©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at
©Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Fossile Funde der Familie Staphyleaceae

Fossil records of the family Staphyleaceae

Herlinde VETTERS

Schlagwörter: Palynologie, Fossilien, Vegetationsgeschichte, Staphyleaceae.

Key words: Palynology, fossils, vegetation history, Staphyleaceae.

Zusammenfassung: Fossile Pflanzenfunde liefern wertvolle Hinweise auf die Vegetationsgeschichte und das Klima in verschiedenen erdgeschichtlichen Epochen. In dieser Arbeit wurden Literaturangaben über Fossilfunde von Vertretern der Familie Staphyleaceae zusammengefasst, wobei der Schwerpunkt auf europäischen Funden lag. Die Funde wurden in Tabelle 3 (siehe Anhang) chronologisch geordnet. Erste Blattreste von Staphyleaceae wurden ab der obersten Unterkreideformation (Albium) von Blattfloren aus Amerika genannt, wobei deren Bestimmung angezweifelt wird. Blätter und Samen von gesicherten Vertretern der Gattung *Staphylea* wurden in Nordamerika und Japan ab dem Paleozän, Samen in Westsibirien ab dem Oligozän gefunden. *Euscaphis pietzschii* Mai war der erste Vertreter der Staphyleaceae in Europa (Deutschland, Mittleres Oligozän), Samen verschiedener *Staphylea*-Arten sowie von *Turpinia ettingshausenii* (Engelhardt) Mai folgten ab dem Oberen Oligozän in Europa, Pollenfunde von *Staphylea* ab dem Mittleren Miozän. Die Familie Staphyleaceae hatte im Miozän ihren Höhepunkt in Europa, sowohl was die Diversität als auch die Anzahl der Fundpunkte betrifft. Im Pliozän tauchten erstmalig die rezenten *Staphylea*-Arten auf, deren europäische Vertreter noch in allen Interglazialen in Nordeuropa und Georgien zu finden waren. Es wurde versucht mögliche Refugien von *Staphylea*-Arten während der letzten Eiszeit, sowie Argumente für die Möglichkeit eigenständiger nacheiszeitlicher Rückwanderung von *Staphylea pinnata* nach Mitteleuropa zu eruieren, abgesehen von der anthropogen bedingten Verbreitung, die aufgrund von archäologischen Funden angenommen wird.

Summary: Fossil plant records are able to provide important informations about vegetation history and climatic aspects of different geological periods and geographic areas. Bibliographical references of fossil records of members of the family Staphyleaceae were

investigated in this paper, mainly focussing on European regions, and summarised in Table 3 (appendix) according to the geological ages of the records. The earliest documentations of *Staphylea* leaves were reported from USA of the end of the Lower Cretaceous period, but the assignations to *Staphylea* had been challenged. Leaves and seeds of confirmed species of *Staphylea* were found in Northern America and Japan since Paleocene, seeds in Western Siberia since Oligocene. *Euscaphis pietzschii* Mai was the first member of Staphyleaceae in Europe (Germany, Middle Oligocene), seeds of different *Staphylea* species and *Turpinia ettingshausenii* (Engelhardt) Mai followed since Upper Oligocene in Europe, *Staphylea* pollen since Middle Miocene. The family Staphyleaceae culminated in Miocene, concerning diversity as well as the number of records. The modern *Staphylea* species appear in Pleistocene and the European ones were even reported from each of the Interglacials in Northern Parts of Europe and Georgia (furrow between Greater and Lesser Caucasus). Attempts were made to find possible refugia for *Staphylea* species during the last ice age and to gain arguments for the possibilities of *Staphylea pinnata*'s self-contained returning to Central Europe after the last ice age, besides of the anthropogenic dispersal assumed by archeological findings.

1. Einleitung und Stand der Forschung

Nach SIMMONS (2007) erfuhren die Staphyleaceae auf molekularer Basis eine Umstrukturierung. SIMMONS schlägt nur zwei Gattungen für die Familie vor: *Staphylea* und *Dalrympelea*. Die erste enthält alle bisherigen *Staphylea*-Arten sowie *Euscaphis* und die neuweltlichen *Turpinia*-Arten, sowie eine altweltliche Art, *Staphylea* (*Turpinia*) *cochinchinensis*. In der zweiten Gattung finden sich alle übrigen altweltlichen *Turpinia*-Arten, jetzt *Dalrympelea* genannt. Da sich aber die neue Gliederung noch nicht durchgesetzt hat, wird die bis dahin gültige Einteilung der Staphyleaceae in die drei Gattungen *Staphylea*, *Turpinia* und *Euscaphis* nach der deutlich unterscheidbaren Fruchtmorphologie beibehalten.

Rezent kommt die Gattung *Staphylea* nur in den gemäßigten Breiten von Nordamerika, Europa und Asien vor (SALES & HEDGE 1998). *Staphylea trifolia* L. ist eine der beiden nordamerikanischen Arten, *Staphylea pinnata* L. hat ein großes Areal mit Lücken vom Rheingraben im Westen, über Mitteleuropa südlich der Donau über den Balkan bis nach Georgien. *Staphylea colchica* Stev., die zweite europäische Art, ist nur auf die Kolchis beschränkt. Die Gattung *Turpinia* ist vom tropischen bis zum subtropischen Klimabereich in Amerika und Asien vertreten.

Euscaphis ist eine monotypische Gattung aus China, Japan, Korea, Taiwan mit der Art *Euscaphis japonica* (Thunberg) Kanitz 1878 (Flora of China, www.eFloras.org [24.10.11]). Sie wächst unter tropischen bis subtropischen Klimabedingungen.

Ein ausführliches Kapitel über die Geschichte der paläobotanischen Forschung des Tertiärs von ihren Anfängen an findet sich in MAI (1995).

Betrachtet man die paläobotanischen Arbeiten, in denen Samen der Staphyleaceae angeführt werden, fällt auf, dass bereits um 1900 der Schwer-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

punkt der Arbeiten nicht nur auf der systematischen Dokumentation der Fossilfunde und der Angabe der geologischen Einheiten, aus denen die Fossilien stammten, lag (DUBOIS 1905). Es wurden bereits Rückschlüsse auf die Umgebung zur Zeit der Einbettung vorgenommen und die Veränderungen der Vegetation im Laufe des Tertiärs im Zusammenhang mit Klimaänderungen durch Vergleich mit anderen fossilen Floren erkannt. Außerdem war die Mischung von europäischen, nordamerikanischen, kleinasiatischen und ostasiatischen Florenelementen – gegliedert nach der heutigen Verbreitung der entsprechenden Familien, Gattungen, Arten – innerhalb der jeweiligen Fundstellen aufgefallen (z.B. Klärbeckenflora bei Frankfurt, Oberpliozän, ENGELHARDT & KINKELIN 1908). Im Folgenden wurden zahlreiche Fundorte in ähnlicher Weise ausgewertet und ab der Mitte des 20. Jahrhunderts systematische, paläosoziologische, paläoökologische und paläoklimatische Aspekte vermehrt berücksichtigt (z.B. KIRCHHEIMER 1957, MAI et al. 1963, MÄGDEFRAU 1968, MAI 1965, 1997, 2001, GREGOR 1978, MELLER 1998 und viele andere Autoren). Zahlreiche Pollenfunde ergänzten die Aussagen über Makrofossilien (z.B. SADOWSKA 1977, OZAST & STUCHLIK 1977, SHATILOVA et al. 2011).

KOVAR-EDER & KVAČEK (2007) entwickelten einen Schlüssel für jungtertiäre Fossilfunde, Integrated Plant Record (IPR) Vegetation Analysis, unter Einbeziehung von Blatt-, Samen-/Sporen- und Pollenfunden nach ökologischen Parametern zur genaueren Klassifizierung der Paläofloren. Die Merkmale wurden den sechs heute verwendeten Vegetationsformationen – "Broad-leaved Deciduous Forest, Mixed Mesophytic Forest, Broad-leaved Evergreen Forest, Subhumid Sclerophyllous Forest, Xeric Open Woodland und Xeric Grassland or Steppe" – zugeordnet. Diese Methode eignet sich z.B. zur Rekonstruktion neogener zonaler Vegetation in Europa (KOVAR-EDER et al. 2008). Eine weitere Anwendung führt zusammen mit statistischen Methoden zur detaillierteren Abschätzung paläoklimatischer Parameter (z.B. TEODORIDIS et al. 2009) und damit zu einem genaueren, revidierten Bild der Fundstätten zur Zeit ihrer Entstehung.

Besonderes Augenmerk auf die fossilen europäischen Staphyleaceae legten MÄDLER (1939) und SZAFER (1947, 1954) in ihren Arbeiten über pliozäne Funde aus Deutschland beziehungsweise Polen, KIRCHHEIMER (1957) in einem kritischen Katalog der Früchte und Samen des Neogens, sowie NEGRU (1972) auf mittelmiozäne Funde aus Moldawien. DOROFEEV (1962, 1963) beschrieb etliche *Staphylea*-Arten aus Westsibirien vom Oligozän bis ins Miozän. Weiters gaben GEISSERT et al. (1990: 50-51) einen Überblick über die Beschreibungen der pliozänen *Staphylea*-Arten Europas mit genauen Zitaten und Angaben der Abbildungen. MAI fasste alle *Staphylea*- und *Turpinia*-Funde der ihm bekannten Autoren mit Zitaten und Kopien der Abbildungen in seinen persönlichen Aufzeichnungen zusammen (MAI pers. Mitt.).

©Naturwissenschaftlicher Verein für Steiermark; download unter www.biologiezentrum.at

Aufgabe war es nun, alte und neue Literaturangaben korreliert zusammenzuführen, um die Vorgeschichte der heutigen Areale der Staphyleaceae in Europa zu dokumentieren.

2. Material und Methode

Die umfangreichen fossilen Blatt-, Samen- und Pollenfunde von Vertretern der Staphyleaceae wurden nach Literatur-Recherchen zusammengefasst.

Tab. 1 stellt die gegenwärtige zeitliche Einstufung Fossilien führender geologischer Einheiten in verschiedenen europäischen Regionen der International Stratigraphic Chart (2009) gegenüber. Da Begriffe geologischer Formationen immer wieder genannt werden wurde die Übersicht den Ausführungen vorangestellt. Tab. 2 (Anhang) vergleicht Größenangaben fossiler und rezenter Samen. In Tab. 3 (Anhang) wurden die Fossildaten, nach ihrem Alter gereiht, dargestellt.

Tab. 1: Geologische Gliederung der International Stratigraphic Chart (ICS 2009) ab der Oberkreide im Vergleich zu lokalen Einstufungen der westlichen und östlichen Paratethys nach MAI (1995) und KOVAR-EDER et al. (2008), sowie aus Westgeorgien mit zeitlicher Zuordnung nach SHATILOVA et al. (2011). Zeitangaben in Millionen Jahren (Ma).

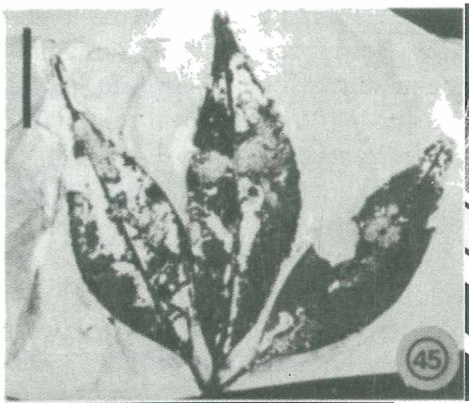
ISC					West-Paratethys	Ost-Paratethys	Westgeorgien		
Ära	Periode	Epoche	Stadium	Ma	Epoche/ Stadium	Epoche/ Stadium	Epoche/ Stadium		Ma
Känozoikum	Quartär	Holozän		0.01	Holozän	Holozän	Holozän		0.01
	Neogen (Jungtertiär)	Pleistozän	Ob. Pleistoz.	0.13	Pleistozän	Pleistozän	Pleistozän		
			„Ionium"	0.78					0.9
			Calabrium				Eopleistozän		
			Gelasium	1.80					1.8
		Pliozän	Piacenzium	2.59			Pliozän	Oberes Pliozän	3.4
			Zancleum	3.60	Pontium	Pontium Mäotium		Kimmerium	5.3
		Miozän O	Messinium	5.33				Pontium	7.1
			Tortonium	7.25	Pannon Sarmat	„Sarmat"	Mioz.O	Mäotium	9.5
		M	Serravallium	11.60				Sarmatium	13.0
			Langhium	13.82	Baden				
		U	Burdigalium	15.97					
			Aquitanium	20.43					
	Paläogen (Alttertiär)	Oligozän	Chattium	23.03					
			Rupelium	28.40					
		Eozän		33.90					
		Paleozän		55.80					
Mesozoikum	Kreide			65.50					

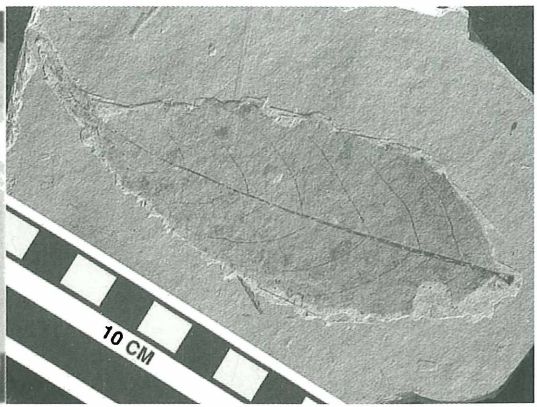
3. Beschreibung der Blatt-, Samen-, Frucht- und Pollenmerkmale von Arten der Staphyleaceae; Charakteristika fossiler Floren

3.1. Blattformen von *Staphylea*-Arten; Eigenschaften von fossilen Blattfloren

Laubblätter der rezenten Arten von *Staphylea* sind sommergrün und drei- oder fünf- (sieben-) fiedrig. Die seitlichen Fiedern sind meist sitzend, die Endfieder ist unterschiedlich lang gestielt. Der Blattrand der Fiedern ist bei allen rezenten Vertretern der Staphyleaceae gezähnt. Häutige Nebenblätter an der Blattbasis fallen früher oder später im Verlauf der Vegetationsperiode ab.

Nach MAI (1995: 149) ist die Bestimmung von Blattresten oft nicht exakt möglich, da Blattformen verschiedenster Familien einander ähnlich sein können. Daher ist die Namensgebung, häufig sogar die Zuordnung zu Gattungen fraglich (Abb. 1-3).





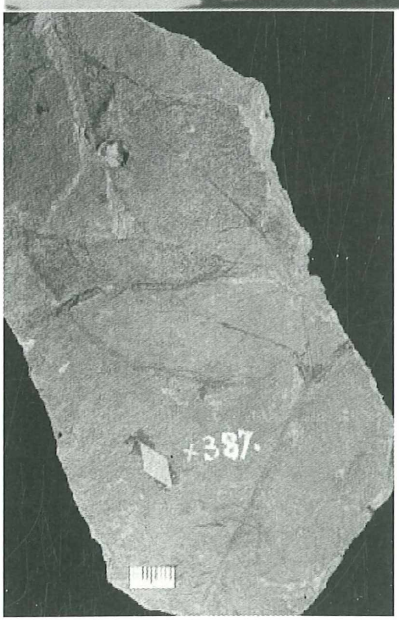


Abb. 1 (links oben): "*Staphylea*" ? *fremontii*, Blatt. USA, Wyoming, Lincoln County, Oberkreide.
Crabtree 1987, Fig. 45, p. 735

Abb. 2 (rechts oben): *Staphylea acuminata*, Blattfieder. USA, Teller County, Florissant Shale, Eozän.
http://www. clemson.edu/public/geomuseum/collections/fossils/plants/bladdernut.html [5.7.11].

Abb. 3 (links unten): *Staphylea acuminata*, Blatt. USA, Colorado, Lower Frontier Flora, Eozän.
http://planning.nps.gov/flfo/photos/0270.JPG [5.7.11].

Blattfloren sind meist autochthon; sie wurden in der Nähe des Wuchsortes abgelagert, und spiegeln daher die natürliche Zusammensetzung einer Pflanzengesellschaft wider. Gesamte Blatttypenspektren eines Fundortes mit besonderer Berücksichtigung der Blattformen, -konsistenz und -strukturen geben gute Informationen über klimatische und ökologische Bedingungen zur Zeit ihrer Einbettung (MAI 1995).

3.2. Merkmale von Früchten und Samen der Familie Staphyleaceae; fossile Karpofloren

3.2.1. Gattung *Staphylea* L. anhand der zwei rezenten Vertreter in Europa und der rezenten *Staphylea trifolia* L. aus dem Osten von Nordamerika

Die aufgeblasenen, häutigen, aus zwei bis drei Karpellen aufgebauten Kapseln der rezenten *Staphylea pinnata* bleiben bis zur Reife miteinander verwachsen. Nur in einem kleinen Bereich an den Spitzen entlang der Bauchnaht öffnen sich die reifen Früchte. Diese Öffnungen sind aber zu klein, um die Samen zu entlassen. Im Gegensatz zu den sich loculicid öffnenden Kapseln und in einzelne Teile zerfallenden Kapseln von *Koelreuteria* lösen sich die einzelnen Karpelle der Kapseln von *Staphylea* niemals voneinander.

Die harten, 8,3-11,5 x 8,2-10,7 mm großen Samen (Maße von 98 Exemplaren in SZAFER 1947, Mittelwerte siehe Tab. 2) öffnen sich bei der Keimung mit zwei Klappen (zweiklappige Dehiszenz), beginnend am Hilum und dann der Symmetrieebene folgend. Die glänzende äußere Oberfläche der verholzten Testa ist fein gekörnt. Ferner weist die Testa eine typische Innervation auf. Das eingesenkte Hilum ist rund bis schwach elliptisch und liegt in einer Ebene, die normal zu der Symmetrieebene steht. Die charakteristischen Spuren von fünf oder sieben Leitbündeln auf dem Hilum sind in einem zur dorsalen Mikropyle offenen Bogen angeordnet. Das mittlere, größte Leitbündel versorgt die ventrale Raphe. Die Spuren der lateralen, schwächeren Leitbündel können genähert sein, sodass manchmal nur drei Spuren erkennbar sind (Abb. 4, KIRCHHEIMER 1957).

Die Epidermis der Testa wird aus tafelförmigen Elementen mit besonders kräftigen Außenwänden gebildet. Darunter liegen rundliche oder polygonale Sklereiden, deren Lumen oft sternförmig verengt erscheinen. Die Dicke der Zellmembranen der Sklereiden nimmt von außen nach innen ab. Den inneren Abschluss bildet ein lakunöses Parenchym mit teilweise kollabierten Zellen (KIRCHHEIMER 1957).

Ähnliche Strukturen wurden auch an tertiären Samenresten gefunden, die deshalb zu *Staphylea* gestellt wurden (Abb. 5, Pliozän). Fossile Samen der letzten Zwischeneiszeit weisen schon die heutige Form auf (Abb. 6). SZAFER (1947) beschreibt die Oberfläche der Testa von *Staphylea pinnata* als glänzend oder matt, ihre Epidermiszellen als ein wenig gestreckt, mit perlenartig verdickten Wänden, meist schwach gewellt, abgerundet oder gerade.

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

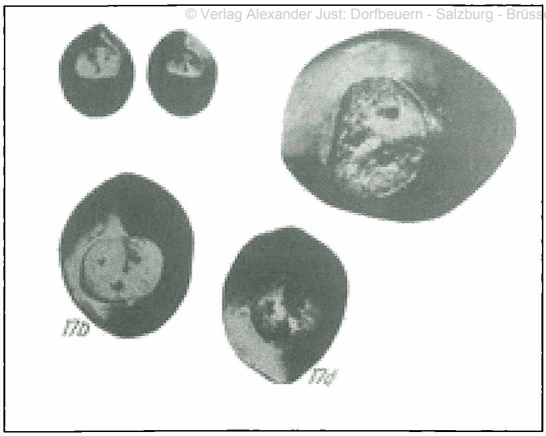
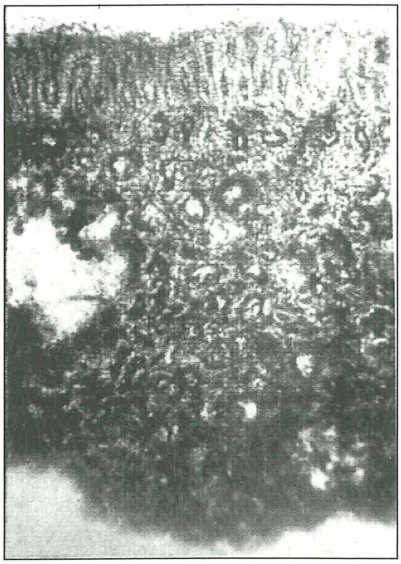
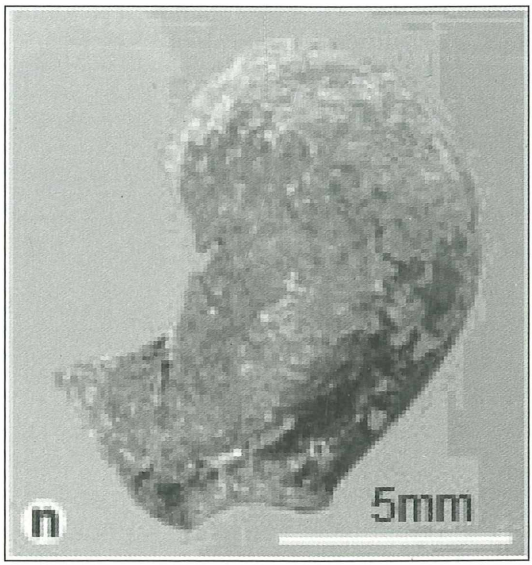


Abb. 4 (links): *Staphylea pinnata*, rezent, Samen, Hilum, Spuren der Leitbündel. KIRCHHEIMER 1957, Taf. 3, Abb. 17, p. 679.

Abb. 5 (links unten): *Staphylea* cf. *pinnata*, Samen, Testa quer. DE, Rippersroda, Oberes Pliozän. MAI et al. 1963, Taf. III/18.

Abb. 6 (rechts unten): *Staphylea. pinnata* L., Samen. NL, Hoge Broek, Eem. VAN DER HAM 2008, Fig. 5n.





Staphylea colchica bildet wesentlich kleinere, etwas abgeplattete Samen als *Staphylea pinnata* (6,5-8,0 x 5,3-6,8 mm, Maße von 100 *Staphylea colchica*-Samen in SZAFER 1947; Mittelwerte siehe Tab. 2. Nach eigenen Beobachtungen gibt es auch noch etwas kleinere Samen). Bei der kolchischen Art können die Samen wegen ihrer geringen Größe aus den, an der Spitze der Bauchnaht sich öffnenden, meist dreikarpelligen Kapseln zu Boden fallen. Die Innervation und die Öffnung der Samen bei der Keimung erfolgen wie bei *Staphylea pinnata*. SZAFER (1947) gibt als Merkmale für die Testa die matte oder wenig glänzende Oberfläche an, und dass deren Epidermiszellen alle mehr oder weniger gleich groß seien, 4-6-kantig mit geraden Wänden.

Noch kleiner sind die Samen der rezenten *Staphylea trifolia*. SZAFER (1947) gibt für 79 rezente Samen die Größen von 5,3-6,5 x 4,4-5,3 mm an (Mittelwerte siehe Tab. 2) und beschreibt die Testa als gelblich und stark glänzend, die [Epidermis]-Zellen der Testa als etwas länglich, abgerundet, oder mit geraden Wänden. Die Samenmerkmale der fossilen *Staphylea*-Arten werden erst in Kap. 5 beschrieben.

3.2.2. Samenmerkmale von *Turpinia ettingshausenii* (Engelhardt) Mai (1964), der einzigen fossilen Vertreterin der Gattung *Turpinia* in Europa

Ebenso wie bei *Staphylea* erfolgt bei der Keimung die Dehiszenz der Samen von *Turpinia* mit zwei Klappen. Die Samen sind länglich-eiförmig, seitlich etwas abgeflacht und 6-7 x 5-5,5 mm groß. Die Größe und Form der Samen variiert auch innerhalb einer Frucht sehr stark (Abb. 7), da mehrere Samen in einer Frucht zusammengedrängt sind.

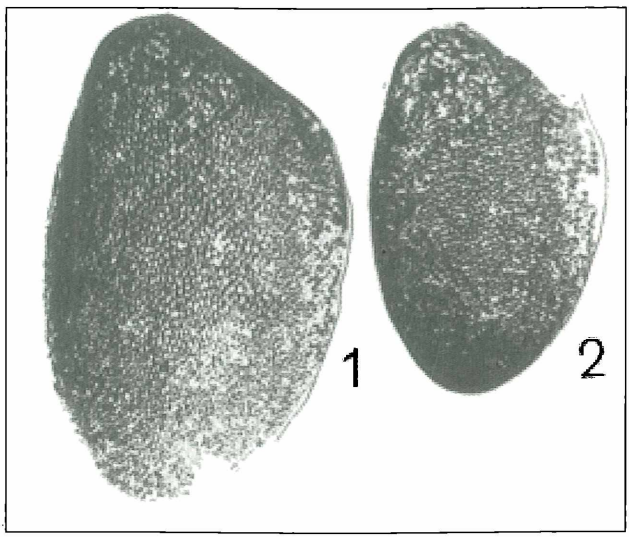


Abb. 7 (links): *Turpinia ettingshausenii*, Samen. BG, West-Maritza-Becken, Mittleres Miozän. MAI & PALAMAREV 1997, Tafel III, Fig. 1 & 2, p. 503.

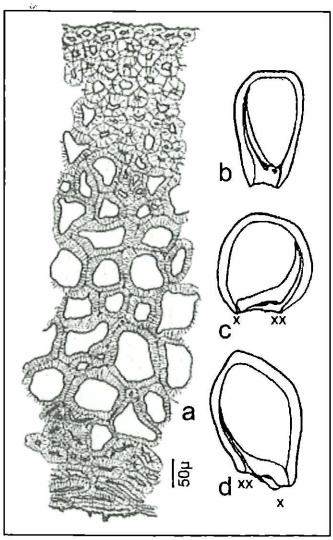


Abb. 8 (rechts): *Turpinia ettingshausenii*, Samen. DE, Kummersberg/ Zittau, Unteres Miozän a) Testa quer; b-d) verschiedene Spalthälften x Micropyle, xx Hilum. MAI 1964, Abb. 18, p. 96.

Das Hilum ist vertieft, bis 2,5 mm lang und zeigt 3-5 Leitbündelspuren. Die Mikropyle erscheint als kleines, rundliches Loch an der Kante des etwas ausgeschwänzten Hilums. Die Oberfläche der 0,5-1 mm dicken Testa ist schwach glänzend und durch obliterierte Epidermiszellen punktiert aufgeraut. Die Testa besteht aus einer Schicht dickwandiger, rundlicher Sklereiden, darunter folgt ein großlumiges lakunöses Parenchym, das nach innen zu stark kollabiert (Abb. 8 aus MAI 1964; MAI 1997, MAI & PALAMAREV 1997).

3.2.3. Samenmerkmale von *Euscaphis japonica* und *Euscaphis pietzschii* Mai 1980, dem einzigen Fund der Gattung in Europa

Euscaphis japonica **(Thunb.) Kanitz**

Die Frucht der rezenten Art besteht aus drei freien oder an der Basis wenig verwachsenen Karpellen, die als Bälge anzusehen sind. Das Perikarp ist schwach lederig, rotbraun mit unregelmäßigen Rippen. Die Samen sind nahezu kugelig, mit einem Durchmesser von ca. 5-6 mm. Sie besitzen eine Samenschale, die in eine glänzend schwarze, fleischige Sarcotesta (MAI 1980) - die in der Flora of China als Arillus bezeichnet wird - und in eine fast 1 mm dicke Sklerotesta differenziert ist. Im Gegensatz zu *Turpinia* sind die Samen nie zusammengedrückt, da in jedem Balg nur ein einziger Samen zur Reife gelangt. An der abgeschrägten Basis befindet sich ein vertieftes, großes Hilum, auf dem fünf lochartige Leitbündelspuren angeordnet sind. Das mediane Rapheleitbündel endet marginal im Samen, zwei paarig angeordnete, seitliche Spurstränge enden in den Wänden der Sklerotesta. Die Mikropyle befindet sich als kleines rundes Loch subbasal, nahe dem Hilum-Rand. Die Dehiszenz erfolgt längs des größten Umfanges in zwei gleich große Klappen (MAI 1980, Flora of China Vol. 11: 67, Nr.498. 2008. www.eFloras.org. [11.08.11]).

Euscaphis pietzschii **Mai 1980** (Abb. 9) aus dem Mittleren Oligozän

Die Samen sind linsen- bis nierenförmig, abgeflacht, symmetrisch. Die Sklerotesta ist bis 0,5 mm dick. Die Oberfläche ist durch obliterierte Zellen grubig strukturiert, die fleischige Sarcotesta ist bei fossilen Funden nicht mehr vorhanden. Der Samendurchmesser beträgt 3,5–5 mm, seine Dicke ca. 2 mm (MAI 1980).

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg / Brü

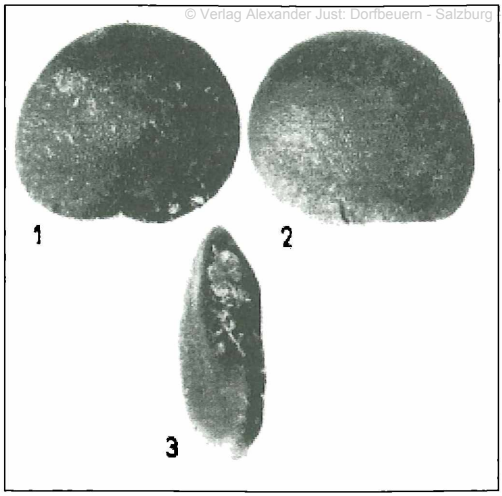


Abb. 9: *Euscaphis pietzschii*, Samen. DE, Nerchau, Mittleres Oligozän. MAI 1980, Abb. 115, Fig. 1-3, p. 296.

3.2.4. Charakteristika von fossilen Karpofloren

Fossile Frucht- und Samenfloren sind meist Taphozönosen, das sind Pflanzenreste, die allochthon aus einem größeren Einzugsbereich eines Flusses zusammengeschwemmt worden sind. Sie repräsentieren oft Pflanzengemeinschaften von Feuchtbiotopen, Auwaldgesellschaften, die aus der nächsten Nähe stammen, aber auch solche von verschiedenen höher gelegenen Regionen. Die Bearbeitung erfordert dann eine Zuordnung der Funde zu unterschiedlichen klimatischen und ökologischen Bedingungen. Eine Erklärung dafür, dass tropisch-subtropische Pflanzenreste gemeinsam mit solchen aus gemäßigten Klimabereichen zu finden sind, ergibt sich demnach durch die Herkunft aus unterschiedlichen Höhenstufen. Zu berücksichtigen ist aber auch, dass manche Pflanzen Areale haben, die von gemäßigten bis in subtropische Klimata reichen und dass die Areale fossiler Arten nicht unbedingt jenen rezenter Arten derselben Gattung gleichen. Zudem ist davon auszugehen, dass Arealgrenzen von anderen Pflanzenarten durch Konkurrenz beeinflusst wurden, was zu Fehlschlüssen über Klimaansprüche führen kann. Oft ergeben Grenzen von Kulturarealen bessere Aussagen über die Ansprüche kultivierter Arten als ihre natürlichen Vorkommen, besonders über Kontinentalitätsgrad und Wintertemperatur (MAI 1995: 439).

3.3. Merkmale von rezenten *Staphylea*-Pollen; fossile Pollenfloren

Pollenkörner der *Staphylea*-Arten sind tricolporat. Sie zeigen drei Colpi (Furchen) mit jeweils einer Apertur (Keimöffnung). Die Oberfläche der Colpi ist granular, das Tectum reticulat (netzartig, z. B. bei *Staphylea pinnata*, rezent, Abb. 10) oder perforat (löcherig, z. B. bei *Staphylea trifolia*, rezent, Abb. 11), wobei sich die größeren Löcher an den dicksten Stellen der Testa befinden und in Richtung der Colpi kleiner werden. Die Pollenkörner sind mehr oder weniger kugelig

und messen etwa 35-45 µ im Durchmesser. Die Exine ist ca. 2 µ dick (DICKISON 1987, diese Angaben betreffen rezente Arten). Feinstrukturen lassen sich bei fossilen Pollenkörnern schlechter erkennen als bei rezenten (Abb. 12, 13, 14).

Anhand von Vergleichen aus dem Pontium weisen SHATILOVA et al. (2011: 81) auf die unterschiedlichen Ergebnisse von Makrofossil- und Pollenfunden hin. Einerseits erhalten sich ledrige Blätter oder auch einige Samen besser als manche Pollenkörner, andererseits fehlen Farnreste und Reste von krautigen Pflanzen in Makrofossilfunden fast völlig, und auch temperate Koniferen sind nur spärlich vertreten.

Ein großer Unterschied ergibt sich aber durch den Einzugsbereich. Wenn Makrofossillagerstätten vor Ort entstanden sind oder aus nahegelegenen Gebieten zusammengeschwemmt wurden repräsentieren sie häufig nur azonale Pflanzengesellschaften wie Au- oder Sumpfwälder. Diese erlauben nur limitierte Schlüsse auf die klimatischen Bedingungen der Entstehungszeit. Im Gegensatz dazu enthalten Pollenkomplexe aus den marinen Ablagerungen aus dem Pontium - wie sie in Westgeorgien aus Bohrkernen bearbeitet wurden - Pollen von Pflanzen der gesamten Paläo-Kolchis, von der Niederung bis zu oberen Bergregionen, und decken einen großen Lebens- als auch Zeitraum ab.

Dabei muss allerdings berücksichtigt werden, dass Pflanzen-Arten/-Gattungen unterschiedliche Pollenmengen bilden, die Relation der gefundenen Pollenmengen daher nicht der Anzahl und Verteilung der Individuen entspricht. So ist z. B. *Pinus* im Pollendiagramm immer überrepresentiert (MAI 1995).

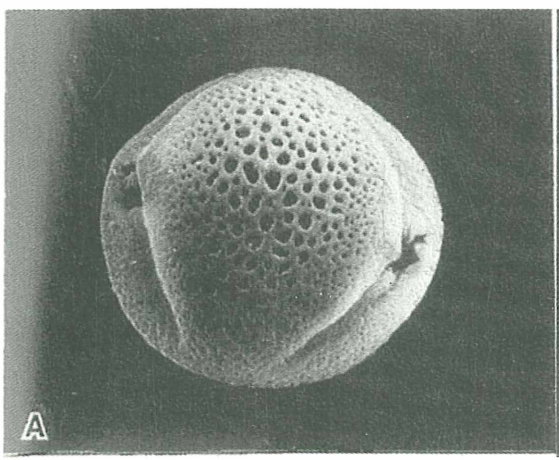


Abb. 10: Pollen von *Staphylea pinnata*, rezent, Mesocolpium retikulat, winzige Perforationen peripher und zwischen den großen Lumina. DICKISON 1987, Fig.1A (x 1100) und 1D (~ x 1270), p. 13.

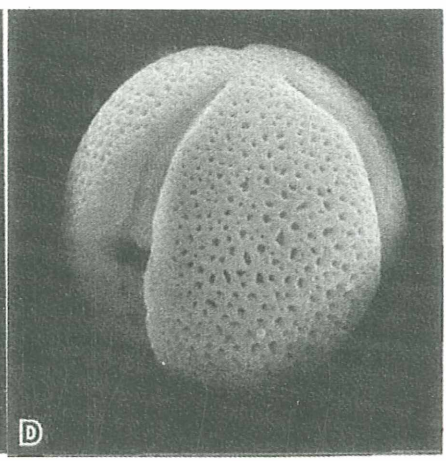


Abb. 11: Pollen von *Staphylea trifolia* rezent. Mesocolpium perforat. Mischung von größeren und kleinen Perforationen.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Klagenfurt; download unter www.biologiezentrum.at

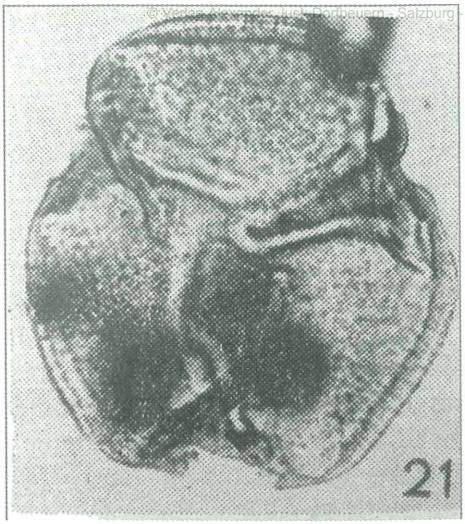


Abb. 12: Pollen von *Staphylea colchica*, W-Georgien. Oberes Miozän. STUCHLIK & SHATILOVA 1987, pl.XIV, Fig. 21.

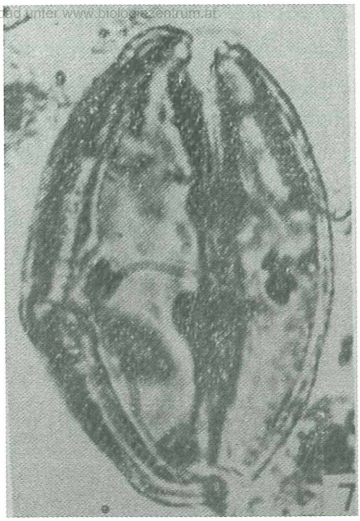


Abb. 13: Pollen von *Staphylea spec.* PL, Czarny Dunajez. Unteres Pliozän. OZAST & STUCHLIK 1977, pl. X, Fig. 7.

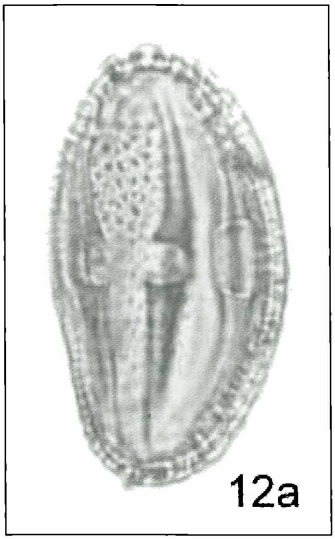


Abb. 14: Tricolporopollenites sp. 5, *Staphylea* L. type. PL, Legnica 33/56, 75m, Badenium. WOROBIEC 2009, Pl. 15, Fig. 12.

4. Zeiträume, aus denen Staphyleaceae-Funde stammen (Tab. 1, 3)

4.1. Kreide und Paläogen (Alttertiär)

Aus der Kreide sind ab der obersten Unterkreide (Albium) nur fossile Blattreste von *Staphylea*-Arten aus den USA und Canada bekannt. Bei *Staphylea fremontii* (Abb. 1) ist es nicht sicher, ob es sich wirklich um eine *Staphylea*-Art handelt. Die Blattfragmente ähneln der rezenten *Staphylea trifolia,* aber der Stiel der Mittelfieder ist kürzer als jener der Seitenfiedern und die Fiedern sind ganzrandig (KRAUSE 1960, CRABTREE 1987).

Staphylea acuminata wurde aus der obereozänen Florissant Flora aus Colorado (USA) beschrieben (Abb. 2, 3), kam jedoch nicht in der etwas älteren Green River Formation (Utah und Colorado, USA) vor, wie KRAUSE (1960) meinte (LEOPOLD et al. 2008). Weitere Funde von *Staphylea-* Arten aus dem Alttertiär stammten aus den USA (Paleozän, Eozän) und aus Westsibirien (Oligozän DOROFEEV 1962, 1963, MAI pers. Mitt.). Siehe Tab. 3. Ein Fund von *Staphylea spec.* aus Japan, wurde nur mit der Angabe Tertiär versehen, stammt aber aus einer Arbeit über miozäne Pflanzenfunde [paleodb 7.7.11].

4.2. Neogen (Jungtertiär) bis Pleistozän

In Europa wurden Fossilien von *Staphylea*-Arten – vorwiegend Samen, aber auch Pollen – vom Ende des Oligozäns (oberstes Paläogen) bis ins Pliozän, sowie in Ablagerungen aus Zwischeneiszeiten gefunden, wobei die zeitlichen Einstufungen sowie auch die absoluten Zahlenangaben immer wieder bei neuen Erkenntnissen geändert werden müssen.

Die Samenfunde stammen aus Sandlagen etlicher spättertiärer Braunkohlenbildungen Mittel-, Nord-, und Osteuropas, aus Tonen und Sanden in Kiesgruben, aus Bohrkernen sowie aus dem Salzton von Wieliczká (Südpolen). Fossile Pollenfunde von *Staphylea* kennt man seit dem Miozän.

Pollenkörner lassen sich meist nur bis zur Familie oder Gattung bestimmen. Je älter die Pollenfunde sind, umso ungenauer ist die Zuordnung zu Gattung oder Familie. Teilweise trifft das schon auf Pliozänfunde zu, besonders aber auf Funde aus dem Miozän (MAI 1995). *Staphylea*-Pollenfunde wurden in der Ebene zwischen Oka und Don südlich von Moskau (*Staphylea gracilis* Tarasevich), in Bulgarien, Polen und der Kolchis gemacht (Tab. 3).

4.3. Holozän

Nach der letzten Eiszeit fehlten *Staphylea*-Arten in Mittel- und Nordeuropa. Samenfunde von *Staphylea colchica* wurden aus Westgeorgien beschrieben (SHATILOVA et al. 2011), sowie von *Staphylea trifolia* aus Connecticut, USA (Tab. 3, Abb. 15).

Von der Bronzezeit an, über die Römerzeit und das Mittelalter taucht *Staphylea pinnata* von Italien, Slowenien über Deutschland, Tschechien bis Nordpolen im Zusammenhang mit Siedlungen auf (HELBIG 1879, HEGI 1965,

LATAŁOWA 1994, HEISS 2010). Hier kann nicht ausgeschlossen werden, dass es sich um Fossilien aus synantropen Vorkommen handeln könnte.

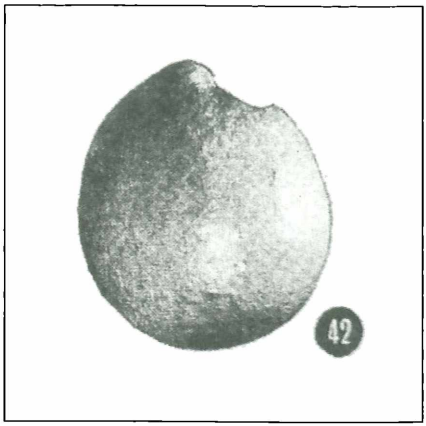


Abb. 15: *Staphylea trifolia foss.*
USA, Connecticut, Hamden. Quartär.
PIERCE & TIFFNEY 1986, Fig. 42.

So beschreibt HELBIG einen verkohlten *Staphylea pinnata*-Samenfund aus einer bronzezeitlichen Pfahlbausiedlung (Terremare) die von Italikern in der Po-Ebene, angelegt worden war, somit aus einer Gegend, wo die Pimpernuss heute nicht mehr wächst.

„Italiker" ist ein Sammelbegriff für verschiedene Völker mit unterschiedlichen indoeuropäischen Sprachen, die etwa ab 1000 v. Chr. in etlichen Schüben in das Gebiet des heutigen Italien einwanderten. Leider ist aber über die Herkunft dieser Völker nichts Genaues bekannt (AMENT et al. 1997). Nach „wissen.de Der Klügere sieht nach" [21.10.11] kamen die Italiker von Norden kommend über die Alpen nach Italien, nach GIZEWSKI (2000) stammten sie vom Ostrand der Alpen aus dem Bereich der Ungarischen Tiefebene.

HEGI (1965: 260) betonte die Schwierigkeit, Verbreitungsgrenzen für *Staphylea pinnata* in Mitteleuropa festzusetzen, da die Pflanze häufig angepflanzt wurde und verwildert.

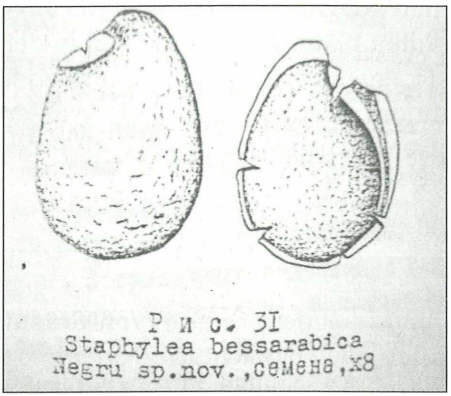
5. Samenfunde von Arten der Staphyleaceae aus Europa an ausgewählten Fundorten (Verzeichnis von allen recherchierten Funden Tab. 3)

5.1. *Staphylea microsperma* Negru (1969)

Siehe Tab. 3, Abb. 16, 17.

Staphylea microsperma war eine der ältesten *Staphylea*-Arten in Europa, beschrieben und gezeichnet von NEGRU (1972, siehe Abb. 16 rechts) aus dem mittleren Miozän von **Bursuk am Dnjestr (Moldawien)**. NEGRU nannte Samengrößen mit 2,6-3,95 x 2,1-3,25 mm. Die Samenschale wurde als zweischichtig angegeben, die Oberfläche als schwach runzelig mit niedrigen, meist breiten und kurzen, leicht gewundenen Runzeln, die Zellen rundlich bis vieleckig und klein (stark gekürzte Übersetzung nach MAI pers. Mitt.). Nach NEGRU (1972: 127)

weist sie Ähnlichkeiten mit *Staphylea pliocaenica* Kinkelin auf (Kap. 5.3.), ist aber wesentlich kleiner als diese, mit geringer verschmälerter Basis und weniger ausgeprägtem Rückengrat. GREGOR (1978) beschrieb die Samen als rund, meist flachgedrückt, mit waagrechtem Hilum. Die Samengrößen weichen an unterschiedlichen Fundorten stark voneinander ab (Tab. 2).



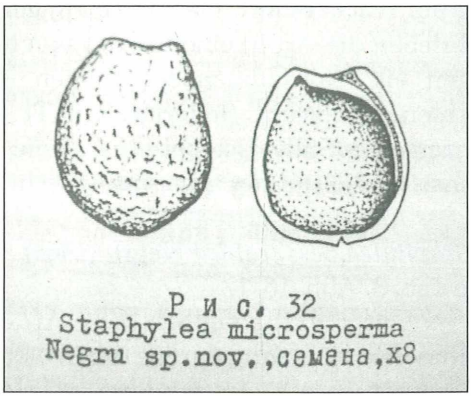


Abb. 16: *Staphylea bessarabica* und *S. microsperma*, Samen. Moldawien, Bursuk am Dnjestr. Mittleres Miozän. NEGRU, 1972, Fig. 31, p.124 und Fig. 32, p. 126.

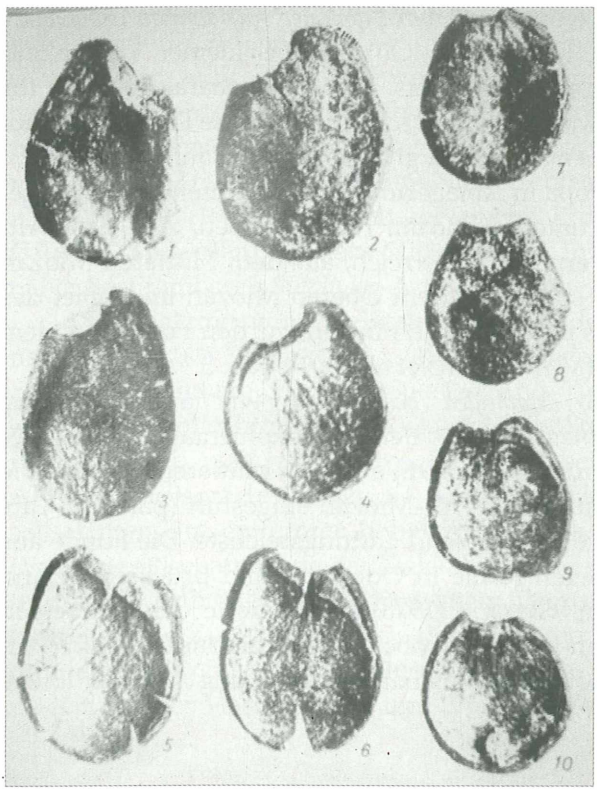


Abb. 17: Samen von *Staphylea bessarabica* (NEGRU 1972, Taf. XXII, 1-6) und *S. microsperma*, Moldawien, Bursuk am Dnjestr. Mittleres Miozän. (NEGRU 1972, Taf. XXII, 7-10), Vergrößerung ~9x.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Staphylea microsperma trat schon Ende des Oligozäns (im Chattium) in **Sachsen bei Jahmen (DE)** auf, isoliert aus einem Bohrkern (MAI 1997, 2001). Aus etwa gleicher Zeit wurde sie in **Westbulgarien** (PALAMAREV & PETKOVA 1987, PALAMAREV et al. 2005) nachgewiesen. Im Miozän kam sie gemeinsam mit *Staphylea bessarabica* in **Bayern** vor, und wurde in den Braunkohlentagebauen **Oder bei Wackersdorf** (GREGOR 1978) gefunden. KOVAR-EDER & KRAINER (1988) beschrieben die Art in einem Fund von inkohlten Blättern und Früchten in den tonigen bis feinsandigen Sedimenten im Hangenden der Kohle führenden Schichten von **Weiz, Steiermark (AT)** (Pannon). Der Fund enthielt Wasserpflanzen eines Stillwasserbereichs, sowie Auwaldpflanzen, zu denen die Verfasserinnen auch *Staphylea microsperma* rechneten.

5.2. *Staphylea bessarabica* Negru (1969)

Siehe Tab. 3, Abb. 16, 17.

NEGRU (1972) beschrieb diese Art ebenfalls aus dem Miozän von **Bursuk (Moldawien)**. Die Samengröße dieser Art variiert auch beträchtlich, von 3,45-6 x 2,6-5 mm (Tab. 2). Die Zeichnung ist in Abb. 16 links zu sehen. Die Wände der Samen wurden ebenfalls als zweischichtig angegeben mit außen rauer Oberfläche, die bei vielen Exemplaren schwach runzelig ist. Die Runzeln befinden sich hauptsächlich am Rücken des Samens. Die innere Oberfläche der Samenschale ist ebenfalls runzelig. Sie sei der westsibirischen *Staphylea spiridonovii* DOROFEEV ähnlich (Tab. 3, Unteres Miozän, Kireevskoje/Ob), sei aber kleiner, kürzer und runzliger (gekürzte Übersetzung nach MAI pers. Mitt.). Als charakteristisch für die Art gab GREGOR (1978) das (waagrecht bis) schräg zur Achse liegende Hilum und die im Vergleich zu *Staphylea microsperma* größeren Samen an.

S. bessarabica wurde in Europa in Ablagerungen vom älteren bis ins jüngere Miozän und sogar noch im unteren Pliozän nachgewiesen. Aus dem Alt-Miozän stammten Funde in Bayern und Österreich, aus dem Mittleren Miozän in Nord-Moldawien und Polen, sowie aus dem Oberen Miozän im Gebiet des Niederrheins und im Elsass. Aus dem Unteren Pliozän wurden Funde aus dem Piemont in Norditalien bekannt (MARTINETTO et al. 2001), Tab. 3.

GREGOR (1978) beschrieb *Staphylea bessarabica*, wie auch *Staphylea microsperma* und *Turpinia ettingshausenii*, aus den Braunkohlentagebauen **Oder und Brückelholz bei Wackersdorf (Bayern, DE)** aus dem Mittleren Miozän. Die Fundstellen werden aber heute ins Obere Alt-Miozän eingestuft (paleodb, Tab. 3). Die Flora der Grube Oder ist die arten- und gattungsreichste. Die Funde aus dem unteren Ton und der sandigen Kohle in Oder-Süd und Brückelholz sind autochthone, arme Miozänfloren. GREGOR (1978) positionierte diese Floren in die Gruppe der Mastixioideen-Floren, wobei Oder besonders reich an Symplocaceen ist, und Brückelholz eine Mastixiaceen-Häufung aufweist (Siehe auch Abschnitt 5.7).

Der Name Mastixioideen-Floren wurde 1935 von KIRCHHEIMER geprägt (zit. in MAI 1965), da diese Floren häufig Steinkerne von Mastixioideen (heute zu den Cornaceae gestellt) enthielten und es sich um „altertümliche Floren" handelte.
MAI (1965: 164) gab folgende Definition:

> „Die Mastixioideen-Floren sind der Ausdruck einer laurophyllen (immergrünen) Vegetation im europäischen Tertiär unter hygromegathermen Klimabedingungen. Sie werden gekennzeichnet durch ein dominantes oder gehäuftes Auftreten paläotropischer Elemente. Ihre zahlreichen eigenen, heute ausgestorbenen Gattungen sind Ausdruck eines primären Entwicklungszentrums im atlantotertiären Raum in eozäner Zeit. Im Jungtertiär wechseln je nach Klimabedingungen Mastixioideen-Floren mit Arktotertiärfloren zyklisch ab, wobei sie ihren Formenbestand allmählich verringern und von den arktotertiären Elementen durchsetzt werden."

Die jüngeren Mastixioideen-Floren traten in verschiedenen Horizonten des Miozäns auf und waren eigenartige Mischfloren mit arktotertiären Elementen. Man kann sie als Reliktfloren des Eozäns auffassen (MAI 1965). Als arktotertiäre Arten kamen sowohl *Staphylea microsperma* als auch *Staphylea bessarabica* in etlichen dieser Floren vor.

Etwa zur gleichen Zeit wie in Bayern entstanden die Braunkohlen von **Köflach-Voitsberg (Steiermark, AT)**. Im Hangenden des östlichen Teilbeckens von Oberdorf fand man in einer grobkörnigen Sandlage *Staphylea bessarabica* zusammen mit zahlreichen Pflanzenfossilien und wenigen Resten von Vertebraten. Die Artenzusammensetzung ließ auf mesophytische Wälder mit laurophyllen Elementen schließen, mit Klimabedingungen von 14-16°C mittlerer Jahrestemperatur und 1000-2000 mm Niederschlag (KOVAR-EDER & MELLER 2001).

SZAFER (1961) beschrieb die reiche Frucht- und Samenflora von **Stare Gliwice (Südpolen)** aus dem Mittelmiozän, in der zwei Bruchstücke einer nicht näher bestimmbaren *Staphylea*-Art zu finden waren.

Der **Salzton von Wieliczka (PL)** aus dem unteren Obermiozän enthielt nach ŁAŃCUCKA-ŚRODONIOWA (1984) *Staphylea* cf. *bessarabica*, sowie eine nicht näher bestimmbare *Staphylea*-Species, und *Turpinia ettingshausenii*. Es handelt sich um eine allochthone Flora, da die Gehölze (90%) gegenüber den krautigen Pflanzen bei weitem überwogen -wie bei allen miozänen Floren. Für Allochthonie sprachen auch die zahlreiche Elemente verschiedenster Waldgesellschaften, aus entfernten höheren Lagen, gemischt mit wenigen Sumpf- und Wassergesellschaften aus der Nähe des Ablagerungsraumes und einigen Vertretern arider Habitate von mediterranem Typus. ŁAŃCUCKA-ŚRODONIOWA (1984) bestätigte die Zugehörigkeit zu den jüngeren Mastixioideen-Floren wegen der dominanten Rolle von Vertretern der Misch- und laubwerfenden Wälder mit zwei Arten der Mastixioideae und typischen Begleitarten.

Für den Baden-Untersarmatischen Zyklus (Mittleres Miozän, Tab. 1; Tab. 3) des **zentralen Balkan (BG)**, in dem zwischen Tethys und Paratethys eine Meerestransgression stattgefunden hat, zählten nach PALAMAREV et al. (1999: 40-41) Staphyleaceae (*Staphylea*-Samen- und Pollenfunde und *Turpinia*-Samenfunde) - zusammen mit Lauraceae, Magnoliaceae, Fagaceae, Symplocaceae, Rutaceae, Juglandaceae und Theaceae sowie zahlreichen Farnen - zu den wichtigsten Strukturelementen der subtropischen Waldvegetation. Es war dies eine Zeit, in der die meisten neuen Sippen in der Florengeschichte entstanden (27 neue Arten), allerdings fehlten Vertreter der Mastixiaceae, Calycanthaceae, Euphorbiaceae, Styracaceae, Myristicaceae und Menispermaceae völlig. Aufgrund der genannten floristischen Zusammensetzung bezeichneten die Autoren diesen Florenkomplex als südosteuropäisches, verarmtes Derivat der „Jüngeren Mastixioideen-Floren"

Noch im Unteren Pliozän (Einstufung TEODORIDIS et al. 2009) waren im Bereich des Niederrheins ebenfalls Mastixioideen-Floren typisch. Sie stammten aus den Braunkohlen-Tagebauen **Fortuna und Hambach (DE)**. Die Funde von *Staphylea bessarabica* und *Staphylea spec.* wurden den Biotopen Waldrandvegetation, Auwald sowie Hochlandwald zugeordnet (VAN DER BURGH 1986). TEODORIDIS et al. (2009) berechneten die Jahresmittel der Temperatur für die Blattflora von Hambach mit 13,3-13,8°C; für die Früchteflora von Hambach mit 14,1-14,4°C. Die Berechnungen der Klimabedingungen für Blatt- und Fruchtfloren ein- und derselben Lokalität ergeben oft unterschiedliche Werte. Nach TEODORIDIS et al. (2009) kann ein Grund dafür die üblicherweise größere Diversität von Karpofloren gegenüber Blattfloren sein. Außerdem sind in Blattfloren Sträucher und Kräuter im Gegensatz zu Bäumen meist unterrepräsentiert.

Ab dem mittleren Miozän trat noch eine weitere *Staphylea*-Art in Europa auf:

5.3. *Staphylea pliocaenica* Kinkelin (1908)

Siehe Tab. 3, Abb. 18, 19, 20 (Fig. 13).

KINKELIN beschrieb die Samen aus **Frankfurt am Main (DE)** als dickschalige (bis 1mm), hölzerne, verkehrt eiförmige „Nüsschen" mit kreisrundem Querschnitt, am Gipfel abgerundet, mit kreisförmiger Öffnung an der Unterseite. Vom Rande der Basis erheben sich zwei, schon vor der Mitte sich verflachende, stumpfe Kanten. Die Oberfläche ist mit unregelmäßigen, kleinen und ungleichen Höckern besetzt. Es fand sich auch eine Frucht, mit vermutlich saftiger Fruchtwand, in der drei Samen steckten (Siehe Abb. 17, ENGELHARDT & KINKELIN 1908). [Ob diese Frucht *Staphylea* zuzuordnen ist, erscheint fraglich, zumal keinerlei ähnliche Strukturen bekannt sind]. MÄDLER (1939: 111), der sich ebenfalls mit der Frankfurter Flora beschäftigte, gab eine geringere Schalendicke an. Größenangaben beider Autoren von *Staphylea pliocaenica* siehe Tab. 2).

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

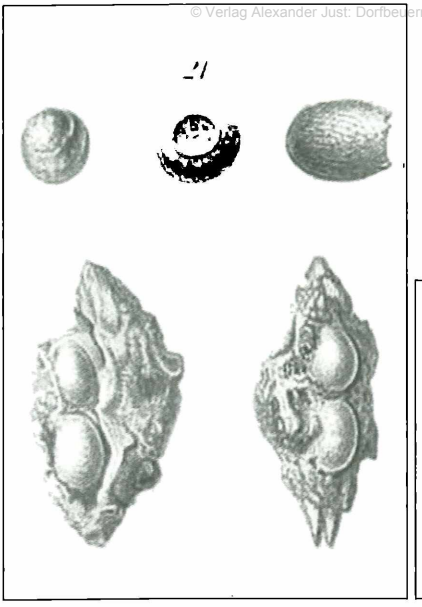


Abb. 18: *Staphylea pliocaenica.* DE, Frankfurt/Main. Pliozän. ENGELHARDT & KINKELIN 1908, Taf. XXXII, Fig. 21: Samen, Fig. 22: Frucht.

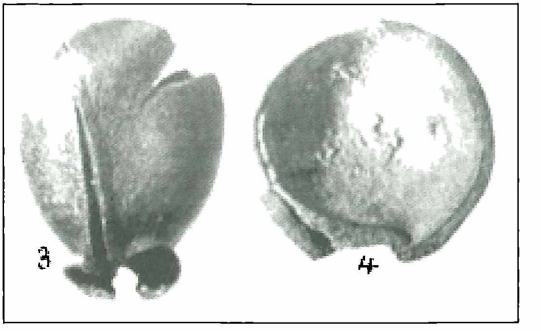


Abb. 19: *Staphylea pliocaenica.* Samen DE, Frankfurt/Main. Pliozän. MÄDLER 1939, Taf. 9, Fig. 3-4.

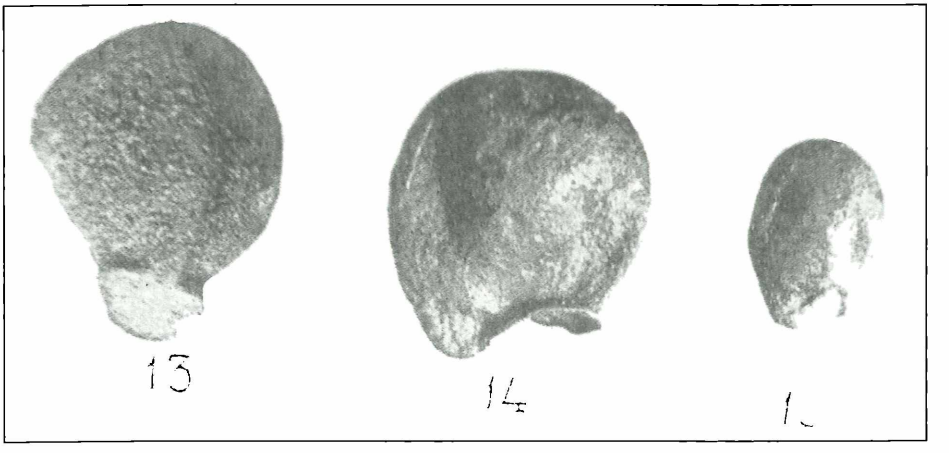


Abb. 20: Samen von *Staphylea pliocaenica* (Fig. 13), *Staphylea. colchica* (Fig. 14), *Staphylea* cf. *trifolia* (Fig. 15). PL, Krościenko. Pliozän. SZAFER 1947, Taf. XI.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die reichhaltige fossile Flora von Frankfurt wird als „Klärbeckenflora" bezeichnet, da sie bei der Errichtung eines Klärbeckens 1885 sowie dessen Erweiterung 1903 in einer Tonlinse aus dem Unterpliozän gefunden wurde. Ihre Arten wurden dem ostasiatischen, dem europäischen, dem nordamerikanischen und dem pontischen Florenbereich zugeordnet (MÄDLER, K. 1939, HIRMER 1942). Zu den pontischen Elementen zählte MÄDLER Arten, die durch die Eiszeit in Mitteleuropa verschwanden und erst später, eventuell in der klimatisch begünstigten Bronzezeit, von Osten her wieder einwanderten. Die acht pontischen Arten umfassen die ausgestorbenen Arten *Caulerpa tertiaria, Pterocaria denticulata, Fagus decurrens, Parrotia fagifolia, Prunus insititia* var. *pliocaenica* und *Staphylea pliocaenica,* sowie die auch rezent vorkommenden Arten *Pirus malus* L. *fossilis* [*Malus sylvestris* MILLER] und *Aesculus hippocastanum* L. *fossilis.* Von den 24 mittel- und vier südeuropäischen Elementen starben nur sieben aus, hingegen fast alle nordamerikanischen und asiatischen Florenelemente.

MÄGDEFRAU (1968: 433-443) beschrieb die Miozänwälder im unteren Maintal der vorliegenden Taphozönose: „Die Buchten des Mains und seine Altarme waren von Wasserpflanzen besiedelt, an den Ufern wuchsen Sauergräser und Weiden, sowie vermutlich *Taxodium* und *Nyssa.* In den Auwäldern überwogen die Laubhölzer, unter anderen *Populus, Fraxinus, Prunus, Carpinus, Ulmus, Betula, Liriodendron, Liquidambar.*" Als Unterholz nahm MÄGDEFRAU *Myrica, Corylus, Berberis, Staphylea, Acanthopanax* und Vertreter anderer Gattungen, sowie etliche Lianen an. An Südhängen stellte er sich zahlreiche Nadelhölzer, durchmischt mit Laubbäumen vor, auf den Kämmen der Gebirge *Abies, Picea, Tsuga* und Kiefernarten mit kleinen Zapfen. Das Vorkommen von Vertretern der genannten Gattungen spricht für ein warm-gemäßigtes Klima.

In der so genannten „Saugbaggerflora" (nach der Art der Gewinnung des Sandes) von **Sessenheim im Elsass (FR)** traten Funde von *Staphylea pliocaenica* zusammen mit *Staphylea* cf. *trifolia* L. *fossilis* und *Staphylea colchica* Stev. *fossilis* zutage (Tab. 3).

Wegen der Land-Meerverteilung im Pliozän muss der Fundort verhältnismäßig nahe zur Küste gelegen sein, benachbart zum Vorläufer des Rheingrabens und war mit relativ milden Wintern und ausgeglichenen Sommern klimabegünstigt (GEISSERT et al. 1990). TEODORIDIS et al. (2009) benützten die "Integrated Plant Record Vegetation Analysis" (KOVAR-EDER & KVAČEK 2007) zur exakteren Bestimmung des Klimas im Pliozän und zur genaueren Einordnung der Sessenheimer Floren in Vegetationsformationen. Einbezogen in die Statistik wurden Blätter und Früchte (Samen) von 28 Koniferen und 113 Angiospermen, darunter auch *Staphylea colchica, Staphylea trifolia* und *Staphylea pliocaenica.* Die „Saugbaggerflora" stammte demnach aus einem "Mixed Mesophytic Forest", da unter den zonalen Angiospermen-Gehölzen der Anteil der laubwerfenden Breitlaubigen unter 80% lag, der immergrünen Breitlaubigen unter 30%, der Sklerophyllen und Leguminosen unter 20%, sowie der Anteil der zonalen Kräu-

ter unter 30% (KOVAR-EDER et al. 2008). Als Klimawerte wurden 15,3-15,6°C mittlere Jahrestemperatur, 2,7°C für die mittlere Temperatur des kältesten Monats, 23,6-25,1°C für die mittlere Temperatur des wärmsten Monats ermittelt. Der mittlere Jahresniederschlag schwankte von 979-1146 mm, wobei im nassesten Monat 164-167 mm, hingegen im trockensten 38 mm und im wärmsten 84 mm gefallen sein könnten. Vergleichbare Floren gibt es heute nicht mehr in Europa, aber in den warmtemperaten Gebieten von Ostasien und Nordamerika (MAI & WALTHER 1988).

Auch in **Südpolen**, in **Krościenko**, trat *Staphylea pliocaenica* mit *Staphylea colchica fossilis*, und *Staphylea* cf. *trifolia fossilis* gemeinsam in niedrigeren Höhenlagen zusammen mit *Carpinus betulus* auf (SZAFER 1947: 147; siehe Abb. 20). In **Mizerna II** fand man *Staphylea pliocaenica* gemeinsam mit *Staphylea pinnata* und *Staphylea colchica* (SZAFER 1954). Als Unterscheidungsmerkmale der sehr ähnlichen Samen von *Staphylea pliocaenica* und *Staphylea pinnata* gab (SZAFER 1947) für die Samen beider Arten etwa gleiche Längen an, jedoch für *Staphylea pliocaenica* eine etwas geringere Breite. Im Unterschied zur Testa von *Staphylea pinnata* (Kap. 3.2.1.) ist die Testa von *Staphylea pliocaenica* leicht glänzend, hat rundliche Zellen mit dicken, in der Regel geraden Wänden.

Aus der Tongrube „Renate-Ost" in **Großräschen (DE)** beschrieb MAI (2001) *Staphylea pliocaenica* erstmals schon aus dem Miozän. Bis dahin war sie nur im Pliozän gefunden worden.

5.4 *Staphylea pinnata* L. *fossilis* Dubois (1905)

Siehe Tab. 3.

Diese Art wurde erstmals aus dem Oberpliozän gefunden, und die Erstbeschreibung stammt von DUBOIS (1905) aus **Tegelen (NL)**. In **Hambach (DE)** rekonstruierte VAN DER BURGH (1983, aus der Zeit der Grenze Unter-/Oberpliozän) das Vorkommen von *Staphylea pinnata* L. *fossilis* aus der Umgebung eines seichten Flusses, wo *Fagus* in einem extensiven „Broad-leaved Upland Forest" dominant war, und in der Ferne Nadelgehölze wuchsen. Der Fund enthielt auch Auwald- und Waldrandpflanzen sowie Sumpfwaldreste, wie es in Taphozönosen üblich ist. In **Rippersroda (DE)** wurde aus einer Doline im Mittleren Muschelkalk aus braunkohlenartigen Sedimenten unterhalb des ältesten Pleistozäns *Staphylea pinnata* geborgen (MAI et al. 1963).

GEISSERT (1980) beschrieb *Staphylea* cf. *pinnata* aus dem obersten Pliozän, aus der Kiesgrube Mary-Kocher in **Sessenheim im Elsass (FR)** aus einer „végétation semi-forestière", eingeschaltet zwischen Auwald und Steppe zusammen mit zahlreichen Blättern von *Buxus sempervirens*, sowie den Laubgehölzen *Carpinus* cf. *betulus* (abundant), *Corylus* cf. *avellana*, *Alnus spec.*, *Pterocarya limburgensis*, *Eucommia spec.*, *Magnolia cor*, cf. *Parrotia persica*, *Sambucus spec.*, *Vitis sylvestris*, mit *Liriodendron spec.* als einzigem tertiären Element in dieser Assoziation. WILSON (1973) gab *Staphylea spec.* aus dem Quartär, dem Cromerium, das

dem alpinen Günz/Mindel Interglazial entspricht, vom **Cromer** „Forest Bed", einer Ablagerung auf dem Küstenstreifen zwischen Norfolk und Suffolk im Südosten von **Großbritannien** an. KRÄUSEL (1937) nannte *Staphylea pinnata* aus **Vogelheim bei Essen (DE)** aus dem Holstein Interglazial. Er beschrieb eine Wald- und Gehölzflora mit *Vitis, Staphylea, Buxus* und *Hyoscyamus albus,* wobei die Buche fehlte, aber tertiäre Gehölze auftraten. Nach MAI & WALTHER (1988) wies VON DER BRELIE (1959) *Staphylea pinnata* unweit von Essen aus **Grevenbroich (DE)** ebenfalls aus dem Holstein Interglazial nach.

In einer tonigen Lage einer Sand- und Kiesgrube im Zentrum der **Niederlande** („Kreftenheye Formation" in der Nähe von **Raalte**) entdeckte man vier Samenbruchstücke von *Staphylea pinnata* (Abb. 6). Die Ablagerungen stammen aus dem letzten, dem Saale/Weichsel-Interglazial (Eem, 130 000-115 000 BP), als der Rhein Fluss- und Deltasedimente nach dem Rückzug der vorletzten Eiszeit hier deponiert hatte. *Staphylea pinnata* fand sich zusammen mit Relikten, die auf eine Waldvegetation mit mittleren Juli-Temperaturen von mindestens 17° C hinweisen. Weiters belegen zahlreiche Relikte von Gras- und Blütenpflanzen eine Süßwassersedimentation mit einer Wassertemperatur von 14-17° C, in einigen Monaten im Jahr sogar von mehr als 20° C. Unter solchen Bedingungen konnten *Salvinia*-Sporen ausreifen (VAN DER HAM et al. 2008). Durch diese Funde ist belegt, dass *Staphylea pinnata* noch in der letzten Zwischeneiszeit im Norden Mitteleuropas vorkam.

5.5 *Staphylea protocolchica* Kolakovsky, *Staphylea colchica* Steven (1848)

Siehe Tab. 3, Abb. 19 (14).

SHATILOVA et al. (2011) gaben Samenfunde von *Staphylea protocolchica* und *Staphylea colchica* aus dem unteren Pliozän (Pontium) in **Westgeorgien** an. Makrofossilfunde von *Staphylea colchica* wurden in Westgeorgischen Ablagerungen erst wieder aus dem Holozän (0,01-0 Ma) gemacht, wo starke anthropogene Einflüsse die Wälder und Sümpfe verdrängt hatten.

In der Saugbaggerflora von **Sessenheim (FR)** aus dem unteren Pliozän fand man Samen von *Staphylea colchica fossilis* (GEISSERT 1980, – et al. 1990; siehe *S. pliocaenica*) ebenso wie im Pliozän von **Krościenko** und **Mizerna II in Polen** (SZAFER 1947, 1954, s.o.). Nach SZAFER (1947) unterscheidet sich *Staphylea colchica fossilis* von der rezenten Art lediglich durch die matte, dunkle Oberfläche der Testa (Kap. 3.2.1.).

5.6 *Staphylea* cf. *trifolia* L. *fossilis*

In Europa tauchte diese Art im späteren Unteren Pliozän in **Frankreich** in **Sessenheim** (GEISSERT 1980, – et al. 1990) auf, sowie vermutlich aus derselben Zeit in **Krościenko (PL)** (SZAFER 1947). SZAFER gibt für *Staphylea trifolia fossilis* eine etwas kleinere Samendicke, aber dieselben Testa-Merkmale wie bei der rezenten Art an (Kap. 3.2.1.).

In **Connecticut (USA)** wurde *Staphylea trifolia* aus dem Holozän (ca. 2900 - 2650 BP) von Tieflandflusssedimenten beschrieben (PIERCE & TIFFNEY 1986). Siehe Tab. 3.

5.7. *Turpinia ettingshausenii* (Engelhardt) Mai (1964)

Siehe Tab. 3 und Abb. 7, 8.

Vom Oberen Oligozän bis ins Untere Pliozän wurden in Europa nur Samen von einer einzigen *Turpinia*-Art, *Turpinia ettingshausenii*, gefunden (MAI & PALAMAREV 1997, MARTINETTO 2001). Die Samen haben stark unterschiedliche Formen je nach Lage in der Frucht (MAI 1964, MAI 1997, Taf. 9, Fig. 22-23 aus der Bohrung 42/65 **Jahmen** und Taf. 10, Fig. 1-2 aus der Bohrung **Niederheide** NSL 35/65, beide **Sachsen (DE)**, Oberes Oligozän. In **Turów (Südwestpolen)** erreichten die Samen sogar eine Größe von 8 x 6 mm (GREGOR 1978). Rezent ist die Gattung nur in Südamerika sowie Asien vertreten. Es wird angenommen, dass *T. ettingshausenii* ebenso wie die rezenten Arten tropisches bis subtropisches Klima benötigte.

Während *Turpinia ettingshausenii* in **Oder II** zu Tausenden vorkommt, fehlt sie in **Brückelholz** (beide **Bayern, DE**, Unteres Miozän) fast völlig, obwohl beide Gruben sich in unmittelbarer geographischer Nachbarschaft befinden und die Ablagerungen aus etwa derselben Zeit stammen, berichtete GREGOR (1978). Allerdings unterscheiden sich die Einbettungsmaterialien (Tab. 3).

5.8. *Euscaphis pietzschii* Mai (1980) (Abb. 9), *E. japonica fossilis*

MAI fand *Euscaphis pietzschii* in einer Tongrube in **Nerchau (Sachsen, DE)** aus dem Mittleren Oligozän. Das dürfte bisher der einzige Fund in Europa sein. Erst im Pliozän wurde *Euscaphis spec.* in Japan, gefunden (MANCHESTER et al. 2009). Diese Art entspricht nach MAI (1980) der heutigen Art *Euscaphis japonica*, die im temperaten Klima Ostasiens wächst (Tab. 3).

6. Pollenfunde

Siehe Tab. 3 und Abb. 10-11 rezent, 12-14 fossil.

Fossile Pollenfunde sind meist nur bis zum Gattungsniveau zu bestimmen. Artangaben sind daher oft als Rückschlüsse aus der rezenten Flora vor Ort anzusehen. Es wird nur von Pollenfunden der Gattung *Staphylea* berichtet, nicht jedoch von *Turpinia* und *Euscaphis*.

Aufgrund von klimatischen, pflanzengeographischen und sedimentologischen Vergleichen wird während des Miozäns (unteres Pliozän) für die Nordküste der Paratethys von Südpolen bis Georgien ein einheitlich subtropisches Klima mit hoher Humidität rekonstruiert (STUCHLIK & SHATILOVA 1987). Die subtropische Vegetation Westgeorgiens war jedoch reich an baumartigen Farnen.

Ab dem mittleren Mittelmiozän sind Pollenfunde von *Staphylea spec.* aus **Westgeorgien** (STUCHLIK & SHATILOVA 1987; Abb. 12), wie auch aus **Südpolen,** aus den Becken von **Nowy Sącz** und **Nowy Targ-Orawa** am Rande der Karpaten, bekannt (OZAST & STUCHLIK 1977, Abb. 13; STUCHLIK & SHATILOVA 1987, SYABRYAJ & STUCHLIK 2004; Tab. 3), die vorwiegend aus Bohrkernen mariner Sedimente stammten (SHATILOVA et al. 2011). Im Mittleren und Oberen Miozän wurde aus verschiedenen Horizonten des Kohlereviers in **Legnica (SW-Polen)** Pollen von *Staphylea spec.* gefunden, auch als *Tricolporopollenites, Staphylea-* Typ, bezeichnet (SADOWSKA 1977, WACNIK & WOROBIEC 2001, WOROBIEC 2009; Abb. 14).

Ende des Miozäns wurde mit dem Rückzug der Tethys aus Mitteleuropa das Klima kontinentaler und die zentraleuropäische Flora entwickelte sich rapid (STUCHLIK & SHATILOVA 1987). Im Laufe des unteren Obermiozäns in **Georgien** („Sarmatium", siehe Tab. 1) wurde die Furche zwischen Großem und Kleinem Kaukasus durch den Dzirulischen Block in ein West- und Ostgeorgisches Becken zweigeteilt. Beide Regionen Georgiens entwickelten sich danach eigenständig. Im Westen, im Hinterland der Rioni-Mündung, entstand bei warmen und humiden Klimabedingungen das Kolchis-Refugium, in dem auch Abkühlungsphasen mit zunehmender Humidität gekoppelt waren, die das Überleben kälteempfindlicher Pflanzen erleichterte.

Pollenfunde von *Staphylea spec.* aus **Atapi** und **Zana, Westgeorgien** (STUCHLIK & SHATILOVA 1987) stammen aus dem Sarmatium bis zum Unteren Pontium. Der Osten Georgiens wurde zunehmend kontinentaler und *Staphylea* war ab dem Oberen Obermiozän (Mäotium, 9,5-7,1 Ma) nur mehr in **Westgeorgien** zu finden. Pollenfunde von *Staphylea colchica* sind nach SHATILOVA et al. (2011) in Westgeorgien aus dem gesamten Pliozän (7,1-1,8 Ma) belegt (Tab. 3, Abb. 12).

In Georgien wird das Eopleistozän (1,8-0,9 Ma, nach dem einzigen Fundort in Südwestgeorgien auch **Gurium** genannt) zwischen Pliozän und Pleistozän eingeschoben. Es wurde mit dem Ende der Donau-Vereisung, dem Donau-Günz-Interglazial und einem Teil der Günz-Eiszeit korreliert. Pollenfunde von *Staphylea colchica* gab es auch aus diesen Schichten, wo sich in den kälteren Zeiten Nadelwälder ausgebreitet und warm-temperate Wälder auf Reliktflächen zurückzogen hatten (SHATILOVA et al. 2011).

Pollen von *Staphylea spec.* wurde in Westgeorgien während des Pleistozäns bis zum Ende des Günz-Mindel-Interglazials gefunden (0,9- bis etwa 0,6 Ma), fehlte in der Mindel-Eiszeit und trat erst wieder im Mittleren und Oberen Pleistozän durchgehend bis zur Würm-Eiszeit (0,4-0,01 Ma; SHATILOVA et al. 2011) auf. Eine Lücke gab es dann erst wieder in der zweiten Hälfte der Würm-Eiszeit. Aus dem Holozän Westgeorgiens sind zwar keine Pollenfunde von *Staphylea,* aber Samenfunde bekannt (s.o.).

Die Angaben aus Westgeorgien (SHATILOVA et al. 2011) wurden den Artentabellen der verschiedenen Zeiträume entnommen. Leider lassen sie sich trotz vieler Literaturangaben nicht den unabhängig von den Tabellen angegebenen Fundorten zuordnen. Eine Kontaktaufnahme mit Frau Prof. Shatilova über das Georgische Nationalmuseum, Tbilisi, kam leider nicht zustande.

7. Zusammenfassung der Ergebnisse

Wie aus den Kapiteln 5-6 ersichtlich ist, stellen die Staphyleaceae im Neogen eine in Europa weit verbreitete paläbotanische Familie dar. Rekonstruktionen des Paläoklimas oder auch der Vegetationsformationen basieren auf dem Vergleich rezenter ökologischer Ansprüche der Staphyleaceae unter der Annahme, dass damals ähnliche Formen der Familie unter ähnlichen ökologischen Bedingungen gedeihen konnten. Diese ausschließlich aus der Literatur stammenden Daten und ihre Interpretation zeigen einerseits die – vielleicht – flächige Verbreitung der Staphyleaceae in Europa bis in den Bereich der Kolchis, dem heutigen Westgeorgien entsprechend. Des Weiteren ist *Staphylea trifolia* als nordwestamerikanischer Einfluss bemerkenswert. Bedingt durch den dramatischen Klimawandel von Warm- zu Kaltzeiten während des Pleistozäns sind diverse Staphyleaceae entweder auf Rückzugsgebiete verdrängt worden oder ausgestorben. Erst nach Ende der Würmeiszeit erfolgte eine Neubesiedlung, wobei jedoch der anthropogene Einfluss nicht vernachlässigt werden darf.

8. Diskussion

8.1. Gedanken zu einigen fossilen Arten der Staphyleaceae

Auffallend ist, dass trotz der harten Samenschale auch in reichhaltigen fossilen Karpofloren nur wenige *Staphylea*-Samenfunde zu Tage traten, was schon MÄDLER (1939) vermerkte. Im Gegensatz zu *Staphylea*-Arten war *Turpinia ettingshausenii* stellenweise offenbar sehr zahlreich vertreten (Miozän, Tagebau Oder, Bayern, GREGOR 1978). In diesem Fall könnte es sich um lokal zusammengeschwemmte Samen handeln. Jedenfalls ist *Turpinia ettingshausenii* über einen längeren geologischen Zeitraum als jede einzelne *Staphylea*-Art belegt, ohne dass sich die Samenform morphologisch verändert hätte (Tab. 3). Trotz der zahlreichen *Turpinia*-Samenfunde wurden jedoch keine Blatt- oder Pollenfunde gemeldet. Das mag daran liegen, dass Blätter schwer bestimmbar sind und sich auch Pollenfunde oft nicht bis zur Art, sondern höchstens bis zum Gattungsniveau bestimmen lassen.

DOROFEEV nannte 1962 und 1963 (zweite Arbeit zitiert in paleodb sowie MAI pers. Mitt.) Samen von etlichen *Staphylea*-Arten aus dem Oligozän bis ins Miozän von Westsibirien (Tab. 3). NEGRU (1972) sieht eine Ähnlichkeit von *Staphylea bessarabica* aus Moldawien mit *Staphylea spiridonovii* (DOROFEEV 1963). CZAJA (2003: 63) stellt die Ähnlichkeit von zwei *Staphylea spec.*-Samen aus dem

Miozän von Berzdorf (Sachsen, DE, Tab. 3) in der Form mit *Staphylea rotundata* und *Staphylea spiridonovii* (DOROFEEV 1963) fest, wobei die westsibirischen Arten im Durchschnitt allerdings kleiner wären.

Nach SZAFER (1954: 47) und GEISSERT et al. (1990: 51) dürften die westsibirischen Arten (ohne nähere Angabe von Gründen) aber in keinem Zusammenhang mit den europäischen stehen. Da der Ural eine massive Nord-Süd-Barriere darstellt, die im Alttertiär und im Miozän wegen der steten Erosionsvorgänge noch bedeutend höher war als heute, ist es auch schwer vorstellbar, dass dieses Gebirgsmassiv hätte überwunden werden können.

Es wird angenommen, dass *Staphylea pliocaenica* die Vorläuferin von, oder zumindest sehr nahe verwandt mit *Staphylea pinnata* ist, da sie im Habitus der Samen, bezüglich der Größe und der Anatomie der Epidermis *Staphylea pinnata* besonders ähnlich ist. SZAFER (1954: 76) nennt als einziger Autor einen Fundort (Mizerna II, Polen) mit dem gemeinsamen Vorkommen von *Staphylea pliocaenica* und *Staphylea pinnata* L. GEISSERT et al. (1990, p. 51) fassen jedoch *Staphylea pinnata*-Zitate unter dem Überbegriff *Staphylea pliocaenica* KINKELIN unmittelbar mit den Funden von *Staphylea pliocaenica* zusammen.

Staphylea pinnata, die heute abgesehen von Europa in Süd- und Ostgeorgien sowie nahe der Schwarzmeerküste in Südrussland wächst, wurde von SHATILOVA et al. (2011) für Georgien nicht erwähnt. Es scheint außer *Staphylea colchica* nur *Staphylea spec.* auf. Das mag daran liegen, dass die Angaben hauptsächlich auf Pollenfunden basieren, die ja schwer bis zum Artniveau bestimmbar sind.

Staphylea colchica fossilis war im Pliozän offenbar viel weiter verbreitet als heute. Sie wurde in Westeuropa (Elsass, GEISSERT et al. 1990) und in Südwestpolen (SZAFER 1947, KOSTYNIUK 1962) ebenso wie in der Kolchis (SHATILOVA et al. 2011) gefunden. Ein Wanderweg entlang der Nordküste der Paratethys, die nach STUCHLIK & SHATILOVA (1987: 22) zumindest bis zum Ende des Miozäns einheitliche paläoklimatische Bedingungen geboten hat, wäre denkbar.

Noch auffallender ist das pliozäne Vorkommen von *Staphylea trifolia fossilis,* die allerdings zum Teil von den Autoren mit collectio formarum (Formenkreis) gekennzeichnet wurden, in Polen wie auch im Elsass (SZAFER 1947, KOSTYNIUK 1962, GEISSERT et al. 1990), da diese Art heute auf Nordostamerika beschränkt ist.

Das heutige Vorkommen von Gattungen und Arten in Nordamerika, Europa, Ostasien, deren Verwandte im Tertiär an ein- und demselben Ort in Europa auftraten, wurde schon 1922 von IRMSCHER, wörtlich zitiert in WEGENER (1929: 116-117) folgendermaßen erklärt:

> „Die Ergebnisse berechtigen uns zu der Auffassung, daß drei Faktorenkomplexe in engem Zusammenwirken dies heutige Verbreitungsbild der Blütenpflanzen geschaffen haben:
>
> 1. Polverlagerungen als Ursache der Pflanzenwanderung und Florendurchmischung.

2. Großschollenverschiebung und damit im Gefolge Veränderung des Großformenbildes.
3. Aktive Ausbreitung und Weiterentwicklung des Pflanzenbestandes."

Unter der Voraussetzung, dass tatsächlich *Staphylea trifolia fossilis* gemeinsam mit den europäischen Arten in Polen und im Elsass im Pliozän aufgetreten ist, wäre ein Wanderweg für *Staphylea trifolia* mit Westwinddrift von Nordostamerika über die im Pliozän eisfrei gewesenen Gebiete in Südgrönland und Island - unter der Annahme von Stepping Stones - nach Westeuropa eventuell möglich gewesen. Da die Kontinentalplatten von Europa und Nordamerika im Bereich von Island jährlich etwa 2 cm auseinanderdriften und man annimmt, dass dies seit Millionen von Jahren geschah (FRISCH et al. 2011: 22), wäre der Weg zu Beginn des Pliozäns vor 5 Millionen Jahren ca. 100 km kürzer gewesen als heute.

8.2. Mögliche Refugialräume zur Überdauerung der Eiszeiten der europäischen *Staphylea*-Arten

Im Holozän war *Staphylea pinnata* in Nordwesteuropa, aber unmittelbar nach der letzten Eiszeit nicht einmal mehr in Mitteleuropa vertreten.

Das ist insofern bemerkenswert, weil sich *Staphylea pinnata* wegen ihrer verhältnismäßig guten Frosthärte auch im atlantischen bis mäßig kontinentalen Klima Nordeuropas kultivieren lässt und teilweise sogar verwildert.

Aus fossilen Funden ergeben sich durchaus Hinweise auf Gebiete, innerhalb derer die europäischen *Staphylea*-Arten die Eiszeiten überdauert haben könnten. Im Zuge der pleistozänen Klimaverschlechterungen sind Ausweichrouten für *Staphylea pinnata* von Norden nach Südosten, und vom Südrand der Alpen nach Süden oder nach Osten denkbar.

Nach WILLIS & NIKLAS (2004: 165, Fig. 6) war *Staphylea* eines der am längsten in NW-Europa in den Zwischeneiszeiten anzutreffenden Gehölze, die jedoch im Holozän nicht mehr vorhanden waren. *Staphylea* wurde demnach aus dem Reuverium, dem Tegelium, dem Waalium, unbeständig aus dem Cromerium, dann wieder aus dem Holsteinium gefunden. Wie die Liste der Fundorte in den Zwischeneiszeiten zeigt (s. o. und Tab. 3), reichte die Verbreitung von *Staphylea pinnata* sogar im Eem, der letzten Zwischeneiszeit, noch bis nach Holland (VAN DER HAM et al. 2008). Aufgrund von zahlreichen Pollen- und Makrofossilfunden wurden von WILLIS & NIKLAS (2004: 163, Fig. 4) für zehn Gehölze Modelle für kleine Populationen in isolierten Rückzugsgebieten während der letzten Eiszeit auf den drei Halbinseln im Mittelmeer erstellt.

Auf der Iberischen Halbinsel wurden im Norden, Süden, Westen und Osten überall Refugien für *Pinus* angenommen, für *Quercus* im Norden, Süden und Osten; dazu im Norden und Süden für *Corylus*, für *Pistacia* im Westen und Osten, für *Alnus* im Norden, im Süden für *Betula* und *Abies*. Diese Angaben könnten einen Rückzug von *Staphylea pinnata* aufgrund der heutigen Begleitarten am

©Naturwissenschaftlicher Verein für Steiermark; download unter www.biologiezentrum.at
ehesten auf den Norden der Iberischen Halbinsel ermöglicht haben. Da aber von keinen fossilen Fundpunkten berichtet wird und die Pyrenäen eine hohe Barriere darstellen, schließe ich einen Rückzug auf die Iberische Halbinsel aus. Ebenso scheidet die dinarische Küste, Refugium für *Pinus* und *Pistacia*, für *Staphylea pinnata* sicher aus, da sie nicht gemeinsam mit *Pinus* und *Pistacia* auftritt.

In Italien gab es nach WILLIS & NIKLAS (2004) zwei mögliche Refugien während der letzten Eiszeit, in der Po-Ebene und südlich des Apennin, und zwar für die folgenden Gattungen: *Pinus, Quercus, Betula* und *Ulmus* überdauerten in beiden Räumen, dazu im Norden *Abies* und *Corylus*, im Süden *Fagus* und *Tilia*. Darunter befinden sich etliche heutige Begleiter von *Staphylea pinnata*, was eine Überdauerung der Eiszeit in den beiden Gebieten möglich gemacht haben könnte. In der Po-Ebene fand man in einer bronzezeitlichen Pfahlbausiedlung der Italiker *Staphylea pinnata*-Samen (HELBIG 1879, HEGI 1965).

Möglich wäre es, dass die Italiker Samen von *Staphylea pinnata* mitgebracht und angepflanzt haben (Kap. 4.3.), sei es, dass sie von Kulturen die ölreichen Samen geerntet und gegessen oder die Blütenstände fermentiert und dadurch konserviert haben, wie es heute noch in Georgien üblich ist. Andererseits war die Bronzezeit eine klimatisch begünstigte Periode, in der MÄDLER (1939) die Ein- bzw. Rückwanderung der pontischen Arten aus dem Osten annimmt, auch ohne anthropogenen Einfluss (Siehe *Staphylea pliocaenica*). Da WILLIS & NIKLAS (2004) Refugien für Arten mit ähnlichen Ansprüchen in dieser Region andachten, könnten die Italiker bereits vorhandene Sträucher genutzt haben.

In Slowenien wurden von WILLIS & NIKLAS (2004) Refugien für *Pinus, Quercus, Ulmus, Tilia, Fagus* und *Corylus* angenommen. Die für diese Gattungen notwendigen Klimabedingungen könnten eventuell auch die Überdauerung von *Staphylea pinnata* ermöglicht haben, belegt ist dies allerdings nicht.

In der Ägäis nannten WILLIS & NIKLAS (2004) Rückzugsgebiete für alle bereits genannten Gattungen, *Pinus, Quercus, Ulmus, Tilia, Corylus, Fagus, Abies*, sowie für die Arten *Carpinus betulus, Ostrya carpinifolia* bzw. *Carpinus orientalis*. Da alle diese Gattungen (bis auf *Pinus*), wie auch die drei angegebenen Arten heute zusammen mit *Staphylea pinnata* auftreten, könnte die Ägäis mit ihren speziellen klimatischen Bedingungen am ehesten als südliches Refugium für *Staphylea pinnata* während der letzten Eiszeit gedient haben.

Bis zur Errichtung eines Stausees um 2000 gab es in einem Nebental des Nestos in Nordost-Griechenland bachbegleitend sogar noch einen Bestand von *Staphylea pinnata* (KIRCHHOFF & PETERMANN 1992, PETERMANN 1997, RAUS 2006), bis jetzt der einzige, allerdings erloschene Fund in Griechenland.

DEREVENKO (2004) hält eine Überdauerung der Eiszeit von *Staphylea pinnata* in der Ukraine, im Gebiet zwischen dem Oberlauf von Prut und Dnister (entspricht Dnjestr in Moldawien) für möglich, da diese Gegend nie eisbedeckt gewesen war und sich heute noch zahlreiche Populationen in dieser Gegend befinden. DEREVENKO nimmt an, dass im 19. Jahrhundert ein ursprünglich

durchgehendes Verbreitungsgebiet in diesem Raum durch Schlägerungen unterbrochen wurde. Einzelne Vorkommen vom Ende des 19. Jahrhunderts, belegt aus dem Raum Czernowitz in Herbarien, wie z. B. vom Cecina-Berg [Ein Beleg liegt im NhM Wien, allerdings von 1929], seien jetzt nicht mehr vorhanden. *Staphylea pinnata* könnte nach ihrer Meinung nach der Eiszeit aus der Ukraine nach Mitteleuropa eingewandert sein, und heute ein Relikt im Prut-Dnister-Gebiet an ihrer nordöstlichen Verbreitungsgrenze darstellen.

Über fossile Funde aus der Ukraine ist mir nichts bekannt. SYBRYAJ & STUCHLIK (2004) nahmen zwar *Staphylea* (Pollen) in die nach ökologischen Faktoren gegliederte Artenliste für das späte Badenium und frühe Sarmat in Polen und der Ukraine auf - und zwar in die Hygromesophile Gruppe/Untergruppe subtropisch bis warmtemperiert/Angiospermen - geben aber keine detaillierten Listen für die Fundpunkte an. *Staphylea* könnte auf Polen beschränkt gewesen, oder aber doch auch in der Ukraine vorgekommen sein.

Aus Cholmeč am Dnjepr (Weißrussland) wurde ein Samen von *Staphylea spec.* aus dem Pliozän belegt (Tab. 3). Wie SHATILOVA et al. (2011) aus Georgien berichten, waren Pollen und Sporen in nahezu allen Lagen der zahlreichen untersuchten Bohrkerne zu finden und erlaubten daher Rückschlüsse auf die gesamte Sedimentationsperiode. Die Anwesenheit der Gattung *Staphylea* ist vom Mittleren Miozän über das Pliozän und Pleistozän bis ins Holozän in Westgeorgien bestätigt, mit Ausnahme der den Eiszeiten in Mittel- und Nordeuropa entsprechenden stratigraphischen Einheiten.

Da bleibt immer noch die Frage offen, wohin sich *Staphylea* während der Eiszeiten innerhalb oder aus Georgien zurückgezogen hatte. Vielleicht waren die Rückzugsgebiete in Georgien so klein, dass sie noch nicht gefunden werden konnten. Ab dem Zeitpunkt des einsetzenden anthropogenen Einflusses, d. h. zu Beginn des Holozäns, war sicher der Mensch an der Ausbreitung beider *Staphylea*-Arten stark beteiligt, da die Georgier heute noch die „Djondjoli", die Blütenstände nach dem Konservieren mit Salz, gewässert, als Rohgemüsebeilage verzehren und dafür Sträucher im Ortsgebiet kultivieren, z. B. *Staphylea pinnata* in Lagodekhi am Südabfall des Großen Kaukasus, an der Ostgrenze von Georgien zu Aserbajdjan, wo *Staphylea pinnata* allerdings auch wild in mittleren Höhenstufen an Bächen und in Waldlichtungen wächst; oder in der Kolchis, wo z. B. in Salkhino *Staphylea colchica* in vielen Gärten zu finden ist, aber auch Populationen in naturnahen Gebieten, häufig flussbegleitend, wachsen.

Falls *Staphylea pinnata*, die frostbeständigere der beiden europäischen Arten, von Georgien nach Mitteleuropa eingewandert ist, dann mit großer Wahrscheinlichkeit entlang der Südküste des Schwarzen Meeres, wo sie heute bis Zonguldak verbreitet ist. An der Nordküste des Schwarzen Meeres reicht ihr heutiges Areal etwa von Sotschi bis Anapa, östlich der Halbinsel Krim (Russland). Es war *Staphylea pinnata* sicher nicht möglich, das dort sich nach Westen anschließende große Steppengebiet zu überwinden.

©Verlag Alexander Ernst, Hofbeuern, Sachsen - Bestellung unter www.biologiezentrum.at

Es gibt also eine Reihe möglicher Überdauerungsgebiete für *Staphylea pinnata*, aus denen die Art nach der letzten Eiszeit nach Mitteleuropa zurückgekehrt sein könnte. Molekulare Untersuchungen (AFLP-Methode, VETTERS unpubl.) von *Staphylea pinnata*-Populationen in Österreich und Bayern sowie Georgien (nahe der West- und Ostgrenze ihres heutigen Areals) und *Staphylea colchica* aus Georgien zeigten, dass die mitteleuropäischen Populationen von *Staphylea pinnata* gegenüber den georgischen an molekularen Merkmalen verarmt sind, was auf Verluste über die große Distanz der Populationen zurückzuführen sein könnte oder auf Hybridisierungs- oder Introgressionsvorgänge von *Staphylea colchica* und *Staphylea pinnata* in Georgien.

Weitere Fossilfunde und molekulare Untersuchungen von Populationen aus dem heutigen Verbreitungsgebiet könnten genauere Aufschlüsse über Wanderwege und Refugialgebiete bringen.

Literatur

AMENT, H., BENTZ, M., FROMMER, H., JOACHIM, H.-E., MIRKOVIĆ, M., SCHNEIDER, L., SCHULLER, W., SIMON, E., 2003: Frühe Völker Europas. Theiss Stuttgart. 297pp.

BAKER, R.G., BETTIS, E.A. III, SCHWERT, D.P., HORTON, D.G., CHUMBLEY, C.A., GONZALEZ, L.A., REAGAN, M.K., 1996: Holocene Paleoenvironments of Northeast Iowa. In: Ecological Monographs **66**(2): 203-234.

BROWN, R.W., 1934-35: The recognizable species of the Green River Flora (*Koelreuteria viridifluminis* (Hollick) Brown, n. comb. In: Shorter contributions to general Geology. Professional Paper 185-C: 62-63. US Government Printing Office, Washington.

CRABTREE, D.R., 1987: Angiosperms of the Northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) Megafossil Floras. Annals of the Missouri Botanical Garden **74**(4): 707-747.

CZAJA, A., 2003: Paläokarpologische Untersuchungen von Taphozönosen des Unter- und Mittelmiozäns aus dem Braunkohlentagebau Berzdorf/ Oberlausitz (Sachsen). Palaeontographica: Abt. B, **265**(1-6): 129-137.

DEREVENKO, T.O., 2004: *Staphylea pinnata* L. (the bladdernut) in Bucovina Precarpathian Region and the Prut-Dnister interfluve. Manuscript of the Thesis for Candidate's scientific degree of Biology, Speciality 03 - Botany. M. M. Gryshko National Boltanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv (Kiew), 15 pp. Ukrainisch. Übersetzung: Tania POCHYNOK. www.lib.ua-ru.net/inode/42321.html [15.12.11].

DICKISON, W.C., 1987: A palynological study of the Staphyleaceae. Grana **26**: 11-24.

DOROFEEV, P.I., 1962: Megaspory, semena i plody iz tretičnych otloženij. (Megasporen, Samen und Früchte aus Triasablagerungen) In: Biostratigrafija

mezozoiskich i tretičnych otloženii Zapadnoii Sibiri. Moskva – (Biostratigraphie d. Mesoz. und Triad. Ablagerungen d. westl. Sibirien), Leningrad: 369-415. Arbeiten d. sibir. wiss. Forsch. Inst. f. geol. u. mineralog. Rohstoffe, Nr. 22 (Tr. SNIIGGIMS: 22, Russisch).

DUBOIS, E., 1905: L'âge des différentes assises englobées dans le série du « Forest-Bed » ou Cromerien. In: Bull. Soc. belge Géol. Pal. Hydr. **19**: 263.

ENGELHARDT, H. & KINKELIN, F., 1908: I. Oberpliocäne Flora und Fauna des Untermaintales, insbesondere des Frankfurter Klärbeckens. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforsch. Ges. **29**(3): 151-281.

FRISCH, W., MESCHEDE, M. & BLAKEY, R., 2011: Plate Tectonics. Continental Drift and Mountain Building. Springer Verl. Heidelberg/Dordrecht/London/New York. 212pp.

GEISSERT, F., 1980: Caractéristiques paléobotaniques du Pliocène et du Quaternaire en Basse-Alsace. In: Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire **1979-4**: 159-169.

GEISSERT, F., GREGOR, H.-J. (ed.) & MAI, D.H., 1990: Die „Saugbaggerflora", eine Frucht- und Samenflora aus dem Grenzbereich Miozän-Pliozän von Sessenheim im Elsaß (Frankreich). Documenta Naturae **57**, München. 208pp., 35 Tafeln.

GIZEWSKI, C., 2000: Geschichte des Römischen Rechts. Skript zur Lehrveranstaltung im WS 2000/2001. http://agiw.fak1.tu-berlin.de/Auditorium/RomRecht/Kap2.htm [25.10.11].

GREGOR, H.-J., 1978: Die miozänen Frucht- und Samenfloren der Oberpfälzer Braunkohle. I. Funde aus den sandigen Zwischenmitteln. In: Palaeontographica: Abt. B, **167**: 9-103.

GREGOR, H.-J. & STORCH, D., 2000: Die Flora von Willershausen – kritische Bemerkungen zu den bisherigen Florenlisten und Elementen sowie zur Paläoökologie, Soziologie und zum Paläoklima der Fundstelle. Documenta Naturae **132**: 37-63.

HEGI, G., 1965 (1925): 75. Fam. Staphyleaceae. Pimpernussgewächse. In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. V. Teil 1 (1925). Lehmann, München. Unveränderter Nachdruck von CONERT, H.J. (ed.), 1965 mit SCHMIDT, A. (ed.), 1965: Ergänzungen. C. Hauser, München: 256-261; 673.

HEISS, A.G., 2010: Von alten Amuletten und abgeschnittenen Nasen – Die Pimpernuss in Archäologie und Geschichte. In: SCHRAMAYR, G. & WANNINGER, K. (eds.): Die Pimpernuss, *Staphylea pinnata* L., Amt der NÖ Landesregierung, St. Pölten: 19-22.

HELBIG, W., 1879: Die Italiker in der Po-Ebene. Beitrag zur altitalischen Kultur und Kunstgeschichte, Bd. I. Druck und Verl. Breitkopf und Härtel, Leipzig. 140 pp., 1 Karte.

HIRMER, M., 1942: Die Forschungsergebnisse der Paläobotanik auf dem Gebiet der Känophytischen Floren. Bot. Jahrbücher **72** (1942): 347-563.

HEUMANN, G. & LITT, Th., 2002: Stratigraphy and paleoecology of the Late Pliocene and Early Pleistocene in the open-cast mine Hambach (Lower Rhine Basin). Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw **81** (2): 193-199.

HOLLICK, A., 1929: New species of fossil plants from the Tertiary shales near De Beque, Colorado. Bulletin of the Torrey Botanical Club **56**(2): 93-96.

ICS, 2009: International stratigraphic chart, © 2009 International Commission on Stratigraphy, www.stratigraphy.org [22.02.11].

IRMSCHER, E., 1922: Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Studien zu genetischen Pflanzengeographie. Mitt. aus dem Inst. f. allgem. Botanik in Hamburg **5**: 15-235. Zitat des Schlusswortes aus WEGENER, A., 1929: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane, 4. umgearbeitete Auf., Braunschweig: 116-117.

KIRCHHEIMER, F., 1957: Die Braunkohlenzeit mit einem kritischen Katalog ihrer Früchte und Samen. W. Knapp, Halle. 783pp.

KIRCHHOFF, A, & PETERMANN, J., 1992: Die Vegetation im Nestostal in Nordostgriechenland im Bereich des zukünftigen Stausees. Ber. Arbeitsgebiet Entwicklungsforschung Münster/Westfalen **20**: 1-75.

KNOBLOCH, E., 1998: Der pliozäne Laubwald von Willershausen am Harz (Mitteleuropa). Documenta Naturae **120**: 1-302.

KOVAR-EDER, J. & KRAINER, B., 1988: Die Flora und Fauna des Fundpunktes Höllgraben südöstlich von Weiz. Unterpannonium, Steirisches Becken. Mitt. Abt. Paläont. Landesmus. Joanneum **47**: 27-51. Graz.

KOVAR-EDER, J. & MELLER, B., 2001: Plant assemblages from the hanging wall sequence of the opencast mine Oberdorf N Voitsberg, Styria (Austria, Early Miocene, Ottnangian). Palaeontographica Abt. B, **259**(1-6): 65-112.

KOVAR-EDER, J. & KVAČEK, Z., 2007: The integrated plant record (IPR) to reconstruct Neogene vegetation: The IPR-vegetation analysis. Acta Palaeobotanica **47**(2): 391-418.

KOVAR-EDER, J., JECHOREK, H., KVAČEK, Z., PARASHIV, V., 2008: The Integrated Plant Record: an essential tool for reconstructing Neogene zonal vegetation in Europe. PALAIOS **23**: 97-111.

KOVAR-EDER, J., KVAČEK, Z., MARTINETTO, E., ROIRON, P., 2006: Late Miocene to Early Pliocene vegetation of southern Europe (7-4 Ma) as reflected in the megafossil plant record. Palaegeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **238**: 321-339.

KRAUSE, J., 1960 (1942): Staphyleaceae. In: ENGLER, A. & PRANTL, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 20b, 2. Aufl., Duncker & Humboldt, Berlin: 255-321.

KRÄUSEL, A., 1937: Pflanzenreste aus den diluvialen Ablagerungen im Ruhr-Emscher-Lippe-Gebiete. Decheniana **95**: 207-240.

KVAČEK, Z., BÖHME, M., DVOŘÁK, Z., KONZALOVÁ, M., MACH, K., PROKOP, J., RAJCHL, M., 2004: Early Miocene freshwater and swamp ecosystems of the Most Basin (northern Bohemia) with particular reference to the Bílina Mine section. Journal of the Czech Geological Society **49**(1-2): 1-40.

ŁAŃCUCKA-ŚRODONIOWA, M., 1984: The results obtained hitherto in studies on the Miocene macroflora from the salt-mine at Wieliczká (S. Poland). Acta palaeobotanica 24(1, 2): 3-26.

LATAŁOWA, M., 1994: The archaeobotanical record of *Staphylea pinnata L.* from the 3rd/4th century A.D. in northern Poland. Vegetation History and Archaeobotany **3**: 121-125.

LEOPOLD, E.B., MANCHESTER, S.R. & MEYER, H.W., 2008: Phytogeography of the late Eocene Florissant flora reconstructed. In: MEYER, H.W. & SMITH, D.M. (ed.): Paleontology of the Upper Eocene Florissant Formation, Colorado. Special Paper **435**. Geological Society of America: 71-88.

MÄDLER, K., 1939: Die Pliozäne Flora von Frankfurt a. Main. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. **446**: 1-202.

MÄGDEFRAU, K., 1968: Paläobiologie der Pflanzen, 4. Aufl. G. Fischer Verl. Jena. 559pp.

MAI, D.H., 1964: Die Mastixioideen-Floren im Tertiär der Oberlausitz. Paläont. Abh. B **2**(1): 1-192.

MAI, D.H., 1965: Der Florenwechsel im jüngeren Tertiär Mitteleuropas. Feddes Repertorium **70**(1-3): 157-169.

MAI, D.H., 1971: Fossile Funde von *Manglietia* BLUME (Magnoliaceae). Feddes Repertorium **82**(6): 441-448.

MAI, D.H., 1995: Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methode und Ergebnisse. Spektrum Jena. 691pp.

MAI, D.H., 1997: Die oberoligozänen Floren am Nordrand der Sächsischen Lausitz. Palaeontographica B **244**(1-6): 1-124.

MAI, D.H., 2001: Die mittelmiozänen und obermiozänen Floren der Meuroer und Raunoer Folge in der Lausitz. Teil II: Dicotyledonen. Palaeontographica Abt. B **257**(1-6): 35-174.

MAI, D.H., pers. Mitt. (o.J.): Handschriftliche Aufzeichnungen zu fossilen Samenfunden von Arten der Staphyleaceae und zugehöriger Literatur. Unveröffentl. Als Kopien zur Verfügung gestellt von B. MOHR, Museum für Naturkunde, Berlin.

MAI, D.H., MAJEWSKY, J. & UNGER, K.P., 1963: Pliozän und Altpleistozän von Rippersroda in Thüringen. Geol. **12**(7): 765-815. Berlin.

MAI, D.H. & PALAMAREV, E., 1997: Neue paläofloristische Funde aus kontinentalen und brackischen Tertiärformationen in Bulgarien. Feddes Repertorium **108**(7-8): 481-506.

MAI, D.H. & WALTHER, H., 1988: Die pliozänen Floren von Thüringen/Deutsche Demokratische Republik. Quartärpaläontologie Berlin **7**: 55-297.

MANCHESTER, S.R., CHEN, Z.-D., LU, A.-M., UEMURA, K., 2009: Eastern Asian endemic seed plant genera and their paleogeographic history throughout the Northern Hemisphere. Journal of Systematics and Evolution **47** (1): 1-42.

MARTINETTO, E., BASILICI, G., PAVIA, G., VIOLANTI, D., 2001: Key-site 5: the Val Chiusella Pliocene succession. In: MARTINETTO, E. (ed.) 2001: Pliocene plants, environment and climate of northwestern Italy. Flora Tertiaria Mediterranea, Bd. 5, Abt. 8. Documenta Naturae, München: 45-56.

MELLER, B., 1998: Systematisch-taxonomische Untersuchungen von Karpo-Taphocoenosen des Köflach-Voitsberger Braunkohlenrevieres (Steiermark, Österreich; Untermiozän) und ihre paläoökologische Bedeutung. Jb. Geol. B.-A., Wien. **140**(4): 497-655.

MELLER, B., KOVAR-EDER, J. & ZETTER, R., 1999: Lower Miocene leaf, palynomorph, and diaspore assemblages from the base of the lignite-bearing sequence in the opencast mine Oberdorf, N Voitsberg (Styria, Austria) as an indication of „Younger Mastixioid" vegetation. Palaeontographica Abt. B **252**(5-6): 123-179.

NEGRU, A.G., 1972: The early Sarmatian Flora of the Northern Moldavia. Rannjesarmatskaya flora severonostoka Moldavii. (Staphylea microsperma, S. bessarabica). Verl. "Shtiinca", Kishinev, 169pp.

OOSTINGH, C.H. & FLORSCHÜTZ, F., 1928: Bijdrage tot de kennis van de fossiele fauna en flora van Neede. In: Versl. Koninkl. Akad. Wetensch., Afd. Natuurkunde **37**: 69-75.

OSZAST, J. & STUCHLIK, L., 1977: Roślinność Podhala w neogenie. (The Neogene vegetation of the Podhal (W-Carpathians, Poland). Palaeobot. **18**(1): 45-86. (Polnisch mit engl. Zusammenfassung: Lower Pliocene, bore hole Czarny Dunajec and Koniówka).

PALAMAREV, E., BOZUKOV, V., UZUNOVA, K., PETKOVA, A. & KITANOV, G., 2005: Catalogue of the Cenozoic plants of Bulgaria (Eocene to Pliocene). Phytologia balcanica **11**(3): 215-364.

PALAMAREV, E., IVANOV, D.A. & BOZUKOV, V., 1999: Paläoflorenkomplexe im Zentralbalkanischen Raum und ihre Entwicklungsgeschichte von der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wende Oligozän, Miozän bis ins Villafranchium. In: Flora tertiaria mediterranea **6**(5): 1-58. Documenta Naturae, München.

PALAMAREV, E. & PETKOVA, A., 1987: La macroflore du Sarmatien. In: TZANKOV, V. (ed.) Les fossiles de Bulgarie **8**(1): 3-275. Bulg. Acad. Sci. Sofia.

paleodb: The Paleobiology Database (5.1.11): http://paleodb.geology.wisc.edu/cgi-bin/bridge.pl?action=basicCollectionSearch&collection_no=23888 http://data.gbif.org/occurrences/[5.2.2011].

PETERMANN, J., 1997: Zur Vegetation, Struktur und Dynamik ostmakedonischer Eichenwälder. Diss., Westfälische Wilhelms-Universität Münster. 186pp.

PIERCE, L.S. & TIFFNEY, B.H., 1986: Holocene fruit, seed and leaf flora from riverine sediments near New Haven, Connecticut. Rhodora **88**: 229-252.

REID, C. & REID, E.M., 1915: The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian Border. Memoirs of the Government Institute for the Geological Exploration of the Netherlands Nr. **6**, Hague: 178pp.

RAUS, T., 2006: Found and lost – Staphyleaceae in Greece. Wildenowia **36**: 311-315.

SALES, F. & HEDGE, I.C., 1996: Biogeographical aspects of selected SW Asiatic woody taxa. Ann. Naturhist. Mus. Wien **98 B**, Suppl.: 149-161.

SADOWSKA, A., 1977: Vegetation and stratigraphy of Upper Miocene coal seams of the south-western Poland. Acta palaeobotanica **18** (1): 87-122. (Polnisch mit engl. Zusammenfassung).

SHATILOVA, I., MCHEDLISHVILI, N., RUKHADZE, L., KVAVADZE, E., 2011: The history of the flora and vegetation of Georgia (South Caucasus). Georgian National Museum, Institute of Paleobiology. Tbilisi. 200pp.

SIMMONS, S.L., 2007: Staphyleaceae. In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 9, Springer, Berlin/Heidelberg: 440-445.

SMITH, D.M., 2008: A comparison of plant-insect associations in the middle Eocene Green River Formation and the Upper Miocene Florissant Formation and their climatic implications. In: MEYER, H.W. & SMITH, D.M. (eds.): Paleontology of the Upper Eocene Florissant Formation, Colorado: Geol. Soc. of America, Special Paper **435**: 89-103.

STANDKE, G., ESCHER, D., FISCHER, J., RASCHER, J., 2010: Das Tertiär Nordwestsachsens. Ein geologischer Überblick. LA f. Umwelt, Landwirtschaft und Geologie, Sachsen. Union Druckerei, Dresden. 156pp.

Stratigrahische Tabelle von Österreich 2004: http://palstrat.uni-graz.at/Stratigraphische_Tabelle_von_Oesterreich_2004.pdf [07.10.2011].

STRAUS, A., 1992: Die oberpliozäne Flora von Willershausen am Harz. In: WILDE, V., LENGTAT, K.-H. & RITZKOWSKY, S. (Hrsg.): Ber. Naturhist. Ges. Hannover **134**: 7-115.

STUCHLIK, L. & SHATILOVA, I.I., 1987: Palynological Study of Neogene Deposits of Southern Poland and Western Georgia. Acta Palaeobotanica **27** (2): 21-52.

SYABRYAJ, S. & STUCHLIK, L., 2004: Palaeofloristic and palaeoclimatic reconstruction on the territories of Ukraine and Poland during the Badenian-Sarmatian. Acta Palaeobotanica **44**(1): 55-68.

SZAFER, W., 1947: The Pliocene Flora of Krościenko in Poland, II, Descriptive Part. In: Rozprawy Wydzial Mat.-Prz, Polska Akademia Umiejetnosci Kraków **72**, Dz. B. No. 2: 163-375.

SZAFER, W., 1954: Pliocene Flora from the Vicinity of Czorsztyn (West Carpathians) and its Relationship to the Pleistocene. Prace Geol. Inst. Warszawa **11**: 1-238.

SZAFER, W., 1961: Miocene Flora from Stare Gliwice in Upper Silesia: Englische Kurzfassung. In: Mioceńska flora ze starych Gliwic na Śląsku. Prace Inst. geol., Bd. 33, Wydanictwa geologgiczne, Warszawa: 162-195.

SZAFER, W. & KOSTYNIUK, M., 1962: Zarys Paleobotaniki. Państowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa. 302pp.

TARASEVICH, V.F., 1980: On the findings of pollen of *Parrotia* C. A. Mey., *Diospyros* L. and *Staphylea* L. in the Miocene deposits of Oka-Don Plain. Botani eskijjournal SSSR, Bot. Zhur **65**: 379-383. (Russisch mit engl. Untertitel).

TEODORIDIS, V., 2002: Notice about a revision of the Early Miocene carpological material from the Czech part of the Zittau Basin. In: Zprávy o geologických výzkumech v roce 2002: 157-158.

TEODORIDIS, V., KVAČEK, Z. & UHL, D., 2009: Pliocene palaeoenvironment and correlation of the Sessenheim-Auenheim floristic complex (Alsace, France). Palaeodiversity **2**: 1-17.

THIEL, Ch., KLOTZ, St. & UHL, D., 2012: Paleoclimate Estimates for Selected Leaf Floras from the Late Pliocene (Reuverian) of Central Europe Based on Different Palaeobotanical Techniques. Turkish Journal of Earth Sciences **21**: 263-287.

TIFFNEY, B.H., 1979: Fruits and seeds of the Brandon Lignite III. *Turpinia* (Staphyleaceae). Brittonia **31**(1): 39-51.

URBAN, B., 2007: Stratigraphische Begriffe für das Quartär des Periglazialraums in Deutschland. Eiszeitalter und Gegenwart, Quaternary Science Journal **56**/1-2: 84-95.

VAN DER BURGH, J., 1983: Allochthonous seed and fruit floras from the Pliocene of the Lower Rhine Basin. Review of Paleobotany and Palynology **40**: 33-90.

VAN DER BURGH, J., 1986: Miocene Floras in the Lower Rhenish Basin and their Ecological Interpretation. Review of Palaeobotany and Palynology **52**: 299-366; Amsterdam (1986) 1987.

VAN DER HAM, R.M., KUIJPER, W.J., KORTSELIUS, M.J.H., VAN DER BURGH, J., STONE, G.N., BREWER, J. G., 2008: Plant remains from the Kreftenheye Formation (Eemian) at Raalte, The Netherlands. Veget. Hist. archaeobot. **17**: 127-144.

WACNIK, A. & WOROBIEC, E., 2001: Pollen analysis of the Middle Miocene profile from Legnica, southwestern Poland. Acta Palaeobot. **41** (1): 3-13.

WALTHER, H. & KUNZMANN, L., 2008: Zur Geschichte der paläobotanischen Forschung im Weißelsterbecken. Zeitschr. d. Dt. Ges. f. Geowiss. **159**(1): 13-21.

WILLIS, K.J. & NIKLAS, K.J., 2004: The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, **359**: 159-172.

WILSON, D.G., 1973: Notable plant records from the Cromer Forest Bed Series. New Phytol. **72**: 1207-1234.

wissen.de - Der Klügere sieht nach: http://www.wissen.de/wde/generator/wissen/ressorts/geschichte/index,page=1131292.html [21.10.11].

WOROBIEC, E., 2009: Middle Miocene palynoflora of the Legnica lignite deposit complex, Lower Silesia, Poland. Acta Palaeobotanica **49**(1): 5-133.

Adresse:
Herlinde VETTERS
Fachbereich Organismische Biologie
Universität Salzburg
Hellbrunnerstr. 34
5020 Salzburg
E-Mail: herlinde.vetters@stud.sbg.ac.at

Tab. 2: Größenvergleich von Samen fossiler Arten der Staphyleaceae, sowie der rezenten *S. pinnata, S. colchica* und *S. trifolia*.

Staphylea microsperma		*Staphylea bessarabica*		*Staphylea pliocaenica*		*Staphylea pinnata foss./ Staphylea colchica foss. Staphylea trifolia foss.*		*Turpinia ettingshausenii*	
Oberes Oligozän – Miozän		Miozän		Mittleres Miozän – Pliozän		ab Pliozän; rezent: Mittelwerte v. 98, 100, 79 Samen (SZAFER 1947)		Oberes Oligozän – Pliozän	
Autor Jahr	Samen Länge x Breite, mm Mittelwert=m	Autor Jahr	Samen Länge x Breite, mm Mittelwert=m	Autor Jahr	Samen Länge x Breite (x Samendicke), mm d=Dicke der Testa in mm	Autor Jahr Spezies	Samen Länge x Breite mm	Autor Jahr	Samen Länge x Breite, mm d=Dicke der Testa in mm
						SZAFER 1947 *S. pinnata* *S. colchica* *S. trifolia*	rezent, Mittelw. m= 10,19 x 9,76 m= 7,50 x 6,20 m= 6,17 x 4,86		
NEGRU 1972	2,6-3,95 x 2,1-3,25	NEGRU 1972	3,45-4,85 x 2,6-3,6	KINKELIN 1908	6,5 x 5,0 d = 1	SZAFER 1954 *S. pinnata foss.*	7,8 x 7,1 9,0 x 8,2 9,2 x 8,7 10,0 x 7,8	MAI 1964 MAI 1997	bis 6,5 x 5, seitlich abgeflacht d = 0,5-1
GREGOR 1978	4-5 x 3,5-5 m = 4,4x3,9	GREGOR 1978	4,5-6x3-4 m = 5,1x3,7	MÄDLER 1939	6,5 x 6,5 x 5 9,0 x 8,0 6,0 x 5,0 x 5 6,5 x 6,0 x 5 d = 0,2-0,5	GEISSERT 1990 *S. pinnata foss.*	6-10 x 6-8	GREGOR 1978	8 x 6
PALAMAREV & PETKOVA 1987	2-2,3 x 2	ŁAŃCUCKA-ŚRODONIOWA 1984	4,83 x 3,4	SZAFER 1946	7,1 x 6,2 8,6 x 7,1	SZAFER 1947/1954 *S. colchica foss.*	7,1 x 6,2/ 7,9 x 6,5 7,9 x 7 8,2 x 6,8	MAI & PALAMAREV 1997	6-7 x 5,5
MAI 1997	<3 x 2,3 *S. cf microsperma* Bruchstück	BURGH 1986	5-6 x 4-5	MAI 2001	6,0 x 5,8 d=0,2-0,5	GEISSERT 1990 *S. colchica foss*	7-8 x 6-6,5	MELLER 1998	Samenhälfte 4,5 x 3,5 d = 0,25
		KOVAR-EDER & MELLER 2001	5-5,6x2,8-4			SZAFER 1947 *S. cf. trifolia foss.*	5,3 x 3,5		

Tab. 3: Fossile Funde der Familie Staphyleaceae in Europa, Nordamerika und Asien.

Species/ Fundtyp	Zeit	Ort	Koordinaten heute	Koordinaten fossil	Autoren, Quellen, Abbildungen
? *Staphylea fremontii* KNOWLTON (1917) Blattfragmente	Untere Kreide Albium 112,0-99.6 Ma	USA, Wyoming, Lincoln County, Kemmerer, Aspen Shale Formation	N 42,1 W 110,5	N 42,0 W 66,9	paleodb Nr. 34972 [14.01.11] (BROWN 1933)
? *Staphylea fremontii* KNOWLTON (1917) Blattfragmente	Untere Kreide Albium 112,0-99.6 Ma	USA, Wyoming, Lincoln County, Aspen Formation(2)	N 42,1 W 110,5	N 42,0 W 66,9	CRABTREE 1987 Fig. 45, p. 735 paleodb Nr. 31174 [14.01.11]
Staphylea fremontii KNOWLTON (1917) Blattfragmente	Obere Kreide Cenomanium 99,6-93.5 Ma	USA, Wyoming, Lincoln County, Lower Frontier Formation (11a)	N 41,6 W 110,5	N 42,6 W 71,6	KRAUSE 1960, CRABTREE 1987 paleodb Nr. 31187 [14.01.11]
Staphylea ? *fremontii* KNOWLTON (1917) Blattfragmente	Obere Kreide Cenomanium 99,6-93,5 Ma	USA, Wyoming, Lincoln County, Upper Frontier Formation,Tonstein	N 41,8 W 110,5	N 47,9 W 76,6	paleodb Nr. 31382 [14.01.11] (BERRY 1929)
Staphylea usheri Blattfragmente	Obere Kreide Coniacium-Campanium 89,3-70,6 Ma	CDN, Brit. Columbia Protection Formation (Nanaimo Group) 3826, 3858	N 49,0 W 124,0	N 55,0 W 91,8	paleodb Nr.35218, 35219 [14.01.11] (BELL 1957)
Staphylea spec. Makrofossilien	Tertiär 65,5-2,6 Ma	J, Nagano, Ohoka Kabauchi Locality, Ohoka Formation	N 36,4 E 138,0	N 43,7 E 133,8	OZAKI 1991 paleodb Nr. 22815 [07.07.11]
Staphylea minutidens Blattfragmente	Paleozän 65,5-55,8 Ma	USA, Colorado, USGS locality 5686, 1/2 mile E of Abeton Fm, Raton Formation kieselige Sedimente	N 37,3 W 104,7	N 43,0 W 85,2	paleodb Nr. 43416 [14.01.11] (BROWN 1962)
Staphylea minutidens Blattfragmente	Paleozän 65,5-55,8 Ma	USA, Colorado, USGS locality 5714, 1 1/2 miles N of Wootton, Raton Formation Kohle und Sandstein	N 37,0 W 104,5	N 42,7 W 85,21	paleodb Nr. 52846 [14.01.11] (BROWN 1962)
Staphylea minutidens Blattfragmente	Paleozän 65,5-55,8 Ma	USA, Colorado, USGS locality 5799, Trinidad Coal Field, Base of Poison Canyon Fm, Raton Formation Sandstein und Kohle	N 37,1 W 104,9	N 42,9 W 85,4	paleodb Nr. 52933 [14.01.11] (BROWN 1962)
Staphylea acuminata LESQUEREUX (1878) Blattfragmente	Oberes Eozän 40,4-33,9 Ma	USA, Colorado, Florissant Flora Tuffsedimente	N 38,9 W 105,3	N 40,1 W 97,8	paleodb Nr. 24209 [14.01.11] (MAC GINITIE 1953) SMITH 2008 LEOPOLD et al. 2008
Staphylea rugosa DOROFEEV 1962 Samen	Oligozän 33,9-23,0 Ma	RUS, W-Sibirien, Tomsk, Belii (Bely) Jar/Ket	N 58,43 E 85,05		MAI pers. Mitt. (DOROFEEV 1963)
Staphylea rugosa DOROFEEV 1962 *Staphylea tymensis* Samen	Oligozän 33,9-23,0 Ma	RUS, W-Sibirien, Dunajewskii Jar/Tym			MAI pers. Mitt. (DOROFEEV 1963)
(*Staphylea viridifiuminis* HOLLICK) Frucht	Mittleres Oligozän 32,0-24,8 Ma	USA, Colorado, Oberer Abschnitt der Bridger Formation der Green River -Tonschiefer			HOLLICK 1929, Pl. 2/3; von BROWN 1934-35 als *Koeireuteria*

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

					viridifluminis bestimmt
Euscaphis spec. = *E. pietzschii* MAI Samen	Mittleres Oligozän 32,0-24,8 Ma	D, Sachsen, Lkr. Leipzig, Grimma, Ortsteil Nerchau, Tongrube	N 51,27 E 12,79		MAI 1980, Abb. 115/1-3; MAI pers. Mitt.; WALTHER & KUNZMANN 2008; MANCHESTER et al. 2009; STANDKE et al. 2010: eher Untermiozän
Staphylea rugosa DOROFEEV 1955 Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0 Ma	RUS, W-Sibirien, Tomsk, Rezhenka Village/ B. Kirgizka, River Outcrop; Sand	N 57,0 E 83,0	N 58,0 E 80,7	DOROFEEV 1962 paleodb Nr. 2289 [14.01.11] (DOROFEEV 1963) MAI pers. Mitt.
Staphylea rugosa DOROFEEV 1962 Samen Staphylaceae indet.	Oberes Oligozän 28,4-23,0 Ma	RUS, W-Sibirien, Kompasskij Bor (Compass Forest), White Cliff, Sample 2, Sand	N 59,1 E 81,0	N 60,1 E 78,6	DOROFEEV 1962 Taf. 79 / 28-29 paleodb Nr. 23673, [12.01.12] (DOROFEEV 1963) MAI pers. Mitt.
Staphylea rugosa DOROFEEV 1962 Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0 Ma	RUS, W-Sibirien, Kompasskij Bor (Compass Forest), Tym River, Sample 3, Sand	N 59,1 E 81,0	N 60,1 E 78,6	DOROFEEV 1962 paleodb Nr. 23114 [12.01.12] (DOROFEEV 1963) MAI pers. Mitt.
Staphylea rugosa DOROFEEV 1962 *Staphylea rotundata* DOROFEEV 1963 *Staphylea tymensis* DOROFEEV 1963 Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0 Ma	RUS, W-Sibirien, Kompasskij Bor (Compass Forest), Tym River, Sample 4, Sand	N 59,1 E 81,0	N 60,1 E 78,6	DOROFEEV 1962 paleodb Nr. 23663, [12.01.12] (DOROFEEV 1963 *S. tymensis* Taf. XXXVI / 9-10) MAI pers. Mitt.
Staphylea spec. Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0 Ma	RUS, Koziulino/Tom River, Sample 1, Layer 2, Sand	N 56,5 E 82,5	N 57,5 E 80.2	paleodb Nr. 23888 [05.01.11] (DOROFEEV 1963)
Staphylea spec. Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0	D, Sachsen, Bez. Leipzig, Lkr. Nord-Sachsen, Mockrehna, Bohrkern 2/64	N 51,5 E 12,8		MAI pers. Mitt. MAI 1971
Turpinia ettingshausenii Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0 Ma	D, Bayern, Oberfranken, Lkr. Wunsiedel im Fichtelgebirge, Arzberg, Ortsteil Seussen	N 50,05 E 12,18		MAI 1964: Miozän MAI pers. Mitt. MAI 1997: Oberoligozän
Turpinia ettingshausenii Samen	Oberes Oligozän 28,4-23,0	D, Sachsen, Bez. Leipzig, Lkr. Nord-Sachsen, Delitzsch-Süd Bohrkern 91/76	N 51,48 E 12,18		MAI & PALAMAREV 1997, Taf. III/1-2; MAI pers. Mitt.; STANDKE et al. 2010: Einstufung: Tieferes Untermiozän
Turpinia ettingshausenii Samen	Höchstes Oligozän 25,0-23,0 Ma	D, Sachsen, Oberlausitz, Niederheide bei Petershain, Bohrkern NSL 35/1965	N 51,3 E 14,0	N 51,2 E 11,0	MAI 1997, Taf. 10/1-2 paleodb Nr.24184 [13.05.11]
Staphylea cf. *microsperma* *Turpinia ettingshausenii* Samen	Höchstes Oligozän 25,0-23,0 Ma	D, Sachsen, b. Jahmen, „Untere Spremberger Folge", Bohrkern NSL 42/1965	N 51,3 E 14,58	N 51,3 E 11,6	MAI 1997, Taf. 9/21-23; MAI 2001; paleodb Nr.24181, Nr. 24183 [13.05.11]
Staphylea rotundata DOROFEEV 1963	Neogen	RUS, Kyzyl-Mana/ Altai			MAI pers. Mitt. (in DOROFEEV 1956 als *S. rotundata* bezeichnet)
Staphylea spiridonovii	Unteres Miozän	RUS, Tomsk, Kireevskoje (Kireevsky Village)/ Ob	N 56,0 E 83,0	N 56,7 E 81,8	paleodb Nr. 23907 [14.01.11]

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

DOROFEEV 1963 *Staphylea rugosa* DOROFEEV 1962 Samen	23,0-16,0 Ma	River, Sample 2, Sand			(DOROFEEV 1963, *S. spiritonovii* Taf. XXXVI / 11-12) SZAFER 1961; MAI pers. Mitt.
Staphylea rugosa DOROFEEV 1962 Samen	Unteres Miozän 23,0-16,0 Ma	RUS, Tomsk, Kireevskoje (Kireevsky Village)/ Ob River, Sample 3, Sand	N 56,0 E 83,0	N 56,7 E 81,8	DOROFEEV 1962 paleodb Nr. 23908 [14.01.11] (DOROFEEV 1963) MAI pers. Mitt.
Turpinia spec. Samen	Unteres Miozän 23,0–16,0 Ma	USA, Vermont, Rutland County, Brandon lignite	N 43,8 W 73,1	N 44,0 W 68,4	paleodb Nr. 22776 [23.05.11] (TIFFNEY 1994).In TIFFNEY (1979) als *Turpinia uliginosa* (Paleozän) beschrieben. Alter 1994 reevaluiert.
Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän 23,0-16,0 Ma	D, Sachsen, Bez. Dresden, Lkr. Görlitz, Zittau, Ortsteil Hartau	N 50,86 E 14,81		MAI 1964: Taf. XIV/6-13 MAI & PALAMAREV 1997 MAI pers. Mitt.
Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän 23,0-16,0 Ma	D, Sachsen, Bez. Dresden, Lkr. Görlitz, Kummersberg bei Zittau	N 50,90 E 15,79		MAI 1964: Taf. XII/14; 15; Taf. XIV/14; Abb. 18 MAI & PALAMAREV 1997 MAI pers. Mitt.
Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän 23,0-16,0	CZ, Bez. Liberec, Zittau-Becken, Hrádek nad Nisou	N 50,85 E 14,85		MELLER 1998 (HOLÝ 1977a); MAI pers. Mitt.; TEODORIDIS 2002
Staphylea spec. Samen	Unteres Miozän Burdigalium 20,4-16,0 Ma	CZ, N- Böhmen, Krušné hory – Gebirgsrand, Most-Becken, Erzgebirge Annaberg-Buchholz, Glimmersand Fazies	N 50,58 E 13,0		KVAČEK et al. 2004:
Staphylea bessarabica S. microsperma Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän Burdigalium 20,4-16,0Ma	D, Bayern, Lkr. Schwandorf, Schwandorf S Wackersdorf, Tagebaue Oder II, O II-HZM/S, Kalkhaltige Flussschotter	N 49,27 E 12,17	N 49,5 E 10,5	GREGOR 1978 Abb.: *S. bess.* Taf.11/1-3 *S. micr.* Taf.11/4-7 paleodb Nr. 28280 [13.05.11]
Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän Burdigalium 20,4-16,0 Ma	D, Bayern, Lkr. Schwandoerf, S Wackersdorf, Tagebaue Oder Süd, OS-HZM/UT, Ton	N 49,27 E 12,17	N 49,5 E 10,5	GREGOR 1978 paleodb Nr.28281 [13.05.11]
Staphylea bessarabica S. microsperma Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän Burdigalium 20,4-16,0 Ma	D, Bayern, Lkr. Schwandorf, S Wackersdorf, Tagebaue Oder Süd, OS-HZM/S, Sandige Lagen	N 49,27 E 12,17	N 49,5 E 10,5	GREGOR 1978 paleodb Nr.28282 [13.05.11]
Staphylea bessarabica Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän Burdigalium 20,4-16,0 Ma	D, Bayern, Lkr. Schwandorf, N Wackersdorf, Tagebaue Brückelholz, BR-OF/SK, Sandige Kohle	N 49,37 E 12,18	N 49,6 E 10,5	GREGOR 1978 paleodb Nr 28283 [13.05.11] MAI pers. Mitt.
Staphylea bessarabica Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Miozän Burdigalium 20,4-16,0 Ma	D, Bayern, Lkr. Schwandorf, N Wackersdorf, Tagebaue Brückelholz, BR-OF/S, Sandlagen	N 49,37 E 12,18	N 49,6 E 10,5	GREGOR 1978 paleodb Nr. 28284 [13.05.11]
Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres – Mittleres Miozän 20,4-12,7 Ma	D, Nordrhein-Westfalen, Kreis Düren, Kreuzau	N 50,8 E 06,5		MELLER 1998 (PINGEN1987)

Staphylea bessarabica *Staphylea spec.* *Turpinia ettingshausenii* Samen	Unteres Miozän 20,4-16,0 Ma	A, Steiermark, Braunkohlentagebau Voitsberg, Sand Me-Ob-91-1 1992/387	N 47,1 E 15,1	N 34°±5° ~20°-Drehung des Beckens gegen den Uhrzeigersinn.	KOVAR-EDER & MELLER 2001: Taf. 6/2: *S. bessarabica* MELLER 1998 *T. ettingshausenii* MELLER et al. 1999: *S. sp., T. ettingshausenii*
Turpinia ettingshausenii (= *Staphylea Rackowii* KIRCHH. 1943) *Staphylea spec.* Samen	Unteres Miozän 20,4-16,0 Ma	D, Sachsen, Oberlausitz, Berzdorf, Tongrube Wiesa, Stadtteil von Kamenz, Florenkomplex Wiesa	N 51,1 E 145,0		KIRCHHEIMER 1957: Taf. 20/ 92; SZAFER 1961: Ob. Oligoz.-Unt. Mioz. MAI 1997 MAI & PALAMAREV 1997: Unteres Miozän; CZAJA 2003
Staphylea rotundata DOROFEEV 1963 Samen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	RUS, Tomsk, Priisk/ Bolshoi luks (Juksa River) Sandstein und unverfestigter Tonstein	N 57,5 E 84,0	N 58,1 E 83,5	paleodb Nr. 24081 [08.08.11] (DOROFEEV 1963) MAI pers. Mitt.: in DOROFEEV 1955 *S. rugosa*, Oligozän
Staphylea bessarabica *Staphylea microsperma* Samen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	MD, N- Moldawien, Bursuk am Dnjestr, Buhlow-Schichten	N48,0 E 28,7		NEGRU 1972 Fig. 31 und 32, Taf. XXII/1-6
Staphylea spec. *S.* cf. *bessarabica* *Turpinia ettingshausenii* Samen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	PL, Wieliczká Salt mine 1	N 50,0 E 20,06		SZAFER 1961, ŁAŃCUCKA-ŚRODONIOWA, 1984: *S.* cf. *bessarabica:* Taf. III/11 *Turpinia ettingshausenii* Taf.III/12
Staphylea spec. Pollen	Mittleres Miozän, 16,0-11,6 Ma	SW-PL, Niederschlesien, Legnica, II.Lusatian Seam (Flöz)	N 51,2 E 16,2		WACNIK & WOROBIEC 2001
Turpinia ettingshausenii Samen	Mittleres Miozän Badenium 16,2-12,6 Ma	SW-BG Dep. Sofia, Cukurovo-Becken, Gabra (typ. Lokalität); Rhodope Gebirge, Slašten, Sivik Formation; Meričleri, Obere Maritza Formation	N 42,5 E 23,6 N 41,5 E 24,0 N 42,1 E 25,5		PALAMAREV et al. 1999 p. 12: auch in Slašten, Satovcha, Milcina laka, Krivodol, Slavotin, Deleina und Obrochischte MAI & PALAMAREV 1997; PALAMAREV et al. 2005
Staphylea microsperma Samen	Mittleres Miozän Untersarmatium 12,6-12,0 Ma Krivodol Formation	W-BG, Dep. Vraca, Krivodol; Dep. Vidin, Drenovets; Dep. Mihaijlovgrad, Slavotin	N 43,4 E 23,5 N 43,7 E 23,0 N 43,6 E 23,1		PALAMAREV & PETKOVA 1987, Taf. 30, Fig. 2,3,6 PALAMAREV et al. 1999: >25 lokale Floren in Zentral- und NW-BG; p. 52: auch Pollenfunde v. *Staphylea spec.;* PALAMAREV et al. 2005
Turpinia ettingshausenii Samen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	PL, Powiat Pilski, Piesna	N 53,3 E 17,2		MAI pers. Mitt. (KVAČEK & HOLÝ 1977)
Turpinia ettingshausenii Samen	Mittleres Miozän Langhium 16,0–13,8 Ma	D, Sachsen, Tetta (Gem. Vierkirchen)	N 52,0 E 14,7	N 52,2 E 13,2	MAI 2001 paleodb Nr. 27519 [12.05.11]
Turpinia ettingshausenii	Mittleres Miozän	D, Brandenburg, Kleinleipisch, Tagebau-	N 51,6 E 13,8	N 51,8 E 12,3	MAI 2001 paleodb Nr. 23049

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Samen	Langhium 16,0–13,8 Ma	Fundstelle 1 Florenkomplex Kleinleipisch			[12.05.11]
Turpinia ettingshausenii Samen	Mittleres Miozän 16,0-11,6	SW-PL ,Gemeinde Bogatynia, Braunkohlentagebau Turów	N 51,0 E 14,9		GREGOR 1978 MAI pers. Mitt.
Staphylea spec. Samen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	PL, Silesia, Stare Gliwice	N 50,3 E 18,7	N 50,6 E 17,4	SZAFER 1961: Oberes Torton; MAI 1967: Tiefes Sarmat; paleodb Nr. 28442 [12.05.11]
Staphylea spec. Pollen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	PL, Silesia, Stare Gliwice	N 50,3 E 18,7	N 50,6 E 17,4	SYBRYAJ & STUCHLIK 2004
Staphylea spec. Pollen	Mittleres Miozän 16,0-11,6 Ma	Georgien			SHATILOVA et al. 2011
Staphylea spec. Pollen	Mittleres Miozän, 16,0-11,6 Ma	PL, Koniówka	N 49,4 E 19,8		OZAST & STUCHLIK 1977
Staphylea spec. Pollen	Mittleres Miozän, 16,0-11,6 Ma; Lücke im Pannonium Oberes Miozän 7,2-5,3 Ma	PL, Czarny Dunajez	N 49,4 E 19,9		OZAST & STUCHLIK 1977 Tab. X, 7 & 8-9 SYABRYAJ & STUCHLIK 2004
Staphylea gracilis TARASEVICH 1980 Pollen	Mittleres und Oberes Miozän 16,0-5,3 Ma	RUS, Oka-Don Ebene, Eiszeitliche Moränenlandschaft südlich von Moskau	N 51-54,5; E 39-42,5 (Koordinaten der gesamten Ebene)		TARASEVICH 1980: Pollen ähnlich *Staphylea trifolia*
Staphylea spec. Pollen	Mittleres Miozän, Serravallium 13,8-11,6 Ma	PL, Chyżne Lipnica Mała Lipnica Wielka	N 49,4 E 19,7 N 49,5 E 19,6 N 49,5 E 19,6		OZAST & STUCHLIK 1977
Turpinia ettingshausenii Samen	Mittleres Miozän Serravallium 13,8–11,6 Ma	D, Brandenburg, Klettwitz, Fundpunkt 13	N 51,6 E 13,9	N 51,9 E 12,6	MAI 2001 paleodb Nr. 23652 [13.05.11]
Staphylea pliocaenica Samen	Mittleres Miozän Serravallium 13,8-11,6 Ma	D, Brandenburg, Großräschen-Süd, Tongrube Renate-Ost Nr.4437	N 51,6 E 13,9	N 51,9 E 12,7	MAI 2001 Abb. Taf 25/4 palaeodb Nr. 23042 [13.05.11]
Staphylea cf. *bumalda* *Euscaphis* cf. *japonica* Makrofossilien	Oberes Miozän 11,6 – 5,3 Ma	J, Gunma, Kabutoiwa Flora Locality lacustrine Seeablagerung, Tuffacious rock	N 36,3 E 138,8	N 37,6 E 137,2	OZAKI 1991 paleodb Nr 22755 [19.06.11]
Staphylea cf. *bumalda, Euscaphis* cf. *japonica* Makrofossilien	Oberes Miozän 11,6-5,3 Ma	J, Central Honshu, Gunma, Motojuku Formation Tuffstein	N 36,3 E 138,8	N 37,6 E 137,2	OZAKI 1991 paleodb Nr. 22755 [16.05.11]
Staphylea spec. Pollen	Oberes Miozän 11,6-5,3 Ma	SW-PL, Niederschlesien, Legnica, Flöz unterhalb der Poznań Serien	N 51,21 E 16,16		SADOWSKA 1977 WOROBIEC 2009 Taf. 15/12: Tricolporopollenites sp. 5 – *Staphylea*-Typ
Staphylea microsperma Samen	Oberes Miozän 11,6-5,3 Ma	A, Steiermark, Höllgraben bei Weiz	N 47,18 E 15,68		KOVAR-EDER & KRAINER 1988
Staphylea spec.	Oberes	PL, Domanski Wierch	N 49,44		MAI pers. Mitt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Samen	Miozän 11,6-5,3 Ma	nahe Czarny Dunajec, Chyżne/ Orawa	E 19,85 N 49,43 E 19,67		(ŁAŃCUCKA-ŚRODONIOWA 1963)
Staphylea bessarabica Samen	Oberes Miozän 11,6-5,3 Ma	D, Niederrhein, Grube Fortuna bei Bedburg 8295	N 51,0 E 6,57	N 51,2 E 5,8	VAN DER BURGH 1986 Abb. Taf. VIII/9, 11. palaeodb Nr. 28046 [13.05.11]
Staphylea bessarabica Samen	Oberes Miozän 11,6-5,3 Ma	D, Hambach bei Düren 14142, 14142, 14145 Seichte sandgefüllte Kanäle in Ton	N 50,8 E 6,5	N 51,0 E 5,7	VAN DER BURGH 1986 paleodb Nr.28114, 28115, 28117 [13.05.11]
Staphylea spec. Samen	Oberes Miozän 11,6-5,3 Ma	D, Hambach 14183 Sand und Lehm oberhalb des Tons	N 50,8 E 6,5	N 51,0 E 5,7	VAN DER BURGH 1986 paleodb Nr.28131 [13.05.11]
Staphylea spec. Pollen	Oberes Miozän, 11,6-5,3 Ma	W-GE			SHATILOVA et al. 2011
Staphylea spec. Pollen	Oberes Miozän Tortonium 11,6-7,2 Ma	PL, Orawa-Becken Łojowice Jaworzyna Zarów Jaroszów Wołów Jerzmanowa Tarpno Chróscina Wielowieś	 N 50,67 E 21,67 N 50,92 E 16,43 N 50,94 E 16,49 N 50,99 E 16,42 N 51,34 E 16,64 N 51,56 E 16,04 N 51,73 E 16,46 N 51,74 E 16,54 N 52,58 E 15,90		Pollendiagramme v. SADOWSKA in OSZAST & STUCHLIK 1977
Turpinia ettingshausenii Samen	Oberes Miozän Mäotium 9,0-5,7 Ma	S-BG, Tagebau Meričleri II, Opan, West-Maritza-Becken, Gornomarischka-Formation	N 42,2 E 25,7		MAI & PALAMAREV 1997; PALAMAREV et al. 1999: wenige Floren in S- und NW-BG
Staphylea microsperma Samen	Oberes Miozän 9,0-5,3 Ma	NW-Abschnitt der Schwarzmeerküste			PALAMAREV 2005 (NEGRU 1968)
Staphylea colchica STEV. Pollen, Samen *Staphylea protocoichica* KOL. Samen	Grenze Mio-zän/Pliozän 6,3-4,1 Ma	W-GE, Zana – Fluss (Pollen) W-GE: Pollen und Samen			STUCHLIK & SHATILOVA 1987, Pl. XIV, Abb. 21 SHATILOVA et al. 2011
Staphylea pliocaenica Samen	Grenze Mio-zän/Pliozän Pontium 5,8-4,6 Ma	SW-BG, Sofia-Becken, Katina Bohrung C-14, Gniljane-Formation, typ. Lokalität. Baldevo, Baldevo Forma-tion (Braunkohle)	N 42,8 E 23,3 N 41,6 E 23,8		PALAMAREV et al. 1999: auch in Balscha, Melnik, Baldevo, Gaber, Razlog, Elchovo; auch Pollen v. *Staphylea spec.* PALAMAREV et al. 2005
Staphylea spec. Samen	Pliozän 5,3-2,6 Ma	RUS, Samarskaja Luka			= *S.* cf. *trifolia* nach MAI pers. Mitt. (DOROFEEV 1956)
Euscaphis spec. Samen	Pliozän 5,3-2,6 Ma	J, Yahata Iki Kyushu	N 33,87 E 130,8 N 33,75 E 129,7 N 33,0 E 131,0		MANCHESTER et al. 2009 (MIKI & KOKAWA 1962) = *E. japonica* nach MAI 1980

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Staphylea spec. Samen	Pliozän 5,3-2,6 Ma	BY, Weißrussland Cholmeč/ Dnjepr	N 52,09 E 30,37		MAI pers. Mitt.: vermutlich *S. colchica* (DOROFEEV 1971)
Staphylea colchica fossilis, *Staphylea pliocaenica*, *Staphylea* cf. *trifolia fossilis* Samen	Pliozän 5,3-2,6 Ma	PL, Krościenko/ Dunajec Florenkomplex Brunssum	N 49,44 E 20,43		SZAFER 1947 (Taf. XI/13, 14, 15), 1954, - & KOSTYNIUK 1962 (*S. colchica*: Abb. 171/19) Einstufung: Pliozän VAN DER BURGH 1983: Oberes Pliozän MAI & WALTHER 1988: Unteres Pliozän GEISSERT et al 1990 STUCHLIK & SHATILOVA 1987: Mittleres Pliozän
Staphylea spec. 1 & 3: ev. *Staphylea pliocaenica* (MÄDLER1939) Samen	Pliozän 5,3-2,6 Ma	NL, Reuver Swalmen Brunssum: Deutsch-holländische Grenze (Funde der Fundorte nicht getrennt)	N 51,17 E 6,05 N 51,15 E 6,02 N 50,95 E 6,33		MÄDLER 1939 (REID & REID 1915) WILSON 1973 HEUMANN & LITT 2002: Obere Grenze Reuverium: 2,6 Ma)
Staphylea spec. 2 Samen	Unteres Pliozän 5,3-3,6 Ma	NL, Brunssum, an der Niederländisch-Deutschen Grenze	N 50,95 E 6,33		REID & REID 1915 Taf. 11/4; ev. *S. colchica* nach SZAFER 1947: 138
Turpinia ettingshausenii Samen	Unteres Pliozän 5,3-3,6 Ma	I, Piemont, Westliche Po-Ebene, Ivrea-Distrikt, Val Chiusella, Lage S5 der Sento- Sukzession	N 45,42 E 7,79		MARTINETTO et al. 2001
Staphylea pliocaenica Samen	Unteres Pliozän 5,3-3,6 Ma	D, Frankfurt/ Main, Frankfurt-Niederrad, Frankfurter Klärbeckenflora Florenkomplex Brunssum	N 50,14 E 8,63		ENGELHARDT & KINKELIN 1908; MÄDLER 1939: Taf.9/3, 4; HIRMER 1942; MÄGDEFRAU 1968; MAI & WALTHER 1988; TEODORIDIS et al. 2009
Staphylea bessarabica Samen	Unteres Pliozän 5,3-3,6 Ma	I, Norditalien, Piemont, Pocapaglia	N 44,7 E 7,9		KOVAR-EDER et al. 2006
Staphylea colchica Stev. Pollen	Unteres Pliozän 5,3-3,6 Ma	W-GE			SHATILOVA et al. 2011
Staphylea colchica fossilis *Staphylea pliocaenica* *S.* cf. *trifolia fossilis* Samen	Spätes Unteres Pliozän 4,5-3,6 Ma	F, Eisass, Sessenheim Saugbaggerflora, Kiesgrube „Gravière du Rhin de Sessenheim" (ex. Mary-Kocher)	N 48,8 E 8,0	N 49,0 E 7,2	GEISSERT 1980 GEISSERT et al. 1990: Grenze Miozän/Pliozän TEODORIDIS et al. 2009 paleodb Nr. 21222 [16.11.11]
Staphylea pinnata L. *foss.* Samen	Pliozän, Grenze Zancleum/ Piacenzium 3,6 Ma	D, Hambach 8251 Rhein-Lahn-Kreis sandgefüllter „Kanal"	N 50,8 E 6,5	N 50,9 E 6,1	VAN DER BURGH 1983: Pl. III/9 paleodb Nr. 28197 [13.05.11]
Staphylea spec. Samen	Oberes Pliozän 3,6-2,6 Ma	D, Westfalen, Fortuna-Garsdorf R 7804 Reuver- Serien, Ton, Florenkomplex Brunssum	N 51,0 E 6,7	N 51,0 E 6,3	VAN DER BURGH 1983: Pl. III/6 MAI & WALTHER 1988 paleodb Nr. 28198 [13.05.11]
Staphylea	Oberes	PL, Mizerna II, Czorsztyn	N 49,46		SZAFER 1954

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

pliocaenica, Staphylea pinnata Staphylea colchica Samen	Pliozän 3,6-2,6 Ma	Region	E 20,29		Abb.: *S. pinnata*: Taf. XII/1-3. *S. pliocaenica* Taf. XII/4, *S. colchica*Taf XII/XXX SZAFER 1961
Staphylea cf. *pinnata* Samen	Oberes Pliozän 3,6-2,6 Ma	D, Thüringen, Rippersroda bei Arnstadt (Bezirk Erfurt)	N 50,8 E 10,9	N 50,9 E 10,6	MAI et al. 1963: Taf. III/18 MAI & WALTHER 1988 paleodb Nr. 22783 [13.05.11]
? *Staphylea spec.* ? Blatt, Samen	Oberes Pliozän 3,6-2,6 Ma	D, Willershausen/ Harz	N 51,8 E 10,1		STRAUS 1992, fehlt in KNOBLOCH 1998. Einstufung:TEODORIDIS et al. 2009
Staphylea cf. *pinnata* Samen	Oberes Pliozän 3,6-2,6 Ma	D, Thüringen, Rippersroda bei Arnstadt (Bezirk Erfurt)	N 50,8 E 10,9	N 50,9 E 10,6	MAI et al. 1963 Taf III/18 MAI & WALTHER 1988 paleodb Nr. 22783 [13.05.11]
Staphylea colchica Pollen	Oberes Pliozän, Eopleistozän, älteres Pleistozän 3,6-0,6 Ma	W-GE			SHATILOVA et al. 2011 (Georgische Einstufung)
Staphylea cf. *pinnata* Samen	Oberstes Oberpliozän (Pliocène final) 3,2-2,6 Ma	F, Eisass, Sessenheim „Gravière Mary-Kocher" Assoziation c: Mergel mit *Triptychia geisserti* u. a. Clausilidae	N 48,8 E 7,98		GEISSERT 1980
(*Euryale Reidiorum* OOSTINGH) Samen	Alt-Pleistozän, ev. Alt-Interglazial	NL Neede	N 52,15 E 6,58		OOSTINGH & FLORSCHÜTZ 1928: Taf.1/2, 3, Taf.2/10. KIRCHHEIMER 1957: cf. *Staphylea.*
Staphylea pinnata L. *foss.* (DUBOIS 1905) Samen	Alt-Pleistozän 2,6-1,8 Ma	NL; Tegelen C Prov. Limburg, Tegelen/ Maas, nahe Venlo	N 51,21 E 6,09		DUBOIS 1905: Oberes Pliozän VAN.DER BURGH 1983 (REID & REID 1910)
Staphylea spec. 2 Arten (MÄDLER 1939) *S. pliocaenica* (MAI pers. Mitt.) Samen	Alt-Pleistozän 2,6-1,8 Ma	NL, Tegelen Prov. Limburg, Tegelen/ Maas	N 51,21 E 6,09		MÄDLER 1939 (E. M. REID 1920) MAI & WALTHER 1988 MAI pers. Mitt.: Altpleistozän
Staphylea spec. Samen	Pleistozän, Cromer, Günz/Mindel Interglazial 700 000-500 000 a	GB, Pakefield, "Cromer Forest Bed Series"	N 52,45 E 1,73		WILSON 1973. Fig. 1d, p. 1214 MAI pers. Mitt.
Staphylea spec. Pollen	Pleistozän 400 000-50 000 a	W-GE			SHATILOVA et al. 2011
Staphylea pinnata L. *foss.* Samen	Pleistozän, Holstein Interglazial D- Interglazial vor der Riß Eiszeit 330 000- ?250 000 a	D, Niederrhein, Vogelheim bei Essen	N 51,5 E 7,0		KRÄUSEL 1937: Taf.2/19, MÄDLER 1939 KRAUSE 1960 MAI et al. 1963 p. 795 MAI & WALTHER 1988
Staphylea pinnata L. *fossilis* Samen	Mittelpleistozän, Frimmersdorf-Interglazial	D, Nordrhein-Westfalen, Grevenbroich, Stadtteil Frimmersdorf Pollenprofil mit makro-	N 51,05 E 6,58		MAI & WALTHER 1988 (VON DER BRELIE et al. 1959) Einstufung: URBAN

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

	(Holstein Interglazial) 330 000- ?250 000 a	skop. Pflanzenresten			2007
Staphylea trifolia L. *foss.*	Spätes Pleistozän	USA Maryland			MAI pers. (BROWN 1935)
Staphylea pinnata L. *foss.* Samen	Pleistozän, Eem, Interglazial 130 000- 115 000 a	NL, Hooge Broek bei Raalte Sand-Kiesgrube	N 52,42 E 6,31		VAN DER HAM et al. 2008
Staphylea trifolia Pollen	Spätes Pleistozän und Holozän	USA, NE-Iowa Roberts Creec Basin Floodplain Alluvium, Camp Creec member, Gunder member deposits			BAKER et al. 1996
Staphylea colchica Samen	Holozän 10 000 a bis heute	W-GE			SHATILOVA et al. 2011
Staphylea trifolia Samen	Holozän 2830±70 – 2680±30 a	USA, Connecticut, N of New Haven, Hamden/ Quinnipiac River, Tieflandflusssedimente	N 41,36 W 72,89		PIERCE & TIFFNEY 1986

Bemerkungen zu Tabelle 3:
Die absoluten Zeitangaben der Perioden, Epochen, Stufen werden auch in neuerer Literatur regional sehr unterschiedlich angegeben. Grundlegend geändert wurde die Grenze Pliozän/Pleistozän: MAI (1995) gibt das Obere Pliozän (Piacenzium) mit 3,4-1,8 Ma an. Die Stratigraphische Tabelle von Österreich (2004) gliedert das Obere Pliozän in Piacenzium (3,6-2,6 Ma) und Gelasium (2,6-1,8 Ma). Die International Stratigraphic Chart (ICS 2009) rechnet das Gelasium (2,6-1,8 Ma) bereits zum Pleistozän. Daher ist die Einstufung alter, aber auch neuerer Literatur für „Oberes Pliozän" und „Unteres Pleistozän" nicht immer eindeutig.
Als Grundlage der globalen Gliederung wurde die ICS 2009 verwendet, wie sie auch paleodb anführt, für die Zuordnung lokaler mittel- und osteuropäischen Einheiten (bis einschließlich Unteres Pliozän, 3,6 Ma) KOVAR-EDER et al. (2008). Georgien (SHATILOVA et al. 2011) hat eigene Einstufungen, die mangels möglicher Korrelation beibehalten wurden (s. auch Tab. 1).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sauteria-Schriftenreihe f. systematische Botanik, Floristik u. Geobotanik

Jahr/Year: 2013

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Vetters Herlinde

Artikel/Article: Fossile Funde der Familie Staphyleaceae. 295-341