Ostasien im Sinne von WANG (1961) erwähnt]. Diese schon seit HEER (1859) bekannten Gedanken erfahren zur Zeit nur immer neuere Innovationen und Ergänzungen.

Der sommergrüne Laubwald bildete vor allem zwei Vergesellschaftungen, die jedoch nur als ein allgemein gültiges Schema betrachtet werden können:

1. Auwälder mit *Zelkova*, *Ulmus*, *Populus* und ökologisch ähnlich geprägten Gattungen.
2. Mesophytische Wälder vom Typus eines *Quercetum* - *Fagetum* und *Carpinetum* mit eingestreuten Bäumen der Gattungen *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Ampelopsis*, *Malus*, *Carya*, *Liriodendron* und *Crataegus*.

Es kann nicht genug auf die Relativität der Bezeichnungen hingewiesen werden, wobei für ähnliche Begriffe unterschiedliche Wörter gebraucht werden. So entspricht der Sommerlaubwald von Willershausen den Begriffen von MAI (1995, S. 525-535) der "Eichen-Hainbuchen-Kastanien-Mischwälder" und der "Buchen-Eichen -Hainbuchen-Mischwälder", die sich von Fundstelle zu Fundstelle sehr unterscheiden. Als Beispiele seien die Floren von Chiuzbaia, dem Frankfurter-Klärbecken, Berga, Willershausen und den jüngstneogenen Floren Griechenlands genannt. Neben unterschiedlichen Eichenarten kommen unterschiedliche Buchenblätter in einem ähnlichen Grundbestand des mesophytischen Laubwaldes vor (*Zelkova*, *Ulmus*, *Tilia*, *Cercidiphyllum*, *Parrotia*, *Fraxinus*, *Cedrela*, *Liquidambar*, verschiedene *Betulaceen*). Viele der angegebenen Beispiele - seien es fossile oder rezente Floren - könnten von MAI (1995, vor allem S. 525-535) wörtlich übernommen werden und für die Charakteristik der Verhältnisse von Willershausen gebraucht werden. Viele der auf die *Carpino-Fagetea* und *Quercetea* bezeichnenden **Bemerkungen** sind zukunftsweisend und geben Hinweise auf die noch bestehenden und zu klärenden Probleme.

Die tonangebenden Buchenblätter in der Flora von Willershausen berechtigen zur Schlussfolgerung von MAI (1995, S. 535), der schreibt: "Die meisten *Fagus*-Funde stammen aus allochthonen Sedimenten, wo es zu einer Vermischung von mesophytischen und alluvialen Elementen kommt".

Abgesehen, dass wir die Pflanzengesellschaft von Willershausen als einen Ulmen - *Zelkova* - Eichen - Hainbuchen - Ahorn - mesophytischen Wald bezeichnen können, müssen wir einige Tatsachen hervorheben, die mit diesem Wald, seiner Umgebung oder anderen Besonderheiten zusammenhängen:

1. Ovale, ganzrandige Blätter, deren Lamina eher dünn als dick erscheint und deren Nervatur an die Nervatur der Gattung *Magnolia* anklingt, wobei auch *Diospyros* oder andere Gattungen nicht ausgeschlossen werden sollten. Nach meiner Ansicht dürfte es sich eher um einen Baum mit sommergrünen Laub handeln, als um immergrüne Blätter.

2. Aus Willershausen liegen etwa drei unterschiedliche Blatt- Typen von großen, meistens dreilappigen Blättern vor, die von Straus unter verschiedenen Namen angeführt wurden, die jedoch niemals und nirgends ausführlich erörtert wurden. Straus nennt in diesem Zusammenhang vor allem die sommergrünen Gattungen *Catalpa* SCOP. und *Paulownia* SIEB. et ZUCC. Diese sehr bemerkenswerten Blätter werden erneut auf Taf. 10 in STRAUS (1992) abgebildet. Ähnlich wie bei den "*Magnolia*" - Blättern würde es sich auch bei diesen morphologisch größten Blättern um Vertreter einer Pflanzengesellschaft handeln, die im südlichen Teil des fiktiven tertiären Vergleichsareals in der Zone der mesophytischen ostasiatisch-nordamerikanischen Laubwälder wuchsen. Die Blätter sind bisher unvollständig erhalten und die morphologischen Verhältnisse sind wenig klar. Es sind Blätter bekannt, deren Rand gekerbt, gezähnt oder ganzrandig ist. Auch die Größe ist sehr unterschiedlich, so dass es nicht möglich ist, die Blätter aus Willershausen nur mit einer Art aus der Literatur zu vergleichen. Es können zwar gewisse Anklänge zu den Abbildungen von *Dombeyopsis lobata* UNGER (siehe in KNOBLOCH & KVACEK 1976) oder *Firmiana lobata* (UNG.) KNOBLOCH (vgl. KNOBLOCH 1969), genauso wie zu denen von *Paulownia europaea* LAUR. (vgl. LAURENT & MARTY 1904-95) sowie zu *Cecropia europaea* ETTINGSHAUSEN (1867) und anderen Arten angenommen, nicht jedoch immer bewiesen werden.

Hinsichtlich der Blattphysiognomie lässt sich sagen, dass in der Willershausener Flora kaum Blätter vorkommen, die mit Sicherheit immergrün gewesen wären. Wenn solche vorkommen (etwa *Elaeagnus*, *Magnolia* oder die dem Typus *Catalpa* - *Paulownia* entsprechen), handelt es sich um Vertreter des temperierten, mesophilen Waldes, also um keinen Wald mit ausgesprochener subtropischer Prägung.

Die ganzrandigen Blätter sind in Willershausen sehr selten. Die häufigsten Blätter (20) gehören in die Gruppe der cf. *Magnolia* sp., die in Wirklichkeit mehreren Arten entsprechen dürften. Für alle diese Blätter ist eine fiederige Nervatur kennzeichnend, die unterschiedlich große bogenförmige Felder bilden. Weitere 8 Blätter gehören zu *Cedrela heliconia* (UNG.) comb. nov., 1 Blatt zu einer Gattung, die als *Laurophyllum* bestimmt werden könnte. 3 Blätter gehören zur Gattung *Aristolochia*, 4 gehören in die Verwandtschaft der Gattung *Dombeyopsis* (= *Craigia*) und mehrere nicht fotografierte Blätter in die Gruppe der Leguminosen, von denen zumindestens zwei als selbständige Arten unterschieden werden können. Die meisten der scheinbar ganzrandigen Blätter sind fein gezähnt.

Ein Aspekt muß noch besonders beachtet werden. Während die häufigen Blätter der Gattungen *Zelkova*, *Ulmus*, *Fagus*, *Quercus* und der Art *Acer integerrimum* etwa der tatsächlichen botanischen Herkunft entsprechen, dürften die ökologisch sehr wichtigen Blätter, die hier als Laubblatt vom Typus "*Magnolia*" angeführt sind und die nach Ansicht von Prof. Mai (Berlin) den Blättern der vorwiegend sommergrünen Gattung *Syringa* entsprechen könnten, vielleicht eine weitere Anzahl ganzrandiger Blätter mit einschließen. Die Gattung *Magnolia*, die sowohl sommer- und als auch immergrüne Bäume und Sträucher beinhaltet, ist eine Gattung, die für einen Vergleich der klimatisch am südlichsten gelegenen Standorte in Frage kommen könnte (siehe z. B. die Arealkarte der Gattung *Magnolia* auf Abb. 185 in KRÜSSMANN 1977). Die Gattung *Magnolia* könnte stellvertretend für andere sog. immergrüne Blätter herangezogen werden, wenn es um die Vergleiche der großen ökologischen, klimatologischen, soziogenetischen und anderen Fragen, Amplituden und Anpassungen geht (vgl. ebenfalls KRÜSSMANN 1977 bei den verschiedenen Arten der Gattung). Ähnliches gilt auch für die Gattung *Elaeagnus* L., die erstmalig von GREGOR (1984) anhand von Früchten nachgewiesen wurde, und bei der nach KRÜSSMANN (1977) 4 sommergrüne und 4 immergrüne Arten angegeben werden. GREGOR (1984, S. 22) sieht vor allen Beziehungen zu den immergrünen Arten *Elaeagnus glabra* THUNB. (Japan), *E. gonyanthes* BENTH. (Hainan) und *E. macrophylla* THUNBG. (Japan). Es lässt sich annehmen, dass die rezenten und fossilen Arten durch weitere miteinander korrespondierende Arten begleitet werden.

Die Zahl der fossilen Holzreste (MÜLLER-STOLL 1954, GOTTWALD 1981) sind mit 94 Stücken, die zu 13 Gattungen gehören, relativ gering vertreten. Für die Hölzer sind die deutlich ausgebildeten Zuwachszonen bemerkenswert. Diese Tatsache steht im Einklang mit den feuchten und temperierten Ansprüchen der meisten Angiospermen-Gattungen. Die Gattung *Taxodioxydon* wird als die klimatisch anspruchsvollste der Kollektion der fossilen Hölzer angesehen.

Wie der Verfasser an anderer Stelle hinwies (z. B. KNOBLOCH 1981, 1993) läßt sich die Ufervegetation besonders günstig mit Hilfe von Früchten und Samen belegen, da Blätter der krautigen Pflanzen nur ganz selten erhalten bleiben. In dieser Hinsicht hätten auch die Tone der früheren Ziegelei in Willershausen untersucht werden können, da durch das Schlämmen der Tone außer kleinen pflanzlichen Makrofossilien (z. B. Früchte und Samen) auch weitere Tiergruppen-Reste entdeckt werden können. Da solche Angaben im dem sehr reichhaltigen Schrifttum über die Fundstelle Willershausen fehlen, sind sie wahrscheinlich nicht durchgeführt worden. Daraus ergibt sich eine der ersten neuen Aufgaben bei einer zukünftigen Aufdeckung und Grabung an der Fundstelle. In Willershausen beschränkte man sich auf das Spalten der fossilreichen Kalkmergel, obwohl man auch Methoden für die Verfestigung der Fossilien aus den verschiedenen Ton-Fazies durch Verwendung von modernen Kunstharzen hätte entwickeln können.

IV.6. Bemerkungen zur Phytogeographie und zum Klima

Den phytogeographischen Elementen kommt bei der Beurteilung von ganzen Floren eine große Bedeutung zu, da sie anhand von verschiedenen Kriterien eine neue Klassifizierung der Floren ermöglichen. Die phytogeographischen Elemente werden nach unterschiedlichen Kriterien eingeteilt. MAI (1995, S. 239) unterscheidet 19 verschiedene Elemente, die nach ihm in A. Tropisch-subtropische, B. Holarktische und C. Andere Elemente zerfallen.

Die Gruppierung hängt mit den Namen ETTINGSHAUSEN, UNGER, HEER, GOEPPERT, SAPPOTA und ENGLER bis zu den neueren Gliederungen aus der Feder von REID und SZAFER zusammen.

Die von STRAUS (1979a, S. 25) gebrauchte Gliederung der phytogeographischen Elemente in der Willershauser Pliozänflora benützt eine Gruppierung, die nur einige der zahlreichen möglichen phytogeographischen Elemente erfassen. Der von Straus mit 38 % am höchsten eingeschätzte Wert "der am Harz noch einheimischen Arten" ist entschieden zu hoch, denn in diesem Falle müßte es sich ja um Endemiten des Harzes handeln. Die von Straus vom Harz angegebenen "Arten" gehören zum größten Teil zu den mitteleuropäischen Arten (vgl. dazu auch Kap. IV.3). Seine nordamerikanischen Arten erreichen mit 3,5 % den gleichen Prozentsatz wie die "ausgestorbenen Arten".

Da meine Konzeption der Gliederung der Arten aus pflanzengeographischer Hinsicht eine durchaus unterschiedliche ist, ist auch meine Gruppierung eine andere. Wie an anderer Stelle erläutert wurde, ist meine Stellungnahme zu den ausgestorbenen Arten und den noch lebenden Vertretern der fossilen Arten anders, als die der meisten ausgesprochenen Ansichten. Es ist bei meiner Gruppierung meistens nicht sehr schwierig, bei den verschiedenen Arten eine Zusammenstellung im Sinne von MAI (1995) durchzuführen. Es ist nach meiner Meinung oftmals sehr schwierig, ja durchaus überhaupt nicht möglich, bestimmte Beziehungen der fossilen Arten zu rezenten Vergleichsarten zu verzeichnen. Wenn z. B. von MAI (1995, S. 239) die Gattung *Acer* als panholarktisch bezeichnet wird, so ist dies zwar zutreffend, jedoch werden wiederum nach anderen Kriterien für die Arten in anderen Aufsätzen unterschiedliche Ansätze gehandhabt. Meistens lassen sich andere taxonomische Gliederungen (z. B. Sektionen) auch für phytogeographische Erwägungen mitunter besser gebrauchen, als die einzelnen Gattungen, denn die Beziehungen bestimmter Arten (Sektionen) sind an bestimmte Gebiete gebunden. So weist der siebenlappige *Acer cf. sanctae-crucis* STUR auf ostasiatische (japanische) Beziehungen hin (Sektion *Palmata*), wogegen *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. meistens in die Sektion *Platanioidea* gestellt wird, wobei manche Blattformen auch in die Sektion *Goniocarpa* gehören können. *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. wird mit mehreren Arten aus dem Orient verglichen (*Acer laetum* C. A. MEY. und *A. cappadocicum* GLED. werden am meisten genannt). Wenn wir allerdings noch Beziehungen zu *Acer mono* MAXIM. sehen wollen, haben wir Beziehungen, die von mediterranen bis zu ostasiatischen Arten reichen. Bei sehr vielen Arten kann man keine einzelne Vergleichsart nennen, da es möglich ist, mehrere rezente Arten für den Vergleich heranzuziehen (vgl. z. B. die Problematik um *Betula pseudoluminifera* GIVULESCU oder *Quercus praeerucifolia* STRAUS). Die pliozänen Pappelblätter werden durchweg als *Populus tremula* L., *P. cf. tremula* L. oder mit dem weiteren Wort *fossilis* oder *pliocenica* bezeichnet. Obwohl es Blätter gibt, bei denen die rezenten Blätter *Populus tremula* und die fossilen Blätter weitgehend Ähnlichkeiten aufweisen, ist es nicht möglich, diese als identisch zu erklären. Ähnliches gilt auch für die Arten der Gattungen *Celtis*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Fagus*, *Quercus*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus* und die meisten holarktischen Gattungen. Bei den fossilen Arten, bei denen für den Vergleich einige rezente Arten in Frage kommen, ist uns wenig geholfen, wenn vergleichbare rezente Arten in mehreren Gebieten vorkommen. Es verbleiben meistens für phytogeographische Erwägungen nur monotypische Gattungen oder Gattungen mit nur wenigen Arten übrig, wie *Cercidiphyllum*, *Comptonia*, *Parrotia* oder *Epimedium*, die im Laufe des Tertiärs eine besonders große Verbreitung aufweisen (z. B. *Cercidiphyllum* oder *Comptonia* auf der ganzen Nordhalbkugel, wobei die Verbreitung der fossilen Arten um vieles größer ist, als die Verbreitung der heutigen Gattungen).

Im wesentlichen lassen sich die Taxa der Flora aus Willershausen auf sommergrüne, laubwerfende holarktische Elemente reduzieren. Ganz selten werden die Vertreter dieser Elemente in den Tropen unter unterschiedlichen ökologischen und klimatischen Bedingungen vegetieren. Beispiele solcher disjunkten Areale wurden von BADER (1960) und anderen zusammengefasst und wurden auch von MAI (1995) in seinen zahlreichen Arealkarten dargestellt.

Bei manchen holarktischen Gattungen ist es anhand der vorliegenden Daten nicht möglich, in der Holarktis festzustellen, zu welchem der Gebiete nachweisbare Beziehungen bestehen (als Beispiel kann *Celtis trachytica* ETT. genannt werden). Ähnliches lässt sich auch bei fossilen Arten der Gat-

tungen *Carpinus*, *Fraxinus*, *Tilia* und *Ulmus* sagen. Bei *Ulmus* wurden mehrere rezente Arten (und damit auch Gebiete) in Betracht gezogen. Sehr konkret kann an Buchenblättern erläutert werden, wie gleiche taxonomisch verschieden bezeichnete Arten unterschiedlichen Regionen zugeordnet wurden. So wurden Blätter von Willershausen zunächst mit *Fagus sylvatica* verglichen (WEGELE 1914, TRALAU 1962) und als europäisches Element erklärt, während eine zweite Gruppe von TRALAU (1962) als *Fagus grandifolia* Ehrh. (= *Fagus ferruginea* AIT.), d.h. als eine amerikanische Element erklärt wurde. Allem Anschein nach existierte die Rotbuche im Pliozän noch nicht in Europa und bestimmte Beziehungen müssen wahrscheinlich zum ostasiatischen Gebiet angenommen werden.

In der Flora von Willershausen lassen sich sieben geographische Elemente unterscheiden. Diese Elemente werden nach den Beziehungen der fossilen Funde zu rezenten Arten sehr breit gefasst. Nur ganz selten liegen die Beziehungen so offensichtlich wie bei *Cercidiphyllum* oder *Comptonia*. Nähere ökologisch-klimatisch motivierte phytogeographische Angaben zu den meisten der weiter unten angeführten Arten und Gattungen finden sich in MAI & WALTHER (1983) und MAI (1995) - sowie in den von MAI (1995) angeführten, sich auf heutige Floren beziehenden Kompendien.

1. Holarktische Elemente s. l.:

Aristolochia pliocenica (GIVULESCU et TICLEANU) comb. nov.

cf. *Aristolochia venusta* SAPORTA

cf. *Magnolia* sp. 1, 2

Celtis trachytica ETTINGSHAUSEN

Tilia saportae sp. n.

Tilia cf. *saviana* MASSALONGO

Rosa sp.

Malus pulcherrima GIVULESCU

Sorbus (?) *gabbrensis* (BERGER) comb. nov.

Crataegus div. sp.

Acer sp. 2

Acer sp. 4

Hedera div. sp.

Aesculus sp. 2

Fraxinus sp.

2. Europäische Elemente:

Corylus avellana LINNÉ foss.

Acer aff. *pseudoplatanus* LINNÉ foss.

Acer aff. *opalus* MILLER foss.

3. Euroasiatische Elemente:

Epimedium praeaspera (ANDREANSZKY) GIVULESCU

Quercus mohrae sp.n.

Quercus praecastaneifolia sp. n.

Quercus roburoides GAUDIN

Quercus grandidentata UNGER

"*Parrotia*" *pristina* (ETTINGSHAUSEN) STUR

Zelkova zelkovifolia (UNGER) BUZEK et KOTLABA

Ulmus cf. *carpinoides* GOEPPERT

Alnus sp. 1

Alnus sp. 2

Alnus sp. vel. *Corylus* sp.

Betula pseudoluminifera GIVULESCU

Betula speciosa RÉROLLE

Carpinus cf. *grandis* UNGER emend. HEER

Carpinus cuspidens (SAPORTA) KOLAKOVSKY
Populus willershausensis sp. n.
Populus gregorii sp. n.
Populus albiformis sp. n.
Populus aff. *populina* (BRONGIART) KNOBLOCH
Cerasium avium (LINNÉ) MOENCH *fossilis*
Cedrela heliconia (UNGER) comb. nov.
Acer integerrimum (VIVIANI) MASSALONGO
Acer sp. 1
Aesculus sp.
Paliurus tiliaefolius (UNGER) BUZEK
? *Vitis* aff. *stricta* (GOEPPERT) KNOBLOCH

4. Ostasiatische Elemente:

Cercidiphyllum crenatum (UNGER) BROWN
Acer sanctae-crucis STUR

5. Ostasiatisch - nordamerikanische Elemente:

Liriodendron procaccinii UNGER emend. nov.
Sassafras ferretianum MASSALONGO

6. Nordamerikanische Elemente:

Comptonia acutiloba BRONGNIART
Liquidambar europaea AL. BRAUN
Carya minor (SAPORTA et MARION) SAPORTA
Acer cf. *palaeosaccharinum* STUR
Aesculus sp. 2
Ampelopsis cordataeformis sp. n.

7. Ausgestorbene und unsichere Elemente:

Juglans acuminata AL. BRAUN ex UNGER
Dombeyopsis lobata UNGER
Leguminosites strausii sp.n.

Wie von Straus mehrmals unterstrichen wurde (z. B. STRAUS 1979a) scheinen den hier nicht besonders ausgegliederten "mediterran-iranischen Florenbeziehungen" (und in ihnen besonders der Vegetation des Elburs) eine größere Bedeutung zu besitzen.

In diese Gruppe gehören vor allem die unter *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. (*Acer cappadocicum* GLED. foss., *A. laetum* C. A. MEY.), *Acer monspessulanum* L. foss., *Acer decipiens* (A. BR.) HEER sensu H. WALTHER (1972), *Acer opalus* MILL. foss. und die schon von STRAUS (1930) und die teilweise von WILDE (1992) zusammengefassten Arten. Die *Carpinus*-Fruchtbecher, die von STRAUS (1969b) als *Carpinus orientalis* MILL. foss. angeführt wurden und die in dieser Arbeit angeführten *Quercus*-Arten (ohne *Quercus praeerucifolia* STRAUS). Hierher gehört auch die Gattung "*Parrotia*", die eine Charakterart der Mixed Mesophytic Forests im Südkaspi-Gebiet bildet (MAI & WALTHER 1988). Ob in diese Gruppe auch *Paliurus tiliaefolius* (UNG.) BUZ. gehört, muss gleich wie bei anderen euroasiatischen Elementen dahingestellt bleiben.

In unsere paläosoziologische erste Gruppe gehören die häufigeren Arten eines Auwaldes gemischt mit Vertretern eines mesophytischen Waldes aus *Zelkova zelkovifolia* (UNG.) BUZ. et KOTL., *Ulmus* cf. *carpinoides* GOEPP., *Populus willershausensis* sp.n., *Fraxinus* sp., *Carpinus* aff. *grandis* UNG. emend. HEER, *Betula speciosa* RÉROLLE, *Betula pseudoluminifera* GIV., *Carya minor* (SAP. et MAR.) SAP., *Carpinus* sp. und *Corylus* div. sp.

In eine zweite Gruppe gehören Arten, die weiter entfernt von der ersten Gruppe vegetierten und mitunter auch eine andere Höhenstufe besiedeln konnten. Meistens repräsentieren diese unterschiedlichen Taphozönosen verschiedene Typen der mesophytischen Wälder, die sowohl unter unterschiedlichen orographischen Verhältnissen vegetierten, als auch an unterschiedlichen faziellen Ört-

lichkeiten festgestellt wurden (siehe z. B. GREGOR & v. d. BURGH 1976, GREGOR 1979, 1989 oder BUZEK, HOLY & KVACEK 1987, PALAMAREV 1970, zusammenfassend siehe verschiedene Beispiele in MAI 1995, Abb. 213, 220, 237, 245-247, 254). Diese Höhenstufe enthält sommergrüne oder auch immergrüne Arten, die ein Fagetum und Quercetum bilden, zu denen folgende Arten gehören:

Fagus pliocenica SAP., *Quercus roburoides* GAUD., *Quercus praeerucifolia* STRAUS, *Quercus mohrae* sp. n., *Malus pulcherrima* Giv., *Tilia* cf. *saviana* SAP., *Tilia saportae* sp. n., *Ampelopsis cordataeformis* sp. n., *Liriodendron procaccinii* UNG. und *Acer* div. sp.

An sonnigen, trockenen Hängen vegetierte eine dritte Gruppe der Flora mit dornigen Ästen oder harten Blättern. Es ist die Vielzahl der *Crataegus*-Blätter, zu denen vor allem die starren Eichenblätter von *Quercus mohrae* sp. n., und gegebenenfalls die als *Quercus praecastaneifolia* beschriebenen Blätter zu stellen sind. Hierher gehört auch die *Rosa* sp. und die Blätter, die manchmal mit bestimmten Ahornarten korrespondieren sowie als *Epimedium praeaspera* (ANDREANSZKY) GIV. bezeichnet werden. Die Wärmeansprüche und die ökologischen Ansprüche machen es wahrscheinlich, dass *Comptonia difformis* (STERNB.) BERRY ebenfalls in diese Assoziation gehört.

Die als cf. *Magnolia* sp., *Cedrela heliconia* (UNG.) comb. n. oder *Elaeagnus* ausgegliederten Taxa konnten vereinzelt in den oben erwähnten Taphozönosen auftreten oder auch eine eigenständige Assoziation bilden.

HANTKE (1954, S. 100) schreibt mit Recht, dass den an der Schrotzburg vorherrschenden nord-amerikanischen Arten *Liquidambar styraciflua*, *Ulmus americana*, *Platanus occidentalis*, *Populus deltoides*, *Acer rubrum* und *Fagus grandifolia* über ein derart großes Areal von der kanadischen Grenze bis zur Mississippi-Mündung und Florida verbreitet ist, dass gerade diese Arten für eine feinere paläothermische Analyse nicht herangezogen werden können. Immerhin deuten *Platanus* und auch *Liquidambar* auf ein maritimes Klima hin. Dieser Schlussfolgerung stimme ich ebenfalls zu, da ein zu geringer Spielraum bei den klimatischen Daten wenig am Platze zu sein scheint.

BERGER (1957) spricht sich sehr negativ gegen die genauen Klima-Angaben aus, wie sie besonders die Forscher der amerikanischen Schule benützen.

Klimatische und ökologische Angaben zu den verschiedenen Tertiärfloren enthalten die meisten Arbeiten. Eine Zusammenstellung des sehr zahlreichen Schrifttums enthält das Kompendium von MAI (1995). Die verschiedenen Angaben sind weitaus gleich und beziehen sich auf ähnliche Quellen. So könnten auch weitgehend gleiche Zusammenfassungen für ähnliche Zeitabschnitte gebraucht werden. Als ein Beispiel sei die Charakteristik von KOVAR-EDER (1988, S. 21) gegeben. Sie schreibt: "Die fossilen Floren repräsentieren Taxa von Auwaldgesellschaften und mesophytischen Wäldern, vergleichbar rezenten Wäldern vor allem in SE Asiens und der USA, aber auch solchen der Kolchis, die an ein warm-gemäßigtes feuchtes Klima, ohne Trockenzeit (Cfa-Klima sensu KÖPPEN) gebunden sind".

Wir dürften nicht falsch gehen, wenn wir von optimalen Temperaturen für verschiedene Gattungen ausgehen, die sich an unseren Assoziationen massgeblich beteiligen. Es wären dies für das Gebiet um das Kaspische Meer die hyrkanischen Elemente: Die Gattung *Zelkova*, *Parrotia*, *Quercus* vom Typus *libani*, *Carpinus orientalis* mit Sommertemperaturen (Juni - August) von 23-26°C, Januartemperaturen zwischen 0 und 5 Grad. Wesentlich erscheinen auch bestimmte maximale Temperaturen, wie es z. B. die Temperaturen von 25°C sind, die für Reife der Früchte von *Trapa* unerlässlich sind. Solche Früchte wurden von KOVAR & GREGOR (1984) aus Willershausen beschrieben. Es sind uns keine Frostspuren an Blättern bekannt und wir dürfen daher annehmen, dass die tiefsten Monatstemperaturen über dem Gefrierpunkt lagen.

IV.7. Biostratigraphische Stellung der Flora von Willershausen im Rahmen der neogenen Floren von Europa

Bei der Behandlung dieses Themas sind drei Punkte wichtig:

1. Der lokale Charakter der Floren.
2. Die verschiedenen Organe gleichalter Floren (Blätter, Früchte und Samen).

3. Die unterschiedlichen geographischen Breiten: Unterschiedliche geographische Breiten wurden schon seit langer Zeit als ein wichtiger Faktor gewertet. In der Mitte dieses Jahrhunderts wurde dieser Frage Aufmerksamkeit von SZAFER (1947) und BERGER (1957) gewidmet.

4. Es gibt in Europa zahlreiche reiche Floren, von denen wir ihre Stellung im Jungtertiär nicht genügend präzise abschätzen können. Meistens handelt es sich um limnische Ablagerungen. Auch hier können wir unterscheiden zwischen Karpofloren und Blätterfloren.

Es wurde schon an anderer Stelle gesagt (KNOBLOCH 1976), dass die botanische Zusammensetzung anhand von Früchten und Samen und der von fossilen Blättern eine unterschiedliche ist, obwohl in Willershausen Reste vorkommen, die man mit den fossilen Blättern mehr in Einklang bringen könnte, als wenn nur Früchte und Samen vorlägen, die durch Schlämmen gewonnen wurden.

IV.7.1. Beziehungen der Flora von Willershausen im Rahmen der obermiozänen Floren in Europa

Die französischen Floren aus der Zeitspanne Obermiozän bis Pliozän weisen zur Flora von Willershausen stets mehrere, weniger oder deutliche Beziehungen auf (siehe SAPORTA 1881). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Fundstellen sind recht beträchtlich und können nur schwer auf einen einheitlichen Nenner gebracht werden. Meistens sind gleiche oder ähnliche Betulaceen sowie verschiedene Vertreter der Gattung *Populus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis* oder *Sassafras* vorhanden. Von den Aceraceen ist es gewöhnlich die Art *Acer integerrimum*, die unter verschiedenen Namen erwähnt wird. Gleichfalls ist die polymorphe Gattung *Quercus* unter verschiedenen Arten bekannt, von denen nur selten einige sich artlich entsprechen.

Die Funde von den einzelnen Fundstellen sind spärlich und beweisen engere Beziehungen nur selten. Beziehungen von einer Art oder einigen wenigen Arten bestehen bei relativ vielen Floren. Etwas größere Beziehungen mit Willershausen bestehen zur Fundstelle Murat oder Mont-Dore, die als Beispiel erwähnt werden. Überblicke über den paläofloristischen Charakter von Fundstellen aus der Zeitspanne Obermiozän bis Oberpliozän finden sich in SAPORTA (1881), GRANGEON (1958), MAI (1995) und anderen Schriften.

Ausgehend von meinen Untersuchungen über die Verbreitung der häufig auftretenden Taxa in Willershausen lassen sich größere Affinitäten zur Flora des Mont Charay (Rhône) verzeichnen (vgl. MAI 1981, Abb. 13, 1995, Abb. 219), die als ein Eichen-Buchen-Mischwald mit wenigen immergrünen Arten dargestellt wird. (MAI (1995) gibt einen Überblick über mehrere Buchen-Eichen-Hainbuchenwälder, wobei mir als wesentlich erscheint, daß sich die einzelnen lokalen Floren voneinander durch das Fehlen verschiedener Gattungen unterscheiden. In Willershausen gegenüber von Mont Charay sind es vor allem die paläotropischen Gattungen *Benzoin*, *Laurus*, *Cinnamomum* oder *Ficus*. Bei den sommergrünen Gattungen bestehen Unterschiede im Fehlen der Gattung *Platanus* in Willershausen und dem Fehlen bestimmter *Acer*-, *Liriodendron*- und *Betula*-Arten in Mont Charay). Der ökologische-soziologische Charakter stimmt demgegenüber mehr mit der etwa gleichalten Flora von Murat (ROIRON 1991) überein.

Der französisch-italienische Raum in der obermiozänen bis unterpliozänen Zeitspanne zeichnet sich gegenüber Willershausen durch das Fehlen von ganzrandigen Arten aus, die in Willershausen nicht anwesend waren, aber diesen Zeitabschnitt durchaus charakterisieren. Diese Pflanzentypen werden als *Oreodaphne heerii* GAUD., *Laurus canariensis* WEBB., *Punica planchoni* SAP., *Nerium oleander* (L.), *Viburnum rugosum* (PERS.) *pliocenicum* und *Buxus pliocenica* SAP. et MAR. erwähnt. Blätter, die als *Quercus praecursor* SAP. von Meximieux beschrieben wurden, könnten auch zur Gattung *Cedrela* P. BROWNE gehören. Die ganzrandigen Blätter weisen eher italienische Affinitäten auf, als die anderen Blätter, deren sommergrüner, arktotertiärer Charakter offensichtlich ist. Bezeichnend sind für die Flora von Meximieux große Lindenblätter, *Liriodendron procaccinii* UNG., Ahorne, die mit *Acer opalus* MILL. *fossilis* und *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. (auch als *Acer laetum* C. A. MEY. bezeichnet) verglichen werden. *Juglans*, vielmehr *Carya minor* SAP. et MAR. kommen vor. Dazu gesellen sich noch Pappel-, Buchen-Blätter oder die charakteristischen Blätter von *Sassafras ferretianum* MASS. Von Stelle zu Stelle kommen verschiedene Arten von Erlen,

Eichen oder der Weinrebe vor. Aus dem Untermiozän überlebte auch *Parrotia*. SAPORTA (1881) zeigte, dass die fossilen Eichenblätter sich von Stelle zu Stelle artlich ändern und die einzelnen Lokalfloren stets unterschiedliche Arten führen. Eine sehr verbreitete Gattung ist die Gattung *Zelkova*, die in den meisten der tertiären Floren anwesend war. Seltener kommt in Ceysac der "von dem unsrigen wenig verschiedene Weissdorn (*Crataegus oxyacanthoides* GOEPP.)" vor, der sich infolge einer großen Variabilität der *Crataegus*-Arten schwierig diagnostizieren lässt.

KOVAR-EDER (1988) widmete in einer Studie den obermiozänen (pannonen) Floren von Österreich, den neogenen Floren der Molassezone von Deutschland und den pannonen Floren aus dem nordmediterranem Raum (Italien, Griechenland) ihre Aufmerksamkeit. In dieser Arbeit wurden Tatsachen erwähnt, die sich in veränderter Form auch in diesem Aufsatz wiederfinden.

Obwohl die Flora von Willershausen als eine der "artenreichsten Pliozänfloren Europas" deklariert wird (MAI 1995, S. 377), konnte ihr keine entsprechende Auswertung gewidmet werden, da die zur Verfügung stehenden Unterlagen zu gering sind (siehe die geringen Andeutungen von MAI 1981, 1995 oder MAI in MAI & WALTHER 1988).

Von den zahlreichen obermiozänen Floren in Deutschland soll vor allem den obermiozänen Floren in der Niederrheinischen Bucht gedacht werden, die Gegenstand von Ausführungen von WEYLAND (1934), KRAMER (1974) und in letzter Zeit von BELZ & MOSBRUGGER (1994) waren. In diesen Arbeiten werden die fossilen Blätter behandelt, während die Früchte und Samen Gegenstand von zahlreichen Arbeiten von van der Burgh waren. Aufgeschlossen waren die blätterführenden Schichten in zahlreichen Tagebauen, wobei "an der Wende Inden-Schichten - Hauptkiesserie ein deutlicher Umbau im Artenspektrum der Blatfloren stattfindet" (BELZ & MOSBRUGGER 1994, S. 140).

Die für Vergleichszwecke mit den Floren der Niederrheinischen Bucht von BELZ & MOSBRUGGER (1994) nicht herangezogene Flora von Achldorf bei Vilsbiburg (KNOBLOCH 1986a) erwähnt einige sehr beachtenswerte Taxa, die eine große Übereinstimmung der beiden Floren unterstreichen: *Taxodium dubium* (STERNB.) HEER, *Daphnogene bilinica* (UNG.) KVAC. et KNOBL., *Parrotia pristina* ETT., *Liquidambar europaea* AL. BR., *Ulmus pyramidalis*, GOEPP. *Zelkova praelonga* BERGER (aus den Inden Schichten als *Zelkova zelkovifolia* erwähnt), *Quercus* cf. *kubinyi* (KOV. ex ETT.) BERGER (erwähnt als *Castanes atavia* UNG.), *Quercus pseudocastanea* GOEPP., *Alnus menzelii* RAN.-BOBR. (die bisher nur selten erwähnt wurde), *Carpinus* cf. *grandis* UNG. emend. HEER, *Acer tricuspidatum* AL. BR. und einige weitere Arten, die näher besprochen werden müßten.

Die Floren der Oberen Süßwassermolasse zeigen zahlreiche gemeinsame, aber auch unterschiedliche Merkmale. So auch die von Achldorf, etwa 15 km südlicher gelegene Flora von Aubenham (KNOBLOCH 1988a), deren geographische Situation in GREGOR et al. (1989, Abb. 1) dargestellt wird. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Floren sind meistens durch einen lokalen Charakter hervorgerufen. So ist es zu erklären, dass in Achldorf die allgemein verbreiteten Platanen fehlen, genauso wie in Massenhausen (JUNG 1963), *Zelkova* nicht anwesend ist und *Taxodium* in Aubenham fehlt. Demgegenüber ist das Vorkommen von *Byttneriophyllum tiliaefolium* (AL. BRAUN) KNOBL. et KVAC., *Dombeyopsis lobata* UNGER und *Daphnogene polymorpha* ETT. stratigraphisch bedingt. Auch das Vorkommen der unterschiedlichen *Fagus*-Arten ist stratigraphisch bedingt, wogegen die taxonomische Gliederung der quercoiden, populoiden oder juglandoiden Blätter im Ermessen der einzelnen Bearbeiter lag. Abundzu scheint es jedoch zur Auskristallisierung von besonderen Arten zu kommen, die dann stratigraphisch bedingt sind. So etwa bei *Alnus ducalis* (Gaudin) KNOBL., *A. menzelii* RANIECKA-BOBROWSKA und *Populus populina* (BRONGN.) KNOBLOCH.

Die obermiozäne Flora aus Sosnica in Polen mit ihren vielen miozänen Arten, die während des Pliozäns allmählich ausklingen, bildet eine gute Vergleichsbasis mit zahlreichen Floren aus der Zeitspanne Obermiozän bis Pliozän. Im Vergleich zur Flora des Klärbeckens von Frankfurt-Niederrad wurden folgende Arten mit der Flora von Sosnica als identisch festgehalten:

Betula subpubescens GOEPP.

Fagus pliocenica SAP.
Zelkova zelkovifolia (UNG.) BUZ. et KOTL.
Populus balsamoides GOEPP.
Celtis begonioides GOEPP.
Ulmus pyramidalis GOEPP.
Liquidambar europaea AL. BR.
Salix varians GOEPP.
Acer subcampestre UNG.
Quercus ex gr. kubinyi (KOVATS ex ETT.) CZECH.
Quercus gigas - im Klärbecken 2 Blätter bekannt
Crataegus cf. oxyacanthoides GOEPP.
 ? *Carya minor* SAP. et MAR. (aus Sosnica unter *Pterocarya* bekannt)
Vitis stricta (GOEPP.) KNOBL.

Für uns sind besonders die Beziehungen mit den in Willershausen sehr verbreiteten Pappelblättern wichtig. Sie sind gleichgestaltet mit denen aus Frankfurt bekannten *Populus balsamoides* GOEPP. Die Gruppe von *P. attenuata* aus Frankfurt stimmt entfernt mit *Populus crenata* aus GOEPPERT (1855, Taf. 16, Fig. 2) überein.

Die Flora vom Domanski Wierch (ZASTAWNIAK 1972) wird von MAI (1995, S. 477) als eine pliozäne Flora erklärt und mit den Floren von Willershausen und Drevenik verglichen. Ein Vergleich mit den pannonen Floren des Wiener Beckens und der Flora von Sosnica in Polen ist jedoch gleichberechtigt. Reste, die als *Acer platanoides* L. foss. und *Alnus cf. glutinosa* GAERTN. bestimmt wurden, belegen nicht die Zugehörigkeit zu diesen Taxa. Die Erlenblätter wurden schon von Zastawniak auf einer als "Errata" deklarierten maschinengeschriebenen Erklärung zu ihrer Arbeit ZASTAWNIAK (1972) beigelegt. Dort wird das als *Alnus cf. glutinosa* GAERTN. abgebildete Blatt als zu *Alnus hoernesii* STUR gehörig bezeichnet. Dieser Ansicht möchte ich nicht zustimmen, da das wesentliche Merkmal am Gipfel des Blattrandes nicht entwickelt ist. Das als *Acer platanoides* L. foss. bestimmte Blatt dürfte zu *Platanus leucophylla* (UNG.) KNOBL. gehören. Die Art wird sowohl aus Nove Ustie im Orava-Becken (KNOBLOCH 1980, S. 105, Taf. LXXXIII, Fig. 5, S. 118) als aus Moravska Nova Ves in vergleichbaren Exemplaren belegt (vgl. KNOBLOCH 1969, Abb. 219-236, insbesondere Abb. 234).

Wie aus Funden von PACLT (1965) und KNOBLOCH (1968, 1980) hervorgeht, stellen die Floren des Orava-Beckens und der Flora des Domanski Wierch bei Nowy Targ (ZASTAWNIAK 1972) stark getönte Lokalfloren dar, die, wenn sie stratigraphisch nicht sehr unterschiedlich alt sind, eine gleiche Flora enthalten, die mit den pannonen Floren des Wiener Beckens (KNOBLOCH 1969) und anderen Stellen in Österreich (KOVAR-EDER 1988) und dem Obermiozän von Zentraleuropa gleiche Arten enthalten.

Die Flora vom Domanski Wierch weist besonders nahe Beziehungen zu den pannonen Floren des Wiener Beckens und Sosnica auf, weniger zu Willershausen und zum Drevenik.

Diese sind zu denen des Pannon besonders durch die Anwesenheit von *Alnus cecropiaefolia* (ETT.) BERGER, die Fagaceen (*Fagus haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH, *Quercus pseudocastanea* GOEPP., *Qu. gigas* GOEPP., *Quercus pontica miocenica* KUBAT) *Ulmus* div. sp., *Acer* div. sp., *Liquidambar* und *Platanus*-Blätter gegeben.

In Moravska Nova Ves fehlen Vertreter der Gattungen *Populus*, *Zelkova* und *Parrotia*. Dies dürfte durch lokale Einflüsse zu erklären sein. *Zelkova* kommt allgemein häufig in Sosnica und dem bayesischen Neogen vor. "*Parrotia*" ist eine typische miozäne Gattung, zumindestens seit dem Untermiozän allgemein häufig verbreitet (z. B. im westböhmischen Neogen - siehe BUZEK 1971). Die mit 13 Blättern belegte Art *Populus balsamoides* GOEPP. ist in Sosnica allgemein verbreitet und besonders häufig in Unterwohlbach anwesend (siehe KNOBLOCH in GREGOR et al. 1989, S. 311). In Unterwohlbach kommt auch genauso wie in Nove Ustie im Orava-Becken (KNOBLOCH 1980)

Ginkgo adiantoides (UNG.) HEER zusammen mit *Platanus leucophylla* (UNG.) KNOBL., *Ulmus* cf. *ruszovens* HUMMEL und *Salix angusta* AL. BR. vor.

Zum Unterschied von dem intermediären und älteren Florenkomplex in der jungtertiären Molasse Bayerns kommen in dem jüngeren Florenkomplex, dargestellt anhand der Flora von Aubenham und Achldorf (KNOBLOCH 1986a, 1988a), Massenhausen (JUNG 1963) und Gumpersdorf (KNOBLOCH in GREGOR et al. 1989, S. 308) folgende in der erwähnten Arbeit von ZASTAWNIAK (1972) teilweise unterschiedlich bezeichnete Taxa vor. Gleiche Vertreter der Gattungen *Alnus*, *Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*, *Quercus*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Salix*, *Populus*, *Zelkova*, *Ulmus*, *Liquidambar*, *Parrotia* und weitere sind vorhanden.

Besonders deutlich lassen sich die Beziehungen der sehr mannigfaltigen *Quercus* (eventuell *Castanea*) - Arten von Domanski Wierch und der Fundstelle Achldorf und Aubenham in Bayern und Sosnica in Polen und teilweise in Moravska Nova Ves im Wiener Becken hervorheben.

Willershausen unterscheidet sich vom Domanski Wierch durch unterschiedliche Arten der Gattungen, *Quercus*, *Populus*, *Acer* und andere Arten. Bei einer Gleichaltrigkeit wäre anzunehmen, dass beide Fundstellen könnten (müssten) gleiche Arten der Gattungen *Quercus*, *Populus* und *Acer* führen und gleiche Arten wie *Betula pseudoluminifera* GIV., *Carpinus cuspidens* (SAPORTA) KOLAK., *Carya minor* (SAP. et MAR.) SAP., Arten der Gattungen, *Tilia*, *Sorbus*, *Malus*, *Aesculus* und *Crataegus* aufweisen müssen. Die Unterschiede beweisen ein unterschiedliches Alter.

Etwa 150 km nordwestlich von den Fundstellen zwischen dem Orava-Becken und Domanski Wierch sind aus dem transkarpatischen Gebiet zwischen Užgorod und Chust Floren bekannt, die ILJINSKAJA (1968) als pliozän auffasste. ILJINSKAJA (1968), genauso wie KNOBLOCH (1969) stellte die Floren aus dem Pannon in das Pliozän, was sich zur Zeit als unrichtig zeigt. Die Schichten im erwähnten transkarpatischen Gebiet werden durch die gleichen Congerien (z. B. *Congeria partschi partschi* CZJZEK) charakterisiert, wie vergleichbare Schichten im Wiener Becken. Auch die Ostracoden sind vergleichbar.

Die Neogenflora der transkarpatischen Gebiete (ILJINSKAJA 1968) enthält einige Arten, die Beziehungen zu Willershausen auf der einen Seite und zu den "echten" miozänen Floren auf der anderen Seite aufweisen. Zu den miozänen Floren weisen vor allem folgenden Arten hin:

Alnus stenophylla SAP. et MAR.

Byttneriophyllum tiliaefolium (AL. BRAUN) KNOBLOCH et KVACEK

Alnus feroniae (UNG.) CZECHOTT

Salix varians GOEPP.

Willershausen führt folgende Arten, wobei der größte Teil dieser Arten auch im Miozän vorkommt: *Zelkova zelkovifolia* (UNG.) BUZEK et KOTLABA, *Fagus herthae* (UNG.) ILJINSKAJA, *Acer sanctae-crucis* STUR, *Acer integerrimum* (VIV.) MASSAL., *Cercidiphyllum crenatum* (UNG.) BROWN, *Ulmus carpinoides* GOEPP., *Liquidambar europaea* A. Br., "*Populus*" *rharnifolia* ILJINSKAJA, *Cedrela sarmatica* E.KOV. und *Cornus graeffii* (HEER) HANTKE.

Die Flora ist nicht nur mit den erwähnten Floren aus dem Orava-Becken vergleichbar, sondern lässt sich auch mit anderen obermiozänen Floren vergleichen, insbesondere mit der aus Sosnica in Polen.

IV.7.2. Pliozäne Vergleichsfloren in Deutschland

Das Klärbecken in Frankfurt

Das eingehende Studium der bisher aus dem Frankfurter Klärbecken bei Niederrad nicht veröffentlichten Flora führte in bezug auf Willershausen zu folgenden Schlussfolgerungen: Es besteht keine artliche Übereinstimmung mit *Ulmus carpinoides* GOEPP., *Quercus* cf. *kubinyi* (KOVATS ex ETT.) CZECH. ist nur aus Niederrad in einem Exemplar bekannt. *Quercus sessiliflora* SALISB. kommt in Willershausen nicht vor, *Quercus praecastaneifolia* sp. n. kommt in Willershausen jedoch vor, soweit nur der Rand verglichen wird. Die Gattung *Fagus* kommt nicht in der gleichen Art vor. *Betula subpubescens* GOEPP. kommt in Frankfurt vor, nicht jedoch in Willershausen. Dies

kann als Beweis angeführt werden, dass die Frankfurter Flora älter als Willershausen ist und etwa altersmässig der Lokalität Achldorf entspricht.

Die fossilen Pappelblätter haben eine durchaus unterschiedliche Variabilität ähnlich unseren Blättern aus Willershausen. Nahe Beziehungen zu der nordamerikanischen *Populus balsamifera* L. bestehen mit der fossilen *Populus balsamoides* GOEPP. Weitere Funde neigen zur miozänen *Populus populina* (BRONGN.) KNOBL., die in Willershausen ebenfalls selten vorkommt, genauso wie Blattformen, die sich nicht eindeutig mit einer Art aus Willershausen vergleichen lassen.

Von der Gattung *Ginkgo* liegen mehrere Blätter aus Frankfurt vor, die besonders häufig aus dem Obermiozän angegeben werden. Die Häufigkeit korrespondiert mit Auenheim im Elsass, wo *Ginkgo* mit 134 Blättern angegeben wurde, gleich hinter *Zelkova* mit 160 Blättern. *Ginkgo* ist auch aus dem Pont des Wiener Beckens bekannt. Der aus Willershausen angegebene Fund ist nicht sicher (STRAUS 1992, S. 29).

Das Vorkommen von *Ilex aquifolium* L. *fossilis* im Klärbecken und Auenheim ist frappierend.

In bezug zu Willershausen fehlen im Klärbecken eindeutige Blätter von *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. Es kommen nur Blätter vor, die mit dem rezenten *Acer opulifolium* VILL. (= *Acer opalus* MILL.) und *Acer pseudoplatanus* L. mit bestimmten Einschränkungen zu vergleichen sind. Weitere Blätter ähneln *Acer pyrenaicum* RÉROLLE. Die Arten *Acer subcampestre* GOEPP. und *Acer pseudocampestre* UNGER sind wenig eindeutig umrissen.

Buxus sempervirens L. *fossilis* kommt in beiden Fundstellen vor. Während *Cerasus avium* (L.) MOENCH *fossilis* sicher aus Willershausen bekannt erscheint, ist diese Art aus Frankfurt weniger gesichert. *Crataegus*-Reste im Sinne von *C. oxyacanthoides* GOEPP. können auf beiden Fundstellen vorliegen, gleichwie die sehr variablen *Zelkova*-Blätter.

Die Frankfurter Klärbeckenflora zeigt kaum eine Übereinstimmung mit der Flora von Willershausen. Sie weist aber eine weitgehende Übereinstimmung mit der obermiozänen Flora von Sosnica (Schossnitz) in Polen auf. In Sosnica fehlen jedoch die sehr progressiven modernen roburoiden Eichen und Ahorne. In Sosnica kommen sehr viele Platanen vor, die in Willershausen schon ausgestorben waren.

Ein Vergleich der Floren aus Sosnica, Frankfurt und Willershausen zeigt, dass Sosnica die größten miozänen Affinitäten aufweist, so *Populus balsamoides* GOEPP., *Platanus leucophylla* (UNG.) KNOBL., *Liquidambar europaea* AL. BR., *Betula subpubescens* GOEPP. und *Quercus ex gigas* (GOEPP.) WALTHER et ZASTAWNIAK.

Berga in Thüringen

Die Flora von Willershausen weist besonders enge Beziehungen zur fossilen Flora von Berga in Thüringen (MAI & WALTHER 1988) auf, mit der sie 11 gemeinsame Arten hat.

Die Gesamtanzahl der Blätter in Berga ist folgende:

<i>Fagus attenuata</i> GOEPP. sensu HUMMEL	160
<i>Alnus gaudinii</i> (HEER) KNOBL. et KVACEK	56
<i>Alnus tricuspidatum</i> BRONN subsp. <i>lusaticum</i> WALTHER	51
<i>Acer integerrimum</i> (VIV.) MASS.	48
<i>Cercidiphyllum crenatum</i> (UNG.) BROWN	39
cf. <i>Quercus pseudorobur</i> KOVATS	39
<i>Taxodium dubium</i> (STERNB.) HEER	34
<i>Zelkova zelkovifolia</i> (UNG.) BUZ. et KOTL.	22
<i>Quercus pseudocastanea</i> GOEPP.	20
<i>Ulmus</i> cf. <i>carpinoides</i> GOEPP.	11
<i>Ulmus pyramidalis</i> GOEPP.	10
<i>Hedera helix</i> L.	9

Ein Vergleich der Blätterfloren von Berga und Willershausen ist vor allem durch die qualitative Zusammensetzung der Floren interessant. So überrascht z. B., dass aus Berga keine Lindenblätter bekannt sind. Weiter fehlen *Ampelopsis* oder *Vitis*, *Betula* und *Carpinus*, *Carya*, *Corylus* und *Ma-*

lus. Auch die Pappelblätter, die in Willershausen sehr häufig vorhanden sind, fehlen praktisch in Berga. Demgegenüber fehlt in Willershausen die in Berga häufige Gattung *Taxodium*. In beiden Fundstellen sind die Buchen, Ulmen, Ahorne und *Zelkova* sehr häufig, während Blätter der Gattungen *Sassafras*, *Aesculus* oder *Hedera* weitere verbindende Element darstellen.

Die Flora des Rottons der Grube Hambach in der Niederrheinischen Bucht.

Am 4. 5. 1990 wurde unsere Aufmerksamkeit dem Rotton der Grube Hambach gewidmet (KNOBLOCH, KVACEK & GREGOR 1992). Die von uns gesammelten Blätter waren wenig zahlreich. Mehr Material wurde von van LIDTH de JEUDE & van BURGH (1989) und BELZ & MOSBRUGGER (1994) veröffentlicht. Daraus resultierte, dass die Flora des Rottons eher Beziehungen zur Flora aus Willershausen verzeichnet, als zur Flora des Frankfurter Klärbeckens. Anhand der bestehenden Funde lässt sich folgendes Verzeichnis erstellen: (L = van LIDTH de JEUDE 1989, B = BELZ - MOSBRUGGER 1994, K = KNOBLOCH in KNOBLOCH, KVACEK & GREGOR 1992):

Taxodium dubium HEER - L, B
Acer sp., Blätter - L, B
Acer sp. Früchte - L
Hedera sp. - K
Liquidambar europaea A. BRAUN - L
Betula subpubescens GOEPP. - B, K
 cf. *Betula* sp. - L
Carpinus grandis UNGER - L
Castanea sp. vel *Quercus* sp. - L
Fagus attenuata GOEPPERT - L
Fagus kräuselii KVAC. et WALTHER - B, K
Quercus pseudocastanea GOEPPERT - L
Quercus roburoides GAUDIN - B
Quercus sp. - L
Quercus cf. *pseudorobur* KOVATS - K
Parrotia pristina (ETTINGSHAUSEN) STUR - L
 cf. *Pterocarya* sp.- L
Pterocarya paradisiaca (UNG.) ILJ. - B
Sassafras ferretianum MASSALONGO - L
Viscum miquelii GEYLER et KINKELIN - L
Populus populina (BRONGNIART) KNOBLOCH - L
Salix cf. *angusta* A. BR. - K
Salix varians GOEPP. - B
Ulmus sp. - L
Ulmus pyramidalis GOEPP. emend ILJ. in TAKHT. - B, K
Zelkova zelkovifolia (UNGER) BUZEK et KOTL. - L, B
Cyperaceae vel *Poaceae* - B

Dieses Verzeichnis enthält alle die Arten, die für den Reuver-Komplex kennzeichnend sind. Gegenüber von den obigen Verzeichnis kommen in Frimmerdorf (KILPPER 1959) gleiche bis sehr nahe-stehende Vertreter der Gattungen *Taxodium*, *Acer*, *Liquidambar*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Parrotia*, *Pterocarya* - *Juglans*, *Ulmus*, *Salix* und *Zelkova* vor. Demgegenüber können die Gattungen *Sassafras*, *Buxus*, *Viscum*, *Populus*, *Cercidiphyllum* und einige andere mehr, den teilweise stratigraphischen oder lokalen Charakter der einzelnen Pflanzengesellschaften betonen. Für zukünftige Untersuchungen wird eine artliche Differenzierung der relativ artenreichen Gattungen *Quercus*, *Acer*, *Betula* und der Familie *Juglandaceae* sinnvoll sein. So dürfte das Blatt in van Lidth de JEUDE und van der BURGH (1989, Abb. 23), das als *Quercus* sp. abgebildet wurde, ein Blatt der neuen Art *Quercus praecastaneifolia* sp. n. sein.

Weilerswist

Die Flora von Weilerswist/Swisterberg soll nach GREBE (1955, S. 559) mit der von Willershausen gleichaltrig sein, wobei zu erwähnen ist, dass die veröffentlichten Belege zu karg sind. Die Eichenblätter stimmen eher mit den Blättern aus dem Rotton von Hambach überein (KNOBLOCH, KVA-CEK & GREGOR 1992, Taf. 1, Fig. 3), gleichfalls wie die *Fagus* - Blätter (KNOBLOCH, KVA-CEK & GREGOR 1992, Taf. 1, Fig. 2-3). *Taxodium* kommt in Willershausen nicht vor und die als *Populus tremula* L. abgebildeten Blätter (GREBE 1955, Taf. 33, Fig. 8) sind kein sicherer Beleg für die Art und Gattung. Anhand der makrofloristischen Belege scheinen die Beziehungen zu Willershausen unklar zu sein, was für die Pollenflora nicht zutreffen muss.

Frimmersdorf

Die Flora von Frimmersdorf (KILPPER 1959) scheint nicht jünger zu sein als die vom Klärbecken. Nach meiner Meinung weist sie eher Beziehungen zu den Floren der OSM von Aubenham und Achldorf auf (KNOBLOCH 1986a, 1988a), was durch viele Taxa belegt werden kann (vgl. die Abb. 1-4, 6-7, 22, 25-36, 41-45, 51-52 bei KILPPER 1959). Mit anderen Worten sind es die kastanienförmigen Eichen, *Taxodium*-Reste, Blätter, die als *Acer* cf. *rubrum* L. foss. (vgl. KILPPER 1959, Abb. 45) beschrieben wurden, und die ebenfalls in Aubenham unter *Acer* cf. *ilnicense* ILJINSKAJA vorkommen (vgl. KNOBLOCH 1988a, Taf. 11, Fig. 7, Taf. 14, Fig. 4). Dies wäre konform mit den Vorstellungen von MAI (1995, S. 379).

Wollbach bei Neustadt

Die von MAI (1995, Abb. 148) in das Oberpliozän gestellte Flora von Wollbach bei Bad Neustadt (KELBER 1988) weist ausgesprochene pannonisch-pontische (obermiozäne) Affinitäten auf, wobei auch ein Alter der Frankfurter Klärbeckenflora nicht ausgeschlossen werden kann. Alle Arten sind aus dem Obermiozän bekannt, wobei auch wiederum Murat (ROIRON 1991) erwähnt werden sollte. Wesentlich erscheinen in der Flora *Alnus hoernesii* STUR, *Acer pseudomiyabei* BAIK. und gezähnten Eichenblätter. Die anderen Vertreter gehören zu Gattungen, deren artlichen Vertreter aus dem gesamten Miozän bekannt sind (*Juglans*, *Carya*, *Populus*, *Alnus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Buxus*, *Aesculus*, *Acer*), wodurch die Flora ein deutlicheres miozänes Gepräge annimmt. In diesem Falle scheint es zu einer Überbetonung der Säugerzonen MN 15 bis MN 17 gegenüber der Makroflora zu kommen.

IV.7.3. Pliozäne Floren aus Europa

Die pliozänen Floren aus Europa sind relativ zahlreich und werden von MAI (1995) an verschiedenen Stellen seines Werkes sowie in älteren Schriften zusammengefasst (z. B. MAI & WALTHER 1988). Wie in anderen Gebieten ist es notwendig, nur gleiches mit gleichem zu vergleichen. Im Plio-ozän ist dies besonders wichtig, da aus den meisten Gebieten reiche Karpofloren bekannt sind, die von Pflanzen von krautigem Wuchs gebildet werden, zwischen denen sich zahlreiche Taxa finden, die nur durch die paläokarpologische Methode nachgewiesen werden konnten. Bei den holzigen Pflanzen (Bäumen und Sträuchern) macht sich oftmals ein starker lokaler Charakter und eine sehr unterschiedliche Artenfülle bemerkbar. Weiter überwiegen vorwiegend Pflanzen von langer strati-graphischer Reichweite, was jegliche Korrelationsstudien erschwert.

Die pliozäne(?) Flora im Elsass und von Mont Dore in Frankreich sowie in Cerdanya in Spanien Außer den schon im vergangenen Jahrhundert bekannten neogenen Floren vor allem aus dem Zentralmassiv und dem Rhône-Tal seien auch die zwischen dem Unterpliozän und dem obersten Miozän aus dem Elsass bekannten Floren kurz gestreift. Es handelt sich um reiches paläokarpologisches Material, das Gegenstand ausführlicher Untersuchungen von GEISSERT, GREGOR & MAI (1990) war, wogegen die inkohlten Blätter schon früher im gleichen Erhaltungszustand und sehr reichhaltig wie in der Frankfurter Klärbeckenflora vor allem von GEISSERT (1972) aus Auenheim und anderen Fundstellen angegeben wurden. Es wurden dort mehr als 10000 Blätter von *Ginkgo*, *Taxodium*, *Populus* cf. *latior*, *Zelkova*, *Quercus* aff. *petraea*, *Viscophyllum miqueli*, *Ulmus longifolia*, *Acer*

monspessulanum, *Buxus*, *Eucommia*, *Cocculus* und *Fagus* aus der Gruppe von *F. sylvatica* im Sinne von TRALAU (1962) - vgl. GEISSERT (1972, 1973) - angegeben. Beziehungen zu Willershausen dokumentieren die Gattungen *Zelkova* und *Buxus*, gegebenenfalls die problematische *Eucommia*, neben anderen aus dem Miozän bekannten Gattungen.

KNOBLOCH (1992, S. 21) verglich anhand von 31 Taxa eine Anzahl von jungneogenen Fundstellen miteinander, wobei Willershausen im Mittelpunkt der Überlegungen stand. Anhand der Tabelle (Knobloch 1992, Tab. 5-6) lässt sich folgern, dass Willershausen die größte Übereinstimmung mit Chiuzbaia, gefolgt von Mont-Dore, hatte. Zu den bisherigen Fundstellen zeigt sich nun eine sehr große Übereinstimmung mit der Fundstelle Murat im Cantal. Man könnte sogar sagen, dass Willershausen die größten Affinitäten zur erwähnten Fundstelle Murat aufweist, wobei folgendes berücksichtigt werden sollte:

Alnus hoernesii STUR [= *A. ducalis* (GAUDIN) KNOBLOCH] ist eine dominante Art für das Pont des Wiener Beckens. Sie ist auch in Murat dominant und fehlt in Willershausen. Diese Übereinstimmung mit dem Pont, wird gleichfalls durch Blätter unterstützt, die aus Murat als *Quercus kubinyi* abgebildet werden, im Pont vorkommen, aber in dieser Form aus Willershausen fehlen. In Murat kommt *Acer sanctae-crucis* STUR genauso wie in Moravska Nova Ves vor, wogegen die Art in Willershausen selten ist. Soweit ergeben sich gemeinsame Tendenzen von Murat und dem Pont des mährischen Teils des Wiener Beckens, die eine bestimmte Annäherung der Flora von Murat zum Pont dokumentieren. Insgesamt weist die Flora aber gemeinsame Merkmale mit der Flora von Willershausen auf, die das Übergewicht bilden. Zu nennen sind folgende Arten: *Betula pseudoluminifera* GIV., *Carpinus* cf. *cuspidens* (SAP.) KOLAK., *Carpinus*-Involucren, die mit den rezenten Arten *C. betulus* und *C. orientalis* verglichen werden, bzw. als solche bezeichnet werden, *Quercus roburoides* GAUDIN, *Zelkova zelkovifolia* (UNG.) KOTL. et BUZ., *Ulmus* cf. *carpinoides* GOEPP., *Celtis trachytica* ETT., *Populus* cf. *pliocenica* SAP. ssp. *willershausensis* ssp. n., *Carya minor* (SAP. et MAR.) SAP., *Juglans acuminata* AL. BR., *Cedrela heliconia* (UNG.) comb. nov., *Acer integerrimum* (VIV.) MASS., *Acer* aff. *opalus* MILL. foss., *Acer sanctae-crucis* STUR, *Acer* aff. *pseudoplatanus* L. foss., *Hedera* div. sp., *Tilia* aff. *saviana* MASS., *Dombeyopsis lobata* Ung. und ?*Cerasus avium* (L.) MOENCH foss. Da ROIRON (1991) seine Arten meistens mit Artnamen rezenter Pflanzen bezeichnete, lassen sich die Beziehungen der unterschiedlich bezeichneten, aber gleichen oder ähnlichen Taxa meistens nur aus den Bemerkungen zur "Systematik" herauslesen.

Außer Murat zeigt die Fundstelle Mont Dore (BOULAY 1892) viele Gemeinsamkeiten zu Willershausen, jedoch auch Unterschiede. Zu nennen sind: *Betula speciosa* RÉROLLE (entsprechend der *B. alba* bei Boulay), *B. pseudoluminifera*, *Populus willershausensis* sp. n., *P. albiformis* sp. n., *Carpinus grandis* UNG. emend. HEER, *Carpinus cuspidens* (SAP.) KOLAK., *Fagus pliocenica* SAP. subsp. *willershausensis* subsp. n., *Quercus roburoides* GAUDIN, *Zelkova*-Blätter, *Ulmus* cf. *carpinoides* GOEPP., *Cerasus avium* (L.) MOENCH foss., *Sassafras ferretianum* MASS., *Juglans acuminata* AL. BR., *Acer integerrimum* (VIV.) MASS., *A. pseudoplatanus* (L.) foss. und *Dombeyopsis* sp. Die Unterschiede zwischen Mont Dore und Willershausen sind durch das Vorkommen von Fächerpalmen, die unter *Sabal haeringiana* (UNG.) SCHIMP. (= *S. pliocenica* N. BOULAY) abgehandelt werden, gegeben. In Mont Dore fehlen weiter die Lindenblätter, zahlreiche Rosaceen, es fehlen die Gattungen *Liriodendron* und *Parrotia*. Die Eichen, die den rezenten Arten *Quercus libani*, *Q. trojana*, *Q. castaneaefolia* etc. nahestehen, fehlen. Die roburoiden Eichen dürften etwas anders gestaltet sein.

Außer den Floren der obermiozänen Fundstellen Murat und des pliozänen Mont Dore führt die pliozäne Flora von Cerdagne (RÉROLLE 1884-85) zahlreiche ähnliche Arten, von denen *Betula speciosa* RÉROLLE, *Carpinus grandis* UNG., *Fagus pliocenica* SAP., *Fraxinus* sp., *Juglans acuminata* AL. BR., *Parrotia pristina* ETT. und *Buxus*-Blätter zu nennen sind.

Unterschiedlich bezeichnete, aber artlich gleich gestaltete Blätter enthalten die Taxa *Zelkova*, *Tilia* und *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. Demgegenüber zeigt die Gattung *Quercus* und *Acer* vollkommen unterschiedliche Arten. Neben den sommergrünen Arten kommen auch einige paläotropi-

sche Taxa vor, die als *Ficus* sp., *Persea* sp. und *Cinnamomum polymorphum* AL. BR. bezeichnet wurden.

Die Unterschiede zwischen der pliozänen Flora von Cerdagne und Willershausen sind gleich groß. Gleich groß sind jedoch auch die Beziehungen der pliozänen Flora von Willershausen zur obermiozänen Flora von Murat. Das war auch der Grund, warum die botanisch sehr ähnlichen Floren aus dem französisch-spanischen Raum noch einmal übersichtlich dargestellt wurden (vgl. Tab. 2).

Tabelle 2. Die Beziehungen der obermiozänen Flora von Murat (M) und der pliozänen Flora von Cerdagne (C) zur Flora von Willershausen (W)

	M	W	C
<i>Sassafras ferretianum</i> MASS.	---	++	---
" <i>Parrotia</i> " <i>pristina</i> ETT.	---	++	++
<i>Celtis trachytica</i> ETT.	++	++	---
<i>Ulmus</i> cf. <i>carpinoides</i> GOEPP.	++	++	---
<i>Zelkova zelkovifolia</i> (UNG.) BUZ.et KOTL	++	++	++
<i>Fagus</i> cf. <i>pliocenica</i> SAP.	---	++	??
<i>Quercus roburoides</i> GAUDIN	++	++	---
<i>Betula insignis</i> GAUDIN	++	++	++
<i>Betula speciosa</i> RÉROLLE	---	++	++
<i>Carpinus grandis</i> UNG.	++	++	++
<i>Carpinus cuspidens</i> (SAP.) KOLAK.	++	++	++
<i>Carya minor</i> (SAP. et MAR.) SAP.	++	++	---
<i>Juglans acuminata</i> AL. BR.	++	++	---
<i>Dombeyopsis lobata</i> UNG.	++	++	---
<i>Tilia</i> cf. <i>saviana</i> SAP.	++	++	++
<i>Cerasus avium</i> (L.) MOENCH <i>foss.</i>	---	++	---
<i>Cedrela heliconia</i> (UNG.) comb. nov.	++	++	++
<i>Buxus</i> sp.	---	++	++
<i>Acer integerrimum</i> (VIV.) Mass	++	++	++
<i>Acer sanctae-crucis</i> STUR	++	++	---
<i>Acer</i> aff. <i>pseudoplatanus</i> L. <i>foss.</i>	++	++	++
<i>Acer</i> aff. <i>opalus</i> MILL. <i>foss.</i>	++	++	---
<i>Hedera</i> div. sp.	++	++	---
<i>Populus willershausensis</i> sp.n.	---	++	++
<i>Populus albiformis</i> sp. n.	---	++	++

Drevenik in der Slowakei

Die in einer vorläufigen Mitteilung von NEMEJC (1967) vorgestellte Flora aus den Travertinen des Drevenik bei Spisske Podhradie enthält zahlreiche Arten, die die Floren aus dem Pannon des Wiener Beckens und Willershausen miteinander verbinden, aber gleichfalls auch zahlreiche Unterschiede aufweisen:

Von den Gymnospermen sind es *Torreya* cf. *nucifera* SIEB. et ZUCC., ein Zapfen, der wahrscheinlich zur Gattung *Picea* gestellt werden kann, *Juniperus* cf. *sabina* L. und *Cupressus* mit Beziehungen zur rezenten *C. sempervirens*. Die fossilen *Ginkgo*-Reste müssen ein pliozänes Alter nicht beweisen, da sie im obersten Miozän relativ häufig sind, jedoch auch mit zahlreichen Exemplaren aus Frankfurt bekannt sind.

Fagus pliocenica SAP. aus Drevenik hat 9-10 Sekundärnervenpaare, eine recht schmale Blattspreite und eine keilförmige Basis, wodurch sie verschieden von den Funden aus Moravska Nova Ves sowie aus Willershausen ist. *Ulmus* cf. *carpinoides* GOEPPERT unterscheidet sich von den meisten veröffentlichten Ulmenblättern durch die sehr dichte Sekundärnervatur, die höhere Zahl der Sekun-

därnerven und den Umstand, dass die Blätter in der Mitte oder kurz über der Mitte am breitesten sind. Die Blätter aus Drevenik sind größer als die aus Willershausen.

Quercus roburoides GAUDIN unterscheidet sich von den Blättern aus Willershausen durch den tiefer gelappten Blattrand. Zahlreiche Gattungen betonen wieder den miozänen Charakter, so *Parrotia*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*, die an *Carpinus betulus* L. anklingenden Fruchtbecher, die Ahorne aus der Gruppe des *A. integerrimum* sowie *Zelkova*-Reste. *Buxus* lässt an mediterrane bis vorderasiatische Beziehungen denken, vielleicht ebenso wie die Eichen-, Buchen- oder Ulmenblätter. Es werden auch Gattungen wie *Carya*, *Juglans (acuminata)*, *Celtis (primigenia)*, *Daphne* (cf. *laureola* L.), *Rhamnus* (cf. *cathartica* L.), *Phillyrea* sp., *Cornus* sp., *Rhododendron* sp., *Styrax* (cf. *officinalis* L.) oder *Diospyros brachysepala* A. Br. genannt.

Die mehr als 20 Arten könnten einer hypothetischen pliozänen Pflanzengesellschaft angehören, die an verschiedenen Stellen in Europa wachsen konnte, nur mit dem Unterschied, dass an dieser oder jener Stelle unterschiedliche Ulmengewächse, Fagaceen, Juglandaceen, Aceraceen und andere systematische Einheiten diese Gesellschaft differenzierte. Sobald die Flora aus südlicher gelegenen Regionen (z. B. Griechenland oder Italien) stammt, konnten etwas mehr temperierte Taxa vorkommen als in den nördlichen Gegenden (z. B. in Polen oder der Ukraine).

Gerce und Pula in Ungarn

Eine der engsten Beziehungen scheinen zwischen den pliozänen Floren von Gerce und Pula in Ungarn vorhanden zu sein (HABLY & KVACEK 1997), obwohl die ungarischen Plioänfloren nicht so reichhaltig sind wie die Funde aus Willershausen. Die Flora von Pula kann man wiederum als eine verarmte Flora von Gerce auffassen. Bezeichnend für Gerce und Willershausen ist die Anwesenheit von bestimmten miozänen Elementen gekoppelt mit noch weiteren charakteristischen Arten. Diese miozänen Arten sind z. B. *Sassafras ferretianum*, "*Parrotia*" *pristina*, *Carya serrifolia*, *Zelkova zelvifolia*, *Buxus pliocenica* und der den heutigen nahestehenden Pappelblättern, die einmal (Gerce) als *Populus populina* (BRONGN.) KNOBL. bezeichnet werden, zum anderen (Pula) als *Populus* cf. *tremula* L. *fossilis* bezeichnet werden. In Willershausen sowie in Gerce werden Blätter von *Carpinus grandis* UNG. von Involucren vom Typus *Carpinus betulus* L. und *C. neilreichii* KOVATS begleitet. Das Vorhandensein von *Quercus kubinyi* (KOV. ex ETT.) CZECHZOTT mit einer beträchtlichen Variabilität in Gerce und dem Vorhandensein einiger weniger Exemplare in Willershausen weist auf ein mögliches "größeres" Alter hin, gleichwie das unterschiedliche Vorhandensein von unterschiedlicher *Acer*-Arten in Willershausen und Gerce. Auch ähnlich ist das Vorkommen der Taxa *Crataegus*, cf. *Cotinus*, *Eucommia* sp. und cf. *Malus* sp. Es kann nur zufällig sein, kann jedoch auch bestimmte gemeinsame Entwicklungstendenzen manifestieren, genauso wie die sehr ähnlichen unterschiedlich artlich bezeichneten *Ulmus*-Blätter. Große Ähnlichkeiten bestehen zwischen bestimmten Blättern (Arten) der Gattungen *Populus*, *Ulmus*, *Acer* und *Quercus* müssen anhand konkreter Fälle von Fall zu Fall entschieden werden.

Borsec in Rumänien

Für die Flora von Willershausen sind die Minen und Gallen bezeichnend, wie eine ausführliche Darstellung von STRAUS (1977a,b) bewies, ähnlich wie ein reiches Vorkommen in Borsec (POP 1936) bezeugt. Normalerweise wird dieser Gruppe keine oder nur eine geringe Aufmerksamkeit gewidmet. Obwohl die Floren von Willershausen und Borsec eine bestimmte Anzahl gemeinsamer Arten und Gattungen führen, kann dies nicht von den Koniferen behauptet werden, die in Borsec häufig vorkommen und in Willershausen nur gering vertreten sind. Die zahlreichen *Fagus*-Blätter ähneln mehr denen von Drevenik in der Slowakei als von Willershausen, wo kaum *Castanea*-ähnliche Blätter vorkommen, wie sie in Borsec häufig vertreten sind. Auch die gelappten Eichenblätter sind beiderorts unterschiedlich gestaltet, genauso wie die Ahornblätter, von denen die Art *Acer integerrimum* (VIV.) MASS. nicht angegeben wird, sich aber unter anderen Namen vorfinden kann.

Die allgemein in das Pliozän gestellte Flora von Borsec (POP 1936) weist mit der Flora von Willershausen einige gemeinschaftliche Charaktere und unterschiedliche Merkmale auf. Von den übereinstimmenden sind zu nennen: zahlreiche Koniferen, von den Laubbäumen *Buxus*-Blätter, einige gelappte *Quercus*-Blätter, die zwar als *Qu. roburoides* bezeichnet wurden, aber zu anderen Arten gestellt werden müssten, gleiche *Carya*-Blätter, die von POP (1936) wahrscheinlich zu Recht als *Pterocarya* bezeichnet werden, manche wahrscheinlich gleichen Ahornblätter, *Zelkova*- und *Parrotia*-Blätter genauso wie gleiche Betulaceen.

Unterschiedlich sind die grob gezähnten *Quercus*-Blätter, die seltenen Lauraceen (*Cinnamomum* cf. *Rossmassleri* vel *Scheuchzeri*). Auch die *Fagus*-Blätter weisen nicht die gleiche Form auf.

Kurilo und Podgumer in Bulgarien

Die bulgarischen Florenbeschreibungen wurden etwa im Sinne der Straus'schen Studien abgefaßt - mit anderen Worten, es wurden vorwiegend heutige Pflanzennamen benutzt und diese recht großzügig interpretiert. Die Abbildungen auf den Tafeln sind sehr schlecht und praktisch unbrauchbar. Dennoch sollen einige Tatsachen verzeichnet werden, die dem Verfasser wichtig erscheinen:

Die Pappelblätter von Kurilo sollen der dreilappigen *Populus alba* L. sowie der *Populus tremula* L. entsprechen. Nachgewiesen ist jedoch nur die *tremula*-Gruppe. Keine der von uns diskutierten morphologischen Merkmale lassen sich jedoch erkennen. *Pterocarya* könnte vorliegen. Die eindeutig als *Alnus glutinosa* GÄRTN. bezeichneten Blätter können höchstens als *Alnus* gedeutet werden, wogegen *Betula* aff. *corylifolia* REG. et MAX. mit größter Wahrscheinlichkeit zur Gattung *Zelkova* zu stellen ist. Ein fragmentarisches Blatt wird zu *Fagus attenuata* GÖPP. gestellt, wogegen *Alnus stenophylla* SAP. et MAR. sicher zu *Alnus ducalis* (GAUDIN) KNOBL. gehört. Weiter liegen sehr typische Blätter von *Quercus drymeja* UNG. vor, wie sie in gleicher Form von KNOBLOCH und VELITZELOS (1986) aus Griechenland nachgewiesen wurden. Auch *Castanea vesca* kann als ein *Castanea*-Blatt in der damaligen Auffassung gedeutet werden. Die fossilen Eichen werden als *Quercus cerris* L., *Qu.* aff. *hartwissiana* L., *Qu. macedonica* D. C., *Qu.* sp., aff. *Qu. aegilops* L., *Qu. coccifera* L., *Qu. ilex* L., *Qu.* aff. *syriaca* KOTSCHY, *Qu.* aff. *hartwissiana* STEV. und vor allem als *Qu. roburoides* GAUDIN gedeutet. Die stachelzähnigen Eichen sind nicht nur aus den griechenländischen Floren als *Quercus mediterranea* UNG., bekannt. Kurilo könnte mit Willershausen nur *Quercus roburoides* GAUDIN z. T. gemein haben. Die anderen *Quercus*-Formen kommen in Willershausen nicht vor. Ein fragmentarisch erhaltenes Blatt wird zu *Ulmus campestris* gestellt, während bei der Gattung *Zelkova* zur heutigen Art *Z. crenata* SPACH und *Z.* aff. *acuminata* PLANCH. zurückgegriffen wird. Es werden einige Rosaceen und Leguminosen erwähnt, deren richtige Bestimmungen nicht überprüft werden können. Demgegenüber seien die beiderortigen Vorkommen von *Buxus* und *Sassafras* verzeichnet. *Hedera helix* ist mit dem strahlenförmigen Verlauf der Nerven hervorzuheben, wogegen für *Acer pseudoplatanus* L. keine bindenden Argumente für die Zuordnung vorgelegt werden konnten und bei *A. hyrcanum* E. M. es sich wahrscheinlich um die später von STEFANOFF & JORDANOFF (1935, Abb. 65) als *Acer monspessulanum* L. var. *ibericum* KOCH. bestimmte Form handeln könnte. Die übrigen angeführten Arten und Gattungen sind oftmals schon von den Verfassern mit Fragezeichen bedacht worden (*Viburnum*, *Lamium*) oder erscheinen uns ungenügend begründet (z. B. *Fraxinus*). Zur Flora von Podgumer (STEFANOFF & JORDANOFF 1935) sei folgendes gesagt: Die Zitterpappel-Gruppe scheint eher mit der miozänen Form *P. populina* (= *laticornis*, *attenuata*) mit relativ großen Zähnen vertreten zu sein. Die fossilen *Alnus*-Arten (*A. subcordata* C. A. MEY. und *Alnus glutinosa* GÄRTN.) entbehren jeglicher morphologischer Verbindlichkeiten. Von *Carpinus betulus* L. werden die üblichen Involucren vorgeführt und ovale Buchenblätter werden zu *Fagus orientalis* LIPSKY gestellt. Von den Eichenblättern gilt ähnliches wie schon bei der Flora aus Kurilo gesagt wurde. Ähnlichkeiten bestehen nur mit den sog. *Quercus roburoides* GAUD. Es überrascht, dass es hier noch *Daphnogene*-Blätter vom Typ *polymorphum* in der breitblättrigen Morphologie gibt, die von weiteren ganzrandigen Blättern begleitet werden, deren Bestimmung natürlich auch anders lauten könnte (*Magnolia spec.*, *Laurus nobilis* L., *Persea Braunii* HEER oder *Benzoin antiquum* HEER). *Liquidambar* und *Parrotia* sind

anwesend. Manche Blätter werden zu Recht nur mit der Gattung in Verbindung gebracht (*Crataegus*, *Prunus*). Die Blätter, die als *Acer pseudoplatanus* L. gedeutet werden, gehören nicht zu dieser Art, wogegen *Acer monspessulanum* L. wahrscheinlich in fossiler Form anwesend war. Blätter, die zu den Gattungen *Rhododendron*, *Chamaedaphne*, *Xolisma*, *Pieris*, *Gaylussacia*, *Arbutus*, *Vaccinium*, *Diospyros*, *Bumelia*, *Olea*, *Osmanthus* oder *Lonicera* sind gestellt wurden, sind gewöhnlich so vielgestaltig, dass sie auch andere Interpretationen nicht ausschliessen.

IV.8. Das Alter der Fundstelle

Seit WEGELE (1914, S. 23) ist aus den "oberen Sanden" *Mastodon arvernensis* CROIZ. et JOB. bekannt. Aus Kalken und Mergeln werden dann von Wegele noch zahlreiche Mollusken, Fische und andere Fossilien genannt. Zahlreiche Insekten wurden in vielen Arbeiten beschrieben und die Hauptergebnisse von WILDE und LENGTAT (in STRAUS 1992) zusammengefasst.

Dem *Mastodon*-Rest, der von (WEGELE 1914) erwähnt wurde, widmete KLÄHN (1932) Aufmerksamkeit. Nach Klähns Auffassung spricht die Art für ein mittelplozänes Alter der Fundstelle. In zahlreichen Aufsätzen von Straus wird die Flora ohne nähere Begründung in das Oberpliozän gestellt, was als überwiegende stratigraphische Einstufung benutzt wird.

DIETRICH (1953) hat in einer bemerkenswerten Arbeit recht beträchtliche Unterschiede der nicht horizontiert gesammelten und auch aus verschiedenen anderen Gründen nicht gleichalten Villafranchium-Faunen auf der Nordhalbkugel aufgezeigt. Nach ihm gehören manche als Villafranchium deklarierten Faunen sowohl in das Oberpliozän als auch in das Altquartär. Aus Willershausen erwähnt er *Anancus arvernensis* CR. et JOB. (= *Mastodon arvernensis*), *Tapirus* sp. und *Cerviden*. An anderer Stelle erwähnt er (S. 424) "Die Flora reagiert prompter auf die sich verschlechternden Bedingungen, die Tierwelt gerät langsamer in Bewegung, weil ihre physiologische Umstimmung längere Zeit erfordert und sie auch mehr Abwehrmaßnahmen entwickeln kann. Willershausen mit *Sassafras*, *Liriodendron*, *Sequoia langsdorfii* und anderen warmen Arten läßt keine glaziale Einwirkung erkennen und stellt sich daher in die Astistufe". An diese faunistischen Daten hält sich auch noch MAI (1995, siehe weiter unten).

In diesem Zusammenhang möchte ich vor allem das Problem der Anwesenheit bestimmter miozäner Elemente in der Flora von Willershausen diskutieren. Man kann Dietrich nicht unbedingt recht geben, wenn er meint, dass *Sassafras* und *Liriodendron* "warme Arten" wären. Es handelt sich hier um sommergrüne Arten, die nicht wärmeliebender sind als andere nordamerikanische oder ostasiatische sommergrüne Gattungen, wie z. B. Vertreter der Gattungen *Betula* oder *Acer*, deren heimisches Laub jedoch nicht so "attraktiv" erscheint, und die an den gleichen Biotop gebunden sein können, wie die oben genannten zwei Gattungen. Es ist daher richtiger, entweder von Arten zu sprechen, deren Hauptverbreitung im Miozän lag oder Beziehungen zu heutigen Arten mit einer extraeuropäischen Verbreitung aufweisen.

In diesem Zusammenhang ist zu betonen, dass in der Willershausener Flora einmal Gattungen vorkommen, die sich infolge ihrer ökologischen Gegebenheiten gewöhnlich selten vorfinden: die Gattungen *Sassafras*, *Liriodendron* und *Cercidiphyllum*.

Nach SZAFER (1947) - übernommen durch MAI (1995, Abb. 95) - enthält die Willershausener Flora 60 % der "exotischen Elemente" und etwa 43 % der einheimischen Elemente. Sie liegt daher zwischen Reuver und Castle Eden, gefolgt von Tegelen.

Der Gedankengang von SZAFER (1947) müsste einheitlich überprüft werden und eine Neubearbeitung der pliozänen und oberstmiozänen Floren vorgelegt werden unter Einbeziehung der neuesten Erkenntnisse (z. B. für die Fundstelle Tegelen MAI 1976) und bei einer Untergliederung in Blätter- und Karpofloren im Sinne von GÜNTHER & GREGOR (1989). Nur so könnten neue brauchbare Resultate gewonnen werden. Eine solche Neubearbeitung würde aber den Charakter dieser Arbeit zu sehr sprengen und sollte späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Nach MAI (1964) weist Willershausen etwa die gleiche Zusammensetzung der phytogeographischen Elemente wie Reuver auf. Willershausen unterscheidet sich jedoch durch einen geringeren Anteil der subtropischen und tropischen Elemente, die sich etwa um 5 % bis etwa um 10 % voneinander unterscheiden.

Die Mikroflora (MOHR 1986) weist ein für das Reuverium (Oberpliozän) typisches Pollenbild auf. MAI (1995, S. 377-378) spricht von Willershausen als von der artenreichsten Pliozänflora, die er in den "Florenkomplex Reuver" stellt. In den gleichen Komplex wird auch Domanski Wierch und Drevnik bei Spisske Podhradie von Mai gestellt. MAI (1995) stellt beide Fundstellen in das Pliozän. Das pliozäne Alter ist zwar wahrscheinlich, es sollte jedoch auch noch eine ältere Einstufung geprüft werden (siehe dazu im Kap. IV.8.3).

Er erwähnt in diesem Zusammenhang, dass in Wollbach die Großsäuger *Anancus arvernensis*, *Mastodon borsoni* und *Tapirus arvenensis* (KELBER 1988) und in Willershausen *Anancus arvernensis* und *Tapirus* bekannt sind. Nach MAI (1995, S. 378) ergibt sich daraus ein Datierungsnachweis auf Villafranchium s. str. (MN 16/17, Oberpliozän mit einer absoluten Altersdatierung zwischen 3,2 und 2,4 Millionen Jahren).

V. Danksagung

Im Jahre 1986 konnte der Verfasser anhand einer Einladung des Leiters des Institutes und Museums für Geologie und Paläontologie Herrn Prof. Dr. O. H. Walliser an der Tagung "Global Bio-Events" in Göttingen teilnehmen (WALLISER 1986, KNOBLOCH 1986b). Im Rahmen dieser Tagung hatte der Verfasser dieses Aufsatzes Gelegenheit die Sammlungen des oben genannten Museums zu sichten und sich von dem Reichtum der Materials aus Willershausen zu überzeugen.

Er bewarb sich im Rahmen der Nachkontakte um ein Stipendium bei der Alexander von Humboldt-Stiftung (Bonn-Bad Godesberg) das ihm bewilligt wurde. Der Verfasser wollte sich ursprünglich nur einem kleinerem Pensum widmen, über das mehrere Male referiert wurde (vgl. KNOBLOCH 1989b, 1990a, 1990b, 1990c).

Der Verfasser dankt daher an erster Stelle der A. v. Humboldt-Stiftung, die ihm die finanzielle Grundlage für seine Studien schufen und sich auf diese Art und Weise sehr verdient gemacht hat.

Während seiner Forschungsarbeiten in Göttingen konnte sich der Verfasser einer regen Anteilnahme und allseitiger Unterstützung durch Herrn Prof. Dr. W. Riegel erfreuen, dem besonders gedankt sei. Das Studium des Sammlungsmaterials ermöglichten ihm freundlicherweise die Kustoden Dr. S. Ritzkowski und Dr. H. Jahnke. Bei Fotoarbeiten fand er wiederum reges Interesse und Unterstützung durch Herrn W. Kleinitzke. Die Präparationsarbeiten wurden durch Herrn M. Sosnitza ermöglicht. Während einer Exkursion nach Willershausen konnte er sich der einleitenden Worte durch Prof. Dr. Dieter Meischner erfreuen.

Die Arbeiten an der Flora aus Willershausen führte ihm an den Lehrstuhl für Pflanzensystematik der Universität in Göttingen, wo ihm der Leiter des Lehrstuhls Herr Prof. G. Wagenitz und der technische Angestellte des Herbariums Dr. K. Lewejohann mit Rat und Tat zur Verfügung standen.

Das ursprünglich für 3 Monate genehmigte Forschungsstipendium wurde noch einmal im Jahre 1990 für weitere 2 Monate verlängert, die dazu dienten, die pflanzlichen Willershäuser Fossilien in Frankfurt, Stuttgart, Clausthal-Zellerfeld, Hannover und München zu sichten. Auch für diese Verlängerung des Aufenthaltes in Deutschland sei vielmals gedankt.

Gedankt sei daher weiter Herrn Prof. Dr. F. Schaarschmidt (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.) der es dem Verfasser gestattete in der Bibliothek und in den Sammlungen zu arbeiten. Das Fotografieren wurde durch Rat und Tat durch Herrn Dr. Kurt Goth unterstützt und das Beschaffen schwer zugänglicher Literatur konnte er sich des Rates von Dr. V. Wilde erfreuen.

Gedankt sei weiter Herrn Dr. M. Urlichs (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) für die Bereitstellung der Kollektion Mundlos aus diesem Museum sowie dem Fotografen des Museums Herrn Lumpe, der eine Reihe von Fotos zur Verfügung stellte. Zu gleichem Dank ist der Verfasser Herrn Prof. Dr. W. Jung (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München), der ihm eine Einsicht in das Willershausener Sammlungsmaterial ermögliche, sowie Herrn M. Dressler für die photographische Darstellung der Blätter.

In der naturwissenschaftlichen Abteilung des Niedersächsischen Museums in Hannover konnte der Verfasser die Fossilien aus Willershausen dank der Liebenswürdigkeit von Frau Dipl.-Geol. A. Gervais und der Photographin Frau U. Stamme (Slg. Klages) studieren, genauso wie im Geologischen Institut der TU in Clausthal-Zellerfeld, dank der allseitigen Unterstützung von Frau Dr. Elke Gröning und des Photographen Herrn G. Rose. Für die Ausleihe und fotografische Wiedergabe dankt der Verfasser seinem Freunde K.-P. (Gerbrunn bei Würzburg), der ihm sein Material aus Willershausen zur Verfügung stellte. Im Laufe verschiedener Gelegenheiten bot sich die Möglichkeit die systematische Stellung verschiedener Blätter aus Willershausen mit folgenden Damen und Herren zu diskutieren: Frau Dr. Iljinskaja, Herr Dr. Akhmetjev und Herr Dr. Givulescu. Ihnen sei vielmals gedankt.

Auf seinem Prager Arbeitsplatz lagen die technischen Arbeiten verbunden mit der Herstellung der Strichzeichnungen und der Fertigstellung des Manuskriptes in den Händen von Bohuslav Karbula und Karel Vrstala. Bei der Begutachtung des endgültigen Textes konnte sich der Verfasser der Unterstützung seines langjährigen Freundes Herrn Prof. Dr. Dieter Mai (Berlin) erfreuen, der ihm nicht nur durch Rat und Tat stets aufopferungsbereit zur Seite stand. Seine Kürzungsvorschläge kamen

dem Manuskript stets zugute, denn es geht nicht nur darum, wenn man sich an das Sprichwort "In der Kürze liegt die Würze" hält, sondern die prägnante Ausdrucksweise von Dieter Mai in die Tat umzusetzen, gleich wie die Vorschläge von Herrn Dr. Michael Steiner (Berlin), der die systematischen Auseinandersetzungen des Verfassers begutachtete. Zuletzt unterlag einer Kritik von Seiten von Herrn Doz. Dr. Zlatko Kvacek, DrSc. der das gesamte Manuskript unter einem einheitlichen Blickwinkel begutachtete. Zuletzt schulde ich meinem sehr grossen Dank dem Herausgeber der *Documenta naturae*, meinem langjährigen Freunde Herrn Dr. H.-J. Gregor (Olching - Neu-Esting), der sich bereit erklärte das vorliegende Manuskript ungekürzt zu drucken. Allen den genannten sei daher vielmals gedankt.

VI. Literaturnachweise

- ANDREANSZKY, G. (1956): Neue und interessante tertiäre Pflanzenarten aus Ungarn, II. - Ann. hist. natur. Mus. nat. Hung., (s.n.), 8, 5-20. Budapest.
- ANDREANSZKY, G. (1959): Die Flora der Sarmatischen Stufe in Ungarn. - Akademia Kiado, 360 S. Budapest.
- ANDREANSZKY, G. (1963a): Beiträge zur Kenntnis der unteroligozänen Flora der Umgebung von Budapest. - Acta Bot., 9(3-4), 227-256. Budapest.
- ANDREANSZKY, G. (1963b): Ergänzungen zur Kenntnis der sarmatischen Flora Ungarns II. - Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung., 55, 29-50. Budapest.
- BADER, F. J. W. (1960): Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. - Nova Acta leopold., N. F. 23, 1-544. Leipzig.
- BAYER, E. (1896): Die Flora der Chlomeker Schichten. - Vest. Kral. ces. Spol. Nauk., Tr. math.-prirodoved., 22, 1-36. Praha.
- BELZ, G. & MOSBRUGGER, V. (1994): Systematisch-paläoökologische und paläoklimatische Analyse von Blattfloren im Mio/Pliozän der Niederrheinischen Bucht (NW-Deutschland). - Palaeontographica, Abt. B, 19-156. Stuttgart.
- BERGER, W. (1952): Die altpliozäne Flora der Congerischichten von Brunn-Vösendorf bei Wien. - Palaeontographica, Abt. B, 92, 79-121. Stuttgart.
- BERGER, W. (1953): Systematik und Geschichte der Gattung Carpinus. Mit Beschreibung einiger neuer Arten aus dem Altpliozän des Wiener Beckens. - Bot. Not., 106, 1, 1-47. Lund.
- BERGER, W. (1954): Flora und Klima im Jungtertiär des Wiener Beckens. - Ztscht. Dtsch. Geol. Ges., 105, 228-233. Hannover.
- BERGER, W. (1955): Die altpliozäne Flora des Laaerberges in Wien. - Palaeontographica, Abt. B, 97, 81-113. Stuttgart.
- BERGER, W. (1957): Untersuchungen an der obermiozänen (sarmatischen) Flora von Gabbro (Monti Livornesi) in der Toskana. Ein Beitrag zur Auswertung tertiärer Blattfloren für die Klima- und Florengeschichte. - Palaeontographica italica, 51, (n. ser. 21), 1-96. Pisa.
- BERRY, E. W. (1906): Living and fossil species of Comptonia. - Amer. Naturalist, 40(475), 485-520. Boston.
- BOULAY, N. (1892): Flore pliocène du Mont-Dore (Puy-de-Dôme). - 116 S. Paris.
- BOZUKOV, V. & PALAMAREV, E. (1992): Taxonomische Zusammensetzung der Gattungen Populus L. und Alnus GAERTN. In der Fossilen Flora von Satovca Graben in West-Rhodopen (Bulgarien). - Documenta nat., 76, 10-19. München.
- BRENNER, W. (1902): Klima und Blatt bei der Gattung Quercus. - Flora, 90, 114-160. Marburg.
- BRONGNIART, A. (1822): Sur la classification et la distribution des végétaux fossile en général et sur ceux des terrains, de sédiment supérieur en particulier. - Mém. Mus. d'hist. nat., 8, 203-240, 297-347. Paris.
- BRONGNIART, A. (1828): Prodrome d'une histoire de végétaux fossiles. - 223 pp., F. G. Levrault. Paris.
- BRONN, H. G. (1838): Lethaea geognostica II. - 3, 1-1130. Tübingen.

- BROWN, R. W. (1935): Miocene leaves, fruits, and seeds from Idaho, Oregon, and Washington. - *J. paleont.*, 9, 572-587. Washington.
- BROWN, R. W. (1962): Paleocene Flora of the Rocky Mountains and Great Plains. - *Geol. Surv. Prof. Pap.*, 375, 1-119. Washington.
- BURGH, J. v.d. (1986): Ökologische Interpretation miozäner Samenfloren des Niederrheinischen Braunkohlenreviers. - *Documenta naturae*, 33, 11-16. München.
- BUZEK, C. (1971): Tertiary flora from the northern part of the Petipsy Area (North-Bohemian Basin). - *Rozpr. Ustr. Ust. geol.* 36, 1-118. Praha.
- BUZEK, C., FEJFAR, O., KONZALOVA, M. & KVACEK, Z. (1990): Floristic changes around Stehlin's Grande Coupure in Central Europe. - *Proc. Symp. "Paleofl. and Paleoclimatic Change in the Cret. and Tert."*, 1989, 167-181. Praha.
- BUZEK, C., HOLY, F. & KVACEK, Z. (1987): Evolution of main vegetation types in the Lower Miocene of NW Bohemia. - In: *Contribution of Czechoslovak Palaeontology to Evolutionary Science 1945-1985*, 150-161. Univerzita Karlova, Praha.
- BUZEK, C., HOLY, F. & KVACEK, Z. (1996): Early Miocene flora of the Cypris shale (Western Bohemia). - *Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B, Hist. Nat.*, 52 (1-4), 1-72. Praha.
- DEPAPE, G. (1922): Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. Flores de Saint-Marcel (Ardèche) et des environs de Thézières (Gard). - *Ann. Sci. nat. Bot.*, 5, 73-265. Paris.
- DIETRICH, W. O. (1953): Neue Funde des etruskischen Nashorns in Deutschland und die Frage der Villafranchium - Faunen. - *Geologie*, 2, 417-430. Berlin.
- DILCHER, D. I. (1973): A Paleoclimatic Interpretation of the Eocene Floras of Southeastern North America. - *Vegetation and vegetational history of northern Latin America* (Edited by Alan Graham), 39-59. Elsevier scient. publ. Amsterdam.
- DILCHER, D. I. (1974): Approaches to the Identifications of Angiosperm leaf remains. - *Bot. Rev.*, 40, 1, 2-145. New York.
- DOROFEEV, P. I. (1963): Treticnye flory Zapadnoj Sibiri. - 287 pp. Izd. Akad. nauk SSSR. Moskva - Leningrad.
- DOROFEEV, P. I. (1970): Treticnye flory Urala. - 67 pp. Izd. Nauka. Leningrad.
- ENGELHARDT, H. (1885): Die Tertiärflora des Jesuitengrabens bei Kundratitz in Nordböhmen. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der fossilen Pflanzen Böhmens. - *Nova Acta leopold.*, 48, 3, 1-112. Halle.
- ETTINGSHAUSEN, C. v. (1851): Die Tertiär-Flora der Oesterreichischen Monarchie. 1. Die tertiäre Flora der Umgebungen von Wien. - *Abh. geol. Reichsanst.*, 1(1), 1-36. Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. v. (1852): Pflanzenreste aus dem trachytischen Sandstein vom Heiligenkreuz bei Kremnitz. - *Abh. K. kön. geol. Reichsanst.*, 1, 3. Abt., 1-14. Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. v. (1854): Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora von Tokay. - *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Cl.*, 11, 779-816. Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. v. (1867): Die fossile Flora des Tertiär-Beckens von Bilin II. - *Denkschr. Akad. Wiss., math.-nat. Cl.*, 28, 191-242. Wien.
- FERGUSON, D. K. (1971): The Miocene flora of Kreuzau, Western Germany. The leaf-remains. - *Verh. kon. nederl. Akad. Wet., Afc. Naturkd, Tweede Reeks*, 60(1), 5-274. Amsterdam, London.

- FERGUSON, D. K. & KNOBLOCH, E. (im Druck): A fresh look at the rich assemblage from the Pliocene sink-hole of Willershausen, Germany. - Rev. Palaeobot. Palynol. Amsterdam.
- FOTJANOVA, L. I. (1988): Flora Dalnego vostoka rubeze paleogena i neogena (na primere Sachalina i Kamcatki). - Trudy paleont. inst., 231, 1-189. Moskva.
- FRANTZ, U. (1961): Untersuchungen zur Sporen- und Pollenflora des Pliozäns von Willershausen. - Monatsber. Dt. Ak. Wiss. Berlin, 3, 426-435. Berlin.
- FRIEDRICH, P. (1883): Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora der Provinz Sachsen. - Abh. Geol. Spezialkarte v. Preussen, 4(3), 1-305. Berlin.
- FRIEDRICH, W. (1966): Zur Geologie von Brjánslaekur (Nordwest-Inland) unter besonderer Berücksichtigung der fossilen Flora. - Sonderveröffentl. Geol. Inst. Univ., Köln, 10, 1-108. Köln.
- FRIEDRICH, W. L. (1968): Tertiäre Pflanzen aus Brjanslaekur (NW - Island) in seltener Erhaltung. - Meddr. Dans. Geol. Foren., 18, 2, 181-186. Kobenhavn.
- GAUDIN, CH. TH. & STROZZI, C. (1858): Mémoire sur quelques gisements de feuilles fossiles de la Toscane. - Neue Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturw., 16, 1-47. Zürich.
- GAUDIN, CH. TH. & STROZZI, C. (1859): Contributions à la flore fossile italienne. II. Val d'Arno. - Neue Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturw., 17, 1-59. Zürich.
- GAUDIN, CH. TH. & STROZZI, C. (1860): Contribution à la flore italienne. IV. Travertins Toscans. - Neue Denkschr. allg. Schweiz-Ges. Naturw., 18, 1-30. Zürich.
- GEISSERT, F. (1972): Neue Untersuchungen im Pliozän der Hagenauer Umgebung (Nördliches Elsass). - Mainzer Naturw. Arch., 11, 191-221. Mainz.
- GEISSERT, F. (1973): Le Pliocène et le Quaternaire au Nord de Strasbourg. - Bull. Assoc. Philomatique Als., 199-233.
- GEISSERT, F., GREGOR, H. J. & MAI, D. H. (1990): Die "Saugbaggerflora" eine Frucht- und Samenflora aus dem Grenzbereich Miozän-Pliozän von Sessenheim im Elsass (Frankreich). - Documenta nat., 57, 1-208. München.
- GEYLER, T. & KINKELIN, F. (1887): Oberpliozänflora aus den Baugruben des Klärbeckens bei Niederrad und der Schleuse bei Höchst a. M. - Abh. Senckenb. naturforsch. Ges., 15, 1-47. Frankfurt a. M.
- GIVULESCU, R. (1957): Flora pliocena de la Cornitel. - 149 S. Bucuresti.
- GIVULESCU, R. (1979): Paläobotanische Untersuchungen im Pflanzenfundort Chiuzbaia (Kreis Maramures-Rumänien). - Mem. Inst. Géol. Geoph., 28, 65-150. Bucarest.
- GIVULESCU, R. (1980): Einige Betrachtungen über die Flora des Fundortes E₁ im Pflanzenfundort Chiuzbaia (Rumänien). - Studii comunicarii Muzeaul Brukenthal, St. nat., 24, 41-52. Sibiu.
- GIVULESCU, R. (1982): Ein Nachtrag zur Kenntnis der fossilen Flora aus dem Pflanzenfundort Chiuzbaia (Fundort "F"). - D. S. Inst. geol. geofiz., 67/3 /1979-1980), Paleontologie, 131-139. Bucuresti.
- GIVULESCU, R. (1984a): Pathological elements on fossil leaves from Chiuzbaia (galls, mines and other insect traces). - Dari de Seama, 3. Paleont., 68(1981), 123-133. Bucuresti.
- GIVULESCU, R. (1984b): Die fossile Flora des Fundortes Chiuzbaia "H" (Kreis Maramures, Rumänien). - Dari de Seama Sedint., 3. Paleont., 69(1982), 69-93. Bucuresti.
- GIVULESCU, R. (1988): Short note on the fossil flora of the Late Miocene at Chiuzbaia, Maramures country, Romania. - Revue Paleobiol., 7(1), 99-107. Geneve.

- GIVULESCU, R. (1993): La révision de quelques flores du Miocène de la Transylvanie. - *Studia Univ. Babes-Bolyai, Geologia*, 38(2), 19-25. Cluj.
- GIVULESCU, R. & GHIURCA, V. (1969): Flora pliocena de la Chiuzbaia (Maramures) cu un studiu geologic introductiv. Die pliozäne Flora von Chiuzbaia (Maramures). - *Memorii Com. St. Geol. Bucuresti*, 10, 1-81. Bucuresti.
- GIVULESCU, R. & OLOS, E. (1973): Einige neue Taxa für den Fundort Chiuzbaia F. - *Mem. Inst. geol.*, 19, 35-46. Bucarest.
- GIVULESCU, R. & TICLEANU, N. (1978): Neue und interessante Pflanzen aus dem Fundort Chiuzbaia (Maramures). - *Studii si comunicari - St. nat. Muzeul Brukenthal*, 22, 43-51. Sibiu.
- GODET, J. D. (1987): Bäume und Sträucher. - 1-216. Arboris Verl., Hinterkappeln-Bern.
- GOEPPERT, H. R. (1852): Beiträge zur Tertiärflora Schlesiens. - *Palaeontographica*, 2, 260-282. Cassel.
- GOEPPERT, H. R. (1855): Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. - Heynsche Buchh. (E. Remer), Görlitz - Königsberg.
- GOTTWALD, H. (1981): Anatomische Untersuchungen an pliozänen Hölzern aus Willershausen. *Palaeontographica*, Abt. B, 179, 138-151. Stuttgart.
- GRANGEON, P. (1958): Contribution a l'étude de la paléontologie végétale du Massif du Coiron. - Université de Clermont - Fac. des Science, No l'ordre, 16, Sér. E, 1-299. Clermont-Ferrand.
- GREBE, H. (1955): Die Mikro- und Megaflora der pliozänen Ton- und Tongyttjaline in den Kieseloolithschichten vom Swisterberg (Weilerswist/Blatt Sechtem) und die Altersstellung der Ablagerung im Tertiär der Niederrheinischen Bucht. - *Geol. Jb.*, 70, 535-573. Hannover.
- GREGOR, H. J. (1979): Neue Ergebnisse zur Florengeschichte und Ökologie der Oberen Süßwasser-Molasse Bayern. - *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 37, 36-47. Frankfurt a. M.
- GREGOR, H. J. (1984): Subtropische Elemente im europäischen Tertiär (Onagraceae, Rutaceae, Vitaceae, Theaceae, Elaeagnaceae). - *Documenta naturae*, 16, 1-37. München.
- GREGOR, H. J. (1986): Die Früchte und Samen aus der Oberen Süßwassermolasse von Achldorf (Vilsbiburg, Niederbayern). - *Documenta naturae*, 30, 49-59. München.
- GREGOR, H. J. (1989): Versuch eines neuen Klima-Modells für die Zeit der Oberen Meeres- und Süßwasser-Molasse in Bayern. - *Documenta naturae*, 46, 34-47. München.
- GREGOR, H. J. & BURGH, J. v.d. (1976): Ein Lebensbild der Schwandorfer Braunkohlenvegetation. - *Bayer. Braunkohlen Bergbau*, 100, 15-16. Schwandorf.
- GREGOR, H. J., HOTTENROTT, M., KNOBLOCH, E. & PLANDEROVA, E. (1989): Neue mega- und mikroflorische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns. - *Geologica bavar.*, 94, 281-369. München.
- GREGOR, H., KNOBLOCH, E., SCHÖTZ, M. & UNGER, H.-J. (1992): Geisenhausen - eine neue Blattfundstelle aus der oberen Süßwassermolasse Bayerns. - *Documenta nat.*, 76, 10-19. München.
- GREUTER, W. (ed.) (1994): International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code). Adopted by the Fifteenth International Congress, Yokohama, August-September 1993. - *Regnum Vegetabile*, 131, 1-389. Koeltz Scientific Books, Königstein.

- GÜNTHER, TH. & GREGOR, H. J. (1989): Computeranalyse neogener Frucht- und Samenfloren Europas. Band 1: Fundorte und deren Florenlisten. - Documenta nat., 50(1), 1-180. München.
- HABLY, L. & KVACEK, Z. (1997): Early Pliocene plant megafossils from the volcanic area in West Hungary. - Studia naturalia, 10, 5-151. Budapest.
- HABLY, L. & SZAKALY, M. (1989): The Catalogue of Leaf-Fossil types preserved in Hungary. - Studia biologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 22, 1-252. Akademia Kiado. Budapest.
- HANTKE, R. (1954): Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg (Schienenberg, Süd-Baden). - Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 80(2), 31-118. Zürich.
- HEER, O. (1856): Die tertiäre Flora der Schweiz, II. - J. Wurster-Comp. Winterthur. 118 S.
- HEER, O. (1859): Die tertiäre Flora der Schweiz, III. - J. Wurster-Comp. Winterthur. 378 S.
- HEER, O. (1868): Die fossile Flora der Polarländer enthaltend die in Nordgrönland, auf Melville-Inseln, im Banksland, am Mackenzie, in Island und in Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. - Flora fossilis arctica, 1, 1-192. Zürich.
- HOLLICK, A. (1936): The tertiary floras of Alaska. - US Geol. Surv. Profess. Pap., 182, 1-185. Washington.
- HOLZER, J. (1984): Pflanzenfossilien aus der Oberen Süsswassermolasse von Illertissen (Bayern). - Heimatl. Schriftnr. Landkr. Günzburg, 2 (August-Wetzler-Gedenkband), 54-55. Günzburg.
- HUMMEL, A. (1983): The Pliocene leaf flora from Ruszow near Zary in Lower Silesia, SW Poland. - Prace Muz. Ziemi, 36, 9-104, Warszawa.
- HUMMEL, A. (1991a): Revision of the oldest original specimens of *Betula prisca* Ettingshausen. - Acta Palaeobot., 31 (1,2), 63-71. Kraków.
- HUMMEL, A. (1991b): The Pliocene leaf flora from Ruszow near Zary in Lower Silesia, South-West Poland. Part II (Betulaceae). - Acta Paleobot., 31, 1,2, 73-151. Krakow.
- HURNIK, S. & KNOBLOCH, E. (1966): Einige Ergebnisse paläontologischer und stratigraphischer Untersuchungen im Tertiär Böhmens. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol., 11, 17-161. Dresden.
- HURYCH, V. & MIKULAS, E. (1973): Sadovnicka dendrologie. - 1-409. Statni zemedelske nakl. Praha.
- HUZIOKA, K. (1964): The Aniai flora of Akita prefecture, and the Aniai-type floras in Honshu, Japan. - Journal Mining Coll. Akita Univ., Ser. A, 3(4), 1-105. Akita.
- ILJINSKAJA, I. A. (1964): Tortonskaja flora Svosovice. - Paleobotanika, 5, 115-144. Moskva.
- ILJINSKAJA, I. A. (1968): Neogenovye flory Zakarpatskoj oblasti USSR. - Izd. Nauka. Leningrad.
- JÄHNICHEN, H., MAI, D. H. & WALTHER, H. (1979): Blätter und Früchte von *Cercidiphyllum* Sieb. et Zucc. im mitteleuropäischen Tertiär. - Schriftenr. geol. Wiss., 16, 357-399. Berlin.
- JUNG, W. (1963): Blatt- und Fruchtreste aus der oberen Süsswassermolasse von Massenhausen, Kreis Freising (Oberbayern). - Palaeontographica, Abt. B, 112, 119-166. Stuttgart.
- KELBER, K. P. (1988): Exkursionspunkt: Sandgrube Wollbach bei Bad Neustadt - Die Taphoflora von Wollbach. - Führer zur Exk. C, Rhön u. Vorländer, DEUQUA, 24. Tg., 20-24. Hannover.
- KILPPER, K. (1959): Eine Pliozänflora aus den Kieseloolithschichten von Frimmersdorf. - Fortschr. Geol. Rheinl. Westph., 4, 55-68. Krefeld.

- KIRCHHEIMER, F. (1939a): Vitaceae. - Fossilium Catalogus, 24 S. Gravenhage.
- KIRCHHEIMER, F. (1939b): Rhamnales I: Vitaceae. - Fossilium Catalogus II: Plantae, 1-153. Verl. G. Feller. Neubrandenburg.
- KIRCHHEIMER, F. (1942a): Rosaceae. - Fossilium Catalogus II: Plantae, 1-259. Verl. G. Feller. Neubrandenburg.
- KIRCHHEIMER, F. (1942b): Zur Kenntnis Alttertiärflora von Wiesa (Sachsen). - Planta, 32, 418-446. Berlin.
- KIRCHHEIMER, F. (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. - 783 S. VEB W. Knapp Verl. Halle/Saale.
- KLÄHN, N. (1932): Mastodon arvernensis aus dem Mittelplozän von Willershausen und die Bedeutung des Vorkommens für Plozänfragen. - Neues Jb. Mineral, Beil.-Bd., Abt. B, 68, 149-178. Stuttgart.
- KNAPP, R. (1965): Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika. - In: Vegetationsmonographien der einzelnen Grossräume I, 373 S. Jena.
- KNOBLOCH, E. (1961): Die oberoligozäne Flora des Pirskenberges bei Sluknov in Nord-Böhmen. - Sbor. Ustr. Ust. geol., odd. paleont., 26, 241-315. Praha.
- KNOBLOCH, E. (1964): Haben Cinnamomum scheuchzeri Heer und Cinnamomum polymorphum (Al. Braun) Heer nomenklatorisch richtige Namen? - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 10, 597-603. Stuttgart.
- KNOBLOCH, E. (1968): Bemerkungen zur Nomenklatur tertiärer Pflanzenreste. - Acta Musei Nat. Pragae, 24, 3, 121-152. Praha.
- KNOBLOCH, E. (1969): Tertiäre Floren von Mähren. - 201 S., Moravske muzeum a Muzejni spol. Brno.
- KNOBLOCH, E. (1971a): Berichtigungen zur miozänen Flora der Rhön mit Bemerkungen zur Altersstellung. - Mitt. Bayer. St.-Samml. Paläont. hist. Geol., 11, 251-262. München.
- KNOBLOCH, E. (1971b): Die tertiäre Flora von Seussen und Pilgramsreuth in Nordbayern. - Erlanger Geol. Abh., 87, 1-26. Erlangen.
- KNOBLOCH, E. (1976): Samen und Früchte aus dem Pannon des Wiener Beckens. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1976(2), 73-82. Stuttgart.
- KNOBLOCH, E. (1980): Die jungtertiäre Flora des slowakischen Teils des Orava-Beckens. - Zapad. Karpaty, Ser. Paleont., 5, 95-126. Bratislava.
- KNOBLOCH, E. (1981): Neue paläobotanische Untersuchungen im Pannon und Pont des mährischen Teils des Wiener Beckens. - Acta Mus. Nat. (Praha), R. B, 37, 205-227. Praha.
- KNOBLOCH, E. (1986a): Die Flora aus der Oberen Süßwassermolasse von Achldorf bei Vilsbiburg (Niederbayern). - Documenta nat., 30, 14-48. München.
- KNOBLOCH, E. (1986b): Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary periods (facts, problems and tasks). - Lecture Notes in Earth Sciences, 8, 371-373. Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.
- KNOBLOCH, E. (1987): Paleobotanické doklady ke starší pliocenní-pleistocenní úloženině mezi Mohelnicí a Kromerizí. Paleobotanic evidence on the age of the Plio-Pleistocene deposits between Mohelnice and Kromeriz. - Vest. Ustr. Ust. geol., 62, 1, 25-34. Praha.
- KNOBLOCH, E. (1988a): Neue Ergebnisse zur Flora aus der Oberen Süßwassermolasse von Auenham bei Ampfing (Krs. Mühldorf a. Inn). - Documenta nat., 42, 2-27. München.

- KNOBLOCH, E. (1988b): Pflanzenfossilien aus dem europäischen Tertiär. Fagaceae, III. Teil. - Fossilien, 5, 3, 133-137. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1989a): Paläobotanische Charakteristik der jüngstpliozänen Ablagerungen zwischen Litovel und Kromeriz (Mähren). - Sbor. geol. Ved, Antropozoikum, 19, 153-208. Praha.
- KNOBLOCH, E. (1989b): Willershausen. Geologie und Fauna. - Fossilien 6, 5, 222-226. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1989c): Pflanzenfossilien aus dem europäischen Tertiär. Ulmaceae. - Fossilien, 6, 276-279. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1989d): Willershausen und Dr. Adolf Straus. - Fossilien, 6(2), 84-87. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1990a): Willershausen, 3. Teil. Die Flora. - Fossilien, 7, 3, 216-222. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1990b): Willershausen, 3. Teil. Die Flora (2). - Fossilien, 7, 6, 268-273. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1990c): Dicotyledonous leaves from the Pliocene of Willershausen, West Germany. - Proc. Symp. Paleofl. Paleocl. Changes Cret. Tert., 265-268. Geol. Surv. Publ. Prague.
- KNOBLOCH, E. (1992): Charakteristik und gegenseitige Beziehungen einiger Floren aus dem Obergliozän und Pliozän von Europa. - Documenta nat., 70, 6-29. München.
- KNOBLOCH, E. (1993): Die Pflanzengesellschaften der Braunkohle. - Fossilien, 10, 6, 357-368. Korb.
- KNOBLOCH, E. (1994): Einige neue Erkenntnisse zur oligozänen Flora von Bechlejovice bei Decin. - Vest. Ces. geol. Ust., 63, 3, 63-69. Praha.
- KNOBLOCH, E., KONZALOVA, M. & KVACEK, Z. (1996): Die obereozäne Flora der Stare Sedlo - Schichtenfolge in Böhmen (Mitteleuropa). - Rozpravy Ces. geol. Ust., 43, 1-260. Praha.
- KNOBLOCH, E. & KVACEK, Z. (1965): Bytneriophyllum tiliaefolium (Al. Braun) Knobloch et Kvacek in den tertiären Floren der Nordhalbkugel. - Sbor. geol. Ved, Paleont., 5, 123-166. Praha.
- KNOBLOCH, E. & KVACEK, Z. (1976): Miozäne Blätterfloren vom Westrand der Böhmisches Masse. - Rozpr. Ustr. Ust. geol., 42, 1-130. Praha.
- KNOBLOCH, E., KVACEK, Z. & GREGOR, H. J. (1992): Neue Pflanzenfossilien aus dem Niederrheinischen Tertiär VII. Pliozäne Blätter und Früchte aus dem Tagebau Hambach. - Documenta nat., 70, 36-53. München.
- KNOBLOCH, E. & VELITZELOS, E. (1986): Die obermiozäne Flora von Prosilion bei Kozani (Süd. Mazedonien, Griechenland). - Documenta nat., 29, 29-33. München.
- KNOBLOCH, E. & VELITZELOS, E. (1987): New leaf floras in the Greece. - Vest. Ustr. Ust. geol., 62, 3, 157-164. Praha.
- KOLAKOVSKY, A. A. (1952): Pliocenovaja flora Suchumi. - Trudy suchumskogo botan. sada, 7, 83-151. Suchumi.
- KOLAKOVSKY, A. A. (1954): Pliocenovaja flora Meore-Atara. - Trudy Such. bot. sada, 8, 209-302. Suchumi.
- KOLAKOVSKY, A. A. (1956a): Pliocenovaja flora Meore-Atara. - Trudy suchumsk. bot. sada, 8. Suchumi.

- KOLAKOVSKY, A. A. (1956b): Pliocenovaja flora Duaba. - Trudy suchumsk. bot. sada, 9, 213-309. Suchumi.
- KOLAKOVSKY, A. A. (1957): Pervoe dopolnenie k kodorskoj pliocenovoj flore. - Trudy suchumsk. bot. sada, 11, 311-397. Suchumi.
- KOLAKOVSKY, A. A. (1964): Pliocenovaja flora Kodora. - Suchumskij bot. sad, monografii, 1, 1-209. Suchumi.
- KORNILOVA, V. S. (1960): Niznemiocenovaja flora Kusuka. - 112 p. Izd. Akad. nauk Kaz. SSR. Alma Ata.
- KOTLABA, F. (1961): Taxonomicko-nomenklatoricke poznamky k fosilni Comptonia difformis (Sternb.) Berry a recentní Comptonia asplenifolia (L.) Aiton. - Preslia, 33, 130-140. Praha.
- KOVACS, E. (1957): Comparative studies on the Sarmatian flora and oecology of Banhorvati and other localities. - Földt. Közl., 87, 4, 425-446. Budapest.
- KOVAR, J. & GREGOR, H. J. (1984): Eine neue oberpliozäne Trapa-Art aus den Willershausener Seeablagerungen (Niedersachsen, BRD). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, 86, A, 63-70. Wien.
- KOVAR-EDER, J. (1988): Obermiozäne (Pannone) Floren aus der Molassezone Österreichs (Ihre Beziehungen zum Wiener Becken, weiteren Pannonischen Raum und nördlichen Mediterraan). - Beitr. Paläont. Österr., 14, 19-121. Wien.
- KOVATS, J. (1856): Fossile Flora von Erdöbénye. - Arb. Geol. Ges. Ungarn, 1, 1-37. Pesth.
- KRAMER, K. (1974): Fossile Pflanzen aus der Braunkohlenzeit. Die obermiozäne Flora des unteren Fischbachtone im Tagebau Frechen bei Köln. - Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 67, 199-233. Dortmund.
- KRASAN, F. (1894): Die Pliocänbuche der Auvergne. - Denkschr. Akad. Wiss., math.-nat. Cl., 61, 45-48. Wien.
- KRÄUSEL, R. (1919): Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. - Jb. preuß. geol. Landesanst., 38, 1917, II, 1/2, 1-238. Berlin.
- KRÄUSEL, R. (1920a): Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens I. - Jb. preuß. geol. Landesanst., 39(3)I, 329-417. Berlin.
- KRÄUSEL, R. (1920b): Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. - Jb. preuß. geol. Landesanst., 38(II), 1-338. Berlin.
- KRÄUSEL, R. (1921): Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens. III. Über einige Originale Göpperts und neuere Funde. - Jb. preuß. geol. Landesanst., 40(3)I, 363-433. Berlin.
- KREEB, K. H. (1983): Vegetationskunde. - 331 S. Verl. E. Ulmer, Stuttgart.
- KRÜGER, F. J. (1979): Tongrube Willershausen, ein geologisches Naturdenkmal. - Aufschluss, 30, 389-408. Heidelberg.
- KRÜGER, F. J. (1988): Die Tongrube in Willershausen. - In: Weidert, W. K. (Herausgeber): Klassische Fundstellen der Paläontologie. Bd. 1: 21 Fundgebiete und Aufschlüsse in der Bundesrepublik Deutschland und Österreich, 177-187. Goldschneck-Verl. Korb.
- KRÜSSMANN, G. (1976): Handbuch der Laubgehölze. - 2. Aufl., Bd. 1, 486 S. Verl. P. Parey. Berlin u. Hamburg.
- KRÜSSMANN, G. (1977): Handbuch der Laubgehölze. - 2. Aufl. 2. Bd., 466 S., Verl. P. Parey. Berlin u. Hamburg.

- KRÜSSMANN, G. (1978): Handbuch der Laubgehölze. - 2. Aufl., 3. Bd., 496 S., Verl. P. Parey. Berlin u. Hamburg.
- KRYSHTOFOVICH, A. N. (1914): Poslednije nachodki ostatkov sarmatskoj i meoticeskoj flory na jube Rossiji. - Izv. Imp. Akad. Nauk, St. Petersburg, ser. 6, 8, 1-11. St. Petersburg.
- KRYSHTOFOVICH, A. N. et al. (1956): Oligocenovaja flora gory Ashutas v Kazachstane. - Paleobotanika, 1, 1-171. Moskva - Leningrad.
- KRYSHTOFOVICH, A. N. & BAIKOVSKAJA, T. N. (1951): Sarmatskie rastenija iz Amvrsievki v Donjeckom bassejne. - Sb.pamjati akd. A. D. Archangelskogo, 184-212. Moskva - Leningrad.
- KRYSHTOFOVICH, A. N. & BAIKOVSKAJA, T. N. (1965): Sarmatskaja flora Krynki. - Akad. Nauk SSSR - Bot. inst. im. V. L. Komarova, 1-134. Izd. "Nauka", Moskva - Leningrad.
- KUTUZKINA, E. F. (1965): Nachodka Epimedium (Berberidaceae) v sarmatskich otlozenijach Severnogo Kavkaza. - Botan. Z., 50(8), 1113-1115. Moskva - Leningrad.
- KVACEK, Z. (1993): The fossil history of *Craigia* (Tiliaceae) - a review. - Paläontolog. Ges., 63. Jahrestagung, Abstrakte, Känozoikum: Biostratigraphie. - Paläobotanik. S. 47. Prag.
- KVACEK, Z., BUZEK, C. & HOLY, F. (1982): Review of *Buxus* fossils and a new large-leaved species from the Miocene of Central Europe. - Rev. of Palaeobot. Palynol., 37, 361-392. Amsterdam.
- KVACEK, Z. & HOLY, F. (1974): *Alnus julianaeformis* (Sternberg, 1823) comb. n., a noteworthy Neogene alder. - Cas. Mineral. Geol., 19, 4, 367-372. Praha.
- KVACEK, J. & STRAKOVA, M. (1997): Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. - 1-201. National Museum, Prague.
- KVACEK, Z. & WALTHER, H. (1991): Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. IV. Teil. *Fagus* Linné. - Feddes Repert., 102, 7-8, 471-534. Berlin.
- KVACEK, Z. & WALTHER, H. (1995): The Oligocene volcanic flora of Suleč-Beránek near Ústí nad Labem, North Bohemia - a review. - Acta Mus. Nat. Pragae, B, Hist. Nat., 50 (1994), (1-4), 25-54. Praha.
- LANCUCKA-SRODONIOWA, M., WALTHER, H. & ZASTAWNIAK, E. (1981): A preliminary report on a new study of the Neogene flora from Sosnica near Wrocław in Lower Silesia, West Poland (Leaf and fruit-seed floras). - Acta palaeobot. 21(2), 101-114. Krakow.
- LASCH, W. (1857): Die Eichenformen der märkischen Wälder, hauptsächlich der um Driesen. - Bot. Ztg. 1857, S. 489.
- LAURENT, K. (1899): Flore des calcaires de Célas. - Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, 2 (1), 2, 1-151. Marseille.
- LAURENT, L. (1908): Flore plaisancienne des argiles cinéritique de Niac (Cantal). - Ann. Mus. Hist. natur. Marseille, 12, 88 S. Marseille.
- LAURENT, L. & MARTY, P. (1904-1905): Flore pliocène des Cinérites du Pas-de-la-Mouguet et de Saint-Vincent-la-Sabie (Cantal). - Ann. Mus. Hist. natur. Marseille, Géol., 9 (1. Teil), 1-70; 4 (2. Teil), 70-313. Marseille.
- LAURENT, L. & MARTY, P. (1908): Flore plaisancienne des argiles cinéritiques de Niac (Cantal). - Ann. Mus. Hist. natur. Marseille, Géol., 12, 1-88. Marseille.

- LAURENT, L. & MARTY, P. (1923): Flore foliaire pliocène des argiles de Reuver et des gisements synchroniques voisins (Limbourg hollandais). - Meded. Rijks. geol. Dienst, sér. B, 1, 1-80. Leiden.
- LIDTH de JEUDE, B. van & BURGH, J. van der (1989): A Pliocene flora from Hambach. - Stuifmail, 7(1-2), 69-82. Utrecht.
- LUDWIG, R. (1859-1861): Fossile Pflanzen aus der ältesten Abteilung der Rheinisch-Wetterauer Tertiärformation. - Palaeontographica, 8, 39-154. Cassel.
- MAI, D. H. (1964): Die Mastixiodeen-Floren im Tertiär der Oberlausitz. - Paläont. Abh., B, 2, 1-192. Berlin.
- MAI, D. H. (1976): *Dendrobenthamia tegeliensis* nov. sp. - ein neues ostasiatisches Florenelement im Altquartär Eurasiens. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 25, 113-123. Dresden.
- MAI, D. H. (1981): Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. - Flora, 171, 525-583. Berlin.
- MAI, D. H. (1983): Die fossile Pflanzenwelt des interglazialen Travertins von Bilzingsleben (Kreis Artern, Thüringen). - In: Bilzingsleben. II. Berlin. Dt. Verl. Wiss., 45-129. Berlin.
- MAI, D. H. (1989): Die fossile Flora Blättertons von Wischgrund und anderer gleichaltriger Fundstellen der Klettwitzer Hochfläche, Teil II. - Natur. u. Landschaft Bez. Cottbus, 11, 3-44. Cottbus.
- MAI, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. - 691 S., Verl. G. Fischer. Jena, Stuttgart, New York.
- 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. Leipzig.
- MAI, D. H. & WALTHER, H. (1983): Die fossilen Floren des Weisselster-Beckens und seiner Randgebiete. - Hall. Jb. f. Geowiss. 8, 59-74. Gotha.
- MAI, D. H. & WALTHER, H. (1988): Die pliozänen Floren von Thüringen, Deutsche Demokratische Republik. - Quartärpaläontologie, 7, 55-297. Jena.
- MAI, D. H. & WALTHER, H. (1991): Die oligozänen und untermiozänen Floren NW-Sachsens und des Bitterfelder Raumes. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. zu Dresden, 38, 1-230. Dresden.
- MALZ, H. (1973): Schlüsse und Trugschlüsse bei der ökologischen Betrachtung von Fossilien. - Natur und Museum, 103, 337-343. Frankfurt a. M.
- MASSALONGO, A. (1853): Descrizione di alcune piante fossili terziarie dell' Italia meridionale. - N. Ann. ser. III, 8. Bologna.
- MASSALONGO, A. & SCARABELLI, G. (1859): Studii sulla flora fossile e geologia stratigrafica del Senigallise. - 504 S. Imola.
- MÄDLER, K. (1939): Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. - Abh. Senckenberg. naturforsch. Gesell., 446, 1-202. Frankfurt am Main.
- McIVER, E. E. & BASINGER, J. F. (1993): Flora of the Ravenscrag Formation (Paleocene), Southwestern Saskatchewan, Canada. - Palaeontographica, 10, 1-167. Toronto.

- MEISCHNER, D. (1994): Die ehemalige Tongrube Willershausen, ein Naturdenkmal von weltweiter Bedeutung. In: JÄCKEL, H., DIESNER, R. & HILLEBRECHT, W.: Willershausen am Harz - Umrisse einer Dorfgeschichte, Festschrift anlässlich der Feierlichkeiten des Jahres 1994 zur ersten urkundlichen Erwähnung Willershausens vor 700 Jahren. S. 9-30. Willershausen.
- MEISCHNER, D. & PAUL, J. (1977): Willershausen, discussed clay pit. Reconstruction of a meiomictic Pliocene pond environment from its sediments and fossils. In: 3. Intern. Symposium on Environmental Biochemistry, West Germany. - Field Guide Harz Mountains, 6-12.
- MEISCHNER, D. & PAUL, J. (1982): Die pliozäne Fossilfundstätte Naturdenkmal Tongrube Willershausen. Courier Forschungsinst. - Senckenberg, 56, 147-152. Frankfurt a. M.
- MENICKIJ, JU. L. (1984): Duby Azij (Die Eichen Asiens). In Russisch. - Verl. Nauka, 315 S. Leningrad.
- MENZEL, P. (1906): Über die Flora der Senftenberger Braunkohlenablagerungen. - Abh. Kön. preuss. geol. Landesanst., N. F., 46, 1-176. Berlin.
- MENZEL, P., GOTHAN, W. & SAPPER, J. (1933): Neues zur Tertiärflora der Niederlausitz. - Arb. Inst. Paläobot. Petrogr. Brennsteine, 3, 1, 1-44. Berlin.
- MOHR, B. A. R. (1986): Die Mikroflora der oberpliozänen Tone von Willershausen (Kreis Nörtheim, Niedersachsen). - Palaeontographica, Abt. B, 133-156. Stuttgart.
- MÜLLER-STOLL, W. R. (1954): Erlen- und Eschenholz aus dem Oberpliozän von Willershausen. - Geologie, 3, 5, 502-525. Berlin.
- MUNDLOS, R. (1976): Wunderwelt im Stein. Fossilfunde - Zeugen der Urzeit. - 280 S., Prisma Verl. Gütersloh.
- NAGEL (NAGALHARD) K. (1916): Betulaceae. - Foss. Cat., II, 8, 1-177. Berlin.
- NATHORST, A. G. (1888): Zur fossilen Flora Japans. - Paläontolog. Abh., 4, 197-250. Berlin.
- NEMEJC, F. (1967): Palaeofloristical Studies in the Neogene of Slovakia. - Acta Musei Nat. Praeae, B, 23(1), 1-32. Praha.
- NEMEJC, F. (1975): Paleobotanika IV. - Academia, 1-560. Praha.
- NEMEJC, F. & KNOBLOCH, E. (1973): Die Makroflora der Salgótarjaner Schichtengruppe (Die Flora aus Lipovany). - In: Chronostratigr. u. Neostatotypen, 3, M₂, Ottnangien, 694-759. Bratislava.
- OZAKI, K. (1991): Late Miocene and Pliocene Floras in Central Honshu, Japan. - Bull. Kanagawa Prefectural Mus., N. S., Spec. Issue, 1-244. Yokohama.
- PACLT, J. (1965): Über miozäne Pflanzenreste aus dem Oberarvaer Becken in der nördlichen Slowakei. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1965, 351-357. Stuttgart.
- PALAMEREV, E. (1970): Fossile Floren aus drei Braunkohlenbecken in Südwestbulgarien.- Izv. Bot. Inst. Bulg. Akad. Nauk, Otd. Biol. Nauk, 20, 35-79. Sofia.
- PALAMAREV, E. H. & PETKOVA, A. S. (1987): Les Fossiles de Bulgarie, VIII. 1. La macroflore du Sarmatien. - 275 S.. Verl. Bulg. Akad. Wiss. Sofia.
- PETRESCU, I. - GIVULESCU, R. & BARBU, O. (1997): Macro- si microflora oligocena de la Cornesti-Aghires, Romania. - 215 pp. Editura Carpatica. Cluj-Napoca.
- PIMENOVA, N.V. (1954): Sarmatskaja flora Amvrosievki. - Trudy inst. Geol. nauk, ser. strat. i paleont., 8, 1-97. Kiev.

- POKORNY, A. (1864): Österreichs Holzpflanzen. - 524 S. Verl. K. K. Hof- u. Staatsdruckerei. Wien.
- POP, E. (1936): Die pliozäne Flora von Borsec. - Univ. Reg. Ferd. Cluj, Fac. de Stiinte, 1, 1-189. Cluj.
- PROCHAZKA, M. & BUZEK, C. (1975): Maple leaves from the Tertiary on North Bohemia. - Rozpr. Ustr. Ust. geol., 41, 1-88. Praha.
- RADDE, G. (1899): Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern von der unteren Wolga über den Manytsch-Scheider bis zur Scheitelfläche Hocharmeniens. - In: Vegetation der Erde III, 1-500. Leipzig.
- RAUNKIAER, C. (1934): Die life forms of plants and statistical plant geography. - XVI, 632 S. Oxford (Oxford University Press).- Nachgedruckt 1977: New York (Arno Press).
- REID, C. & REID, E. M. (1915): The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. - Meded. Rijk-sopspor. Delfstoffen, 6, 1-170. The Hague.
- REMANE, J. (1970): Zusammenfassung der bisherigen palökologischen Ergebnisse über das limnische Pliozän von Willershausen (Kreis Osterode/Harz). - Ber. Naturhist. Ges., 114, 49-59. Hannover.
- RÉROLLE, L. (1884-5): Études sur les végétaux fossiles de Cerdagne. - Rev. des Science nat., 4, 167-191, 252-298, 368-386. Montpellier-Paris.
- RIECHERS, A. (1958): Ein Streifzug durch die Oberpliozänflora von Willershausen. - Aufschluß 1958, 9, 3, 61-64. Heidelberg.
- ROIRON, P. (1979): Recherches sur les flores plio-quaternaires Méditerranéennes: La macroflore de Pichegu pres de Saint-Gilles (Gard). - 221 S. These. Acad. Montpellier, Univ. Sciences Techn. Languedoc.
- ROIRON, P. (1991): La microflore d'âge miocène supérieur des diatomites de Murat (Cantal, France). Implications paléoclimatiques. - Palaeontographica, Abt. B, 223, 169-203. Stuttgart.
- RÜFFLE, L. (1963): Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. - Paläont. Abh., 1, 3, 139-295. Berlin.
- RÜFFLE, L. (1976): Eozäne Floren des Geiseltales. Myricaceae, Leguminosae, Icacinaceae, Steruliaceae, Nymphaeaceae, Monocotyledones, Coniferae. - Abh. Zentr. Geol. Inst., 26, 337-438. Berlin.
- SAPORTA, G. de (1863): Études sur la végétation du Sud-est de la France a l'époque tertiaire. - Ann. Sci. nat. (Botanique), Ser. 4, 19, 1-124. Paris.
- SAPORTA, G. de (1865): La végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire. Deuxième partie. III. Flore d'Armissan et de Peyriac, dans le bassin de Narbonne (Aude). - Ann. Sci. Nat., Bot., 5 sér., 4, 5-264. Paris.
- SAPORTA, G. de (1868): Études sur la végétation du Sud-Est de la France. Flore des argile du bassin de Marseille. - Ann. Sc. Nat. 5 Sér., 9, 5-62. Paris.
- SAPORTA, G. de (1873): Sur les caractères propres à la végétation pliocène dans le Cantal. - Bull. Soc. géol. France, 3 sér. I, 1872/3. Paris.
- SAPORTA, G. de (1881): Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen. - 416 S. Braunschweig.
- SAPORTA, G. de (1884): Nouvelles observations sur la flore fossile de Mogi dans le Japon méridional. - Ann. Sci. natur. Bot., Sér. 6, 17, 73-106. Paris.

- SAPORTA, G. de (1888): Origine Paléontologie arbres cultivés ou utilisés par l'homme. - 360 S. Paris Librairie J.-B. Baillière et fils. Paris.
- SAPORTA, G. de (1892): Recherches sur la végétation du niveau aquitanie de Manosque. - Mém. Soc. géol. France, 9, 1-83. Paris.
- SAPORTA, G. de & MARION, A. F. (1876): Recherches sur les végétaux fossiles de Meximieux. - Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 1, 131-335. Lyon.
- SCHIMPER, W. Ph. (1870-72): Traité de Paléontologie végétale. - 2, 1-966. J. B. Baitlière et fils, Libr., Acad. Médecine. Paris.
- SCHLÜTER, T. (1987): Dr. Adolf Straus, 1904-1986. - Berl. geowiss. Abh. (A), 86, 145-149. Berlin.
- SCHMIDT, H. (1932): Biologie eines jungtertiären Teiches in Südhannover. I. Einführung. - Arch. Hydrobiol., 24, 429-430.
- SCHMIDT, H. (1939): Der vorzeitliche "Park" von Willershausen. - Mitt. Dt. Dendr. Ges., 52, 143-146. Dortmund.
- SCHNEIDER, C. K. (1906, 1912): Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. - Verl. G. Fischer Jena, 1, 1-1070. Jena.
- SCHWEIGERT, G. (1992): Die untermiozän Flora (Karpatum, MN 5) des Süßwasserkalks von Engelswies bei Messkirch (Baden - Württemberg). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 188, 1-55. Stuttgart.
- SCHWEIGERT, G. (1996): Erstnachweis von Tripterygium (Celastraceae) im Pliozän von Willershausen am Harz. - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 243, 7. Stuttgart.
- SPITZLBERGER, G. (1984): Eine urtümliche Lindenart der Tertiärzeit (*Tilia atavia* nov. spec.) von Goldern bei Landshut (Niederbayern). - Naturwiss. Zeitschr. f. Niederbayern, 30, 133-177. Landshut.
- STEFANOFF, B. & JORDANOFF, D. (1935): Studies upon the pliocene Flora of the Plain of Sofia (Bulgaria). - Sbornik na blg. Akademija naukit, 29, 3-150. Sofia.
- STEPHYRTZA, A. G. (1973): Novye vidy rodov Epimedium i Vitis iz miocena Moldav. - Paleont. Z., 1. Moskva.
- STEPHYRTZA, A. G. (1974): Rannesarmatskaja flora Bursuka. - Izd. Stiinca, 1-144. Kisinev.
- STERNBERG, K. M. (1821, 1825): Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. - Bd. 1, 2 (1821), 1-33. F. Fleischer, Leipzig. Bd. 4 (1825), 1-48. Ernst Brenck's Wittwe, Regensburg.
- STOJANOFF, N. & STEFANOFF, B. (1929): Beitrag zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia (Fossile Pflanzenreste aus den Ablagerungen bei Kurilo). - Zeitschrift. bulg. geol. Ges., 2, 3, 3-113. Sofia.
- STRAUS, A. (1930): Dicotyle Pflanzenreste aus dem Oberpliozän von Willershausen I. - Jb. Preuss. geol. Landesanst., 51, 1, 302-336. Berlin.
- STRAUS, A. (1935): Vorläufige Mitteilung über den Wald des Oberpliozäns von Willershausen (Westharz). - Mitt. D. Dendrolog. Ges., 47, 182-186. Dortmund.
- STRAUS, A. (1951): Ein fossiles Herbar. - Orion, 6, 574-577. Murnau.
- STRAUS, A. (1952): Beiträge zur Pliozänflora von Willershausen. III. Tallophyten, Kryptogamen, Gymnospermen. - Palaeontographica, Abt. B, 93, 1-44. Berlin.

- STRAUS, A. (1954): Beiträge zur Pliozänflora von Willershausen. IV. - *Palaeontographica*, Abt. B, 96, 1-11. Berlin.
- STRAUS, A. (1955-1956): Pilze und Coniferen aus dem Pliozän von Willershausen. - *Mitt. deutsch. dendrol. Ges.*, 59, 34-37. Darmstadt.
- STRAUS, A. (1956): Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen, Krs. Osterode (Harz) V. Die Gattungen *Castanea* und *Quercus*. - *Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berl., Kl. Chem. Geol. Biol.*, 4, 1-20. Berlin.
- STRAUS, A. (1962): Die Tongrube zu Willershausen. Ein geologisches Naturdenkmal. - *Heimatkalendar d. Kreises Osterode u. d. Südwestrandes d. Harzes*, 65-68. Osterode/Harz.
- STRAUS, A. (1967): Zur Paläontologie des Pliozäns von Willershausen. - *Ber. Naturhist. Ges.*, 111, 15-24. Hannover.
- STRAUS, A. (1969a): Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen (VII). Die Angiospermen-Früchte und Samen. - *Argumenta Palaeobotanica*, 3, 163-197. Münster.
- STRAUS, A. (1969b): Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen (VII). Die Gattung *Buxus*. - *Argumenta Palaeobot.*, 3, 57-64. Münster.
- STRAUS, A. (1977a): Gallen, Minen und andere Fraßspuren im Pliozän von Willershausen am Harz. - *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg*, 113, 41-80.
- STRAUS, A. (1977b): Ein Fund von *Comptonia* im Pliozän von Willershausen und die Problematik der *Comptonia*-Blätter. - *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 24, 87. Frankfurt a. M.
- STRAUS, A. (1978): Die botanische und zoologische Bedeutung des Pliozäns von Willershausen (Kr. Northeim). - *Northeimer Heimatbl.*, 43, 4, 122-135.
- STRAUS, A. (1979a): Voreiszeitliche Blattfunde vom südlichen Niedersachsen und der Versuch des Vergleiches mit heutigen Pflanzengesellschaften. - *Symposium Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften*, 23-32. Vaduz.
- STRAUS, A. (1979b): Paläontologische Ergebnisse der Grabungen im Pliozän von Willershausen (Kr. Northeim). - *Sitz.-Ber. Gesell. naturforsch. Freunde Berlin, N. F.*, 19, 22-35. Berlin.
- STRAUS, A. (1992): Die oberpliozäne Flora von Willershausen am Harz. Herausgegeben von V. Wilde, K.-H. Lengtat, und S. Ritzkowski. - *Ber. Naturhist. Gesell.*, 134, 7-115. Hannover.
- STRIEGLER, U. (1985): Die fossile Flora des Blättertons von Wischgrund. Teil I. - *Natur. u. Landschaft Bez. Cottbus*, 7, 3-35. Cottbus.
- STUR, D. (1867): Beiträge zur Kenntnis der Flora der Süßwasserquarze, der Congerien- und Cerithiensichten im Wiener und Ungarischen Becken. - *Jb. k. geol. Reichsanst.*, 17, 77-188. Wien.
- SZAFER, W. (1947): The Pliocene flora of Kroszowice in Poland. - *Rozpr. Wydz. mat.-przr. Polskiej Akad. Umiej.*, 72 B (2), 1-213. Krakow.
- SZAFER, W. (1952): The Family Eucommiaceae in the Tertiary of Europe. - *Kosmos, Ser. A*, 66, 1948, 1951, 378-409. Wroclaw.
- SZAFER, W. (1954): Pliocenska flora okolic Czerwonej i jej stosunek do plejstocenu. - *Prace Inst. Geol.*, 11, 1-122. Warszawa.
- SZAFER, W. (1961): Miocenska flora ze Starych Gliwic na Śląsku. - *Prace Inst. geol. (Warszawa)*, 33, 1-205. Warszawa.
- TAKHTAJAN, A. L. et al. (1974): *Iskopaemye cvetkovye rastenija SSSR*, 1, Magnoliaceae-Eucommiaceae. - 188 pp. Izd. Nauka. Leningrad.

- TAKHTAJAN, A. L. et al. (1982): Magnoliophyta fossilia URSS 2. Ulmaceae - Betulaceae. - 216 S., Verl. Nauka. Leningrad.
- TANAI, T. & SUZUKI, N. (1963): Miocene Floras of Southwestern Hokkaido, Japan. - In: Tertiary Floras of Japan. Collab. Assoc. Commem. 80th Anniv. Geol. Surv. Japan, S. 256. Tokyo.
- TOBLER, F. (1912): Die Gattung Hedera. Studium über Gestalt und Leben des Efeu, seine Arten und Geschichten. - Jena.
- TOBLER, F. (1927): Die Gartenformen der Gattung Hedera. - Mitt. Deutsch. Dendrolog. Gesell., 1-33.
- TRALAU, H. (1962): Die spätereitäre Fagus-Arten Europas. - Bot. Not., 115, 2, 147-176. Lund.
- TRALAU, H. (1963): Asiatic dicotyledonous affinities in the Cainozoic flora of Europa. - Kungl. Svensk. Vetensk. Handl., 4 ser., 9, 3, 1-87. Stockholm.
- UEMURA, K. (1988): Late Miocene Floras in Northeast Honshu, Japan. - National Science Museum, 1-197. Tokyo.
- UNGER, F. (1841-1847): Chloris protogaea. - Leipzig.
- UNGER, F. (1845): Synopsis plantarum fossilium. - 1-330. Lipsiae.
- UNGER, F. (1849): Blätterabdrücke aus dem Schwefelflöze von Swoszowice in Galicien. - Haiding. naturw. Abh., 3, 1, 121-128. Wien.
- UNGER, F. (1850a): Genera et species plantarum fossilium. - 1-627. Vindobonae.
- UNGER, F. (1850b): Die fossile Flora von Sotzka. - Denkschriften Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 2, 130-197. Wien.
- UNGER, F. (1850c): Blätterabdrücke aus dem Schwefelflötze von Swoszowice in Galizien. - Haiding. Naturwiss. Abh., Abt. I, 3, 121-8. Wien.
- UNGER, F. (1852): Iconographia plantarum fossilium. - Denkschriften Akad. Wiss., math.-naturwiss Kl., 4, 73-118. Wien.
- UNGER, F. (1854): Die fossile Flora von Gleichenberg. - Denkschriften Akad. Wiss., math.-naturwiss Kl., 7, 1-28. Wien.
- UNGER, F. (1860): Sylloge plantarum fossilium I. - Denkschr. Akad. Wiss., Math.-nat. Cl., 19, 1-48. Wien.
- UNGER, F. (1867): Die fossile Flora von Kumi auf der Insel Euboea. - Denkschriften Akad. Wiss., math.-naturwiss Kl., 27, 27-87. Wien.
- UNGER, F. (1869): Die fossile Flora von Radoboj in ihrer Gesamtheit und nach ihrem Verhältnisse zur Entwicklung der Vegetation der Tertiärzeit. - Denkschriften Akad. Wiss., math.-naturwiss Kl., 29, 126-170. Wien.
- UNGER, F. (1870): Die fossile Flora von Szanto. - Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., 30, 1-20. Wien.
- VASILIEV, V. & ZHILIN, S. G. (1968): On the legitimate name of the first of the described Tertiary species of the genus Comptonia (Myricaceae). - Taxon, 175, 557-558.
- VELENOVSKY, J. (1881): Die Flora aus dem ausgebrannten tertiären Letten von Vršovic bei Laun. - Abh. königl. Böhm., Ges. Wiss., VI. Folge, 11, 3-56. Prag.
- VELITZELOS, E. (1993): Neue paläofloristische Daten zu känophytischen Floren Griechenlands. - Documenta naturae, 78, 1-17. München.

- VELITZELOS, E. & KNOBLOCH, E. (1986): Die pliozäne Flora von Skoura bei Sparta auf dem Peloponnes (Griechenland). - *Documenta nat.*, 29, 21-28. München.
- VELITZELOS, E. & PETRESCU, I. (1981): Seltene pflanzliche Fossilien aus dem Braunkohlenbecken von Veroga. - *Annales Geol. Hellen.*, 30(2), 767-777. Panepistimiopolis.
- VETVICKA, V., MATOUSOVA, V. & MASEK, J. (1985): Bäume und Sträucher. - 308 S. Artia Praha.
- VINKEN, R. (1967): Kurzer Überblick über die Geologie der Umgebung von Willershausen. - *Ber. Naturhist. Gesell.*, 111, 5-14. Hannover.
- VIVIANI, V. (1833): Sur les restes de plantes fossiles trouvés dans les gypses tertiaires de Stradella près de Pavie. Letter de M. le Professeur Viviani a M. Pareto. - *Mém. Soc. géol. France*, 1, I, 129-134. Paris.
- WALLISER, O. (ed.) (1986): *Lecture Notes in Earth Sciences*. - Global Bio. Events, vol. 8. Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.
- WALTHER, H. (1964): Paläobotanische Untersuchungen im Tertiär von Seifhennersdorf. - *Jb. Staatl. Mus. Mineral. Geol.*, 1964, 1-131. Dresden.
- WALTHER, H. (1970): Die Gattung *Hedera* L. im Tertiär von Salzhausen. - *Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol.*, 16, 211-234. Dresden.
- WALTHER, H. (1972): Studien über tertiäre *Acer* Mitteleuropas. - *Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol.*, 19, 1-309. Dresden.
- WALTHER, H. (1994): Entwicklung der Fagaceae (Buchengewächse) im Tertiär Mitteleuropas. - *Ber. Naturforsch. Ges. Oberlausitz*, 3, 27-42. Görlitz.
- WALTHER, H. & ZASTAWNIAK, E. (1991): The Fagaceae from Sosnica and Malczyce (near Wrocław, Poland) - revision of the original material of Goeppert 1852 and 1855. - *Acta Palaeobot.*, 31(1,2), 153-199. Krakow.
- WANG CHI-WU (1961): *The forrests of China*. - Cabot. Found. Publ. 5.
- WEBB, J. J. (1959): A physiognomic classification of Australian rain forests. - *J. Ecol.*, 47, 551-570.
- WEBER, O. (1852): Die Tertiärflora der niederrheinischen Braunkohlenformation. - *Palaeontographica*, 2, 117-236, Cassel.
- WEGELE, H. (1914): *Stratigraphie und Tektonik der tertiären Ablagerungen von Oldenrode-Düderode-Willershausen*. Inaug. - Diss. Göttingen.
- WEIDERT, W. K. (1988): *Klassische Fundstellen der Paläontologie I*. - Goldschneck Verl., 1-208. Korb.
- WEYLAND, H. (1934): Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Tertiärflora. I. Floren aus den Kieseloolith- und Braunkohlenschichten der niederrheinischen Bucht. - *Abh. Kön. Preuss. geol. Landesanst., N. F.*, 161, 5-122. Berlin.
- WILDE, V. (1992): Abbildungen ausgewählter Pflanzenfossilien aus dem Pliozän von Willershausen. - *Ber. Naturhist. Ges. Hannover*, 134, 93-115. Hannover.
- WILDE, W. & LENGTAT, K. H. (1992): Kommentierte Bibliographie zum Pliozän von Willershausen. - *Ber. Naturhist. Ges. Hannover*, 134, 75-92. Hannover.
- WILDE, V., LENGTAT, K. H. & RITZKOWSKI, S. (1992): siehe STRAUS, A. (1992).

- ZASTAWNIAK, E. (1972): Pliocene leaf flora from Domanski wierch near Czarny Dunajec (Western Carpathians, Poland). - *Acta Paleobot.*, 13, 1, 1-73. Kraków.
- ZETTER, R. (1984): Morphologische Untersuchungen an Fagus- Blättern aus dem Neogen Österreichs. - *Beitr. Paläont. Österreich*, 11, 207-288. Wien.
- ZHILIN, S. G. (1967): Ulmaceae i Simaroubaceae pozднеoligocenovej flory Kin'jaka (severo-zapadnaja Karakalpakia). - *Bot. Zhurn.*, 52, 481-488. Moskva, Leningrad.

VII. Übersicht der Sammlungen aus Willershausen und der benützten Abkürzungen

1. Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen.

Abkürzung: IMGP. Damals (1989) zuständig: Dr. S. Ritzkowski, Dr. H. Jahnke.

In diesem Institut liegt der größte Teil der Straus'schen Sammlung. Das abgebildete Material aus der Sammlung in Göttingen wurde vom Autor fotografiert. Die von Straus benutzten Sammlungsnummern wurden durch neue ersetzt, wobei die älteren zur Kontrolle in Klammern erwähnt werden, z. B. IMGP 52-31215 (21290). Die erste Nummer ist die neue Nummer, die zweite Nummer ist die von Straus gebrauchte Nummer.

2. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

Der Grundstock der Sammlung bildet nach SCHWEIGERT (1996, S. 1) die Privatsammlung von Dr.h.c. R. Mundlos, die ursprünglich in Bad Friedrichshall aufbewahrt wurde und später einen definitiveren Aufbewahrungsort in Stuttgart erhielt. Ein Teil dieser Sammlung ist Gegenstand dieses Aufsatzes, während die später (1993) erworbene Sammlung E. Edinger nicht mehr in meine Untersuchungen einbezogen werden konnte.

Vereinzelte Stücke wurden bereits veröffentlicht (z. B. von MUNDLOS 1976 oder SCHWEIGERT 1996). Die Stücke sind mit einem "P" versehen. Abkürzung: Stuttgart (ST), Fotograf: Knobloch (K) und Herr Lumpe (L). Damals zuständig: Dr. M. Ulrichs.

3. Technische Universität Clausthal, Institut für Geologie und Paläontologie.

Das Sammlungsmaterial stammt von A. Straus (typische kleine Etiketten auf dem Stein geklebt mit den Straus'schen Nummern). Ein weiterer Teil wurde von Herrn Fuhrmann gesammelt. Die Sammlung wurde unter CZ (Clausthal-Zellerfeld) von mir in diesem Aufsatz erwähnt und die vom Fotografen G. Rose angeführten Stücke wurden unter B 1 bis B 35 inventarisiert. Für die Sammlungen war im Jahre 1990 Frau Dr. Elke Gröning zuständig.

4. Niedersächsisches Landesmuseum in Hannover.

Abkürzung: H. Damals (1990) zuständig: Frau Dipl.-Geol. A. Gervais und die Fotografin Frau Stamme.

5. Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Abteilung für Paläobotanik.

Damals zuständig: Priv.-Doz. Dr. Friedemann Schaarschmidt. Abkürzung: Frankfurt (F). Fotograf: Knobloch (K).

6. Bayerische Staatsammlung am Institut für Paläontologie und historische Geologie in München.

Abkürzung: Mü. Damals (1990) zuständig: Prof. Dr. Walter Jung. Fotograf: Herr Hoeck.

7. Privatsammlung Kelber in Gerbrunn bei Würzburg.

Fotograf: Klaus-Peter Kelber. Abkürzung: Slg. Kelber.

Wenn nicht anders erwähnt, sind die Fotografien im Maßstab 1:1 angefertigt. Nur bei den Fossilien aus Stuttgart beteiligten sich an der photographischen Wiedergabe die Herren Lumpe und Knobloch, wogegen bei den anderen Sammlungen nur die dort angegebenen Fotografen tätig waren. Aus diesem Grunde werden in der Sammlung aus Stuttgart die Autoren der Fotografien erwähnt.

Die Originale zu dieser Arbeit sind in den unter 1-7 weiter oben angegebenen Sammlungen deponiert.

VIII. Pliocene mesophytic forest from Willershausen in the Harz Mountains, Central Europe (Summary of the German text)

by ERWIN KNOBLOCH

(Submitted 10.7.1998, address of author see p.1)

The locality Willershausen near the town of Göttingen, Germany, is one of the most famous plant localities in the world. It became famous mainly as a consequence of the collecting activity of Dr. Adolf Straus (1904-1986). The flora was the subject of his thesis, which was published in 1930 (STRAUS 1930). He could not continue his study because he worked in the printing office of his father. Nevertheless, besides his official tasks in the printing office he published some picture postcards with objects from nature (for example, some mushrooms, flowers and last but not least, fossils). He published leaves of *Liriodendron*, some seeds and fruits, leaves of beech or *Parrotia*, a fossil frog and other objects. Many of the species from Willershausen have remained unpublished until now. The angiosperms have not been well studied. A preliminary survey was published during the 1930s (STRAUS 1930, 1935). After a break of 16 years (1936-1952) descriptions of ferns and gymnosperms, monocots and a study of *Quercus* and *Castanea* were published (STRAUS 1952, 1954 and 1956 respectively). Another 13 years later, papers appeared on some seeds and fruits (STRAUS 1969a; to be revised by H. J. Gregor) and on the genus *Buxus* (STRAUS 1969b).

My first contact with Willershausen was during the period 1961-1965 when I was writing my thesis. I studied the Pannonian flora of the Moravian part of the Vienna Basin for this work. At that time the Pannonian Stage was considered to be Pliocene in common with the Willershausen succession. Subsequently the Pannonian was considered to be equivalent to the uppermost part of the Miocene, but the Willershausen deposits were regarded as Pliocene. Nevertheless, some of the species in the Willershausen flora are known not only from the Upper Miocene but also from older stages.

The leaves of dicots, which comprise the greatest part of the fossil plant assemblage, remained unpublished. I was, therefore, very glad to become acquainted with the Straus collection in 1986. It is deposited at the Institute and Museum of Geology and Palaeontology in Göttingen, where most of his collection from the Willershausen locality is deposited. During 1989 and 1991 I was awarded grants from the Humboldt-Foundation in Bonn which enabled me to study fossil plant collections in Göttingen, Stuttgart, Clausthal-Zellerfeld, Frankfurt a. M., Hannover and München. I am pleased to acknowledge this financial help.

The described assemblage from the Pliocene of Willershausen is the richest Pliocene flora in Europe. There are 133 taxa, belonging to 31 families, 50 genera and to 76 species. 57 taxa were determined as cf. or aff. (by genera) and some were mentioned as *Dicotylophyllum* sp. 1-12.

Dr. Straus used names of recent plant species, and he implied close connections with living species in Europe and abroad (*Colchis forests*). In one of his studies (STRAUS 1978) he supposed that 38 % of the Willershausen species may be found living today in the Harz Mountains in Germany, and 8.5 % are relatives of species of Central European plants. With these conclusions I do not agree.

Some fossil species are related to several living European species and therefore the climatic conditions are not unambiguous.

The following species are very closely related to the modern species. Nevertheless there are some morphological distinctions which could reflect a different climatic regime. For these reasons and based on usage in the literature, the species are given the name "*fossilis*". These are: *Corylus avelana* L. *fossilis*, *Cerasus avium* (L.) Moench. *fossilis*, *Acer* aff. *opalus* Miller *fossilis*, *Acer platanoides* L. *fossilis*, *Acer* aff. *pseudoplatanus* L. *fossilis* and *Hedera helix* L. *fossilis*.

A lack of agreement between many fossil specimens and those of modern species were followed by the determination of new fossil species: *Quercus praecastaneifolia* sp. n., *Quercus mohrae* sp. n., *Betula hummelae* sp. n., *Populus albaeformis* sp. n., *P. canescentoides* sp. n., *P. gregorii* sp. n., *P. willershausensis* sp. n., *Actinidia* (?) *pliocenica* sp. n., *Tilia saportae* sp. n., *Leguminosites strausii* sp. n., *Sorbus asariaefolia* sp. n., *Malus pliocenica* sp. n., *Crataegus meischneri* sp. n., *Aesculus*

velitzelosii sp. n., *Ampelopsis cordataeformis* sp. n., *Fraxinus pliocenica* sp. n., *Dicotylophyllum actinoides* sp. n., *D. crenatum* sp. n., *D. eucommiadeus* sp. n., *D. microcrenulatum* sp. n., *D. kvacekii* sp. n., *D. milenae* sp. n. and *D. pyriforme* sp. n.

Some of the species described previously have had to be referred to different genera: e. g. *Aristolochia pliocenica* (GIVULESCU et TICLEANU) comb. n. (formerly *Polygonum*), *Cedrela heliconia* (UNGER) comb. n. (formerly *Sapindus*) and *Sorbus* (?) *gabbrensis* (BERGER) comb. n. (formerly *Crataegus*).

It was necessary to broaden the morphological concept of *Liriodendron procaccinii* Unger.

In several species it proved necessary to recognize some distinct leaves as new subspecies. Such subspecies are as follows: *Quercus roburoides* GAUDIN with subspp. *roburoides* and *latifolia* subsp. n. and *Actinidia* (?) *pliocenica* sp. n. with the subspecies *pliocenica* and *orbicularia* subsp. n. The very abundant specimens of fossil beeches (the genus *Fagus*) are also characterized by a great variability. Many species have been described. It is impossible to choose a name (or names) for them (a survey is given in the German text). The variability of the species is such that their characters overlap. It is possible, for instance, to use the names *Fagus herthae* (UNGER 1850) ILJINSKAJA (1964) or *Fagus gussonii* MASSALONGO, 1859 for the fossil beeches in Willershausen. On the other hand the French Pliocene beeches described by SAPORTA (1864) as *Fagus pliocenica* contain several leaves that are identical to some specimens from Willershausen (see pl. 41, fig. 9), yet there are some different specimens which cast doubt on this determination. It was decided to deal with this problem as follows. The Willershausen beeches are referred to *Fagus pliocenica* SAPORTA, but because there are some differences between the German and French specimens, they are placed in a new subspecies, *willershausensis*. Using some new names (= n. sp.) described by KVACEK & WALTHER (1991) based on anatomical features is not feasible from the nomenclatorial or taxonomical point of view.

The most abundant leaves in the Willershausen flora are representatives of the genera *Zelkova*, *Ulmus* and *Fagus*, along with species of oaks and poplars. However, the zelkovas, elms and beeches are each represented by only one or two species whereas, the oaks and poplars are represented by four or five species. In contrast to the oaks, numerous crosses are characteristic for the poplars. The five species of poplars may not reflect their true diversity because some are difficult to distinguish (see *Populus* div. spp.). More frequent are the following species: *Tilia* cf. *saviana* MASS., *Malus pulcherrima* GIVULESCU, *Acer integerrima* (VIVIANI) MASSALONGO, *Tilia saportae* sp. n., *Fraxinus pliocenica* sp. n., *Carpinus* aff. *grandis* UNG. emend. HEER, *Ampelopsis cordataeformis* sp. n., *Acer* aff. *pseudoplatanus* L. *fossilis*, *Betula hummelae* sp. n., *B. insignis* GAUDIN, *Carya minor* (SAPORTA et MARION) SAPORTA, *Carpinus cuspidens* (SAPORTA) KOLAKOVSKY, *Corylus* sp., *Liriodendron procaccinii* UNG., *Quercus mohrae* sp. n., *Rosa* sp. and *Buxus pliocenica* SAPORTA et MARION.

Besides the abundant species there are some that must be mentioned for other reasons. There are some leaves with entire margins that are referred to as cf. "*Magnolia*" sp. 1 and 2 and *Laurophyllum* sp. It is very probable that these are not representatives of subtropical or tropical elements, and that they do not represent palaeotropical elements. It is more likely that they are Arctotertiary leaves. Similar leaves with entire margins are common in modern temperate climatic regions of Europe. It is quite possible that some of the leaves belong to temperate species of *Magnolia*, *Syringa*, *Diospyros* and other taxa.

A further important genus is *Dombeyopsis* UNGER, which is known also from several localities in Northern Bohemia e.g. Vršovice near Louny (VELENOVSKY 1881), and Kunderatice near Litomerice (ENGELHARDT 1885). These leaves may be compared with the recent genera *Paulownia* SIEBOLD et ZUCCARINI, *Catalpa* SCOPOLI, *Toona* ROEMER and *Alangium* LAM. *Dombeyopsis* has recently been placed in the family *Tiliaceae* on account of its associated fruit, *Craigia* KVACEK, BUZEK et MANCHESTER.

The climate inferred from the occurrence of the questionable "*Magnolia*" leaves could also be implied by the presence of the genera *Sassafras* TREW, *Epimedium* L., *Cercidiphyllum* S. et Z., *Parrotia* C. A. MEYER, *Celtis* L., and *Liquidambar* L.

The alders (*Alnus* GAERTNER) and birches (*Betula* LINNÉ) of the Willershausen flora are not diverse. The genus *Comptonia* is known from a single specimen of one species. It is interesting, that this rare fossil is incorporated into the coat of arms of the town of Willershausen.

Fossil leaves of the family Rosaceae are widespread. The genus *Sorbus* is represented by 4 species. *Sorbus* cf. *uzenensis* is known from several specimens from the Far East (FOTJANOVA 1988) and Japan. Some of the forms of *Malus pulcherrima* GIVULESCU are similar to several species of the genus. Some of the fossil species are similar to *Malus pulcherrima* GIVULESCU and to the genus *Rubus* L. The identification of some species of hawthorn is problematic. Recent systematic studies of the genus do not help the determination of fossil species. There are many species, both recent and fossil. It is not clear whether some leaves represent the genus *Amelanchier*. Some of them belong to the genus *Alnus*. It is very clear that *Cerasus avium* (L.) MOENCH is appropriately identified, but it is not clear if *Cerasus* was a predecessor of today's cherries.

Leaves with an entire margin in the Willershausen flora that are determined in Neogene floras as belonging to the genus *Cedrela* are clearly not a thermophilous element.

Eleven different forms of maples, showing the great diversity of this group, appear at the end of the Tertiary. The fossil leaves of *Aesculus* display the very typical compound leaves with some leaflets. Isolated and compound leaflets of this genus were found. The fossil *Hedera* is a typical liana which is sometimes no different from contemporary forms. Some of the leaves clearly originated from vegetative shoots, while others would appear to have belonged to flowering shoots. Instead of the lianas of wine in Willershausen was present the similar genus *Ampelopsis* with large teeth on its leaf margin. The genus *Fraxinus* is represented by two different species.

Besides the species named above in the Willershausen succession there are 19 other forms that deserve comment (see in the "Incertae sedis" at the end of systematic part). Six of them are described as new species (e.g. *Dicotylophyllum milenae* sp. n. etc.), while the less significant specimens were described as *Dicotylophyllum* sp. 1-12).

25 of the more abundant taxa from Willershausen could be referred to several leaf-size classes after RAUNKIAER (1934), as modified by WEBB (1959). The microphyllous class with 17 taxa prevails (max. size to 20.25 square cm), followed by the notophyllous (to 45 sq. cm; 12 taxa) and mesophyllous classes (to 182.25 sq. cm; 7 taxa). Several taxa belong to more than one size class; hence, the total number of forms is about 36.

It is possible to designate the Pliocene forest of Willershausen as a relatively poor complex in species of *Reuverian* assemblage (MAI & WALTHER 1988, MAI 1995). In contrast to another Pliocene floras, subtropical - tropical floristic elements are absent.

The deciduous Arctotertiary forest is divided into several components. The most important genera are: *Zelkova*, *Ulmus*, *Populus*, *Fagus*, *Quercus*, *Carpinus* and *Acer*. Less abundant are *Tilia*, *Fraxinus*, *Ampelopsis*, *Malus*, *Liriodendron*, *Sorbus* and *Crataegus*. In this type of deciduous forest extremely moisture-loving and hot (tropical) floristic elements are surely missing.

Following MÄDLER (1939) and SZAFER (1947, 1954, 1961), fossil floras have commonly been used to evaluate stratigraphic relationships. Unfortunately there are many difficulties in determining the relationships between the fossil and modern species. Almost all of the previous correlations between the fossil and contemporary plants are related here. Species as *Quercus roburoides* GAUDIN suggest relations with several modern species growing in different regions under various climatic and ecological conditions. Similar problems occur in most fossil species, e.g. *Acer tricuspidatum* BRONN with relations to some various areas. According to published phytogeographic data it is clear that the relations between the Willershausen fossils and the composition of modern floras is very important. A close taxonomic connection between, for example, *Populus willershausensis* sp. n. and the group *Populus tremula* of *Populus tremula fossilis* is assured. This fossil type has been

regarded as a European element; now it is considered to be a Holarctic or European - Asiatic element.

From the phytogeographical point of view, the following data are important with respect to the fossil species:

	species	%
Euro-Asiatic elements	25	44.5
Holarctic elements	16	28.4
North American elements	6	10.7
European elements	3	5.34
East Asiatic elements	3	5.34
extinct and uncertain elements	3	5.33
Total sum	56	

It is newly known that the Willershausen flora is different from Pannonian associations (noted earlier), which have recently been shown to be very much older (late Miocene) than previously supposed. Pannonian fossil floras include those from Laaerberg (BERGER 1955) and Moravska Nova Ves (KNOBLOCH 1969), which are regarded as probably equivalent to the floras of Upper (fresh-water) Molasse in Bavaria (Aubenham - KNOBLOCH 1988), the Inden Beds of the Rhine Embayment in Germany (BELZ & MOSBRUGGER 1994), Sosnica in Poland (GOEPPERT 1855), Domanienski Wierch (ZASTAWNIAK 1972) and Nove Ustie in the Orava Basin (KNOBLOCH 1988), and the Transcarpathian region near Uzhorod (ILJINSKAJA 1968).

The Pliocene flora of Willershausen differs from these Pannonian floras in containing the following species: *Daphnogene polymorpha* (BRAUN) Ettingshausen, *Platanus leucophylla* (UNGER) KNOBLOCH, *Fagus menzelii* KVACEK et WALTHER, *Quercus pseudocastanea* GOEPP., *Alnus ducalis* (GAUDIN) KNOBLOCH, *A. menzelii* RANIECKA-BOBROWSKA, *Byttneriophyllum tiliaefolium* (BRAUN) KNOBLOCH et KVACEK, *Populus balsamoides* GOEPPERT and some species, which occur in uppermost Miocene or Pannonian.

Several species in the Willershausen flora are present in Miocene floras, such as: *Cercidiphyllum crenatum* (UNGER) BROWN, *Liquidambar europaea* BRAUN, "*Parrotia*" *pristina* (ETTINGSHAUSEN) STUR, *Celtis trachytica* ETTINGSHAUSEN, *Ulmus carpinoides* GOEPPERT, *Zelkova zelkovifolia* (UNGER) BUZEK et KOTLABA, *Juglans acuminata* BRAUN, *Betula subpubescens* GOEPPERT, *Dombeyopsis lobata* UNGER, *Populus populina* (BRONGNIART) KNOBLOCH, *Salix varians* GOEPPERT, *Swida graeffii* (HEER) STEFYRTZA, *Aesculus* sp., *Acer sanctae-crucis* STUR and *Acer integerrimum* (VIVIANI) MASSALONGO.

Characteristic of the flora from Willershausen is a small number of species that are not relics from the Miocene, and which are similar to a specific type of vegetation growing today in the Iran - Caspian region. The species concerned are: *Fagus pliocenica* SAPORTA subsp. *willershausensis* subsp. n., the fossil oaks of the group *Quercus praeerucifolia* STRAUS, and *Qu. roburoides* GAUDIN, the leaves of *Zelkova* and *Populus* and representing drier habitats, *Quercus castaneifolia* sp. n., *Q. mohrae* sp. n., *Buxus pliocenica* SAP. et MAR., *Epimedium praeaspera* (ANDREÁNSZKY) GIVULESCU and several species of *Crataegus*. The drier assemblages also include some maples (e.g. *Acer* sp. 1 [= ex gr. *Acer* cf. *monspessulanum* UNG.], *Paliurus tiliaefolius* (UNGER) BUZEK, and fossil leaves of *Hedera helix* L. *fossilis*.

It is surprising that the very common late Tertiary species *Platanus leucophylla* (UNGER) KNOBLOCH (*P. aceroides* HEER) is missing from the Willershausen flora. Fossil willows are also very rare.

It has long been known (since WEGELE 1914) that the so-called "Upper sands" from Willershausen contain *Mastodon arvensis* CROIZ. et JOB. together with some molluscs, fishes and insects. Though KLÄHN (1932) regarded the fossiliferous strata as Middle Pliocene, the locality was referred to the Upper Pliocene.

At the locality Wollbach near Bad Neustadt (KELBER 1988) the Pliocene mammals *Anancus arvensis*, *Mastodon borsoni* and *Tapirus arvensis* are found along with a fossil flora, which displays relationships to the Pannonian flora of the Vienna Basin.

MAI (1995, p. 378) assigned the flora from Willershausen to the Villafranchium s. str. (MN 16, 17) with an absolute age of 3.2 and 2.5 million years.

On the basis of my research it is possible to claim that the flora from Willershausen does not contain Quaternary elements. The following species are characteristic of the flora:

Aristolochia pliocenica (GIVULESCU et TICLEANU) comb. n.

Liriodendron procaccinii UNGER emend. nov.

Epimedium praeaspera (ANDREÁNSZKY) GIVULESCU

Fagus pliocenica SAPORTA subsp. *willershausensis* subsp. n.

Quercus praeerucifolia STRAUS

Quercus roburoides GAUDIN

Quercus praecastaneifolia sp. n.

Quercus mohrae sp. n.

Betula hummelae sp. n.

Betula insignis GAUDIN

Betula speciosa RÉROLLE

Corylus avellana L. *fossilis*

Carpinus cuspidens (SAPORTA) KOLAKOVSKY

Carya minor (SAPORTA et MARION) SAPORTA

Populus canescentoides sp. n.

Populus gregorii sp. n.

Populus willershausensis sp. n.

Actinidia (?) *pliocenica* sp. n.

Sorbus praetorminalis KRYSHTOFOVICH et BAIKOVSKAJA

Sorbus cf. *uzenensis* HUZIOKA

Malus pulcherrima GIVULESCU

Malus (?) sp.

Crataegus meischneri sp. n.

Cerasus avium (L.) MOENCH *fossilis*

Acer aff. *opalus* MILLER *fossilis*

Acer platanoides LINNÉ *fossilis*

Acer aff. *pseudoplatanus* LINNÉ *fossilis*

Aesculus velitzelosii sp. n.

Hedera helix LINNÉ *fossilis*

Ampelopsis cordataeformis sp. n.

Fraxinus pliocenica sp. n.