EIGELEGE FOSSILER ZYGOPTEREN AUF DIKOTYLENBLÄTTERN AUS DEM MITTELMIOZÄN VON SALZHAUSEN (VOGELSBERG, HESSEN, DEUTSCHLAND)*

M. HELLMUND1 und W. HELLMUND2

¹ Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Domstrasse 5, D-06108 Halle (Saale), Deutschland e-mail: hellmund@geologie.uni-halle.de
² von-Loe-Strasse 31, D-53840 Troisdorf, Deutschland

Eingegangen am 12. September 2000 / Revidiert und Angenommen am 5. Dezember 2001

ZYGOPTERA EGG-SETS ON DICOTYLEDON LEAVES FROM THE MIDDLE MIOCENE OF SALZHAUSEN (VOGELSBERG, HESSE, GERMANY) — 22 specimens of dicotyledon leaves with egg-sets of fossil Zygoptera, originating from a locality NE of Frankfurt/Main, Germany and preserved in SMF, Frankfurt/Main are described, illustrated and discussed. In the past (1846, H.R. Goeppert, Die Gattungen der fossilen Pflanzen, Henry & Cohen, Bonn), these structures were misinterpreted as saprophytes, "Hysterites opegraphoides". The true nature of the sets is apparent from fossil and recent evidence; they are to be attributed to the "coenagrionid type" of oviposition, more particularly to the so-called "Zickzack- und Bogenmodus" mode sensu M. Hellmund & W. Hellmund, 1991 (Stuttg. Beitr. Naturk. [B] 177: 1-17). Herewith the phenomenon is recorded for the first time from the Middle Miocene and the Lower Neogene (age ca 15 mio yr), though this oviposition mode is practised since the Upper Cretaceous times (ca 90 mio yr ago) until present. In some Tertiary localities, e.g. Messel (Hesse) and Hammerunterwiesenthal (Saxony), egg-sets are the only evidence of the Zygoptera occurrence.

EINLEITUNG

Aus der paläobotanischen Sammlung des Forschungsinstitutes Senckenberg (SMF B Senckenberg Museum Frankfurt/M., Sektion Paläobotanik) werden 22 fossile Dikotylenblätter bzw. -blattfragmente aus Salzhausen in Hessen (Salzhausen = Bad Salzhausen, Wetteraukreis, ca. 50 km NNE von Frankfurt/Main am SSW-Rand des Vogelsberges gelegen) vorgestellt, die Lebensspuren anderer Organismen (Insecta, Zygoptera) aufweisen. Die Verursacher, die diese geordneten und charakteristischen

* Herrn Dr. G. Krumbiegel (Halle/S.) zur Vollendung seines 75. Lebensjahres gewidmet.

Muster erzeugen und zu denen sich rezente Analoga finden lassen, sind Kleinlibellen. Diese "Muster" wurden seinerzeit von GOEPPERT (1846: 145, Taf. 14 Fig. 1-2) irrtümlich Pilzen der Unterklasse der Ascomycetes, Loculoascomycetidae und zwar den Hysteriales zugeordnet und als *Hysterites opegraphoides* bezeichnet. GOEPPERT (1846) beschreibt diesen "neuen" Pilz mit einer kurzen lateinischen "Diagnose", die wie folgt ins Deutsche übertragen werden kann:

"Perithecium oder "sitzendes" Behältnis, langgestreckt eiförmig. Ein Längsspalt erst geschlossen, schließlich etwas geöffnet. Hysterites opegraphoides Goepp. H.[ysterites] mit unregelmäßig verteilten Perithecien auf [voneinander] entfernten Linien, schließlich unregelmäßig ausgebreitet (1. c., Taf. XIV, Fig. 1-2). Auf Blättern eines bestimmten fossilen mir unbekannten Baumes aus Kohle-Gruben beim hessischen Salzhausen. ... Offenbar sahen wir diesen auf einem mir unbekannten Blatte vorkommenden Pilz in verschiedenen Entwicklungsstufen vor uns, die wir nach ihrem wahrscheinlichen Alter Fig. 2 von a-e als der jüngsten, wo das Perithecium noch fest geschlossen ist, an bezeichnen und nun in mannigfaltigen Formen verfolgen können, die bis litt. u dargestellt sind."

Betrachtet man GOEPPERT's Figur 2, so scheint es sich hier einerseits eher um Zygoptereneier ohne Logen und in Logen zu handeln bzw. andererseits lediglich um unterschiedliche Erhaltungszustände derselben (z. B. speziell Fig. 2s). Letzterer, "Zustand" erinnert durchaus an das Phänomen einer "Doppelloge" (vgl. HELLMUND & HELLMUND, 1996a). Die Figur 2r repräsentiert z. B. eine wohlerhaltene Eiloge, mit einem spitzen bzw. stumpfen Ende und einem zigarrenförmigen Ei darin.

GERMAR (1837:430) schreibt in einem entsprechenden Zusammenhang über die Pilze der Vorwelt: "... und einen der Gattung *Hysterium* verwandten Blattpilz auf mir zur Zeit noch unbekannten Dikotyledonen-Blättern in der Braunkohle der Wetterau." (Anmerkung: *Hysterium* ist die Bezeichnung für die rezente Pilzgattung).

Die rezenten Hysteriales sind Saprophyten oder Wund-bzw. Schwächeparasiten auf Rinde und Holz von Laub- und Nadelgehölzen. Ihre Fruchtkörper sind muschel- oder kahnförmig und öffnen sich mit einem Längsspalt (M. SCHMIEDEKNECHT, in: BENDIX et al., 1974: 323-324; H. HANDKE, in: SCHUBERT et al., 1990: 625): Hysterographium fraxini = 2,00 mm große "Kaffeebohnen"; Lophium elegans "umgekehrter Kahn" auf Wacholderzweigen, öffnet sich am Kiel; Farlowiella carus Fruchtkörper = 3,00 mm "bananenförmig"; Glonium stellatum bildet "kahnförmige" Fruchtkörper in dichten Gruppen, die seitlich zusammenfließen und sternförmige Bilder ergeben.

Im folgenden werden die Fundstücke aus Salzhausen umfassend zeichnerisch dokumentiert und beschrieben sowie der Nachweis geführt, daß es sich dabei nicht um Pilze, sondern um fossile Eilogen handelt, die den Zygopteren und zwar dem "Coenagrioniden-Typ" der Eiablage zugeordnet werden können (HELLMUND & HELLMUND, 1991). Nach der Zahl der Fundstücke und der Anzahl der Logen auf den jeweiligen Blättern ist Salzhausen die reichhaltigste Fundstelle, die bislang von uns bearbeitet wurde (HELLMUND & HELLMUND, 1996a, 1996b, 1998). Die Gelege

sind offenbar nicht substratspezifisch abgelegt worden, vermutlich in Treibgut oder in noch inserierte Blätter, die ins Wasser ragten oder über dem Wasser hingen (z. B. HELLMUND, 1991).

Eine eingehende Darstellung zur Historie, zur Geologie und zum Abbau des Braunkohlenlagers Salzhausen findet sich in KIRCHHEIMER (1955).

BESCHREIBUNG DER FUNDSTÜCKE

Die Beschreibung der Fundstücke wird zur besseren Vergleichbarkeit anhand eines standardisierten "Steckbriefes" (s. u.) vorgenommen.

Die Originaltuschezeichnungen der Dikotylenblätter wurden ursprünglich jeweils 5x nat. Größe ausgeführt und zur Drucklegung entsprechend verkleinert. Sämtliche Zeichnungen stammen von den Autoren.

(1) Blattfragment von Cassia feroniae Ung. (SMF B 1416/1); — Abb.: la-c

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: gleichseitiges Dreieck (Abb. 1a)

LÄNGE/BREITE: Seitenlänge 3,00 cm, Hauptnerv mit 5 Seitenaderansätzen; Objekte darauf unbestimmt EILOGENANZAHL: 85

LÄNGE DER EINZELLOGEN: 1,40-1,60 mm (einzelne auch 1,20-1,30 mm)

BREITE DER EINZELLOGEN: 0,60 mm

GELEGEANSÄTZE: ≥6. — Unten Mitte: 2 Reihen vom Bogenmodus (6, 6+2) konvergieren schon nach 0,50-0,70 cm. — Schrägreihe Mitte: oben 6 Logen konvergieren nach 2,00 cm. — Rechts: 2 Reihen Zickzackmodus konvergieren nach 1,40-1,00 cm

BEMERKUNGEN: Eireste als Wulst in der Längsachse erhalten (Abb. 1b), seltener als Gegendruck in

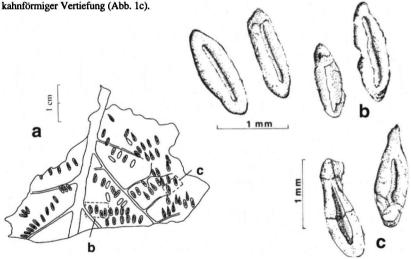


Abb. 1. Blattfragment von Cassia feroniae Ung. (SMF B 1416/1): (a) Fundstück; — (b-c) vergrößerte Ausschnitte: (b) in der Längsachse von drei der vier Logen sind Eireste in Gestalt eines konvexen Stabes erkennbar; — (c) die linke Eiloge zeigt den kahnförmigen, konkaven Gegendruck eines Eies; die rechte Eiloge einen konvexen, stabförmigen Eirest.

(2) Blattfiederfragment von Juglans sp. (SMF B 1093); — Abb.: 2a-e

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: Blattfiedergrund fehlt

LÄNGE/BREITE: Länge 4,10 cm, Breite 1,90 cm, Seitenlänge 3,00 cm

Eilogen hier als Hysterium opegraphoides Goepp. bezeichnet

EILOGENANZAHL: 116

LÄNGE DER EINZELLOGEN: 1,20-1,30 mm BREITE DER EINZELLOGEN: 0,30-0,40 mm

GELEGEANSÄTZE: ≥10. — Unten rechts: Zickzackmodus mit 4 Dukten (4 Logen von rechts nach links, 5 nach rechts, 4 nach links, 5 nach rechts) (Abb. 2e-I). — Unten links: Zickzackmodus mit 2 Dukten (3 nach links, 4 nach rechts) (Abb. 2e-II). — Oben: mehrere Gelege übereinander (unterschiedliche Richtungen der Logenachsen!), darunter deutliche Elemente des Zickzackmodus (versetzte Logen, länger werdende Logenachsen!)

BEMERKUNGEN: Logenelemente mit "Rand" bzw. öfter dessen Abdruck (Abb. 2b), deutlich erhabene Randbildung (Kallusbildung?), innen flach konkav; innerer Wulst (Eirest!), seltener deutlich schmal (Abb. 2c), meist undeutlich breit (Abb. 2d).

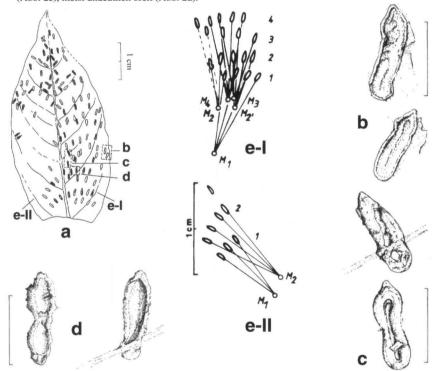


Abb. 2. Blattfiederfragment von *Juglans* sp. (SMF B 1093): (a) Fundstück; — (b-d) unterschiedliche Erhaltungszustände von Eilogen: — (b) zwei Eilogen mit erhabenen Rändern; — (c) zwei Eilogen mit je einem länglichen, konvexen Stäbchen (= Eireste); — (d) zwei Eilogen mit breitem "Längswulst", der Hohlraum ist offenbar aufgefüllt; — (e) Skizze zur Rekonstruktion der potentiellen Sitzposition des Weibchens während der Eiablage (I-II). Die Logenachsen einer Logenreihe (*1-4*) schneiden sich in einem bzw. zwei bis drei Scheitelpunkten (*M...*), diese entsprechen den Sitzpositionen der Weibchen rezenter Coenagrioniden. — [Maßstab = 1 mm]

(3) Blattfragment von Juglans acuminata Al. Br. (SMF B 1092/2); — Abb.: 3a-d

MORPHOLOGIE: Blattfiederfragment, Blattfiederbasis und Blattspitze fehlen

LÄNGE: 5,00 cm BREITE: 2.50 cm

Logen als Hysterium opegraphoides Goepp. bezeichnet

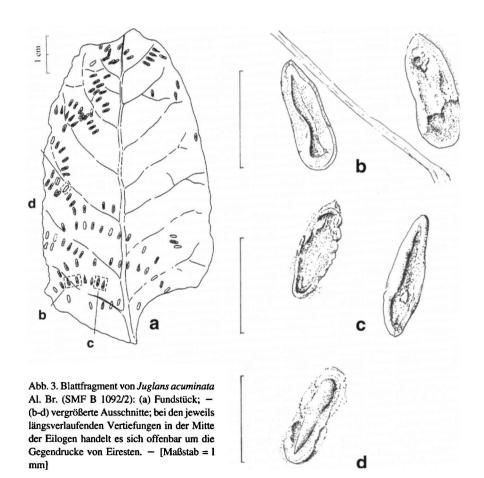
EILOGENANZAHL: 113

LÄNGE DER EINZELLOGEN: 1,20-1,40 mm BREITE DER EINZELLOGEN: 0,30-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: ≥14. – Unten: Zickzackmodus 2 Dukten (8, 4-5 Logen) darüber Zickzackmodus 2

Dukten (5-8, 4 Logen) – Dukten vom Zickzackmodus (5-6, 3 Logen)

BEMERKUNGEN: Einzellogen-Befund: in Längsrichtung der Logen mittig Vertiefungen, die dem Gegendruck der Eihülle bzw. der Prolarve entsprechen dürften (Abb. 3b), "Wandung" auffallend dick (Kallusbildung!) (Abb. 3c), offenbar wurde in lebendes Gewebe abgelegt. Selten finden sich auf diesem Fundstück konvexe Reste von Eihüllen (Abb. 3d).



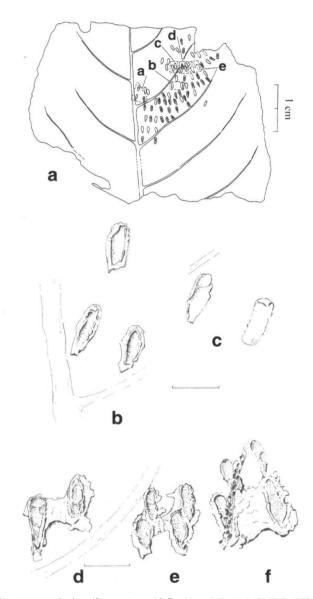


Abb. 4. Blattfragment von *Juglans* (?) acuminata Al. Br. (Acer ? Goepp.) (SMF B 1082): (a) Fundstück; — (b-f) vergrößerte Ausschnitte; Eilogen und umgebende Blattepidermis in unterschiedlicher Erhaltung: — (b) die Epidermis bildet einen breiten Hof um die Eilogen; — (c) die umgebende Blattepidermis ist nur undeutlich, schemenhaft erhalten; — (d) das Epidermisgewebe ist zwischen zwei Eilogen überliefert (= scheinbare "Doppelloge"); — (e) vier Eilogen sind durch Epidermisgewebe miteinander "verbunden"; — (f) die beiden unteren Eilogen sind jeweils von Epidermisgewebe umgeben, zwischen den beiden oberen ist dieses nicht erhalten. — [Maßstab = 1 mm]

(4) Blattfragment von Juglans (?) acuminata Al. Br. (Acer? Goepp.) (SMF B

1082); - Abb.: 4a-f

Objekt erwähnt: KINKELIN (1903: 65)

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: nur Blattmitte erhalten

LÄNGE: 3,50 cm BREITE: 4.80 cm

Eilogen als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

EILOGENANZAHL: rechtsseitig 72

LÄNGE DER EINZELLOGEN: 1,20-1,45 mm BREITE DER EINZELLOGEN: 0,40-0,60 mm

GELEGEANSÄTZE: > 3. — Gelege vom Bogenmodus überdeckt von zwei weiteren mit Elementen vom Zickzackmodus mit 3-4 Bögen (3, 5, 6, 2 [?] Einzellogen), ein weiteres mit 4-6 Bögen (2, 5, 5-6, 6, 3 [?], 2 [?])

BEMERKUNGEN: Einzellogen wirken wie auf der Blattfläche sitzend, daher vielleicht seinerzeit als Pilzfruchtkörper gedeutet; allerdings deuten Umriß, Größe, Anordnung in Bögen und die Konvergenz der Achsen der Gebilde auf Eilogen von Coenagrioniden hin. Der Befund ist als Erhaltungsphänomen (taphonomisch) zu erklären. Am Beispiel Abb. 4b ist ein Hof von Blattepidermisgewebe um die drei Logen erhalten, das übrige Gewebe abgeblättert oder am Gegendruck anhaftend. Abb. 4c zwei Logen ohne erhabenes Epidermisgewebe, dieses verblieb offenbar vollkommen am Gegendruck. Abb. 4d die Epidermis ist zwischen zwei Logen erhalten ("Umkehrung" des an anderen Fundstellen beobachteten Phänomens der scheinbaren "Doppelloge", vgl. HELLMUND & HELLMUND, 1996a). Abb. 4e das Epidermisgewebe zwischen vier Logen aus zwei Reihen. Abb. 4f vier Logen, nur zwischen den unteren ist das Epidermisgewebe erhalten.

(5) Blattfragment von Juglans acuminata Al. Br. (SMF B 1088); — Abb.: 5a-b

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: Blattfiederspitze und linker Blattgrund fehlen

LÄNGE: 6,60 cm BREITE: 4,30 cm

Eilogen als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

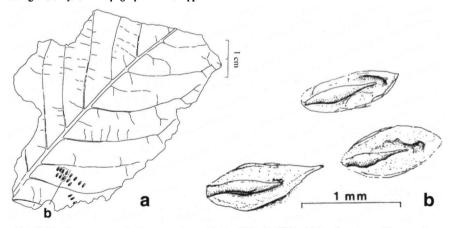


Abb. 5. Blattfragment von *Juglans acuminata* Al. Br. (SMF B 1088): (a) Fundstück; — (b) vergrößerter Ausschnitt: die konvexen Gebilde in den Eilogen sind jeweils dem stumpfen, unteren Ende (Pol) der Eiloge genähert, sie erscheinen wie abgerissen bzw. abgeschnitten; sie lassen sich als Eihüllen deuten, bei denen die Eikappe während des Schlüpfens der Prolarve abgesprengt wurde.

EILOGENANZAHL: 16 am rechten Blattgrund LÄNGE DER EINZELLOGEN: 1,30 mm BREITE DER EINZELLOGEN: 0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: 2. — Beide vom Bogenmodus des "Coenagrioniden-Typs", bestehend aus drei "Reihen" mit 3, 5 und 8 Logen

BEMERKUNGEN: Sämtliche Einzellogen mit Ei- oder Eihüllenresten (Abb. 5b) bzw. mit deren Gegendruck, die Eireste sind alle dem stumpfen Ende der Loge genähert. Dies wird bei der Deutung als Eihüllenrest verständlich, denn die rezenten Prolarven schieben sich vor dem Schlüpfen mit der Kopfkapsel des Eies aus der Schlupföffnung der Loge und sprengen die Kopfkapsel ab, um dann Ei und Loge zu verlassen. Diese Beobachtung liefert gleichzeitig den Beweis, daß die Prolarven in den Eilogen des Exemplars SMF B 1088 (Abb. 5a-b) vor der Einbettung zum Schlupf kamen, im Unterschied zu denjenigen Exemplaren mit Eierhaltung auf den Fundstücken SMF B1416/1 (Abb. 1a-c) und SMF B1093 (Abb. 2a-d).

(6) Blattfragment von Juglans acuminata Al. Br. (SMF B 1083); — Abb.: 6a-b

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: erhalten ist ein Blattfiederfragment, die Blattspitze und die Blattbasis sowie Randbereiche

LÄNGE: 4,30 cm BREITE: 2,80 cm

EILOGENANZAHL: 140 (links 86, rechts 54)

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,30 mm BREITE DER EILOGEN: 0,30-0,50 mm

Eilogen als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

GELEGEANSÄTZE: 6-7. – Links unten: Übergang von engem Zickzack- zu Bogenmodus (von rechts nach links beginnend 3, 5, 6, 5). – Unten rechts: Zickzackmodus (von links nach rechts 2, 4, 5, 6, 3 [?]).

- Darüber: Übergang von engem Zickzack- zu Bogenmodus (von links nach rechts 5, 5, 5, 2)

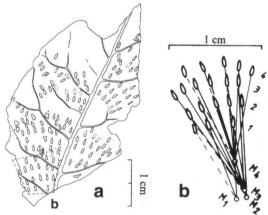


Abb. 6. Blattfragment von *Juglans acuminata* Al. Br. (SMF B 1083): (a) Fundstück; — (b) Skizze zur Rekonstruktion der potentiellen Sitzposition des Weibchens während der Eiablage. Bei der Anlage der einzelnen Logenbögen blieb die Krümmung des Abdomens nahezu konstant. Jeweils nach Fertigstellung eines Bogens wurde das Abdomen etwas mehr gestreckt und teilweise zusätzlich die Sitzposition nach hinten verschoben. Die potentiellen Sitzpositionen befinden sich mehr oder weniger auf einer Achse. Dadurch liegen die Logen aufeinanderfolgender Bögen ungefähr übereinander ("Coenagrioniden-Typ vom Bogenmodus").

BEMERKUNGEN: Phänomen der scheinbaren "Doppelloge" (siehe z. B. Abb. 6a), Einzellogen mit verdicktem Randbereich, wenige undeutliche Eireste (siehe umrandeter Ausschnitt Abb. 6b).

(7) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1090/1); - Abb.: 7

MORPHOLOGIE: unregelmäßig begrenztes Fragment, mittlerer Teil

LÄNGE: 2,50 cm BREITE: 3,50 cm

EILOGENANZAHL: 160 (links 121, rechts 39)

LÄNGE DER EILOGEN: 1,00-1,20 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm Objekte auf dem Blattfragment als *Hysterium* opegraphoides Goepp. bestimmt

GELEGEANSÄTZE: 4-6. — Oben links:
Bogenmodus, weiterer mit Übergang vom
Zickzackmodus mit engen "Kehren" zum
Bogenmodus (von links nach rechts 6, 6, 5,
5, 5, 4, 3). — Unten links: Übergang von
Zickzack- und Bogenmodus. — Rechte
Spreitenhälfte mit Elementen des
Bogenmodus

BEMERKUNGEN: Einzellogen oben links ohne randliche Betonung rauh dunkelbraun, unten links Rand scharfkantig konkav,

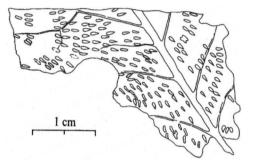


Abb. 7. Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1090/1)

unten rechts teils Rand verdickt und leicht konkav; vereinzelt Eireste wurstförmig und erhaben.

(8) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1094/1); — Abb.: 8a-c

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: annähernd rechtwinkliges Dreieck

LÄNGE: 2,50 cm BREITE: 4,00 cm

EILOGENANZAHL: 107

LÄNGE DER EILOGEN: 1,00-1,40 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: 5-6. — Unten Mitte: weiter Zickzackmodus von links 1, 5 bzw. 7, 7 von rechts nach links, 5 (2?, 3), (siehe "Umrandung b"). — Links mittig: weiter Bogenmodus mit fünf Bogenfolgen (8, 6, 6, 6, 6), (siehe "Umrandung c", Abb. 8b-c).

(9) Blattfragment von Acer sp. (SMF B 1321); — Abb.: 9

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: Mittellappen des Blattes am Grund 3,00 cm, ohne Stiel. Originaletikett fehlt

LÄNGE: 5,00 cm BREITE: 3,80 cm EILOGENZAHL: 31

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,60 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,40 mm

GELEGEANSÄTZE: mindestens 4, aus verschiedenen Richtungen. – Oben links: Bogenmodus (2 Bogenreihen mit 7 und 9 Logen), infolge des gleichen Krümmungsgrades des Abdomens (= Länge der Logenachsen) je Bogenreihe.

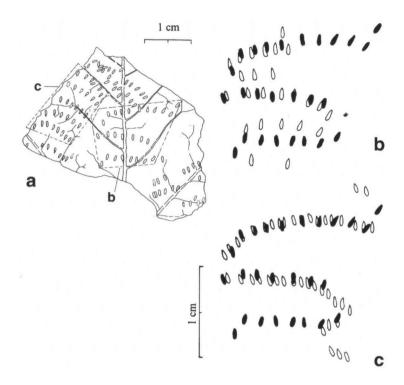


Abb. 8. Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1094/1): (a) Fundstück; — (b-c) Ausschnitt: das mittig auf dem Blattfragment positionierte fossile Gelege vom "Coenagrioniden-Typ" (schwarz) im Vergleich zu zwei rezenten Gelegen (weiß, Abb. 24) vermutlich von *Ischnura elegans* oder *Erythromma najas*: (b) es zeigen sich Übereinstimmungen sowohl im Ductus als auch in den Logenabständen und den Größenparametern der Einzellogen; — (c) abgesehen von der engeren Plazierung der Logen zueinander entsprechen Ductus und Größe der Eilogen dem fossilen Gelege.

(10) Blattfragment von Passiflora brauni Schw. (SMF B 1084); — Abb.: 10

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: unregelmäßig, trapezförmig aus dem Mittelteil des Blattes

LÄNGE: 4,50 cm BREITE: 2,50-1,00 cm

Objekte darauf als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

EILOGENANZAHL: 104

LÄNGE DER EILOGEN: 1,00-1,50 mm

BREITE DER EILOGEN: 0,30-0,50 mm (Logen z.T. nur undeutlich erkennbar) GELEGEANSÄTZE: mehrere Gelege übereinander, daher schwer zu "entwirren"

BEMERKUNGEN: Elemente vom Zickzack- und Bogenmodus; häufig laufen Logenachsen parallel oder konvergieren erst in größerer Entfernung; dies läßt sich durch seitliches Verschieben der Sitzposition erklären.

(11) Fiederblättchen von *Juglans acuminata* Al. Br. (SMF B 1096); — Abb.: 11a, 11b = Teil des Gegendrucks

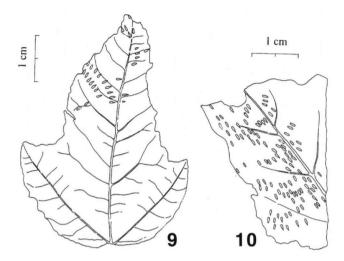


Abb. 9-10. Blattfragment von: (9) Acer sp. (SMF B 1321); - (10) Passiflora brauni Schw. (SMF B 1084).

MORPHOLOGIE DES BLATTES: Spreite lanzettlich, glattrandig, Blattstiel 2,50 cm; auf der linken Blatthälfte befindet sich ein rundlicher, leicht zugespitzter Same

LÄNGE DES BLATTES: 7,50 cm (Spreitenlänge)

BREITE DES BLATTES: max. 3,00 cm

Objekte darauf als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

EILOGENANZAHL: 139

LÄNGE DER EILOGEN: 1,00-1,50 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: mindestens 7. — Mitte links: Bogenmodus, auffällig, daß Logen aufeinanderfolgender Bögen auf der gleichen Logenachse wie die des vorhergehenden Bogens stehen; dies spricht dafür, daß die Eier unter Veränderung des Krümmungsgrades des Abdomens eingestochen wurden. — Mitte rechts: Bogenmodus. — Unterhalb der Blattspitze: Bogenmodus. — Links am Rande: Bogenmodus (Logenachsen konvergieren nur paarweise oder gar nicht: vermutlich wurde die Sitzposition seitlich verschoben). — Links an der Basis: einander sehr nahestehende Logen könnten durch Drehen der letzten Abdominalsegmente, wie bei rezenten Lestiden üblich, zustandegekommen sein; dies würde auch die kurze Konvergenzstrecke der betreffenden Logen erklären.

(12) Blattfragment von Artocarpidium sp. (SMF B 1195); — Abb.: 12

MORPHOLOGIE DES BLATTFRAGMENTES: Spitze und oberer Rand der linken Spreitenhälfte fehlen, Blattstiel vollständig 1.20 cm

LÄNGE: 4,10 cm der Spreite erhalten

BREITE: max. 2,50 cm

Objekte darauf als Hysterium Goepp. bestimmt

EILOGENANZAHL: 91

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,50 mm BREITE DER EILOGEN: 0,30-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: 5-7. - Oben rechts: Zickzackmodus (4, 6, 5). - Unten links: Zickzackmodus (3,

4, 5). - Unten rechts: Bogenmodus (eine Reihe von 9 Logen)

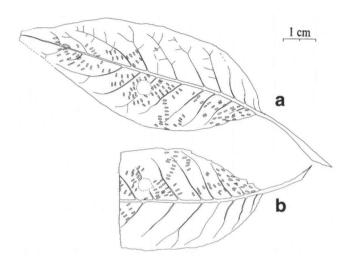


Abb.11. Fiederblättchen von Juglans acuminata Al. Br. (SMF B 1096 "a", "b"): (b) Teil des Gegendrucks von (a).

(13) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 4758); — Abb.: 13

MORPHOLOGIE DES BLATTFRAGMENTES: Spitze, Blattgrund und ein Teil der linken Spreite fehlen

LÄNGE: 5,30 cm BREITE: max. 4,50 cm

Objekte darauf als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

EILOGENANZAHL: 45

LÄNGE DER EILOGEN: 1,00-1,30 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: 4-5. – Oben rechts: Zickzackmodus (von der Spitze 1, 2, 4, 3, 4 Logen). – Unterhalb

rechts: Ansätze des Bogenmodus mit 2 Reihen von 4 und 6 Logen

(14) Dikotylenblatt indet. (SMF B 1092/1); — Abb.: 14

MORPHOLOGIE DES BLATTES: Spreite breit lanzettlich, ganzrandig, Blattstiel 0,70 cm

LÄNGE: 5,00 cm BREITE: 2,60 cm

EILOGENANZAHL: 56 und 4 sehr kleine auf dem linken Teil der Spreite

LÄNGE DER EILOGEN: 1,10-1,40 mm bzw. 0,40-0,60 mm BREITE DER EILOGEN: 0,30-0,50 mm bzw. 0,20-0,30 mm

GELEGEANSÄTZE: 6. – Unten rechts: kurzer Ansatz des Zickzackmodus. – Rechts auf halber Spreitenlänge: Bogenmodus (aber nur ein Bogen bestehend aus 7 Logen). – Oben mittig: Bogen- und Zickzackmodus. – Links mittig: Logen außergewöhnlich klein, aber kein Zufallsprodukt (? andere Art)

(15) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1095); — Etikett lautet Betula prisca Ett.?;

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: linke Spreitenhälfte und Spitze erhalten, rechte Seite fragmentär, Basis fehlt

LÄNGE: 5,00 cm

BREITE: 1,50 cm (linke Spreitenhälfte)

Objekte als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt

EILOGENANZAHL: 65

LÄNGE DER EILOGEN: 1,00-1,40 mm

BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm; außerdem zwei ungewöhnlich große Logen (s. Pfeile), Länge:

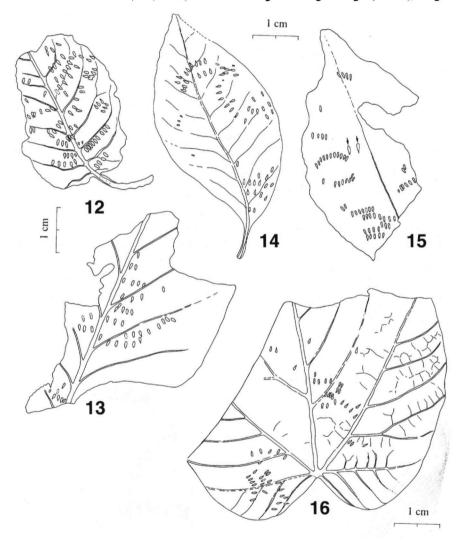


Abb.12-16. Blätter/Blattfragmente: (12) Blattfragment von *Artocarpidium* sp. (SMF B 1195); — (13) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 4758); — (14) Dikotylenblatt indet. (SMF B 1092/1); — (15) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1095); — (16) Blattfragment von *Dombeyopsis tridens* Ludw. (SMF B 1364).

2,30-2,50 mm; Breite 0,70 mm. Diese sind möglicherweise einer endophytisch ablegenden Großlibelle (Anisoptera/Anisozygoptera) zuzuordnen.

GELEGEANSÄTZE: 6-7. — Links mittig: Bogenmodus (11 Logen mit etwa gleichlangen, konvergierenden Achsen). — Links unten: wohl auch Bogenmodus, auffallend dicke Wandung der Logen

(16) Blattfragment von Dombeyopsis tridens Ludw. (SMF B 1364); - Abb.: 16

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: etwa 2/3 der Blattfläche erhalten, oberer Teil fehlt, Blattbasis erhalten, ohne Blattstiel

LÄNGE: 4,00 cm BREITE: max. 5,50 cm EILOGENANZAHL: 56

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,50 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,30 mm

GELEGEANSÄTZE: 8-10, teils mit Einzellogen. - Mittig und links unten: Elemente vom Bogenmodus

(17) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1090/2); — Abb.: 17a-b

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: mittlerer Teil der Spreite beidseitig erhalten, Blattrand unregelmäßig begrenzt, Spreitenbasis und -spitze fehlen

LÄNGE: 4,00 cm BREITE: max. 3,20 cm EILOGENANZAHL: 58

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,40 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: ca. 10. – Linke Seite oben: auffälliges umgekehrt-z-förmiges Logenmuster (b); ein entsprechendes Phänomen wurde auch bei einem rezenten Gelege des "Coenagrioniden-Typs" vom Zickzackmodus beobachtet (Abb. 17b und 24). – Rechts ganz oben: diese Gruppe von Logen gehört dem Bogenmodus an (Abb. 17a). – Links nahe der Mittelrippe: eine typische, scheinbare "Doppelloge" (s. Pfeil), die dadurch entsteht, daß Epidermismaterial zwischen benachbarten Logen abplatzt.

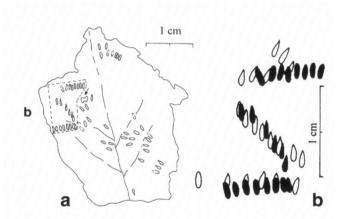


Abb.17. Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1090/2): (a) Fundstück; — (b) Ausschnitt: fossiles, "zickzack-("z")" förmiges Eilogenband aus Salzhausen (schwarz), das sich mit einem rezenten Coenagrioniden-Gelege (weiß, vgl. Abb. 24) morphologisch und dimensionell beinahe zur Deckung bringen läßt.

(18) Blattfragment von Acer trilobatum Al. Br. (SMF B 1094); — Abb.: 18

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: rechter Lobus und die Spitze des mittleren Lobus sowie der Blattstiel fehlen.

LÄNGE: 4,70 cm BREITE: max. 4,00 cm

Objekte darauf als *Hysterium opegraphoides* Goepp. bestimmt EILOGENANZAHL: 20 (sämtlich auf dem linken Lobus)

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,60 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: 3. — Links ca. mittig: Zickzackmodus (Länge der konvergierenden Logenachsen nimmt zunächst in die eine Richtung, in der folgenden Logenreihe in die andere Richtung leicht zu). — Darüber: Zickzackmodus (Logenachsen wie oben)

(19) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1163); - Abb.: 19

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: auf einer Fläche von etwa 0,80 × 0,80 cm ist die Epidermis teilweise abgesprungen, dadurch ist tiefer liegendes Gewebe sichtbar.

LÄNGE: 2,00 cm BREITE: 1,30 cm

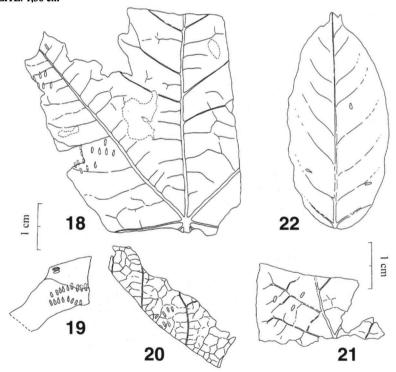


Abb.18-22. Blattfragmente: (18) Blattfragment von *Acer trilobatum* Al. Br. (SMF B 1094); — (19) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1163); — (20) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 0418); — (21) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1413); — (22) Blattfragment von *Ficus* sp. (SMF B 1354).

Objekte als Hysterium opegraphoides Goepp. bestimmt.

EILOGENANZAHL: 17

LÄNGE DER EILOGEN: 1,20-1,50 mm BREITE DER EILOGEN: 0,30-0,50 mm

GELEGEANSÄTZE: 2-4. — Rechts: zwei scheinbare Bögen (mit 8 bzw. 9 Logen), allerdings jeweils 3 Logen rechts passen nicht zur Sitzposition, die übrigen gehören zum Zickzackmodus. — Oben links: zwei Logen im tiefer liegenden Gewebe liegen quer zu den anderen, eine zeigt eine wulstige Längsstruktur (Sedimentauffüllung der Eihöhle?).

(20) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B ohne Nr.); — Abb.: 20

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: schmaler Abschnitt eines (?) seitlichen Spreitenteiles.

LÄNGE: 3,30 cm BREITE: max. 1,00 cm EILOGENANZAHL: 7

LÄNGE DER EILOGEN: 1,10-1,20 mm BREITE DER EILOGEN: 0,20-0,30 mm

GELEGEANSÄTZE: mindestens 2, einem bestimmten Muster nicht zuzuordnen.

BEMERKUNGEN: Logen anscheinend dickwandig (Kallusbildung), mit Vertiefung in der Längsrichtung, offenbar handelt es sich um den Abdruck der Eihöhle.

(21) Dikotylenblattfragment indet. (SMF B 1413); — Abb.: 21

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: linker, seitlicher Spreitenteil eines (?) dreilobigen Blattes

LÄNGE:1,40 cm BREITE: max. 2,30 cm EILOGENANZAHL: 3

LÄNGE DER EILOGEN: 1,40-1,50 mm BREITE DER EILOGEN: 0,30-0,40 mm

GELEGEANSÄTZE: 1

BEMERKUNG: Die Logenachsen konvergieren in der gleichen Richtung.

(22) Blattfragment von Ficus sp. ? (SMF B 1354); — Abb.: 22

MORPHOLOGIE DES FRAGMENTES: Spreite ellipsoid, ohne Blattstiel.

LÄNGE: 5,00 cm BREITE: max. 2,30 cm EILOGENANZAHL: 3

LÄNGE DER EILOGEN: 2,00-2,30 mm BREITE DER EILOGEN: 0,60 mm

GELEGEANSÄTZE: 3

BEMERKUNGEN: Die Logen sind sowohl von der Richtung als auch von der Entfernung her voneinander isoliert und unzusammenhängend; in der Größe sind sie mit denjenigen auf dem Exemplar 15 (= SMF B 1095), auf dem zwei auffällig große Logen plaziert sind, vergleichbar (zweiter Hinweis auf eine endophytisch ablegende Großlibelle (Anisoptera/Anisozygoptera).

DISKUSSION

Die dargestellten Befunde weisen abgesehen von zwei Exemplaren auf fossile Eigelege von Zygopteren und zwar von Coenagrioniden hin. Die beiden Ausnahmen SMF B 1095 (Abb. 17) und SMF B 1354 (Abb. 22) werden unter Vorbehalt einer

endophytischen Großlibelle zugeordnet.

Die Deutung von GOEPPERT (1846:145, Taf. 14 Figs 1-2), daß es sich bei den erwähnten Strukturen um Fruchtkörper von Pilzen handelt, läßt sich durch folgende Argumente (Phänomene) widerlegen:

(1) Die fossilen Gebilde haben jeweils ein spitzes und ein stumpfes Ende, wie dies auch typisch für Eilogen rezenter Coenagrioniden ist (Abb. 23). Die spitzen Enden weisen sowohl bei den fossilen als auch bei den rezenten in die gleiche Grundrichtung. Dabei bilden sie beispielsweise Reihen oder Bögen bestehend aus zwei bis neun Einzellogen, die wiederum in "Zickzack-"oder engen "Bogenmustern" angeordnet sind.



Abb. 23. Freipräpariertes Ei (Länge ca. 1 mm), vermutlich von Ischnura elegans oder Erythromma najas, mit einem zugespitzten und einem stumpfen Pol, abgelegt in ein Blatt von Nymphaea sp. - [Foto W. Hellmund, Mai 1996]

- (2) Legt man zeichnerisch Achsen in Längsrichtung durch die einzelnen Elemente (Logen) z. B. eines Bogens, so treffen sich diese in einem Scheitelpunkt (vgl. Abb. 2e-I, II). Dieser Scheitelpunkt entspricht beispielsweise der Sitzposition bestimmter rezenter Coenagrioniden-Species bei der Eiablage. Durch weiteres rückwärtiges Vorrücken, also Verändern der Sitzposition werden dann weitere Bögen angelegt.
- (3) Einzelne fossile Gelegemuster lassen sich mit Eilogenmustern rezenter Coenagrioniden sogar annähernd zur Deckung bringen (Abb. 8b-c, SMF B 1094/1). Dabei stimmen auch die Einzelgebilde (Eilogen) in ihren Dimensionen von 1,20--1,50 mm Länge und 0,20-0,60 mm Breite mit rezenten Coenagrioniden-Eilogen überein.
- (4) Bei entsprechender Vergrößerung erweisen sich die vermeintlichen, in Längsrichtung verlaufenden "Fruchtkörperspalten von Pilzen" teils als konvexe wurstförmige Körper, die einem Eirest entsprechen dürften, teils als konkave, mittig gelegene Furchen, die dessen Gegendruck darstellen. An einem Exemplar (Abb. 5b, SMF B 1088) lassen sich Eihüllenreste verifizieren, die zum stumpfen Ende der Logen hin verlagert sind. Eine derartige Konfiguration entspricht exakt dem Zustand rezenter Coenagrioniden-Eilogen nach dem Schlüpfen der Prolarven.
- (5) Schließlich läßt sich auch bei den Fossilien aus Salzhausen das Phänomen der scheinbaren "Doppelloge" beobachten (Abb. 17a, SMF B 1090/2), das durch das Abplatzen von Blattepidermis zwischen zwei Eilogen hervorgerufen wird und eine zusammenhängende "paarige Loge" vortäuscht (HELLMUND & HELLMUND, 1996a). Zusätzlich zu diesem erwähnten Erhaltungszustand kommt noch ein weiterer (Abb. 4b-f, SMF B 1082), der die bisherige Interpretation dieses Phänomens stützt.

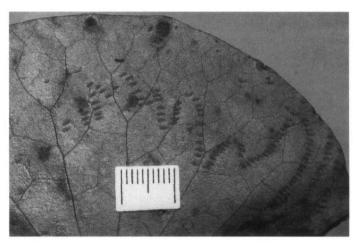


Abb. 24. Rezente Coenagrioniden-Eilogen von *Ischnura elegans* auf der Unterseite eines *Nymphaea*-Blattes. Die Ablage der Eier erfolgte in z. T. weiten Zickzack-Bändern (vgl. "Zickzack-Modus" sensu HELLMUND & HELLMUND, 1991). Ausschnitte der fossilen Gelege lassen sich mit diesen rezenten morphologisch und dimensionell teilweise zur Deckung bringen. — [Maßstab = 1 cm; — Foto W. Hellmund, August 1993, vgl. hierzu Abb. 8b-c, 17a-b]

STRATIGRAPHIE

Die Salzhausener Schichten, aus denen die in Rede stehenden Objekte stammen, gehören zu der jüngeren intrabasaltischen Sedimentserie des Vogelsberges. Die bislang nur wenigen Vorkommen der Salzhausener Schichten sind zuletzt auf ihre palynologische Fossilführung untersucht worden, wonach sie in den Komplex des sogenannten "Salzhausener Bildes" gehören (HOTTENROTT, 1985, Abb. 1; 1988: 138, Abb. 6: "Palynologisches Standardprofil Vogelsberg"). Das palynologische Profil der Tiefbohrung Salzhausen 1975/76 wurde durch Proben vom ehemaligen Bergwerk "Am Georgsteich" (vgl. hierzu KIRCHHEIMER, 1955) ergänzt, von dem die hier behandelten Dikotylenblätter mit den Eilogen stammen. Diese Schichten haben ein mittelmiozänes Alter (Badenien) (HOTTENROTT, 1988: 139). Nach radiometrischen Altersdatierungen umfaßt das Badenien einen Zeitabschnitt von 16,5-12,5 Mio. Jahren (STEININGER et al., 1976). Da das Vorkommen Salzhausen im höchsten Abschnitt der vulkanischen, basaltischen Decken des Vogelberges liegt, kommt für dieses ein Alter von etwa 15 Mio. Jahren in Betracht (HOTTENROTT, 1985: 80).

SCHLUSSFOLGERUNGEN

Bei Recherchen nach fossilen Dikotylenblättern in der Paläobotanischen Sammlung des Forschungsinstitutes Senckenberg (Frankfurt/M.) kamen 22 Fundstücke aus der Lokalität Salzhausen (Vogelsberg) zu Tage, die sogenannte Eilogen von fossilen

Zygopteren aufwiesen. Aufgrund früherer Untersuchungen an anderen, vorwiegend tertiärzeitlichen Lokalitäten können bisher zwei fossile Zygopterengruppierungen anhand ihrer Gelegemuster unterschieden werden. Einerseits der "Coenagrioniden-Typ" vom "Zickzack-" bzw. "Bogen-Modus", worunter die Coenagrionidae und Platycnemidae fallen und andererseits der "Lestiden-Typ" vom "Einzelreihen-" bzw. vom "Doppelreihen-Modus", der für die Lestidae typisch ist (HELLMUND & HELLMUND, 1996b). Neben dem "Coenagrioniden-Typ" vom "Zickzack-" bzw. "Bogen-Modus", der für die Lokalität Salzhausen charakteristisch und sehr zahlreich belegt ist, treten hier noch weitere, allerdings sehr untergeordnete Belege auf. Der eine, offenbar auch von einer Zygoptere produziert, enthält nur wenige, sehr kleine Eilogen (14 = SMF B 1092/1). Die beiden anderen Stücke (15 = SMF B 1095 und 22 = SMF B 1354) offerieren dagegen auffällig große, jedoch zahlenmäßig geringe Eilogen. Die letzteren dürften von einer endophytischen Großlibelle (Anisoptera oder Anisozygoptera) herrühren.

Der "Coenagrioniden-Typ" konnte in allen bislang untersuchten Lokalitäten am häufigsten nachgewiesen werden, das Material aus Salzhausen gehört also zu diesem Typ. Es kommen bisweilen "Zickzack-" und "Bogen-Modus" auf ein und demselben Blatt vor.

Die hier vorgestellten Dikotylenblätter waren bereits im vorletzten Jahrhundert aufgesammelt worden, jedoch sind die Eilogen damals von GOEPPERT (1846) fehl interpretiert und als Pilze, *Hysterites opegraphoides* (Loculoascomycetidae, Ordnung Hysteriales), bezeichnet und beschrieben worden. Die Bestimmung der Blätter geht auf Engelhardt zurück (KINKELIN, 1903: 66).

Die vorliegenden Untersuchungen weisen nach, daß es sich bei den beobachtbaren Mustern um Eigelege von Zygopteren handelt, deren Anordnung indirekte Schlüsse auf die Ethologie ihrer Verursacher während des Ablagegeschäftes ermöglicht. Die Mehrzahl der Eigelege (ca. 98%) kann den Coenagrionidae / Platycnemidae zugeordnet werden; es handelt sich um solche vom "Zickzack-" und solche vom "Bogenmodus" (HELLMUND & HELLMUND, 1991).

Die Tatsache, daß es sich um regelmäßige, wiederkehrende Muster handelt, ist ein wesentliches Argument gegen die Auffassung Goepperts, daß es sich um Pilze handelt. Die Eintönigkeit der fossilen Gelege, d. h. daß es z. B. keine Nachweise für die Lestidae gibt, läßt auf eine artenarme (individuenreiche) Zygopterenfauna in Salzhausen schließen.

Die beschriebenen Zygopterengelege aus Salzhausen sind die ersten Belege für das Mittelmiozän in Europa (ca. 15 Mio.).

Bestimmte Vertreter der Zygoptera praktizieren eine bereits seit vielen Millionen Jahren bewährte Strategie der Eiablage, die sich bis heute nicht wesentlich geändert hat, offenbar weil sie sehr erfolgreich ist. Eilogen sind in tertiären Sedimenten oftmals die einzigen, wenn auch nur indirekten Nachweise für die Odonata bzw. Zygoptera, die Rückschlüsse auf paläoökologische Gegebenheiten ermöglichen. Fossildokumente, die Auskunft über Verhaltensweisen fossiler Organismen geben, zählen gerade in

stratifizierten, terrestrischen Sedimenten zu den Raritäten. Bei entsprechender Materialrecherche dürften auch künftig weitere Ergebnisse auf diesem interessanten Gebiet zu erzielen sein.

DANK

Herrn PD Dr. V. WILDE (Frankfurt/Main) danken wir für die Möglichkeit, die Funde zu bearbeiten, und für seine Hilfe bei der Beschaffung schwer zugänglicher Literatur. Dem Herausgeber der Zeitschrift "Odonatologica", Herrn Prof. Dr. B. KIAUTA (Bilthoven, Niederlande), sind wir zu Dank verpflichtet, daß er unser Manuskript mit den zahlreichen Abbildungen zum Druck in "Odonatologica" übernommen hat.

LITERATUR

- BENDIX, E.H., J. CASPERS, N. DANERT, P. HÜBSCH, K.E. LINDNER, K. SCHMELZER, M. SCHMIEDEKNECHT, R. SCHUBERT, W. SENGE & M. SIEGEL, 1974. *Urania Pflanzenreich, Niedere Pflanzen*, Urania, Berlin.
- GERMAR, E.F., 1837. Lehrbuch der gesammten Mineralogie [2 Aufl.], Halle (Saale).
- GOEPPERT, H.R., 1846. Die Gattungen der fossilen Pflanzen, S. 119-154, Taf. 1-20, Bonn Henry & Cohen, Bonn*.
- HELLMUND, M. & W. HELLMUND, 1991. Eiablageverhalten fossiler Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. Stuttg. Beitr. Naturk., (B) 177: 1-17.
- HELLMUND, M. & W. HELLMUND, 1996a. Zum Fortpflanzungsmodus fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera). Paläont. Z. 70(1/2): 153-170.
- HELLMUND, M. & W. HELLMUND, 1996b. Zur endophytischen Eiablage fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera), mit Beschreibung eines neuen Gelegetyps. Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. 36: 107-115.
- HELLMUND, M. & W. HELLMUND, 1998. Eilogen von Zygopteren (Insecta, Odonata, Coenagrionidae) in unteroligozänen Maarsedimenten von Hammerunterwiesenthal (Freistaat Sachsen). Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden 43/44: 281-292.
- HOTTENROTT, M., 1985. Palynologie und Stratigraphie im Vogelsberg mit besonderer Berücksichtigung der Tiefbohrung Salzhausen. Geol. Jb. Hessen 113: 75-82.
- HOTTENROTT, M., 1988. Palynologie, Stratigraphie und Paläogeographie im Tertiär von Mittelhessen und Umgebung. Geol. Jb. Hessen 116: 113-168.
- KINKELIN, F., 1903. Die Originale der paläontologischen Sammlung im Senckenbergischen Museum und die auf dieselben bezügliche Literatur. Ber. senckenberg. naturf. Ges. 1903: 3-88.
- KIRCHHEIMER, F., 1955. Die Karpolithen-Kohle von Salzhausen im Vogelsberg. Notizbl. hess. Landesamt Bodenforsch. 83: 47-70.
- SCHUBERT, R., H. HANDTKE & H. PANKOW, [Hrsg.], 1990. Exkursionsflora von Deutschland, Bd. 1: Niedere Pflanzen (Grundband), [3. Aufl.], Berlin.
- STEININGER, F., F. RÖGL & E. MARTINI, 1976. Current Oligocene/Miocene concept of the Central Paratethys /Middle Europe). *Newsl. Stratigr.* 4(3): 174-202.
- * In der Zeit zwischen 1841-1846 publizierte H.R. GOEPPERT: Die Gattungen der fossilen Pflanzen in drei Lieferungen 1841, 1842 und 1846 (vgl. Index of Generic Names of Fossil Plants 1820-1965).