

DIE PALÄOGENEN FAGACEAE IN EUROPA: ARTENVIELFALT UND LEITLINIEN IHRER ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

EMANUEL PALAMAREV¹ und DIETER HANS MAI²

¹ Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Botany, Acad. G. Bonchev Str. 23, 1113 Sofia, Bulgaria

² Museum für Naturkunde, Institut für Paläontologie, Invalidenstrasse 43, D-10115 Berlin, Germany

ABSTRACT. The work attempts an overview of the composition and evolution of the family Fagaceae in Europe during the Palaeogene. Some 100 local macrofloras from different geographic regions have been analysed belonging to various stratigraphic levels ranging from the Lower Palaeocene to the Upper Oligocene. After a critical analysis, 73 species from 4 subfamilies were included in the composition of the family, namely: Fagoideae (9 species), Trigonobalanoideae (5), Castaneoideae (30) and Quercoideae (29). Two new species of *Trigonobalanopsis* (*T. europaea* n. sp.) and *Lithocarpus* (*L. palaeorhodopensis* n.sp.) are described too. Seven new taxonomic combination were made within the genera *Ushia*, *Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus* and *Pasaniopsis*. The main trends in the evolution of this family were traced from the anatomic and morphological, ecological, phytogeographical and stratigraphical viewpoints. The importance of 4 speciation centres was emphasised: Gelindenian-Provençalian, Central Paratethian, Palaeoillyrian, Southuralian and Euroarktian.

KEY WORDS: Fagaceae, fossil biodiversity, Palaeogene, evolution, Europe

INHALT

Einleitung	227	Hauptrichtungen der paläogenen Entwicklung der Fagaceae	256
Untersuchte Sammlungen und Lokalpaläofloren	228	Paläofloristische und taxonomische Analyse	256
Gesamtklassifikation der Fagaceae und ihrer Komponenten in den paläogenen Floren Europas	230	Homogenität und Polymorphismus in den fossilen Fagaceen	258
Systematischer Teil und Chorologie der Arten	230	Europäische Florenkomplexe und Areal-Gestaltung der Fagaceen-Sippen	259
Fagoideae	231	Paläozönologie und Paläökologie der paläogenen Fagaceen	265
Trigonobalanoideae	234	Danksagung	267
Castaneoideae	236	Literatur	267
Quercoideae	247	Tafeln	275
Liste der auszuschliessenden Taxa	255		

EINLEITUNG

Die Vertreter der Fagaceae haben in der Vegetation der Nordhemisphäre während des Paläogens eine grosse Rolle für die Struktur der verschiedenartigen Gehölzgesellschaften gespielt. Ihr Status von Dominanten, Co-Dominanten oder Ediphikatoren in der Vegetation datiert seit dem Oberpaläozän und geht in die Gegenwart weiter. Sehr gering ist die Anzahl anderer Familien oder einzelner Gattungen, die ein ähnliches Schicksal gehabt haben. Deshalb ist die Entwicklungsgeschich-

te dieser Familie für die gesamte Evolution der Vegetation in Europa sehr wichtig und bemerkenswert. An der Zusammensetzung der Familie nehmen auch Gattungen teil, die eine panholarktische Verbreitung besitzen. Auf diese Weise ist ihre Geschichte eine reiche Quelle von Erkenntnissen für die historische Pflanzengeographie gewesen. Außerdem ist die zeitliche und räumliche Verfolgung der Areal-Dynamik von besonderer Bedeutung für die Genese bestimmter Sippen. Die Vertreter

der Fagaceen sind also wichtige Komponenten der biogeographischen Entwicklung der Holarktis, insbesondere in Europa.

Zu den erwähnten Tatsachen der Biogeographie müssen wir noch hinzufügen, dass für die Modellierung und Evolution der Paläolandschaften, bzw. Paläovegetation auf dem Territorium Europas die Alpo-Himalaja-Orogenese, sowie die Entwicklung der Tethys und Paratethys eine sehr wichtige Rolle gespielt haben. Diese Prozesse haben auf die Dynamik der Formbildungerscheinungen bei den Fagaceen die wesentliche Rolle ausgeübt.

Die dargestellten Erwägungen bedingten ein ständiges Interesse vieler Forscher, von verschiedenen Standpunkten die Familie zu studieren. Eine besonders wichtige Bedeutung für ihre tertiäre Geschichte haben die Arbeiten von Saporta (1867, 1868a), Saporta und Marion (1873, 1878), Laurent (1912), Kolakovský (1960, 1965, 1967, 1972), Andreánszky und Kovács (1964), Hantke (1965), Mai (1970, 1989), Tanai (1974), Rüffle et al. (1976), Rüffle (1978) Iljinskaja (1980, 1982), Hummel (1983), Romero und Dibbern (1985), Jones und Dilcher (1988), Kvaček und Walther (1987, 1988, 1989a, b, 1991, 1993), Walther und Zetter (1993), Walther (1994), Tanai und Uemura (1994), Krassilov et al (1996), Setogouchii et al. (1997) usw.

Zur Kenntnis der gegenwärtigen Fagaceen im Hinblick auf ihre Taxonomie, Phylogenie, Phytogeographie und Morphologie (incl. Anatomie) haben folgende Autoren beigetragen: Camus (1936–1954), Schwarz (1936), Forman (1964, 1966a, b), Hutchinson (1967), Van Steenis (1971), Soepadmo (1972), Philipson und Philipson (1979), Hardin (1979), Lozano-C. et al. (1979), Kissling (1980), Hernandez-Camacho et al. (1980), Baas (1982), Melville (1982), Van der Hammen und Cleef (1983), Kaul und Abbe (1984), Menitsky (1984), Tanai (1986), Kaul (1986, 1989), Jones (1986), Usunova und Palamarev (1992, 1993), Nixon (1993), Zhou et al. (1995), Usunova et al. (1997) usw.

Aufgabe dieser Arbeit soll eine möglichst breitumfassende Synthese der Entwicklungs geschichte der Fagaceae im Paläogen Europas sein. Um diese Aufgabe zu erreichen, haben wir zahlreiche originelle Makrofossilien sowie umfangreiche Literatur-Angaben geprüft. Es wurden auch einzelne untermiozänen Floren in Betracht gezogen, die wichtige Daten zu unserem Zweck anbieten, so z.B. die Floren von

Armissan, Rixhöft (Rozewie), Kymi und Osieczów. Gegenstand der Analyse waren Blattab drücke (mit oder ohne Kutikula), Fruktificationen, Holz und Blütendichasien im Bernstein.

UNTERSUCHTE SAMMLUNGEN UND LOKALPALÄOFLOREN

MUSEUM FÜR NATURKUNDE DER
HUMBOLDT-UNIVERSITÄT ZU BERLIN (MFN):

Deutschland-Floren und das geologische Alter der Fundorte (alphabetisch): Allrott (Ober oligozän), Altenrath (Mitteloligozän), Alt Zscherben (Obereozän), Antweiler (Paläozän), Borna-Ost (Oberoligozän), Bornstedt (Untereozän), Dörstewitz (Mitteleozän), Flörsheim (Mitteloligozän), Frielendorf (Oberoligozän Untertermozän), Geiseltal (Mittel- bis Obereozän), Göhren (Oligozän), Haselbach (Mittel- bis Unteroligozän), Helmstedt (Mitteleozän), Immenstadt (Oberoligozän), Knau bei Altenburg (Obereozän), Lederergraben bei Reit (Oberoligozän), Messel (Mitteleozän), Miesbach (Oberoligozän bis Untertermozän), Nieder Walluf (Mittel- bis Oberoligozän), Orsberg (Oberoligozän), Penzberg (Oberoligozän), Quegstein (Oberoligozän), Rohrbach (Oberoligozän), Runthal (Obereozän), Rott (Oberoligozän), Schkopau (Obereozän- Unteroligozän), Seifhennersdorf (Mitteloligozän), Stedten (Obereozän).

Tschechische-Floren: Kamenity (Obereozän), Kučlin (Unteroligozän), Staré Sedlo (Ober eozän), Počerny (Oberoligozän).

Polnische-Floren: Osieczów (Untermiozän), Rozewie (Untermiozän).

Italienische-Floren: Salcedo bei Chiavon (Mitteloligozän).

Slowenische-Floren: Savine bei Sagor (Mitteloligozän), Sotzka (Mitteloligozän).

Griechische-Floren: Kymi (Untermiozän).

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main (FIS):

Deutschland-Floren: Flörsheim (Mitteloligozän), Landscheid (Obereozän), Münzenberg (Untermiozän).

Institut für Botanik der Bulgarischen Akademie der Wissenschaften zu Sofia (IB-BAW):

Bulgarische Floren: Balgarovo (Obereozän), Belitsa (Unteroligozän), Bobovdol (Oberoligozän), Borino (Unteroligozän), Borovets (Oberoligozän), Braikovitza (Unteroligozän), Breza-

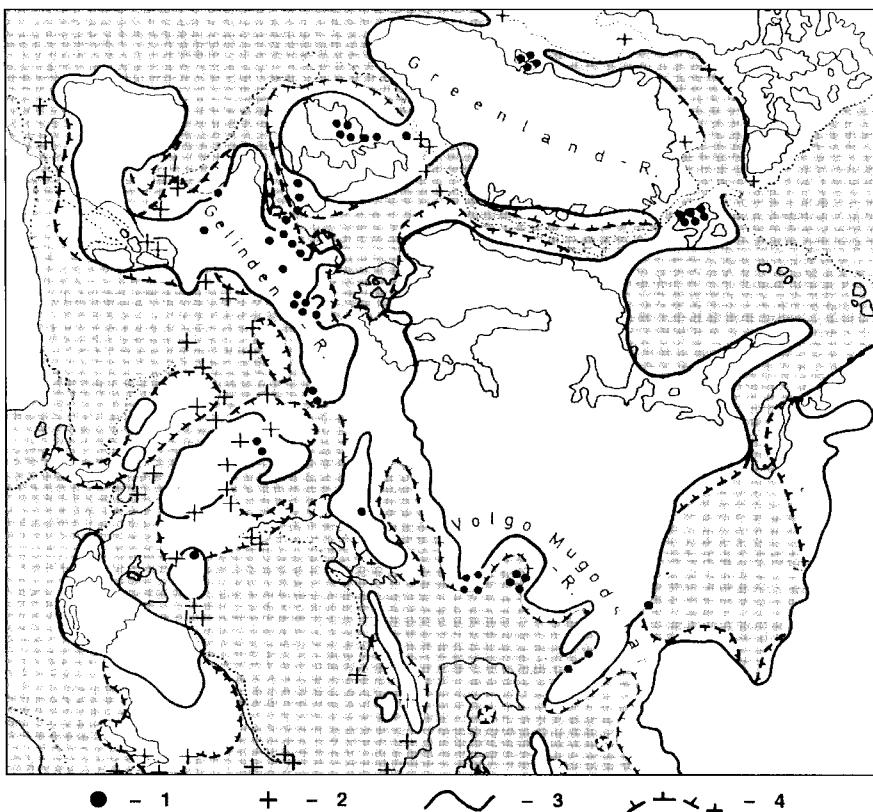


Fig. 1. Florenregionen von Europa im Paläozän und die wichtigsten Fundstellen mit Fagaceen (nach Mai 1995): 1 – Makroflorenfundstellen; 2 – Gebiete tektonischer Aktivitäten; 3 – Grenzen der Festländer; 4 – Grenze der minimalen Meeresbedeckung durch epikontinentale Meere

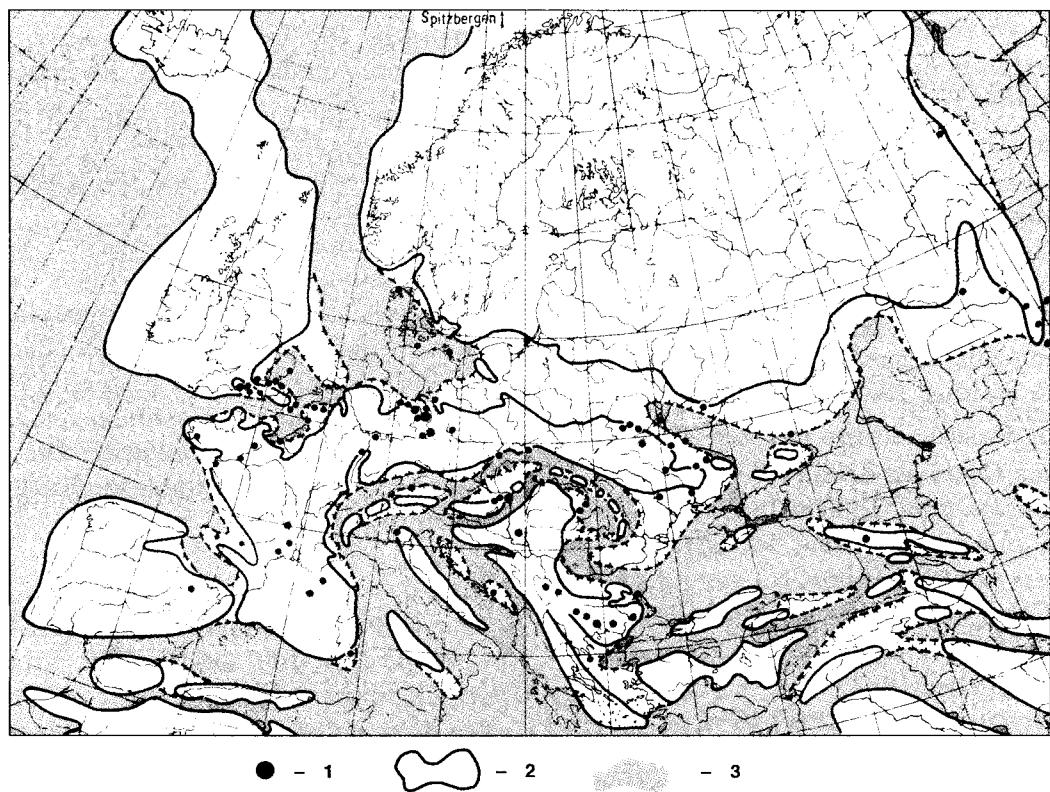


Fig. 2. Florenfundstellen mit Fagaceen von Europa im Eozän-Oligozän (nach Mai 1995, ergänzt): 1 – Makroflorenfundstellen; 2 – Land-Regionen; 3 – Meer

ni (Mitteloligozän), Devin (Obereozän), Dospej (Oberoligozän), Gella (Unteroligozän), Gudevitza (Obereozän-Unteroligozän), Hvojna (Unteroligozän), Logodasch (Obereozän), Meričleri (Mitteloligozän), Momčilovči (Unteroligozän), Mugla (Obereozän-Unteroligozän), Pavelsko (Unteroligozän), Polkovnik Serafimovo (Unteroligozän), Selcha (Obereozän), Smoljan (Unteroligozän), Vojvodino (Obereozän- bis Unteroligozän).

Ein gesamtes Bild der Verteilung der paläogenen Floren in Europa ist auf den Fig. 1 und Fig. 2 dargestellt.

GESAMTKLASSIFIKATION DER FAGACEAE UND IHRER KOMPONENTEN IN DEN PALÄOGENEN FLOREN EUROPAS

In vorliegender Arbeit wird eine Kombination zwischen den Systemen von Lozano-C. et al. (1979) und Jones (1986) gebraucht. Das System ist mit entsprechenden ausgestorbenen Gattungen ergänzt.

Fam. Fagaceae Dumortier 1829

Subfam. Fagoideae Oersted 1871

Genus *Fagus* Linné 1753

Nothofagus Blume 1850*

Formgenus *Fagopsis* Hollick 1909

Ushia Kolakovský 1965

Subfam. Trigonobalanoideae Lozano-C. et al. 1979

Genus *Trigonobalanus* Forman 1962 s.l.

(incl. *Formanodendron* Nixon & Crepet 1989 und *Colombobalanus* Nixon & Crepet 1989)

Formgenus *Trigonobalanopsis* Kvaček & Walther 1989

Subfam. Castaneoideae Oersted 1871

Genus *Castanea* Miller 1754

Castanopsis (D. Don 1825) Spach 1842

Lithocarpus Blume 1825 (incl. *Pasania* Oersted 1866)

Chrysolepis Hjelmquist 1948*.

Formgenus *Castaneophyllum* Jones & Dilcher 1988

Castanoxylon Navale 1964

Lithocarpoxylon Petrescu 1978

Berryophyllum Jones & Dilcher 1988

Dryophyllum Debey ex Saporta 1868
Eotrigonobalanus Walther & Kvaček 1989

Pasaniopsis Saporta & Marion 1878

Subfam. Queroideae (Oersted 1871) Schwarz 1936

Genus *Quercus* Linné 1753

Formgenus *Quercinium* Unger 1842

(= *Quercoxylon* Hofmann 1929)

Menitsky (1984) bevorzugt ein stark reduziertes System mit zwei Unterfamilien: Fagoideae und Castaneoideae. Jede Einheit hat je zwei Triben: *Fageae-Trigonobalaneae* und *Castaneae-Querceae*. Nach demselben Autor hat die Gattung *Trigonobalanus* zweifellose Beziehung zu der Gattung *Fagus*, solange *Lithocarpus* mit *Quercus* genetisch verbunden wird. Deshalb schlägt der Autor die Vereinigung beider letztgenannten Gattungen vor.

Jones (1986) bemerkt, dass *Nothofagus* eine selbstständige Familie vertreten könnte. Dieser Status hat sowohl Unterstützung (Kuprianova 1965, Nixon 1989, Romero 1986, Setoguchi et al. 1997) als auch Ablehnung (Van Steenis 1971, Stover & Evans 1973, Tanai 1986, Philipson & Philipson 1979, Hill & Read 1991) erfahren.

Die Position der Gattung *Ushia* ist widersprüchlich. Die bisherigen Daten weisen auf eine vermittelnde Stellung zwischen *Fagus* und *Nothofagus* (Boulter & Kvaček 1989, Kvaček et al. 1994, Krassilov et al. 1996). Auf dieses Problem werden wir im Schlussteil der Arbeit wieder zurückkommen.

Ein Schema der hypothetischen Verwandtschaft fossilen und gegenwärtigen Gattungen der Fagaceae ist auf Fig. 3 dargestellt.

Neuerdings haben Crepet und Nixon (1989) neue Form-Gattungen der Fagaceen aus Nordamerika beschrieben: *Castanopsioidea*, *Trigonobalanoidea* und *Paleojulacea*. Die Befunde Stammen aus dem Paläozän/Eozän-Grenzbereich in Tennessee.

SYSTEMATISCHER TEIL UND CHOROLOGIE DER ARTEN

In diesem Teil werden alle aus dem europäischen Paläogen bekannten Arten mitgeteilt, die eine relativ sichere Stellung in der Familie haben. Die Arten wurden kritisch analysiert und deswegen sind auch einige neue taxono-

* In den Tertiärfloren Europas nicht vertreten.

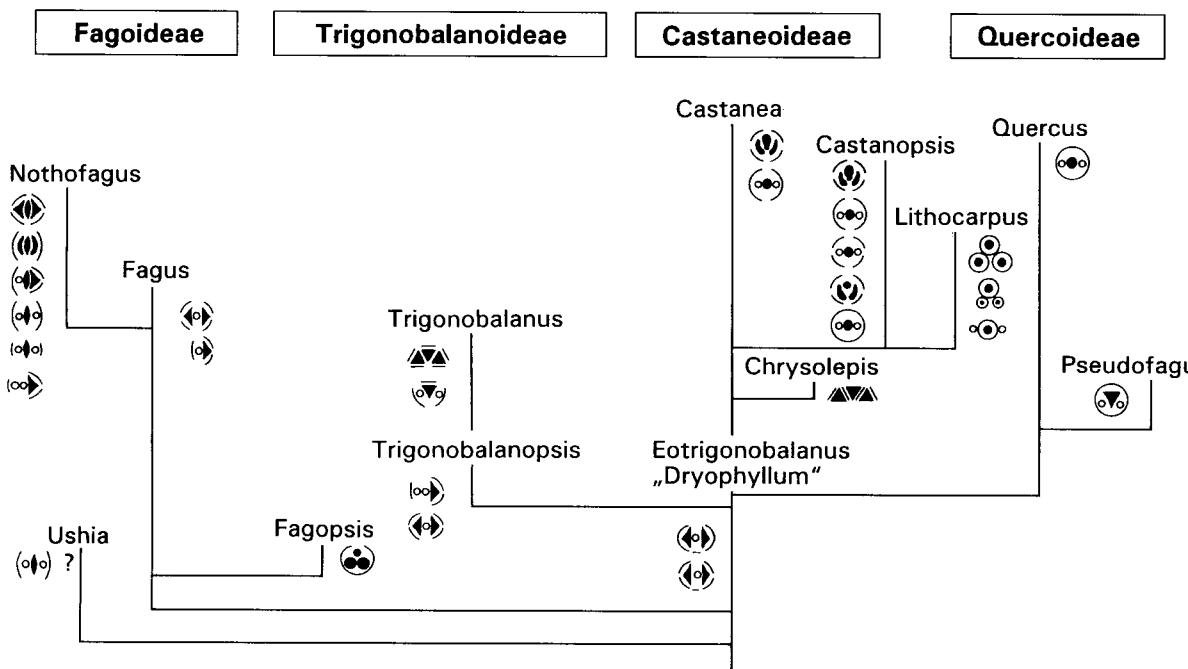


Fig. 3. Schema der hypothetischen Verwandtschaft zwischen fossilen und lebenden Gattungen der Fagaceae. Dargestellt sind die Modifikationen der Dichasien in Diagramm-Form: dunkle Linie Kupulenrand, schwarze Figuren Fruchtquerschnitte, offene Kreise vermutete Position fehlender Früchte (aus Mai 1995, verändert)

mische Lösungen vorgeschlagen. Für sehr nahestehende Taxa wurde der Begriff Arten-Gruppe eingeführt. Bei der Aufzählung der Arten wird ein bestimmtes Schema befolgt, das folgende Elemente einschliesst:

- Zitat-Block mit Basionym, Synonymen, Literatur-Quelle, Lokalität, Land und geologisches Alter;
- Typ der Fossilien;
- Gesamtchorologische und stratigraphische Daten nach Ländern (Gesamtareal);
- Verwandtschaftsbeziehungen mit rezenten oder fossilen Sippen.

Die neuen Kombinationen werden mit morphologischen oder anatomischen Bemerkungen begleitet. Die Arten sind alphabetisch innerhalb der Gattungen angeordnet.

Subfamilie FAGOIDEAE Oersted 1871

Fagus Linné 1753

***Fagus antipofii* – Gruppe**

Die Gruppe umfasst 5 blattmorphologisch sehr nahestehende und wahrscheinlich verwandte Arten: *F. antipofii* Heer, *F. pristina* Saporta, *F. silesiaca* Walther und Zastawniak, *F. pliocaenica* Saporta und *F. juliae* Jakubovskaja. Nach der Blattmorphologie sind die ge-

nannten Kleinarten vorwiegend mit den rezenten *F. grandifolia* Ehrh., *F. longipetiolata* Seem. und teilweise mit *F. orientalis* Lipsky verwandt. *F. pliocaenica* und *F. juliae* kommen im Paläogen nicht vor.

Fagus antipofii Heer in Abich s. str.

Taf. 1 Fig. 1

1859 *Fagus antipofii* Heer in Abich, Mém. Acad. Sci. St.-Petersburg, 6(7): 522, t. 8, f. 12 – Žerkue (Kasachstan) – Oberoligozän.

1982 *Fagus antipofii* – Iljinskaja, Magnol. foss. USSR, 2: 61, t. 27, f. 1–5, t. 28, f. 1–4, Abb. 49: 1–2 – Berekmjak und Kinsebulatovo (Russia) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula und Kupulen.

Paläogenes Areal. Osteuropa (Russia) – Oberoligozän.

Verwandtschaftskreis. *Fagus orientalis* Lipsky (Kleinasiens und Ost-Bulgarien).

Fagus deucalionis Unger

Taf. 5 Fig. 1–3

1847 *Fagus deucalionis* Unger, Chloris protogaea: 101, t. 27, f. 1–4 – Počerny (Tschechien) – Mitteloligozän.

- 1858 *Fagus horrida* Ludwig, Palaeontographica, 5: 144, t. 29, f. 2, 5 – Kaichen (Deutschland) – Mittelmiozän.
- 1887 *Fagus plioacaenica* Geyler & Kinkel, Abh. Senckenberg. naturf. Ges., 15: 23, t. 2, f. 9–10 Niederrad (Deutschland) – Pliozän.
- 1991 *Fagus deucalionis* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 38: 55, t. 6, f. 1–2 – Borna-Ost (Deutschland) – Oberoligozän.
- 1997 *Fagus deucalionis* – Mai, Palaeontographica, B, 244: 39, t. 7, f. 1, 3–7 – Spremberg, Horka und Jahmen (Deutschland) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Kupulen.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland und Tschechien) – Oberoligozän.

Bemerkung. Der Fund dieser Art in einer oligozänen Flora Rumäniens (Petrescu 1967) ist sehr zweifelhaft.

Verwandschaftskreis. *Fagus grandifolia* Ehrh. (Nordamerika).

***Fagus pristina* Saporta**

Taf. 1 Fig. 4

- 1867 *Fagus pristina* Saporta, Ann. Sci. nat. Bot., 5 (8): 69, t. 6, f. 1–3 – Armissan (Frankreich) – Untermiozän.
- 1868a *Fagus pristina* Saporta, Ann. Sci. nat., Bot. 5 (9): 84, t. 6, f. 1–3 – Bois-d'Asson (Frankreich) – Mitteloligozän.
- 1868a *Fagus castaneifolia* Unger in Saporta, Ibid.: 85, t. 5, f. 7 – Bois-d'Asson (Frankreich) – Mitteloligozän.
- 1891 *Fagus pristina* Saporta, Mém. Soc. géol. France, 3 (9): 60, t. 16, f. 1–5 – Manosque (Frankreich) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Südwesteuropa (Frankreich) – Mittel – Oberoligozän (bis Untermiozän).

Verwandschaftskreis. *Fagus grandifolia* Ehrh. (Nordamerika) und *F. engleriana* Seeman (Ostasien).

***Fagus saxonica* Kvaček & Walther**

- 1991 *Fagus saxonica* Kvaček & Walther, Feddes. Repert., 102 (7–8): 482, t. 15, f. 1, 2, 4–6, t. 16, f. 1–5, Abb. 7–8 – Bockwitz und Borna-Ost (Deutschland) – Oberoligozän.
- 1971 *Fagus attenuata* Goepert subsp. *seussensis* Knobloch, Erlang. geol. Abh., 87: 8, t. 1, f. 11, t. 3, f. 1–3, 7, 8, 14, Abb. 1 – Seussen (Deutschland) – Oberoligozän.
- 1982 *Fagus attenuata* – Kovar, Beitr. Paläontol. Österreich, 9: 58, t. 7, f. 1–4, t. 27, f. 11–13 – Linz (Österreich) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland und Österreich) – Oberoligozän (bis Obermiozän).

Verwandschaftskreis. *Fagus mexicana* Martinez (Mexico), *F. lucida* Rehd. & Wilson und *F. pashanica* C.C. Yang (beide China).

***Fagus silesiaca* Walther & Zastawniak**

Taf. 1 Fig. 2–3

- 1982 *Fagus attenuata* Goeppert – Kovar, Beiträge zur Paläontol. Österreich, 9: 58, Taf. 7, Fig. 1–4, Taf. 27, Fig. 11–13 – Linz (Österreich) – Oberoligozän.
- 1991 *Fagus silesiaca* Walther & Zastawniak, Acta Palaeobot., 31: 156, Taf. 1, Fig. 1–6, Taf. 2, Fig. 1; Abb. 1: 1–6 – Sośnica (Polen) – Obermiozän (Locus typicus).

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit oder ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Österreich) – Oberoligozän (bis Obermiozän).

Bemerkungen. Die Typifizierung der Art haben Walther und Zastawniak (1991) grundsätzlich geklärt. Es handelt sich um eine Sippe, die sehr häufig von verschiedenen Autoren als *F. attenuata* Goeppert beschrieben ist. Der Typus dieses Taxons von Goeppert (1855) ist nach Untersuchungen der obengenannten Autoren bei *Alnus julianaeformis* (Sternberg) Kvaček und Holý eingeordnet. Neben dem Typus kommen aber auch Fossilien vor, die tatsächlich zu *Fagus* gehören. Nach der Revision von Walther und Zastawniak (op. cit.) sollte man also die Funde von *F. attenuata* entweder zu *Alnus julianaeformis* oder zu der neuen Art *F. silesiaca* bringen. Die meisten Befunde von der letztgenannten Art stammen aus dem Neogen Europas.

Verwandschaftskreis. *Fagus grandifolia* Ehrh. (Nordamerika) uns *F. longipetiolata* Seem. (China).

***Fagopsis* Hollick 1909**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung von Blattabdrücken mit Merkmalen, die einerseits zu *Fagus* und andererseits zu *Quercus* (ex sect. *Prinus*) nach der Blattstruktur neigen.

***Fagopsis groenlandica* (Heer) Wolfe**

Taf. 1 Fig. 5–6

- 1870 *Quercus groenlandica* Heer, Kongl. Svensk. Vetens. Akad. Handl., 8: 56, t. 12, f. 1–4 – Atanekerdruk (Groenland) – Unterpaläozän.
- 1963 *Quercophyllum groenlandicum* (Heer) Koch, Medd. Groenl., 172: 34, t. 5, f. 1–4, t. 6, f. 1–3 – Kongersog (Groenland) – Unterpaläozän.
- 1977 *Fagopsis groenlandica* (Heer) Wolfe, Profess. Pap. Geol. Surv., 997: 88 – Alaska (Nord Amerika) – Eozän.
- 1989 *Fagopsis groenlandica* – Boulter & Kvaček, Palaeontol. Assoc. Spec. papers, 42: 88, t. 18, f. 1–7 – Ardtum (Schottland) – Oberpaläozän.
- 1996 *Fagopsis groenlandica* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 85, t. 33, f. 9. Abb. 38a – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Nordwest – (Groenland, Spitzbergen und Schottland) und Mitteleuropa – (Tschechien) – Unterpaläozän bis Obereozyän.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Ushia* Kolakovsky 1965**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung von Blattabdrücken mit Merkmalen, die sehr nahe der Struktur verschiedener *Nothofagus*-Arten (ex Subgen. *Menziessispora* Hill und Read und Subgen. *Fuscaspura* Hill und Read) stehen. Die Blattmorphologie zeigt auch gewisse Übereinstimmungen mit Vertretern der Betulaceen (*Alnus* Mill., *Duschekia* Opiz und *Betula* L.). Sehr charakteristisch in dieser Hinsicht sind die Basal-Nerven, die allgemein als "betuloider" – Typ bekannt sind. Phylogenetisch ist *Ushia* sehr wahrscheinlich ein Bindeglied zwischen Fagaceae und Betulaceae gewesen. Die zugehörige Fruchtkupula könnte die zweischuppige *Oxycarpia* Trautschold sein (Makulbekov 1977).

***Ushia alnophylla* Makulbekov**

Taf. 5 Fig. 9

- 1977 *Ushia alnophylla* Makulbekov, Paläogene Flora West Kazakhstan and Lower Volga: 105, t. 1, f. 4, t. 11, f. 2–4, t. 12, f. 1, t. 14, f. 2–3, t. 33, f. 7 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1982 *Ushia alnophylla* Makulbekov, Magnolioph. foss. USSR, 2: 118, t. 73, f. 3–4 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Osteuropa (Russia) – Oberpaläozän.

Verwandschaftskreis. Vermutlich Arten von *Nothofagus* (ex Subgen. *Fuscaspura*), z. B. *N. alessandrii* Espinosa (Südhemisphäre).

***Ushia kamischinensis* – Gruppe**

Zu dieser morphologisch-taxonomischen Gruppe gehören Arten, die übereinstimmenden Merkmale untereinander zeigen und wahrscheinlich vikariierende Arten sind: *U. kamischinensis* s. str. und *U. diplodon* (Saporta und Marion) comb. n.

***Ushia kamischinensis* (Goeppert)**

Kolakovsky s. str.

Taf. 2 Fig. 1

- 1845 *Phyllites kamischinensis* Goeppert in Murchison, Geol. Russia, 2: 502, t. G, f. 1 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1850a *Quercus kamischinensis* (Goeppert) Unger, Genera et species plant. foss.: 401 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1911 *Quercus janischevskii* Krassnov, Bull. Charkov. Univ., 44: 46, Abb. 47 (sine descr.) – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1963 *Castanopsis kamischinensis* (Goeppert) Takhtajan, Grundlage der Paläontologie: 471, t. 16, f. 3 (non rite publ.) – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1965 *Ushia kamischinensis* (Goeppert) Kolakovsky, Palaeontol. Ž., 3: 127, t. 12, f. 1–4, t. 13, f. 1–3, 5–8 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1982 *Ushia kamischinensis* Kolakovsky, Magnolioph. foss. USSR, 2: 118, t. 73, f. 1–2, t. 75, f. 3, t. 76, f. 8 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.
- 1982 *Ushia janischevskii* – Makulbekov, Ibid.: 118, t. 74, f. 1–3 – Ushi (Russia) – Oberpaläozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Osteuropa (Russia, Ural-Gebiet) – Oberpaläozän. Lokalendemit.

Bemerkung. Der einzige Unterschied zwischen *U. kamischinensis* und *U. janischevskii* ist die öftere Verzweigung der Sekundärnerven und grösere Lamina bei *U. janischevskii*. Nach unserer Ansicht sind die erwähnten Merkmale nur ein Ausdruck des Blattpolymorphismus.

Verwandschaftskreis. Vermutlich Arten von *Nothofagus* ex Subgen. *Menziessispora*, z. B. *N. moorei* (Mueller) Krasser und *N. menziessii* (Hook. f.) Oersted (New Zealand, Tasmania).

***Ushia diplodon* (Saporta & Marion)
comb. n.**

Taf. 1 Fig. 7, Taf. 2 Fig. 2

Basionym:

- 1878 *Quercus diplodon* Saporta & Marion, Rev. Fl. Heersienne: 58, t. 3, f. 10–11, t. 4, f. 6–7, t. 5, f. 1–9, t. 6, f. 1–6, t. 7, f. 1 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
 1878 *Quercus parceserrata* Saporta & Marion, Ibid.: 46, t. 4, f. 8 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän
 1878 *Quercus loozii* Saporta & Marion, Ibid.: 35, t. 4, f. 1–2 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän
 1878 *Quercus odontophylla* Saporta & Marion, Ibid.: 44, t. 4, f. 4–5 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung und Bemerkungen. Lamina kräftig, gestielt, obovat bis breit elliptisch; Blatt-Apex acuminat, Basis schmal cuneat, vereinzelt asymmetrisch. Blattrand einfach bis doppelt gezähnt, die Zähne scharf oder gerundet. Nervatur craspedodrom bis semicraspedodrom; Sekundärnerven 7–12 Paare mit zwei Basalnerven von betuloidem-Typ. Tertiär- und Quartär-Nerven bilden ein spezifisches Netz von polygonalen Areolen. Blatt-Spreite 4,5–12,0 cm lang und 2,0–8,0 cm breit.

Die ausgewiesenen Merkmale stimmen in den Hauptzügen mit der Charakteristik von *Ushia kamischinensis* überein. Zugleich stehen sie sehr nahe zu *Nothofagus ninnisiana* (Unger) Kovar et al. aus dem Paläogen in Neuseeland (Kovar et al. 1987).

Paläogenes Areal. Westeuropa (Belgien) – Oberpaläozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. Vermutlich Arten von *Nothofagus* ex Subgenus *Menziessispora*, z.B. *N. moorei* (Mueller) Krasser und *N. menziessii* (Hook. f.) Oersted (New Zealand, Tasmania).

***Ushia olafsenii* (Heer) Boulter & Kvaček**
Taf. 5 Fig. 8, Taf. 6 Fig. 1

- 1868 *Quercus olafsenii* Heer, Fl. foss. Arktika, 1: 109, t. 10, f. 5, t. 11, f. 7–11, t. 46, f. 10 – Atanekerd-luk (Groenland) – Unterpaläozän
 1868 *Quercus steenstrupianum* Heer, Ibid.: 74, t. 40, f. 2–3 – Agatdalen (Groenland) – Unterpaläozän
 1989 *Ushia olafsenii* (Heer) Boulter & Kvaček, Palaeontol. Assoc., Spec. papers, 42: 92, text-fig. 15 A-C – Baltypalady (Irland) und Disco-I. (Groenland) – Oberpaläozän.

- 1994 *Ushia olafsenii* – Kvaček, Manum & Boulter, Palaeontographica, 232 (1–6): 105, t. 15, f. 1–4 – Nordenskiöldfjellet (Spitzbergen) – Untereozän

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Nordwest – (Groenland und Spitzbergen) – und West-Europa (Irland) – Unterpaläozän – Untereozän.

Bemerkung. Nach Krassilov et al. (1996) ist die neue Kombination von Boulter und Kvaček (1989) vom morphologischen und phytogeographischen Standpunkt aus unannehmbar und das Taxon muss bei *Quercus* bleiben.

Verwandtschaftskreis. Unbekannt.

Subfamilie TRIGONOBALANOIDEAE
Lozano-C. et al. 1979

***Trigonobalanus* Forman 1962 emend. 1964**

***Trigonobalanus minima* (Chandler) Mai**

- 1957 *Fagus minima* Chandler, Bull. Brit. Mus., Geol., 3: 93, t. 13, f. 68–70 – Bovey Tracey (England) – Mitteloligozän.
 1970 *Trigonobalanus minima* (Chandler) Mai, Jb. Geol., 3: 387 – Bovey Tracey (England) – Mitteloligozän.
 1988 *Trigonobalanus minima* – Kvaček & Walther, Feddes Repert., 99: 402 (nomen).

Typ der Fossilien. Früchte (Nüsschen).

Paläogenes Areal. Westeuropa (England) – Mitteloligozän.

Verwandtschaftskreis. *Trigonobalanus verticillata* Forman (Malesien).

***Trigonobalanus succinea*
(Goeppert & Menge) Forman**

- 1853 *Fagus succinea* Goeppert & Menge, Monatsber. Akad. Wiss. Berlin: 164 – Bernstein Baltische Region (Russia) – Obereozän-Unteroligozän.
 1886 *Fagus succinea* – Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 39, t. 4, f. 9–13 – Bernstein Baltische Region (Russia) – Obereozän – Unteroligozän.
 1964 *Trigonobalanus succinea* (Goeppert & Menge) Forman, Kew Bull., 17: 396 (nomen) – Bernstein Baltische Region (Russia) – Obereozän-Unteroligozän.
 1970 *Trigonobalanus succinea* Mai, Jb. Geol., 3: 387 – Bernstein Baltische Region (Russia) – Ober-eozän-Unteroligozän.

1988 *Trigonobalanus succinea* – Kvaček & Walther, Feddes Repert., 99: 402 – Bernstein Baltische Region (Russia) – Obereozän-Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Früchte (Nüsschen).

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (West-Russia) – Obereozän-Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. *Trigonobalanus verticillata* Forman (Malesien).

***Trigonobalanopsis* Kvaček & Walther 1988**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung der Blattabdrücke und Früchte mit Merkmalen, die einerseits zu *Trigonobalanus*- und andererseits *Castanopsis*-Arten nahe stehen.

***Trigonobalanopsis europaea* n.sp.**

Taf. 2 Fig. 3, Taf. 10 Fig. 7–8, Taf. 12 Fig. 2–5

Holotypus. Taf. 10 Fig. 7–8 – Paratypus. Taf. 12 Fig. 2–3. MfN Inv.-Nr: 1998/419.

Stratum typicum. Coaly clay of the uppermost coal seam.

Locus typicus. Rozewie (Rixhöft, Polen).

Diagnosis. Lamina elliptic ovate, entire; leave margin wavy. Apex acuminate; basis narrow cuneate, Venation comptodrome-brochiodromous; secondary veins 10–12 pairs, parallel. Quaternary veins form a specific net of very small rounded areols.

Upper epidermis from polygonal cells with straight anticlinal walls and solitary secretory trichome bases. Lower epidermis from polygonal cells with straight or slowly wavy anticlinal walls. Stomata in groups, cyclocytic. Subsiduary cells form a strong cutinize ring. Covering trichomes present.

Lamina 9.0–10.0 cm long and 3.2 cm wide.

Beschreibung. Lamina elliptisch ovat, ganzrandig, kräftig, derb; Blattrand leicht bogig. Blattapex acuminat; Basis schmal keilförmig. Nervatur camptodrom-brochiodrom. Die Sekundärnerven 10–12 Paare, alternierend, schwach bogenförmig, parallel zueinander unter Winkeln von 60–65° zum Mittelnerv; Zwischennerven fehlen. Tertiärnerven stehen senkrecht auf den Sekundärnerven. Quartärnervatur bildet sehr charakteristische polyedrische Felder, die sehr kleine kreisrunde Areolen höherer

Nervatur einschliessen. Blattspreite 9.0–10.0 cm lang und 3.2 cm breit.

Obere Epidermis. Zellen polygonal, geradwandig, 20 µm gross; Antiklinen gerade, kutinisiert. Haarbasen polygonal, zerstreut.

Untere Epidermis. Zellen polygonal, 35 µm gross; Antiklinen gerade bis leicht bogig. Stomata cyclozytisch in Gruppen. Schliesszellenpaare rundlich bis oval, 20 µm breit, 25–30 µm breit. Schliesszellen bilden meist durch starke Kutinisierung der periklinalen äusseren Zellwände wallartige Abgrenzungen, die kreisrund oder unregelmässig elliptisch sind. Deckhaarbasen vorhanden. Die kostalen Epidermiszellen stark verlängert, bogig und schmal.

Bemerkungen. Die neue Art unterscheidet sich von der weit verbreiteten *Trigonobalanopsis rhamnoides* durch die andersartige Blattmorphologie, einen wallförmigen, stark kutinierten Ring um die Schliesszellen und die gerade- bis schwach bogenwandigen Zellen.

Einzelne Merkmale weisen auf eine Verwandtschaft mit *Castanopsis*- und *Trigonobalanus*-Arten hin. In dieser Hinsicht ist die Übereinstimmung nach der Anatomie z.B. mit *Castanopsis lamontii* Hance und *C. dongchoensis* Hich und Camus (Kvaček & Walther 1988), sowie mit *C. sempervirens* (Kell.) Dudley und *Trigonobalanus excelsa* Lozano-C. et al. nach der Blattmorphologie zu nennen.

Tertiäres Areal. Mitteleuropa (Polen) – Untermiozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. *Castanopsis lamontii* Hance und *C. dongchoensis* Hich (S.E. Asia) und Camus, *C. sempervirens* (Kell.) Dudley (California) und *Trigonobalanus excelsa* Lozano-C. et al. (Columbia)

***Trigonobalanopsis exacantha* (Mai)**

Kvaček & Walther

Taf. 5 Fig. 4–7

1970 *Trigonobalanus exacantha* Mai, Jb. Geol., 3: 385, t. 1, f. 11–26, t. 2, f. 1–22, t. 3, f. 1–6, 14–19 – Wiesa und Hartau (Deutschland) – Untermiozän.

1982 *Fagus* sp., p.p. in Kovar, Beitr. Paläontol. Österreich, 9: 64, t. 7, f. 6 – Linz (Österreich) – Oberoligozän.

1988 *Trigonobalanopsis exacantha* (Mai) Kvaček & Walther, Feddes Repert., 99: 404, t. 47, f. 1–14, t. 48, f. 1–3, t. 49, f. 9, t. 55, f. 1 – Wiesa und Hartau (Deutschland) – Untermiozän.

- 1997 *Trigonobalanopsis exacantha* Mai & Palamarev, Feddes Repert., 108: 485, t. 1, f. 9–10, t. 2, f. 1–2, 5 – Bobovdol (Bulgarien) – Oberoligozän.
 1997 *Trigonobalanopsis exacantha* Mai, Palaeontographica, B, 244: 38, t. 7, f. 8–10 – Jahmen (Deutschland) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Kupulen und Früchte (Nüsschen).

Paläogenes Areal. Mittel (Deutschland und Österreich) – und Südost-Europa (Bulgarien) – Oberoligozän (bis Pliozan).

Verwandschaftskreis. *Trigonobalanus doichangensis* (Camus) Forman (= *Formanodendron doichangensis* (Camus) Nixon & Crepet) und *T. verticillata* Forman (Südostasien).

Trigonobalanopsis rhamnoides

(Rossmässler) Kvaček & Walther

Taf. 5, Fig. 13–15

- 1840 *Phyllites rhamnoides* Rossmässler, Verstein. Braunkohlesand. Altsattel: 35, t. 8, f. 30–31 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
 1931 *Tristania toscana* Bandulska, Journ. Linn. Soc., 48: 668, t. 40, f. 9–11; Abb. 23 – Val d'Arno (Italien) – Obermiozän.
 1954 *Castanopsis dechenii* (Weber) Kräusel & Weyland, Palaeontographica, B, 96: 135, t. 17, f. 6–8, t. 30, f. 1; Abb. 14 – Kreuzau (Deutschland) – Mittelmiozän.
 1982 *Castanopsis toscana* (Bandulska) Kräusel & Weyland – Kovar, Beitr. Paläontol. Österreich, 9: 69, t. 9, f. 1–5, t. 22, f. 1, t. 23, f. 1–8, t. 28, f. 1–8, t. 37, f. 1–5 – Linz (Österreich) – Oberoligozän.
 1988 *Trigonobalanopsis rhamnoides* (Rossmässler) Kvaček & Walther, Feddes Repert., 99: 405, t. 49, f. 1–8, t. 50, f. 1–4, t. 51, f. 1–6, t. 52, f. 1–12, t. 53, f. 1–12, t. 54, f. 1–4 – verschiedene Fundorte aus Deutschland – Oligozän.
 1988 *Castanopsis toscana* – Hably, Stud. Bot. Hung., 20: 41, t. 8, f. 5–6, t. 9, f. 1 – Kesztölc (Ungarn) – Oberoligozän.
 1989 *Castanopsis dechenii* – Avakov, Eozäne Flora von Achalziche : 38, Taf. 8, Fig. 7–8 – Achalziche (Grusien) – Mittel – Obereozän.
 1991 *Trigonobalanopsis rhamnoides* – Hably, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 83: 57, t. 6, f. 5 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
 1991 *Trigonobalanopsis rhamnoides* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 38: 59, t. 25, f. 6, 8 – Borna-Ost (Deutschland) – Oberoligozän.
 1996 *Trigonobalanopsis rhamnoides* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 76, t. 19, f. 5–6, t. 23, f. 4–14, t. 24, f. 1, t. 25, f. 9, t. 32, f. 5–7; Abb. 30 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
 1997 *Trigonobalanopsis rhamnoides* – Palamarev in coll. – Gudevitza (Bulgarien) – Obereozän bis Unteroligozän.

- 1997 *Trigonobalanopsis rhamnoides* – Petrescu et al., Oligocene Macro- and Microflora Cornești-Aghires; 61, t. 5, f. 17 – Cornești-Aghires (Rumänien) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit oder ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Deutschland, Tschechien, Österreich und Ungarn) – und Südost-Europa (Bulgarien und Rumänien) – Oberoligozän – Oberoligozän (bis Pliozan).

Verwandschaftskreis. *Castanopsis* (*C. wallichii* King und *C. tribuloides* DC – Südostasien) – und *Trigonobalanus* (*T. excelsa* Lozano-C. et al. – Südamerika) – Arten.

Subfamilie CASTANEOIDEAE Oersted 1871

***Castanea* Miller 1754**

***Castanea inclusa* Conwentz**

- 1886 *Castanea inclusa* Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 37, t. 4, f. 5–7 – Baltische Region (Russia) – Obereozän-Unteroligozän.
 1982 *Castanea inclusa* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 77, Abb. 60: 3–5 – Baltische Region (Russia) – Obereozän-Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Dichasien von männlichen Blüten im Bernstein.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Baltische Region – Russia) – Obereozän – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Castanea longistaminata* Conwentz**

- 1886 *Castanea longistaminata* Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 36, t. 4, f. 3–4 – Baltische Region (Russia) – Obereozän – Unteroligozän.
 1982 *Castanea longistaminata* Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 76, Abb. 60: 1–2 – Baltische Region (Russia) – Obereozän – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Dichasien von männlichen Blüten im Bernstein.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Baltische Region – Russia) – Obereozän – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

Castanea sezannensis Watelet

Taf. 3 Fig. 1

- 1866 *Castanea sezannensis* Watelet, Descr. pl. foss. bassin du Paris: 132, t. 36, f. 1–2 – Sézanne (Frankreich) – Oberpaläozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Westeuropa (Frankreich) – Oberpaläozän. Lokalendemit.

Bemerkung. Die Zugehörigkeit dieses Taxons ist nicht eindeutig bestimmbar. Manche *Quercus*-Arten zeigen auch solche Blattstruktur. Es besteht aber eine gewisse Ähnlichkeit mit rezenten *Castanea*-Arten vor allem nach der Nervatur, dem Charakter der Zähne und der Grösse der Lamina. Deshalb scheint es uns eine *Castanea*-Zugehörigkeit möglich zu sein.

Verwandschaftskreis. *Castanea molissima* Blume, *C. crenata* Siebold und Zuccarini und *C. pumila* Thuill. (alle Ostasien).

Castanopsis* (D. Don 1825) Spach 1842**Castanopsis atavia* (Unger) Iljinskaja**

- 1850b *Castanea atavia* Unger, Denkschr. math.-nat. Cl. Akad. Wiss. Wien., 2: 164, t. 31, f. 5–7 – Sotzka (Slowenien) – Mittel – bis Oberoligozän.
 1872 *Castanea atavia* – Ettingshausen, Denkschr. math.-nat. Cl. Akad. Wiss. Wien, 37: 178 – Savine bei Sagor (Slowenien) – Oberoligozän.
 1980 *Castanopsis atavia* (Unger) Iljinskaja, Systematik und Evolution Höherer Pflanzen: 23 – Sotzka (Slowenien) – Mittel – bis Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Slowenien) – Mittel – bis Oberoligozän.

Verwandschaftskreis. *Castanopsis chinensis* Hance und *C. indica* DC. (Südostasien).

***Castanopsis schmidtiana* (Geinitz) Kräusel**

- 1879 *Cycadospermum schmidtianum* Geinitz, N. Jb. Mineral. Geol.: 113, t. 4, f. 2 – Kliczków (Polen) – Untermiozän.
 1920 *Castanopsis schmidtiana* (Geinitz) Kräusel, Jb. Preuss. Geol. Landesanst., 39: 368 – Kliczków (Polen) – Untermiozän.
 1965 *Castanopsis* sp. in Andreánszky, Egri Muz. Évk. Eger, 3: 11, t. 2, f. 1 – Eger-Noszvaj (Ungarn) – Mittel – bis Oberoligozän.

- 1989b *Castanopsis schmidtiana* – Mai, Flora, 182: 271, t. 1, f. 1–4 – Kliczków (Polen) – Untermiozän.

Typ der Fossilien. Früchte.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Polen und Ungarn) – Mittel – bis Oberoligozän (bis Untermiozän).

Verwandschaftskreis. *Castanopsis platycantha* Rehder & Wilson (China).

Lithocarpus* Blume 1825**Lithocarpus palaeorhodopensis* n. sp.**

Taf. 6 Fig. 5–6, Taf. 10 Fig. 14, Taf. 11 Fig. 5–7,
 Taf. 12 Fig. 1

Holotypus. Taf. 6 Fig. 5; Slg. IB-Sofia, No. Cmp-90a-b.

Paratypi. Epidermispräparate No 90/Pa und 90/Pb; Taf. 11 Fig. 6–7.

Stratum typicum. Ölschiefer-Schichten, Pavelsko-Argillit-Sandstein-Formation, Unteroligozän.

Locus typicus. Dorf Pavelsko, Bezirk Smoljan (Central-Rhodopen).

Diagnosis. Lamina simple, narrowly elliptic; leaf margin entire or slightly undulate. Apex acuminate, basis rounded cuneate. Venation pinnatae, camptodromous; secondary veins 13–15 pairs, alternated, parallel, under angles of 50–65°. Tertiary veins obliquely to the secondary veins.

Upper epidermis from polyedric cells with straight walls and simple, solitary and rounded trichome bases. Lower epidermis papilose. Stomata cyclocytic with 3–4 subsidiaries cells. Simple rounded trichome bases and fasciculate trichomes with 2–3 branches.

Size of stomatal apparatus 25–30 µm × 20–25 µm. Lamina 10.0–13.0 cm length and 4.2–5.0 cm width.

Beschreibung. Blattlamina lederartig, breitelliptisch, ganzrandig. Rand leicht gewellt und verstärkt. Nach der Spitze kurz verschmälert, acuminat. Basis breit keilförmig. Nervatur camptodrom; Mittelnerv etwa 1.2 mm dick; Sekundärnerven 13–15 Paare, alternierend, in Winkeln von 50–65° austretend; dicht am Rande Schlingen bildend. Zwischennerven fehlen. Tertiärnerven stehen schräg auf Sekundärnerven.

Oberepidermis aus geradwandigen polyedrischen Zellen von unregelmässiger Form bestehend, die von 15–30 µm gross sind. Einfache rundliche Haarbasen zerstreut.

Unterepidermis papillös. Epidermiszellen mit geraden Antiklinen. Stomata cyclocytisch; Stomataapparate 25–30 µm × 20–25 µm gross; Nebenzellen 3–4, ohne verstärkter, rundlicher Kutinstruktur. Rundliche einfache Haarbasen sehr häufig; Büschelhaare 2- bis 3-armig, seitlich angedrückt, vorwiegend Stomata bedeckend. Arme dünnwandig, länglich, 50–80 µm lang.

Blattlamina 10.0–13.0 × 4.4–5.0 cm gross.

Bemerkungen. Nach der Blattmorphologie unterscheidet sich die neue Art von bekannten fossilen *Pasaniopsis*- oder *Lithocarpus*-Sippen wesentlich. Nach der Ausbildung der Epidermisstruktur gehört *Lithocarpus palaeorhodopensis* teilweise zu den rezenten Gruppen 3 und 7 nach der Gliederung von Kvaček und Walther (1987). Gleichzeitig unterscheidet sie sich von *L. saxonica* Walther und Kvaček durch die Struktur der Büschelhaare (2-armig und schmale, längliche Arme) und der Struktur des Stomataapparates (2–3-Nebenzellen ohne Kutinring).

Blattmorphologisch und anatomisch hat die neue Art gewisse Beziehungen zu den rezenten Arten: *L. trachycarpa* Camus, *L. hypoglauca* (Hu) Rehder, *L. sphaerocarpa* Camus (Anatomie) und *L. petelotii* Camus, *L. maingayi* (Bentham) Rehder und *L. pulchra* (King) Markgraf (Morphologie).

Lithocarpus palaeorhodopensis ist bisher der älteste Fund von *Lithocarpus*, der blatt-anatomisch in Europa nachgewiesen wurde.

Paläogenes Areal. Die Art ist ausser von der Typus-Lokalität noch von der Fundstelle Belitsa, Bezirk Blagoevgrad (Südwest-Bulgarien) bekannt. Beide Lokalitäten gehören ins Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwaltungskreis. *L. trachycarpa* Camus, *L. sphaerocarpa* Camus, *L. petelotii* Camus und *L. maingayi* (Bentham) Rehder (Südostasien).

***Lithocarpus saxonica* Walther & Kvaček**

Taf. 4 Fig. 7–8

- 1987 *Lithocarpus saxonica* Walther & Kvaček, Feddes Repert., 98: 848, t. 60, f. 1–4, t. 61, f. 1–5 – Klein-saubernitz (Deutschland) – Oberoligozän.
 1991 *Lithocarpus saxonica* – Kvaček & Hably, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 83: 57, t. 6, f. 2–3 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland und Ungarn) – Oberoligozän.

Bemerkung. Givulescu (1987) hat aus dem Oberoligozän Rumäniens eine neue Art – *Lithocarpus pulchra* Giv. beschrieben. Die morphologisch-anatomischen Merkmale sind aber der Gattung *Lithocarpus* fremd. Außerdem ist der Name nom. praecoccupatum, weil eine rezente Art (*L. pulchra* King) aus Südostasien bekannt ist.

Verwaltungskreis. *Lithocarpus dinensis* (Abel) Camus und *L. polystachya* (Wallich) Rehder (Südostasien).

***Castaneophyllum* Jones & Dilcher 1988**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung der Blattabdrücke, die Merkmale von mehreren Gattungen aus der Subfam. Castaneoideae vereinigen, nämlich *Castanea* Miller, *Quercus* ex Sect. *Castaneifolia* Schwarz und *Dryophyllum* Saporta.

***Castaneophyllum saportanum* (Watelet) comb. n.**

Taf. 3 Fig. 2–3

Basionym:

- 1866 *Castanea saportae* Watelet, Descr. pl. foss. basin du Paris: 142, t. 38, f. 4–5 – Belleu (Frankreich) – Untereozän.
 1866 *Castanea eocenica* Watelet, Ibid.: 142, t. 38, f. 1–3 – Belleu (Frankreich) – Untereozän.
 1873 *Castanea saportae* – Saporta & Marion, Mém. cour. Sav. étrang., 37: 40, t. 5, f. 3 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
 1907 *Dryophyllum levalense* Marty, Mus. Hist. Nat. Belgique Mém., 5: 34, t. 3, f. 1–2 – Leval (Belgien) – Untereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung. Blattspreite lanzettlich; Apikalteil ausgezogen, acuminat; Basis keilförmig, symmetrisch. Blattrand einfach scharf oder stumpf gezähnt; die Zähne aufwärts gerichtet. Nervatur craspedodrom; Sekundärnerven unverzweigt, gerade oder schwach bogig; Tertiärnerven parallel zueinander, senkrecht zu den Sekundärnerven, bilden recht-eckige Areolen.

Lamina 12.0–15.0 cm lang und 2.5–3.0 cm breit.

Bemerkung. Nach der Blattmorphologie steht *Dryophyllum beynii* Rüffle et al. (1976) dem *Castaneophyllum saportanum* sehr nahe. Man muss noch erwähnen, dass in der Systematik der Platanaceae eine Subgenus *Castaneophyllum* Janko 1890 existiert (Kubitzki et al. 1993). *

Paläogenes Areal. Westeuropa (Belgien und Frankreich) – Oberpaläozän – Untereozän.

Verwandschaftskreis. *Dryophyllum curticellense* Saporta & Marion; *Castanea crenata* Siebold & Zuccarini, *Quercus acutissima* Carruthers und *Q. variabilis* Blume (Südostasien).

***Castaneophyllum venosum* (Rossmässler)**

Knobloch & Kvaček

Taf. 7 Fig. 1

- 1840 *Phyllites venosus* Rossmässler, Verstein. Braunkohlesand. Altsattel: 34, t. 8, f. 32 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
- 1968 *Quercus venosa* (Rossmässler) Knobloch, Sb. Nar. Muz. Praha, 24: 130, t. 2, f. 4, t. 3, f. 1–4 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
- 1975 *Quercus venosa* – Palamarev & Petkova, In Honour Acad. D. Jordanov: 211, t. 4, f. 9 – Belitsa (Bulgarien) – Obereozän bis Unteroligozän.
- 1996 *Castaneophyllum venosum* (Rossmässler) Knobloch & Kvaček in Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 78, t. 22, f. 4–5 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Tschechien) – und Südost-Europa (Bulgarien) – Obereozän – Unteroligozän.

Verwandschaftskreis. *Dryophyllum dewalquei* Saporta & Marion *Castanea crenata* Siebold & Zuccarini und *Quercus variabilis* Blume (Ostasien).

***Castanoxylon* Navale 1964**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung des fossilen Holzes mit anatomischen Merkmalen, die vorwiegend denen des *Castanea*- und *Castanopsis*-Holzes ähnlich sind.

***Castanoxylon zonatum* Selmeier**

- 1970a *Castanoxylon zonatum* Selmeier, Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. und Hist. Geol., 12: 309, t. 12–14; Abb. 1–3 – Priehof (Deutschland) – Mittelmiozän.
- 1970b *Castanoxylon zonatum* Selmeier, N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsber.: 248 – Priehof (Deutschland) – Mittelmiozän (nomen).
- 1972 *Castanoxylon zonatum* Selmeier, Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. und Hist. Geol., 13: 98, Abb. 1–3 – Steigbach (Deutschland) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Silifiziertes Holz.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Castanopsis chrysophylla* (Dougl.) DC. (= *Chrysolepis chrysophylla* (Dougl.) Hjelmquist) aus Nordamerika und *C. tribuloides* (Lindley) DC. (Südostasien).

***Dryophyllum* Debey ex Saporta 1868b**

emend. Saporta & Marion 1878

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung der Blattabdrücke, die Merkmale von *Castanopsis*, *Quercus* ex Sect. *Castaneifolia* Schwarz und *Eotrigonobalanus* vereinigen.

Als nomenklatorischer Typ der Formgattung gilt *D. palaeocastanea* Saporta (1868b, S. 340, t. 5, f. 4–6), weil der Typus-Beleg von *D. subcretaceum* Saporta (op.c.) nach Untersuchungen von Jones und Dilcher (1988) zu den Juglandaceae gehören muss.

***Dryophyllum dewalquei* – Gruppe**

Zu dieser Artengruppe gehören 6 Klein-Arten, nämlich *D. dewalquei* s. str., *D. altenburgense* Walther, *D. berendtianum* (Goeppert) Kirchheimer, *D. callicomifolium* (Andreánszky) Kvaček und Hably, *D. curticellense* (Watelet) Saporta und Marion, *D. intermedium* (Friedrich) comb. n., *D. moselense* Fischer und *D. knauense* Walther.

Dryophyllum dewalquei

Saporta & Marion s. str.

Taf. 7 Fig. 4–7

- 1873 *Dryophyllum dewalquei* Saporta & Marion, Mém. cour. Sav. étrang., 37: 37, t. 2, f. 1–6, t. 3, f. 1–4, t. 4, f. 1–4 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.

- 1878 *Dryophyllum dewalquei* Saporta & Marion, Ibid.: 50, t. 7, f. 4–5, t. 8, f. 1–7 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
- 1878 *Dryophyllum laxinerve* Saporta & Marion, Ibid.: 41, t. 1, f. 6–7 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
- 1883 *Dryophyllum dewalquei* – Friedrich, Abh. Preuss. Geol. Spezialkarte Preuss., 4: 180, t. 1, f. 3, 6, t. 9, f. 6 – Schkopau und Bornstedt (Deutschland) – Unter- bis Obereozän.
- 1912 *Dryophyllum dewalquei* – Laurent, Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, 14: 186, Abb. 102 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1939 *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion in Pimenova, Mém. Inst. Geol. Ukrain. Akad. Wiss., 12: 39, t. 13, f. 1 – Kremjanka (Ukraine) – Mitteleozän.
- 1940 *Dryophyllum dewalquei* – Piton, Paleontol. gis. Ménat: 38, t. 12, f. 11 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1950 *Dryophyllum dewalquei* – Fischer, Abh. Geol. Dienst, 221: 10, t. 2, f. 1–8 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.
- 1950 *Quercus parceserrata* Saporta & Marion – Fischer, Ibid.: 11, t. 2, f. 11 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.
- 1963 *Dryophyllum dewalquei* – Cavagnetto, Bull. Soc. Geol. France, 5: 115 (nomen) – Bagnasco (Italien) – Oberoligozän.
- 1966 *Dryophyllum dewalquei* – Palamarev & Petkova, Mitt. Bot. Inst. Sofia, 16: 53, t. 1, f. 1; Abb. 3 – Devin (Bulgarien) – Obereozän.
- 1975 *Dryophyllum dewalquei* – Palamarev & Petkova, In Honour Acad. D. Jordanov: 220, t. 7, f. 3 – Bokino (Bulgarien) – Unteroligozän.
- 1978 *Dryophyllum dewalquei* – Pálfalvy, M. All. Földt. Int.: 317, t. 2, f. 3 – Budapest (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1982 *Dryophyllum dewalquei* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 78, t. 41, f. 12–14 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän und Karassor (Kasachstan) – Mitteleozän.
- 1985 *Dryophyllum dewalquei* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 33: 63, t. 33, f. 3; Abb. 3: 10–13 – Helmstedt (Deutschland) – Mitteleozän.
- 1986 *Dryophyllum dewalquei* – Baikovskaja, Probleme der Paläobot.: 157, Abb. 1: 3–4 – Romankul (Russia) – Untereozän.
- 1997 *Dryophyllum dewalquei* – Palamarev in coll. – Mugla, Pavelsko und Smoljan (Bulgarien) – Obereozän bis Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Belgien und Frankreich), Mittel (Deutschland, Tschechien und Ungarn), Süd (Italien), Südost (Bulgarien und Serbien) und Ost-Europa (Ukraine und Russland) – Unterpaläozän bis Unteroligozän.

Bemerkung. Nach Laurent (1912) bilden *D. dewalquei* und *D. curticellense* einen Ver-

wandtschaftskreis von zwei polymorphen, aber selbständigen Arten. Die von Petrescu et al. (1976) abgebildeten und als *D. dewalquei* Saporta und Marion bestimmten Exemplare aus der obereozänen Flora von Gîrbău (Rumänien) haben verschiedenartige Morphologie, die nicht der Struktur des Formenkreises von *D. dewalquei* entspricht.

Verwandtschaftskreis. *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion.

***Dryophyllum altenburgense* Walther**

- 1985 *Dryophyllum altenburgense* Walther in Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Dresden, 33: 61, t. 16, f. 1–3; Abb. 9: 10, 12: 3 – Knau bei Altenburg (Deutschland) – Obereozän.
- 1989a *Dryophyllum altenburgense* – Kvaček & Walther, Feddes Repert., 100: 578 – Knau bei Altenburg (Deutschland) – Obereozän.
- 1996 *Dryophyllum aff. altenburgense* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 80, t. 24, f. 4, 6, 7; Abb. 32b-c – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland und Tschechien) – Obereozän.

Verwandtschaftskreis. *Dryophyllum dewalquei* Saporta & Marion.

***Dryophyllum berendtianum* (Goepert) Kirchheimer**

- 1864 *Hakea berendtiana* Goeppert, Ztschr. deutsch. geol. Gesell., 16: 193, t. 3, f. 4–5 – Bernstein, Baltische Region (Russia) – Obereozän bis Unteroligozän.
- 1937 *Dryophyllum berendtianum* (Goeppert) Kirchheimer, Bot. Centralblatt, 57: 468, t. 7, f. 3, t. 8, f. 1; Abb. 4 – Bernstein, Baltische Region (Russia) – Obereozän bis Unteroligozän.
- 1982 *Dryophyllum berendtianum* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 78, t. 42, f. 5–8 – Voljanschttina (Ukraine) – Obereozän bis Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke im Bernstein.

Paläogenes Areal. Mittel (Polen) und Ost-Europa (Ukraine) – Obereozän bis Unteroligozän.

Verwandtschaftskreis. *Dryophyllum dewalquei* – Gruppe.

Dryophyllum callicomifolium
 (Andreánszky) Kvaček & Hably
 Taf. 5 Fig. 10

- 1962 *Castanopsis callicomaefolia* Andreánszky, Acta Bot. Hung., 8: 221, t. 2, f. 2–4, t. 3, f. 1 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1963 *Castanopsis callicomaefolia* Andreánszky, Acta Bot. Ac. Sci. Hung., 9: 237, t. 1, f. 3 – Csillaghegy (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1964 *Quercus enigmatica* Andreánszky & Kovács, Ann. Mus. Agriensis, 2: 25, Abb. 28 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1966a *Quercus crassipetiolata* Andreánszky & Kovács in Andreánszky, Stud. Biol. Hung., 5: 64, Abb. 50–53 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1966 *Quercus leganyi* Andreánszky & Kovács in Andreánszky, Ibid.: 52, Abb. 36–37 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1991 *Dryophyllum callicomifolium* (Andreánszky) Kvaček & Hably, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 38: 57, t. 6, f. 4 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1997 *Dryophyllum callicomifolium* – Palamarev in coll. – Mugla und Gella (Bulgarien) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Ungarn) – und Südost-Europa (Bulgarien) – Unter- bis Oberoligozän.

Verwandtschaftskreis. *Dryophyllum dewalquei* – Gruppe.

Dryophyllum curticellense (Watelet)
 Saporta & Marion

Taf. 4 Fig. 2–3, Taf. 5 Fig. 11–12, Taf. 6 Fig. 2

- 1866 *Myrica curticellense* Watelet, Descr. pl. foss. bassin du Paris: 12, t. 34, f. 1–3 – Courcelles (Frankreich) – Mitteleozän.
- 1866 *Quercus axonensis* Watelet, Ibid.: 136, t. 35, f. 3 – Belleu (Frankreich) – Untereozän.
- 1873 *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion, Acad. Royal Belg. Mém. cour. Sav. étrang., 37: 42, t. 1, f. 5, t. 5, f. 1–2 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
- 1878 *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion, Ibid., 41: 53, t. 7, f. 6–8 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
- 1912 *Dryophyllum curticellense* – Laurent, Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, 14: 98, t. 8, f. 5, t. 9, f. 2–5 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1883 *Dryophyllum curticellense* – Friedrich, Abh. geol. Spezialkarte Preuss., 4: 209, t. 6, f. 14 – Riedstadt (Deutschland) – Untereozän.
- 1939 *Dryophyllum curticellense* – Pimenova, Abh. Geol. Inst. Ukr. Akad. Wiss., 12: 39, t. 12, f. 6 – Kremjanka (Ukraine) – Mitteleozän.

- 1940 *Dryophyllum curticellense* – Piton, Palaeontol. gis. de Ménat: 38, t. 8, f. 6 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1950 *Dryophyllum curticellense* – Fischer, Abh. Geol. Dienst., 221: 10, t. 1, f. 12–15 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.
- 1976 *Dryophyllum curticellense* – Petrescu et al., Dri seam sediment., Paleontol., 62: 201, t. 4, f. 3, 5, 7 – Gîrbău (Rumänien) – Obereozän.
- 1982 *Dryophyllum curticellense* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 78, t. 38, f. 2, t. 41, f. 3–7; Abb. 64 – Courcelles und Belleu (Frankreich) – Mittel- und Untereozän und Kremjanka (Ukraine) – Mitteleozän.
- 1985 *Dryophyllum curticellense* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 33: 62, t. 33, f. 1–2; Abb. 3: 1–8 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.
- 1985 *Dryophyllum curticellense* – Mihajlović, Ann. geol. Penins. Balk., 49: 305 und 310 (nomen) – Kodra Tenix und Beli Kamen (Serbien) – Oberoligozän.
- 1989 *Dryophyllum curticellense* – Avakov, Eozäne Flora aus Achalziche: 39, Taf. 7, Fig. 1, 3, Taf. 8, Fig. 1–6, Taf. 9, Fig. 4 – Achalziche (Grusien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Belgien und Frankreich), Mittel (Deutschland und Ungarn), Südost (Serbien und Bulgarien) und Ost-Europa (Ukraine) – Europa – Oberpaläozän bis Oberoligozän.

Verwandtschaftskreis. *Dryophyllum dewalquei* – Gruppe.

Dryophyllum intermedium (Friedrich)
 comb. n.

Taf. 6 Fig. 3–4, Taf. 11 Fig. 1–4

Basionym:

- 1883 *Quercus intermedia* Friedrich, Abh. geol. Spezialkarte preuss. geol. Landesanst., 4: 222, t. 29, f. 2–5 – Bornstedt und Dörstewitz (Deutschland) – Unter- bis Mitteleozän.
- 1976 *Dryophyllum album* Rüffle, Müller-Stoll & Litke p. p., Abh. Zentr. Geol. Inst. Berlin, 26: 241, quod ad t. 19, f. 2, 11, 13, t. 23, f. 1–7; Abb. 26 (non t. 24, f. 1–9) – Neumark-Süd (Deutschland) – Mitteleozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Beschreibung. Blattlamina lineal-lanzettlich, gestielt, klein; Apikalteil acuminat; Basis keilförmig, symmetrisch. Blattrand einfach gezähnt; die Zähne scharf und aufwärts nach dem Apex gerichtet. Sekundärnerven schwach bogig, unverzweigt oder selten ver-

zweigt, 12–16 Paare. Zwischenerven in geringer Zahl. Tertiärerven parallel zueinander, senkrecht zu den Sekundärerven, rechteckige Areolen bildend.

Blattspreite 3.0–3.5 cm lang und 0.7–0.8 cm breit.

Kutikula beider Blattseiten dünn. Obere Epidermis aus kleinen (15 µm gross) polygonalen, geradwandigen bis schwach gewellten Zellen gebildet; mit vereinzelten, rundlichen bis polygonalen, kutinisierten und einfachen Trichombasen.

Untere Epidermis. Zellen grösser (25 µm gross), unregelmässig polygonal; Antiklinen schwach gewellt. Stomata cyclocytisch oder unvollständig cyclocytisch. Äussere Ränder der Schliesszellen von einem Kutinring umgeben; T-förmige polare Leisten nicht nachweisbar. Stomata rundlich bis breit-oval, etwa 20 µm im Durchmesser; kaum in Gruppen geordnet. Trichombasen wie auf der Oberepidermis eingestreut.

Bemerkungen. Nach Blattmorphologie und Anatomie stimmen die Fossilien teilweise mit diesen überein, die aus der Geiseltal-Flora als *Dryophyllum album* bestimmt wurden. Die morphologischen Merkmale von *D. intermedium* weisen auf eine intermediäre Form zwischen *D. album* und *D. diversinervium* (Rüffle et al. 1976) hin. Wahrscheinlich handelt es sich um den Formenkreis einer stark polymorphen Art, die eine kleinblättrige *Dryophyllum dewalquei*-Gruppe bildet.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland) – Unter- bis Mitteleozän. Lokalendemit.

Verwaltungskreis. *Dryophyllum dewalquei* – Gruppe.

***Dryophyllum knauense* Walther**

1985 *Dryophyllum knauense* Walther in Mai und Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 33: 67, t. 16, f. 4–8; Abb. 9: 11, 12: 1 – Knau bei Altenberg (Deutschland) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland) – Obereozän. Lokalendemit.

Verwaltungskreis. *Dryophyllum dewalquei* – Gruppe.

***Dryophyllum palaeocastanea* Saporta**

1866 *Dryophyllum palaeocastanea* Saporta, Prodr. fl. foss. travert. Sézanne: 349, t. 5, f. 4–6 – Sézanne (Frankreich) – Oberpaläozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Westeuropa (Frankreich) – Oberpaläozän. Lokalendemit.

Bemerkung. Petrescu et al. (1976) haben ein Fragment aus der Flora von Gîrbău als *D. palaeocastanea* (t. 4, f. 6) beschrieben und abgebildet, das keine eindeutige Zugehörigkeit beweist.

Verwaltungskreis. Unbekannt.

***Dryophyllum moselense* Fischer**

Taf. 6 Fig. 7–8

1950 *Dryophyllum moselense* Fischer, Abh. Geol. Dienst., 221: 11, Taf. 1, Fig. 16–17 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.

1985 *Dryophyllum moselense* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 33: 68, Taf. 33, Fig. 4; Abb. 3: 15–18 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.

1997 *Dryophyllum moselense* – Palamarev in coll. – Pavelsko (Bulgarien) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Deutschland) – und Südosteuropa (Bulgarien) – Obereozän bis Unteroligozän.

Verwaltungskreis. *Dryophyllum dewalquei* – Gruppe.

***Eotrigonobalanus* Walther & Kvaček 1989**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung in situ abgelagerter Blattabdrücke, Fruchtsstände (incl. einzelne Kupulen) und Pollenkörper, die einzelne Merkmale der Vertreter von *Castanopsis* (D. Don) Spach, *Trigonobalanus* Forman s.l. und *Lithocarpus* Blume vereinigen.

***Eotrigonobalanus andreaszkyi* (Mai)**

Kvaček & Walther

1970 *Trigonobalanus andreaszkyi* Mai, Jb. Geol., 3: 384, t. 1, f. 1–18, t. 3, f. 7–13 – Profen (Deutschland) – Obereozän.

- 1978 *Trigonobalanus andreanszkyi* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 28: 63, t. 28, f. 1–2 – Haselbach (Deutschland) – Mitteloligozän.
- 1985 *Trigonobalanus andreanszkyi* – Mai & Walther, Ibid., 33: 72, t. 15, f. 1–20 – Mosel, Etzdorf, Kayna-Süd, Profen (Deutschland) – Obereozän.
- 1989a *Eotrigonobalanus andreanszkyi* (Mai) Kvaček & Walther, Feddes Repert., 100: 579, t. 37, f. 1–2, t. 38, f. 1–2, t. 48, f. 1–4, t. 49, f. 1–4 – Peres (Deutschland) und Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
- 1996 *Eotrigonobalanus andreanszkyi* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 76, t. 9, f. 4, t. 22, f. 6–8, t. 23, f. 3 – Staré Sedlo und Česky Chloumek (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Früchte und Kupulen mit Epidermis.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland und Tschechien) – Obereozän bis Mitteloligozän.

Verwaltungskreis. Unbekannt.

***Eotrigonobalanus furcinervis* – Gruppe**

Zu dieser morphologisch-taxonomischen Gruppe gehören Arten, die übereinstimmende Merkmale untereinander zeigen. Gleichzeitig könnten sie als Kleinarten eines Verwandtschaftskreises gelten. Hierher gehören: *E. furcinervis* (Rossm.) Walther und Kvaček s. str. und *E. sprengelii* (Friedrich.) comb. n.

Eotrigonobalanus furcinervis

(Rossmässler) Walther & Kvaček s. str.

Taf. 9 Fig. 1–9, Taf. 10 Fig. 13

- 1840 *Phyllites furcinervis* Rossmässler, Verstein. Braunkohl. Altsattel: 33, t. 6, f. 25, t. 7, f. 26–31 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
- 1849 *Quercus furcinervis* (Rossmässler) Unger, Haidingers Abh., 3: 3 (nomen).
- 1852 *Quercus goeppertiae* Weber, Palaeontographica, 2: 171, t. 19, f. 2a-c – Quegstein und Allrott (Deutschland) – Oberoligozän.
- 1873 *Dryophyllum laxinerve* Saporta & Marion, Acad. Royal Belg. Mém. cour. Sav. étrang., 37: 41, t. 1, f. 6–7 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.
- 1883 *Dryophyllum furcinerve* (Rossmässler) Schmalhausen, Paläontol. Abh., 1: 304, t. 33, f. 5–13 – Arssenevka (Ukraine) – Mitteleozän.
- 1883 *Quercus furcinervis* – Friedrich, Abh. geol. Spezialkarte Preuss., 4: 50, t. 4, f. 11, t. 5, f. 7–10, 13 – Stedten (Deutschland) – Obereozän.
- 1934 *Quercus goeppertiae* – Weyland, Abh. preuss. geol. Landesanst., 161: 45, t. 6, f. 1–2 – Altenrath (Deutschland) – Oberoligozän.

- 1936 *Dryophyllum rumanum* Barbu, Mém. Acad. Rom., 11: 376, Abb. 15–17 – Muereasca de Sus (Rumänien) – Unteroligozän.
- 1939 *Dryophyllum furcinerve* – Pimenova, Abh. Inst. Geol. Akad. Wiss. Ukraine, 12: 38, t. 12, f. 5; Abb. 13 – Kremjanka (Ukraine) – Mitteleozän.
- 1940 *Quercus furcinervis* – Piton, Paleontol. gis. Ménat: 37, t. 10, f. 6 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1943 *Quercus goeppertiae* – Rásky, Földt. Közl., 73: 514, t. 15, f. 2, t. 16, f. 1–2 – Szepvölgy (Ungarn) – Unter- bis Mitteloligozän.
- 1950 *Castanopsis furcinervis* (Rossmässler) Kräusel & Weyland, Palaeontographica, B, 91: 54, t. 6, f. 3–6, t. 7, f. 1–6, t. 8, f. 1–8; Abb. 11–12 – Regis – Borna (Deutschland) – Obereozän.
- 1962 *Castanopsis furcinervis* – Palamarev, Mitt. Bot. Inst. Sofia, 9: 161, t. 1 f. 1, 3, t. 2. f. 1, 3–4, t. 3, f. 1–5 – Dospej, Borovetz und Meričleri (Bulgarien) – Unter- bis Oberoligozän.
- 1963 *Quercus furcinervis* – Cavagnetto, Bull. Soc. géol. France, 7: 658, t. 21, f. 7–10 – Bagnasco (Italien) – Oberoligozän.
- 1964 *Cyclobalanopsis kryshtofovichii* Kolakovsky – Palamarev, Mitt. Bot. Inst. Sofia, 13: 130, t. 1, f. 1, t. 2, f. 4 – Brezani (Bulgarien) – Mitteloligozän.
- 1964 *Lithocarpus calathoides* Andreánszky & Kovács, Egri Muz., Évk., 2: 19, Taf. 3, Fig. 9; Abb. 12 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1966a *Quercus crassipetiolata* – Andreánszky & Kovács – Andreánszky, Studia Biol. Acad. Sci. Hung.: 5, Abb. 50–53 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1967 *Quercus enigmatica* – Andreánszky, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 59: 32, Abb. 2 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1968a *Quercus dacica* Petrescu, Bull. Soc. Linn. Lyon: 405, t. 1, f. 6 – Almașu (Rumänien) – Unteroligozän.
- 1968b *Castanopsis furcinervis* – Petrescu, Bull. Soc. Linn. Lyon: 37: 297, t. 1, f. 7–8 – Valea Cetatii (Rumänien) – Mittel- bis Oberoligozän.
- 1975 *Castanopsis furcinervis* – Palamarev & Petkova, In Honour Acad. D. Jordanov: 219, t. 7, f. 1 – Börino (Bulgarien) – Unteroligozän.
- 1976 *Dryophyllum furcinerve* – Rüffle et al., Abh. Zentr. Geol. Inst. Berlin, 26: 235, t. 28, f. 1–9, t. 29, f. 1–4 – Kayna-Süd (Deutschland) – Mittel- bis Obereozän.
- 1976 *Dryophyllum beynii* Rüffle et al., Ibid.: 254, t. 20, f. 5–6, t. 27, f. 1–9 – Kayna-Süd (Deutschland) – Obereozän.
- 1976 *Dryophyllum robustum* Rüffle et al., Ibid.: 248, t. 19, f. 19–20, t. 29, f. 1–6; Abb. 28–29 – Kayna-Süd und Neumark-Süd (Deutschland) – Mitteleozän.
- 1978 *Dryophyllum furcinerve* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 28: 63, t. 5, f. 1–8, t. 30, f. 1–8, t. 31, f. 1–6 – Haselbach, Göhren, Schleenhain (Deutschland) – Mitteloligozän.

- 1979 *Dryophyllum furcinerve* – Hably, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 71: 36–37, t. 11, f. 2, 5, t. 12, f. 1–4 – Budapest (Ungarn) – Unter- bis Mitteloligozän.
- 1985 *Dryophyllum furcinerve* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 33: 64, t. 17, f. 8–9, t. 18, f. 1–8, t. 19, f. 1–8 – Profen, Knau und Klausa (Deutschland) – Obereozän.
- 1985 *Dryophyllum furcinerve* – Mihajlovič, Ann. Geol. Penins. Balc., 49: 358, t. 15, f. 12–15, t. 16, f. 2–3, t. 25, f. 2 – Ralin und Divljana (Serbien) – Oberoligozän.
- 1986 *Dryophyllum furcinerve* – Hably, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 78: 33 – Kiszell (Ungarn) – Mitteloligozän.
- 1989 *Dryophyllum furcinerve* – Petrescu et al., Oligocene from Transylvanian Basin: 168, t. 5, f. 28 – Buzuşa (Rumänien) – Unteroligozän.
- 1989a *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček in Kvaček & Walther, Feddes Repert., 100: 581 p.p. quoad t. 33, f. 1–6, t. 34, f. 1–6, t. 35, f. 1–7, t. 36, f. 1–4, t. 39, f. 1–4, t. 40, f. 1–6, t. 41, f. 1–4, t. 42, f. 1–4, t. 43, f. 1–6, t. 44, f. 1–4, t. 42, f. 1–4, t. 43, f. 1–6, t. 44, f. 1–4, t. 45, f. 1–4, t. 46, f. 1–4 (non t. 47, f. 1–3 = *Quercus lyellii* Heer) – Knau, Klausa, Profen, Borna, Neumark-Süd, Haselbach, Kleinbernitz und Altenrath (Deutschland) – Mitteleozän bis Oberoligozän und Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.
- 1991 *Eotrigonobalanus furcinervis* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 38: 60, t. 31, f. 5–8 – Witznitz (Deutschland) – Oberoligozän – Untermiozän.
- 1996 *Eotrigonobalanus furcinervis* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 58, p.p. quoad t. 19, f. 3–4, t. 21, f. 7, t. 24, f. 2–3, 5, t. 25, f. 1–8, t. 26, f. 1–6, t. 27, f. 2–9, t. 37, f. 8, t. 42, f. 3, 6–7; Abb. 16a-d (non t. 25 f. 2, t. 28 f. 29 f. 1–3, t. 31 f. 1–6 = ? *Quercus lyellii* Heer) – Staré Sedlo, Žitenice, Česky Chloumek, Na piskách und Nový Kopel (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit und ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Frankreich), Süd (Italien), Südost (Serbien, Bulgarien und Rumänien) und Ost-Europa (Ukraine und Russia) – Unterpaläozän bis Oberoligozän (Untermiozän).

Bemerkung. Die besprochene Art zeichnet sich durch starke Blattvariabilität aus. Einen Versuch, diese Variabilität zu umfassen, haben Kvaček und Walther (1989a) und Knobloch et al. (1996) gemacht. Im Formenkreis sind aber solche Blatt-Taxa eingeschlossen, die nach unserer Ansicht sehr stark den Art-Umfang erweitern. Solche Fälle sind *Phyllites flagill nervis* Rossmässler und die Blattformen aus dem Oligozän Rumäniens, die von Petrescu et al. (1997) als *Eotrigonobalanus furcinervis* be-

schrieben worden sind. Das sind eigentlich typische *Quercus*-Formen, charakteristisch für *Q. lyellii* Heer (s. S. 35).

Verwandschaftskreis. *Eotrigonobalanus sprengelii* (Heer) comb. n.

***Eotrigonobalanus sprengelii* (Heer)
comb. n.**

Taf. 8 Fig. 1–7, Taf. 12 Fig. 6–8

B a s i o n y m:

- 1869 *Quercus sprengelii* Heer, Braunkohlenpflanzen von Bornstedt: 13, t. 3, f. 1 – Bornstedt (Deutschland) – Untereozän.
- 1883 *Quercus sprengelii* – Friedrich, Abh. geol. Spezialkarte Preuss., 4: 96, t. 14, f. 1–7 – Bornstedt (Deutschland) – Untereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Beschreibung. Blattlamina lineal-lanzettlich, gestielt; Apikalteil ausgezogen und acuminate; Basis stark eingeschränkt und keilförmig. Im Basalteil Lamina ganzrandig, nach oben einfach und entfernt gezähnt; die Zähne enden in Stachelspitzen und bilden einen charakteristischen sinusoiden Bogen. Nervatur craspedodrom bis semicraspedodrom; Sekundärnerven bogig, verzweigt, in sinusoidem Teil des Randes bilden sie einen feinen Bogen zwischen zwei benachbarten Sekundärnerven. Zwischenerven vorhanden. Tertiärnerven bilden Netz von kleinen polygonalen Areolen. Lamina 7.5–23.0 cm lang und 2.0–4.5 cm breit.

Obere Epidermis aus polygonalen Zellen gebildet, mit Drüsenhaaren auf den Sekundärnerven.

Untere Epidermis aus polygonalen, unregelmäßig schwach gebogenen Zellen zusammengesetzt. Stomata anomocytisch, 25 µm im Durchmesser, schwach kutinisiert. Auf der Unterepidermis sind 2 Trichome-Typen verteilt: a) simple uniseriate und b) fasciculate (nach der Klassifikation von Jones 1989). Seltene Drüsensbasen mit trichterförmigen Basazellen erhalten.

Bemerkungen. Die angeführten Merkmale weisen auf eine Castaneoideae- oder Quercoidae-Struktur hin. Nach der Blattmorphologie sind die Fossilien mit *Eotrigonobalanus furcinervis*, sowie mit manchen rezenten *Quercus*-Arten vergleichbar, z.B. *Quercus lineata* Blume, *Q. glauca* Thunberg und *Q. oxyodon* Miq. – alle aus der Sektion *Glauca* Menitsky.

Anatomisch sind sie aber mit *Eotrigonobalanus furcinervis* verwandt.

Kovar-Eder und Berger (1987) beschrieben ein Fragment aus dem Oligozän Österreichs als aff. *Quercus sprengelii* Heer. Das Fossil hat aber keine Merkmale von dieser Art. Pálfalvy (1978) teilt einen Fund derselben Art aus dem Unteroligozän Ungarns mit. Das Fragment ist unmöglich genau zu identifizieren.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland) – Untereozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Eotrigonobalanus furcinervis* – Gruppe.

***Pasaniopsis* Saporta & Marion 1878**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung von Blattfossilien ohne Kutikula, die Merkmale vor allem der Gattungen *Lithocarpus* Blume (incl. *Pasania* Oersted) und teilweise der Gattung *Quercus* (Sekt. *Acuta* Menitsky) besitzen. Ihre systematische Zugehörigkeit zu den Fagaceae bleibt aber unbestritten.

Pasaniopsis debilinervis

(Andreánszky & Kovács) comb. n.

- 1964 *Lithocarpus cf. licentii* A. Camus – Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 12, t. 1, f. 3; Abb. 6 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1964 *Quercus cf. pinnativenulosa* Mueller – Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 30, Abb. 24 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1966a *Lithocarpus debilinervis* Andreánszky & Kovács, Studia Biol. Hung., 5: 48, Abb. 32 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1966a *Lithocarpus colchica* Kolakovsky – Andreánszky & Kovács, Ibid.: 50, Abb. 34 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1989 *Lithocarpus debilinervis* – Hably & Szakaly, Studia Biol. Hung., 22: 104 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung. Blattspreite breit lineal-lanzettlich, ganzrandig; Apikalteil kurz ausgezogen, acut; Basis keilförmig, symmetrisch. Nervatur camptodrom; Sekundärnerven gerade oder schwach bogig, unter Winkeln von 70°, 13–15 Paare.

Lamina 11.0–12.0 cm lang und 3.0–4.5 cm breit.

Bemerkung. Eine ähnliche Morphologie zeigen die gegenwärtigen Arten *Lithocarpus*

spicata (Sm.) Rehder & Wilson, *L. sundaica* (Blume) Rehder und *L. eichleri* (Wenzig) Camus.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Ungarn) – Unter- bis Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Lithocarpus spicata* (Sm.) Rehder, *L. sundaica* (Blume) Rehder und *L. eichleri* (Wenzig) Camus (Südostasien).

Pasaniopsis moluccoides

(Andreánszky & Kovács) comb. n.

Taf. 4, Fig. 4

- 1964 *Lithocarpus moluccoides* Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 14, t. 2, f. 6; Abb. 7 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1964 *Lithocarpus cf. petelotii* A. Camus – Andreánszky & Kovács, Ibid.: 16, Abb. 8 – Budaujlak (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1989 *Lithocarpus moluccoides* – Hably & Szakaly, Studia Biol. Hung., 22: 117 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung. Blattspreite breit lanzettlich, ganzrandig. Blatt-Apex ausgezogen, acut; Basis breit keilförmig mit kräftigem Stiel. Nervatur camptodrom; Sekundärnerven bogig, unter Winkeln von 50–55°, 20–24 Paare. Tertiärnervennetz unklar.

Lamina 19.0 lang und 7.0 cm breit.

Bemerkung. Nach der Blattmorphologie kann man die Fossilien mit den rezenten *Lithocarpus pseudomolucca* Rehder und *L. subnucifera* Camus aus der Sektion *Eupasania* Camus vergleichen.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Ungarn) – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Lithocarpus pseudomolucca* Rehder und *L. subnucifera* Camus (Südostasien).

Pasaniopsis palaeotruncata

(Andreánszky & Kovács) comb. n.

Taf. 2 Fig. 7

Basismym:

- 1964 *Lithocarpus palaeotruncata* Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 10, t. 1, f. 1; Abb. 1 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1989 *Lithocarpus palaeotruncata* – Hably & Szakaly, Studia Biol. Hung., 22: 117 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung. Blattlamina länglich-ovat, ganzrandig. Apikalteil ausgezogen und acuminat; Basis abgerundet oder breit keilförmig. Nervatur camptodrom; Sekundärnerven bogig, unter Winkeln von 50–55°; 7 Paare. Tertiärnervennetz unklar.

Lamina 8.3 cm lang und 3.8 cm breit.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Ungarn) – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Lithocarpus truncata* (Schottky) Rehder und *L. ternaticupula* Hayata aus Sektion *Cerropasania* Camus (Südostasien).

***Pasaniopsis trivialis* – Gruppe**

Zu dieser morphologisch-taxonomischen Gruppe gehören Arten, die übereinstimmende Merkmale untereinander zeigen und die man als Kleinarten eines Verwandschaftskreises betrachten kann. Hierher gehören: *P. trivialis* s. str., *P. decurrents* (Andreánszky & Kovács) comb. n., *P. palaeouncinata* (Kolakovsky) comb. n. und *P. vittata* (Saporta & Marion) comb. n. *P. palaeouncinata* ist keine paläogene Art.

***Pasaniopsis trivialis* (Rossmässler)**

Knobloch & Kvaček s. str.

Taf. 1 Fig. 10

1840 *Phyllites trivialis* Rossmässler, Verstein. Braunkohlesandst. Altsattel: 35, t. 8, f. 33–34 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

1964 *Lithocarpus* cf. *hypoglaucum* Hu- Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 19; Abb. 11 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.

1996 *Pasaniopsis trivialis* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 83, t. 28, f. 4; Abb. 34 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Tschechien und Ungarn) – Obereozän bis Unteroligozän.

Verwandschaftskreis. *Pasaniopsis trivialis* – Gruppe; *Lithocarpus hypoglaucum* Hu und *L. uncinata* Camus (Südostasien).

***Pasaniopsis decurrents* (Andreánszky & Kovács) comb. n.**

Taf. 4 Fig. 1, Taf. 6 Fig. 9

Basionym:

1964 *Lithocarpus decurrents* Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 12, t. 1, f. 2; Abb. 3–4 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.

1989 *Lithocarpus decurrents* Hably & Szakaly, Studia Biol. Hung., 22: 58 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.

1997 *Pasaniopsis decurrents* Palamarev in coll. – Pavelsko (Bulgarien) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung. Lamina breit lanzettlich, ganzrandig, schwach gewellt. Apikalteil ausgezogen, acuminat; Basis keilförmig und decurrent zu kräftigem Stiel. Nervatur camptodrom; Sekundärnerven bogig unter Winkeln von 45–50°; 12–14 Paare. Tertiärnerven unerkennbar. Lamina 9.5–12.0 cm lang und 2.5–3.0 cm breit.

Paläogenes Areal. Mittel (Ungarn) – und Sudost-Europa (Bulgarien) – Unteroligozän.

Verwandschaftskreis. *Pasaniopsis trivialis* – Gruppe; *Lithocarpus elizabethae* (Tutcher) Rehder, *L. cornea* (Lour.) Rehder und *L. polystachya* (Well.) Rehder (Südostasien).

***Pasaniopsis vittata* (Saporta & Marion)**

comb. n.

Taf. 1 Fig. 8

Basionym:

1873 *Dryophyllum vittatum* Saporta & Marion, Mém. cour. Sav. étrang., 37: 43, t. 1, f. 4 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.

1878 *Pasaniopsis retinervis* Saporta & Marion, Ibid.: 49, t. 7, f. 2 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.

1878 *Pasaniopsis sinuata* Saporta & Marion, Ibid.: 49, t. 7, f. 3 – Gelinden (Belgien) – Oberpaläozän.

1950 *Pasaniopsis retinervis* – Fischer, Abh. Geol. Dienst., 221: 12, t. 2, f. 12 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.

1964 *Pasania* sp. – Palamarev, Mitt. Bot. Inst. Sofia, 13: 130, t. 3, f. 1 – Brezani (Bulgarien) – Mitteloligozän.

1996 *Pasaniopsis* cf. *retinervis* – Knobloch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 82, t. 40, f. 3 – Staré Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Beschreibung. Lamina lineal-lanzettlich, ganzrandig oder kleingezähnt. Blatt-Apex

kurz ausgezogen, acuminat; Basis keilförmig. Nervatur camptodrom bis semicraspedodrom; Sekundärnerven schwach bogig, unter Winkeln von 55–60°; 10–12 Paare. Tertiärnerven schräg auf den Sekundärnerven, Netz von polygonalen Areolen bildend.

Blattspreite 8.0–10.0 cm lang und 2,5 cm breit.

Paläogenes Areal. West (Belgien), Mittel (Tschechien) und Südost-Europa (Bulgarien) – Oberpaläozän bis Mitteloligozän.

Verwandschaftskreis. *Pasaniopsis trivialis* – Gruppe; *Lithocarpus cornea* (Love) Rehder, *L. uncinata* Camus und *L. leucostachya* (Camus) Rehder aus der Sektionen *Cerropasania* Camus und *Convexocicatrix* Camus (Südostasien). Ähnliche Blattmorphologie besitzen noch *Quercus acuta* Thunb., *Q. nubia* Hand.-Mazz. (Sektion *Acuta* Menitsky) und *Cyclobalanopsis argentata* (Korth.) Oersted (Südostasien). Zu dieser Gruppe, wie gesagt, gehört noch die fossile Art *Lithocarpus palaeouncinata* (Kolakovsky) Kolakovsky aus dem Pontien Abchasiens.

***Lithocarpoxylon* Petrescu 1978**

Ausgestorbene Gattung zur Identifizierung fossilen Holzes mit anatomischen Merkmalen, die der Gattung *Lithocarpus* Blume nahe stehen. Die Holz-Struktur zeigt aber manche Abweichungen im Parenchym-Gewebe und multiserialen Breitbänden (Petrescu et al. 1980).

***Lithocarpoxylon contortum* Petrescu**

1978 *Lithocarpoxylon contortum* Petrescu, Mém. Inst. Geol. Geophys., 27: 144, t. 39, f. 1–4, t. 40, f. 1–4, t. 41, f. 1–2 – Ticu (Rumänien) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Lithocarpoxylon helladae* Petrescu, Velitzelos & Stavropidis**

1980 *Lithocarpoxylon helladae* Petrescu, Velitzelos & Stavropidis, Ann. Géol. pays Hell., 30: 371, t. 1, f. 1–2, t. 2, f. 3–4, t. 3, f. 5–6, t. 4, f. 7–8, t. 5, f. 9–10, t. 6, f. 11–12, t. 7, f. 13–14; Abb. 4–6 – Doriskos (Griechenland) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Griechenland) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Lithocarpoxylon oligocaenicum* Petrescu.

***Lithocarpoxylon oligocaenicum* Petrescu**

1978 *Lithocarpoxylon oligocaenicum* Petrescu, Mém. Inst. Geol. Geophys., 27: 142, t. 36, f. 3–4, t. 37, f. 15 – Ticu (Rumänien) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Lithocarpoxylon helladae* Peterscu et al.

***Lithocarpoxylon princeps* Petrescu**

1978 *Lithocarpoxylon princeps* Petrescu, Mém. Inst. Geol. Geophys., 27: 142, t. 36, f. 3–4, t. 37, f. 1–4, t. 38, f. 15 – Ticu (Rumänien) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

Subfamilie QUERCOIDEAE (Oersted 1871)
Schwarz 1936

***Quercus* Linné 1753**

***Quercus agriensis* Andreánszky**

1962 *Quercus agriensis* Andreánszky, Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 8: 224, t. 3, f. 2 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.

1989 *Quercus agriensis* – Hably & Szakaly, Studia Biol. Hung., 22: 108 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Ungarn) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Quercus gemel-liflora* Blume (Sekt. *Semiserrata* Menitsky), *Q. franchetti* Skam. und *Q. acrodonta* Seem. (beide Sekt. *Ilex* Loud.) (alle Südostasien).

***Quercus angustiloba* – Gruppe**

Zu dieser morphologisch-taxonomischen Gruppe gehören 5 Kleinarten, die wahrscheinlich tertiäre Vertreter der Sektionen *Rubrae* Loud. und *Albae* Loud. in der Tertiärlflora Europas gewesen sind: *Q. angustiloba* s. str., *Q. armata*, *Q. cruciata*, *Q. cuneifolia* und *Q. oligodonta*. Ihre Blätter zeichnen sich durch lobate Laminae aus, die aus 2 bis 5 Loben zusammengesetzt sind. Die Loben haben eine spezifische Nervatur mit craspedodromen, semi-craspedodromen und brochiodromen Sekundärnerven.

***Quercus angustiloba* A. Braun in Unger s. str.**

Taf. 4 Fig. 6, Taf. 7 Fig. 2–3

- 1850 *Quercus angustiloba* A. Braun in Unger, Gen. et species pl. foss.: 406 – Bornstedt (Deutschland) – Untereozän.
- 1852 *Quercus buchii* Weber, Palaeontographica, 2: 57, t. 2, f. 4 – Rott (Deutschland) – Oberoligozän.
- 1869 *Quercus angustiloba* – Heer, Braunkohlenpflanzen von Bornstedt: 14, t. 1, f. 8 – Bornstedt (Deutschland) – Untereozän.
- 1872 *Quercus sagoriana* Ettingshausen, Denkschr. Akad. Wiss. Math. nat. Cl., 32: 181, t. 4, f. 12 – Sagor (Slowenien) – Oberoligozän.
- 1883 *Quercus subfalcata* Friedrich, Abh. geol. Spezialkarte Preuss., 4: 99, t. 9, f. 4–5 – Bornstedt (Deutschland) – Untereozän.
- 1912 *Quercus angustiloba* – Laurent, Ann. Mus. Hist. Nat., Geol., 14: 88, t. 7, f. 1, t. 8, f. 1; Abb. 41 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1912 *Quercus subfalcata* – Laurent, Ibid.: 93, t. 7, f. 1, t. 8, f. 1 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.
- 1940 *Quercus subfalcata* – Piton, Paléontol. du gis. Eocene de Ménat: 34. – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Frankreich), Mittel (Deutschland) und Südosteuropa (Slowenien) – Unterpaläozän bis Oberoligozän.

Verwandtschaftskreis. *Quercus palustris* Du Roi, *Q. falcata* Michx. und *Q. catesbeiae* Michx. (Mittel- und Nordamerika).

***Quercus armata* Saporta**

- 1865 *Quercus armata* Saporta, Ann. Sci. Nat., Bot., 5: 125, t. 15 f. 3–4 – Armissan (Frankreich) – Untermiozän.

1881 *Quercus armata* Saporta, Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen: 244, Fig. 58: 3 – Armissan (Frankreich) – Untermiozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Westeuropa (Frankreich) – Untermiozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. *Quercus angustiloba* – Gruppe; *Q. falcata* Michx. (Nordamerika).

***Quercus cruciata* A. Braun in Bruckmann Taf. 2 Fig. 4**

- 1850 *Quercus cruciata* A. Braun in Bruckmann, Jb. Ver. vaterl. Naturkunde, 6: 228 (nomen) – Oehningen (Schweiz) – Mittelmiozän.
- 1851 *Quercus cruciata* A. Braun – Stizenberger, Verstein. Grossherzogentums Baden: 76 (nomen) – Oehningen (Schweiz) – Mittelmiozän.
- 1853 *Quercus gigantum* Ettingshausen, Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Cl., 9: 796, t. 3, f. 4 – Tallya (Ungarn) – Mittelmiozän.
- 1872 *Quercus sagoriana* Ettingshausen, Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Cl., 32: 181, t. 4, f. 10 – Sagor (Kroatien) – Oberoligozän.
- 1897 *Quercus cruciata* – Menzel, Sitzungsber. Abh. Naturwiss. Ges.: 13, p.p. quoad t. 1, f. 4 (non f. 3) – Sullditz (Tschechien) – Mitteloligozän.
- 1911 *Quercus cruciata* – Engelhardt, Abh. Senckenb. naturforsch. Ges., 29: 333, t. 38, f. 26 – Flörsheim (Deutschland) – Mitteloligozän.
- 1966a *Quercus gigantum* – Andreánszky, Studia Biol. Hung.: 60, Abb. 46–49 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1970 *Quercus gigantum* – Milovanović, Bull. Inst. Geol. Geophys. Res., 27: 167, t. 2, f. 1 – Beli Kamen (Serbien) – Oberoligozän.
- 1978 *Quercus cruciata* – Bůžek et al., Věstn. Ústr. Úst. Geol., 53: 353 – Kundratice (Tschechien) – Mitteloligozän.
- 1981 *Quercus cruciata* – Kvaček & Walther, Acta Palaeobot., 21: 85, t. 7, f. 1–4, t. 8, f. 1–6, t. 9, f. 1–5, t. 10, f. 1–4, t. 11, f. 2–5, t. 12, f. 1–3; Abb. 6–7 – verschiedene Fundorte aus Deutschland, Tschechien und Ungarn – Oberoligozän bis Mittelmiozän.
- 1985 *Quercus gigantum* – Mihajlović, Ann. Geol. Penins. Balk., 49: 310, t. 8, f. 3 – Beli Kamen (Serbien) – Oberoligozän.
- 1993 *Quercus cruciata* – Velitzelos, Doc. Naturae, 78: 8, t. 2, f. 4 – Aliveri (Griechenland) – Oberoligozän – Untermiozän.
- 1995 *Pungiophyllum cruciatum* (A. Braun) Frankenhäuser & Wilde, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 41: 101 – Oehningen (Schweiz) – Mittelmiozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Deutschland),

Tschechien und Ungarn)- und Südosteuropa (Serbien und Griechenland) – Mittel- bis Oberoligozän (bis Mittelmiozän, vgl. Gregor 1997).

Verwandtschaftskreis. *Quercus angustiloba* – Gruppe, sowie *Q. falcata* Michx., *Q. triloba* Michx., *Q. macrocarpa* Willd. und *Q. catesbeiae* Michx. (Nordamerika).

***Quercus cuneifolia* Saporta**

1873 *Quercus cuneifolia* Saporta, Ann. Sci. Nat., Bot., 5: 106, t. 10 f. 1 – Gargas (Frankreich) – Unteroligozän.

1881 *Quercus cuneifolia* Saporta, Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen: 244, Fig. 58: 1–2 – Gargas (Frankreich) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Westeuropa (Frankreich) – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. *Quercus angustiloba* – Gruppe; *Q. falcata* Michx. und *Q. catesbeiae* Michx. (Nordamerika).

***Quercus oligodonta* Saporta**

Taf. 2 Fig. 5, Taf. 3 Fig. 5

1865 *Quercus oligodonta* Saporta, Ann. Sci. Nat., Bot., 5: 126, t. 15 f. 1–2 – Armissan (Frankreich) – Untermiozän.

1881 *Quercus oligodonta* Saporta, Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen: 244, Fig. 4–5 – Armissan (Frankreich) – Untermiozän.

1891 *Quercus oligodonta* Saporta, Mém. Soc. géol. France, Paleontol., 9: 43, t. 10, f. 13 – Armissan (Frankreich) – Untermiozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Westeuropa (Frankreich) – Untermiozän. Lokalendemit

Verwandtschaftskreis. *Quercus angustiloba* – Gruppe; *Q. falcata* Michx., *Q. lyrata* Walt., *Q. palustris* Du Roi und *Q. triloba* Michx. (Nordamerika).

***Quercus lonchitis* Unger**

Taf. 10 Fig. 1–3

1850a *Quercus lonchitis* Unger, Gen. et species pl. foss.: 403 (nomen) – Sotzka (Slowenien) – Mitteloligozän.

1850b *Quercus lonchitis* Unger, Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 2: 163, t. 9, f. 3–8 – Sotzka (Slowenien) – Mitteloligozän.

1872 *Quercus lonchitis* – Ettingshausen, Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Cl., 32: 179, t. 4, f. 1–9 – Sagor (Slowenien) – Mitteloligozän.

1883 *Quercus doljensis* Pilar, Rad. Jug. Akad. prir., 4: 53, t. 8, f. 3–4 – Sused (Kroatien) – Mittelmiozän.

1912 *Quercus lonchitis* – Laurent, Ann. Mus. Hist. Nat., Geol., 14: 83, t. 7, f. 3; Abb. 40 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.

1938 *Quercus drymeja* – Dotzler, Palaeontographica, B, 83: 15, t. 4, f. 1–3 – Hausham (Deutschland) – Oberoligozän.

1939 *Quercus lonchitis* – Pimenova, Abh. Geol. Inst. Ukraine, 12: 40, t. 12, f. 8 – Kremjanka (Ukraine) – Mitteleozän.

1940 *Quercus lonchitis* – Piton, Paléontol. gis. Eocene de Ménat: 33, t. 8, f. 5 – Ménat (Frankreich) – Unterpaläozän.

1943 *Quercus drymeja* – Rászyk, Földt. Közl., 73: 526, t. 23, f. 3 – Csillaghegy (Ungarn) – Unteroligozän.

1970 *Quercus doljensis* Pilar – Milovanović, Věstn. Inst. Geol. Geophys., 27: 162, t. 2, f. 3 – Glojze (Serbien) – Oberoligozän.

1970 *Castanopsis lonchitis* (Unger) Petrescu, Bull. Soc. Linn. Lyon, 39: 293 (nomen) – Valea Agri-jului (Rumänien) – Mitteloligozän.

1985 *Quercus doljensis* – Mihajlović, Ann. Geol. Pe-nins. Balk., 49: 310 (nomen) – Glojze (Serbien) – Oberoligozän.

1988 *Quercus lonchitis* – Jähnichen & Rüffle, Beitr. Naturkunde Osthessen, 24: 72, t. 8, f. 3 – Sieblos (Deutschland) – Unteroligozän.

1991 *Quercus lonchitis* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 38: 57, t. 25, f. 5, 7 – Borna-Ost (Deutschland) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Frankreich), Mittel (Deutschland, Tschechien und Ungarn), und Südosteuropa (Kroatien, Slowenien, Serbien, und Rumänien) – Oberpaläozän bis Oberoligozän.

Bemerkung. Petrescu et al. (1976) haben ein Exemplar zu *Quercus lonchitis* Ung. eingeordnet, das keine für diese Art charakteristischen Merkmale zu besitzt. *Quercus lonchitis* und *Q. drymeja* sind ein Arten-Paar aus einem Verwandtschaftskreis, der den rezenten *Semi-serrata*-Arten entspricht. In diesem Zusammenhang ist *Q. drymeja* ein neogenes Derivat von *Q. lonchitis*, das sich durch Zähnung oberhalb der Blattmitte unterscheidet.

Verwandtschaftskreis. *Quercus glauca* Thunb., *Q. gilva* Blume, *Q. serrata* Thunb. (Ost- und Südostasien). Die erwähnten Arten sind Vertreter der altertümlichen Sektionen *Glauca* Menitsky, *Gilva* Menitsky und *Semi-serrata* Menitsky.

***Quercus lyellii* – Gruppe**

Zu dieser morphologisch-taxonomischen Gruppe gehören insgesamt 4 Kleinarten, deren taxonomische Grenzen durch Zwischenformen nicht ganz klar sind. Bei manchen Taxa handelt es sich wahrscheinlich um sogenannte geographische Rassen. Ihre gegenwärtigen Verwandten sind vor allem Arten aus der Sektion *Erythrobalanus* Loud. Alle Arten sind ganzrandig mit elliptisch-lanzettlicher Blattform: *Q. lyellii* Heer s. str., *Q. apocynophyllum* Ettingshausen, *Q. rhenana* (Kräusel & Weyland) Knobloch & Kvaček und *Q. subhercynica* Walther & Kvaček.

***Quercus lyellii* Heer s. str.**

Taf. 4 Fig. 5, Taf. 10 Fig. 12

- 1862 *Quercus lyellii* Heer, Phil. Trans. royal Soc., 152: 40, t. 63, f. 2–9, t. 64, f. 1–4 Bovey Tracey (England) – Mitteloligozän.
- 1866 *Quercus provectifolia* Saporta, Bull. Soc. geol., 23: 15, t. 5, f. 5–6 – Brognon (Frankreich) – Oberoligozän.
- 1881 *Quercus lyellii* – Engelhardt, Nova Acta Leopold. Carol., 43: 293, t. 5, f. 3–4 – Grasseth (Tschechien) – Obereozän.
- 1926 *Quercus provectifolia* – Principi, Mém. Serv. Descr. Carta geol. Ital., 30: 113, t. 5, f. 8 – Salcedo (Italien) – Mitteloligozän.
- 1961 *Quercus nerifolia* – Palamarev, Mitt. Bot. Inst., 8: 181, Abb. 10 – Borovets (Bulgarien) – Oberoligozän.
- 1962 *Quercus lyellii* – Raniecka-Bobrowska, Inst. Geol. Prace, 30: 114, t. 8, f. 6; Abb. 27 – Osieczów (Polen) – Untermiozän.
- 1962 *Quercus apicalis* Heer – Raniecka-Bobrowska, Ibid.: 113, t. 8, f. 7; Abb. 26 – Osieczów (Polen) – Untermiozän.
- 1964 *Quercus pinnativenulosa* Muell. – Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 4: 30, Abb. 24 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1964 *Quercus egedensis* Andreánszky & Kovács, Egri Muz. Évk., 2: 27, t. 4, f. 12; Abb. 18 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1964 *Quercus stephani-dobo* Andreánszky & Kovács, Ibid.: 29, t. 4, f. 13; Abb. 22 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1964 *Lithocarpus cf. licentii* A. Camus – Andreánszky & Kovács, Ibid.: 12, t. 1, f. 3; Abb. 6 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1969c *Quercus lyellii* – Petrescu, Fl. oligocena Almașului: 6 (nomen) – Almașului (Rumänien) – Unteroligozän.
- 1989a *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček forma *lyellii* (Heer) Walther & Kvaček in Kvaček & Walther, Feddes Repert., 100: 584, t. 47, f. 1–3 – Bovey Tracey (England) – Mitteloligozän.

1989a *Dryophyllum furcinerve* (Rossmässler) Schmalhausen forma *lyellii* Kvaček & Walther, Feddes Repert., 100: 584 (nomen) – Bovey Tracey (England) – Mitteloligozän.

1989 *Quercus lyellii* – Chira, Oligocene from Transylvania Basin: 579 (nomen) – Almașu (Rumänien) – Unteroligozän.

1997 *Eotrigonobalanus furcinervis* – Petrescu et al., Oligocene macro- and microflora from Cornești-Aghireș: 60, t. 5, f. 4–8, 19, t. 20, f. 9, t. 22, f. 3–7; t. 23, f. 1, 2, 6, t. 24, f. 1, t. 30, f. 8, t. 32, f. 4, t. 34, f. 5 – Cornești-Aghireș (Rumänien) – Mittel- bis Oberoligozän.

1997 *Quercus lyellii* – Palamarev in coll. – Pavelsko (Bulgarien) – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. West (England und Frankreich), Mittel (Deutschland, Tschechien, Ungarn und Polen), Süd (Italien) und Südost-Europa (Rumänien und Bulgarien) – Obereozän bis Oberoligozän (bis Untermiozän).

Bemerkung. In der paläobotanischen Sammlung des Forschungsinstitutes Senckenberg (Frankfurt am Main) befinden sich gute Exemplare aus einer obereozänen Flora von Landscheid, die als Apocynaceae vel Myrtaceae sp. et gen. indet. etikettiert sind. Wahrscheinlich handelt es sich um Blätter der *Quercus lyellii*-Gruppe.

Verwandtschaftskreis. *Quercus imbricaria* Michx., *Q. flagellifera* Trel. und *Q. laurifolia* Michx (Nordamerika).

***Quercus apocynophyllum* Ettingshausen**

Taf. 3 Fig. 4

- 1872 *Quercus apocynophyllum* Ettingshausen, Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Cl., 32: 178, t. 4, f. 19 – Sagor (Slowenien) – Mitteloligozän.
- 1921 *Quercus apocynophyllum* – Menzel, Jb. preuss. geol. Landesanst., 41: 355, t. 15, f. 17 – Frieldorf (Deutschland) – Untermiozän.
- 1962 *Quercus apocynophyllum* – Raniecka-Bobrowska, Inst. Geol. Prace, 30: 111, t. 8, f. 3–5; Abb. 24a-g – Osieczów (Polen) – Untermiozän.
- 1964 *Quercus apocynophyllum* – Andreánszky & Kovács, Egri. Muz. Évk., 2: 25, Taf. 2, Fig. 7; Abb. 17 – Kiseged (Ungarn) – Unteroligozän.
- 1981 *Quercus apocynophyllum* – Velitzelos et al., Ann. géol. pays Hell., 30: 506, t. 4, f. 1, 5 – Lesvos (Griechenland) – Oberoligozän.
- 1989 *Quercus cf. apocynophyllum* – Hably, Frag. Mineral. Palaeontol., 14: 88, Abb. 47, 57 – Nagysáp (Ungarn) – Oberoligozän.
- 1993 *Quercus apocynophyllum* – Velitzelos, Doc. Naturae, 78: 9, t. 2, f. 3 – Áliveri (Griechenland) – Untermiozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Deutschland, Ungarn und Polen) und Südosteuropa (Slowenien und Griechenland) – Mittel- bis Oberoligozän (bis Mittelmiozan).

Verwandtschaftskreis. *Quercus pinna-tivenulosa* Muell. und *Q. humboldtii* Bonpl. (Mittelamerika).

***Quercus rhenana* (Kräusel & Weyland)**
Knobloch & Kvaček s.l.

1950 *Ilicium rhenanum* Kräusel & Weyland, Palaeontographica, B, 91: 50, t. 9, f. 5–7, t. 10, f. 1–2, t. 11, f. 6; Abb. 14 – Liblar (Deutschland) – Untermiozan.

1966 *Quercus lusatica* Jähnichen, Monatsber. deutsch. Akad. Wiss., 8: 478, t. 1, f. 1–3, t. 2, f. 4–6, t. 3, f. 8, t. 4, f. 9–10, t. 8, f. 16–20, t. 9, f. 21–22; Abb. 1: 3–4 – verschiedene Fundorte Oberlausitzer Becken (Deutschland) und Osieczów (Polen) – Untermiozan.

1976 *Quercus rhenana* (Kräusel & Weyland) Knobloch & Kvaček, Rozpr. Ústř. Geol., 42: 41, t. 17, f. 6, 8, 14, t. 21, f. 5–6, t. 24, f. 10 – Wackersdorf (Deutschland) – Untermiozan.

1991 *Quercus rhenana* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 38: 58, t. 31, f. 1–4 – Liebertwolkwitz (Deutschland) – Untermiozan.

1991 *Quercus rhenana* – Hably, Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 83: 57, t. 6, f. 2–3 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.

1996 *Quercus rhenana* – Bůžek et al., Acta Mus. Nat. Pragae, 52: 21, t. 12, f. 1–3 – Cheb (Tschechien) – Untermiozan.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mittel (Deutschland, Tschechien, Polen und Ungarn) – Europa – Oberoligozän (bis Untermiozan).

Verwandtschaftskreis. *Quercus imbri-caria* Michx. und *Q. laurifolia* Michx. (Nordamerika).

***Quercus subhercynica* Walther & Kvaček**

1989 *Quercus subhercynica* Walther & Kvaček, Pl. Syst. Evol., 162: 226, Fig. 5e-f – Aschersleben (Deutschland) – Mitteleozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke mit Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Deutschland) – Mitteleozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. *Quercus imbri-caria* Michx. (Nordamerika).

***Quercus mediterranea* – Gruppe**

Diese Gruppe schliesst mehrere Arten ein, die vorwiegend charakteristische Merkmale für die rezenten mediterranen Arten aus der Sektionen *Ilex* Loud. und *Heterobalanus* (Oerst.) Menitsky besitzen. Zur Gruppe gehören: *Q. mediterranea* Unger s. str., *Q. praecursor* Saporta und Marion, *Q. dubia* Knobloch und Velitzelos, *Q. praeilex* Saporta, *Q. sclerophyllina* Heer und *Q. sosnowskyi* Kolakovsky. Im Paläogen Europas kommt lediglich die erstgenannte Art vor; die übrigen Arten sind neogene Elemente.

***Quercus mediterranea* Unger s. str.**

Taf. 10, Fig. 4–6, 15

- 1847b *Quercus mediterranea* Unger, Chloris protoga-ea: 114, t. 32, f. 5–9 – Parschlug (Österreich) – Mittelmiozan.
- 1847b *Quercus aspera* Unger, Ibid.: 108, t. 30, f. 1–3 – Parschlug (Österreich) – Mittelmiozan.
- 1850b *Quercus urophylla* Unger, Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 2: 33, t. 9, f. 9–14 – Sotzka (Slowenien) – Mitteloligozän.
- 1862 *Quercus antecedens* Saporta, Ann. Sci. Nat. bot., ser. 4, 16: 123, t. 7, f. 14–16 – Aix-en-Provence (Frankreich) – Oberoligozän.
- 1867 *Quercus mediterranea* Unger, Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 27: 52, t. 6, f. 1–22 – Kymi (Griechenland) – Untermiozan.
- 1867 *Quercus zoroastri* Unger, Ibid.: 52, t. 6, f. 23–28 – Kymi (Griechenland) – Untermiozan.
- 1873 *Quercus antecedens* Saporta, Ann. Sci. Nat. bot., ser. 5, 17: 37, t. 7, f. 14–16 – Aix- en- Provence (Frankreich) – Oberoligozän.
- 1938 *Quercus serbica* Anič, Věstn. geol. Inst. Jugosl., 6: 54, t. 12, f. 11 – Kremania (Serbien) – Oberoligozän.
- 1967 *Quercus mediterranea* – Palamarev, Mitt. Bot. Inst., 17: 93 (nomen) – Brezani (Bulgarien) – Mitteloligozän.
- 1996 *Quercus mediterranea* – in coll. Museum für Naturkunde, Sammlung Salcedo (Italien) – Mitteloligozän.
- 1996 *Quercus mediterranea* – in coll. Museum für Naturkunde, Berlin – Sammlung Kymi (Griechenland) – Untermiozan.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Frankreich), Mittel (Österreich und Slowenien), Süd (Italien) und Südosteuropa (Serbien und Bulgarien) – Mittel- bis Oberoligozän (bis Mittelmio-

zän). Die Art ist in der untermiozänen Flora von Kymi in Griechenland besonders reich vertreten.

Verwandtschaftskreis. *Quercus ilex* L., *Q. coccifera* L., und *Q. brantii* Lindl (alle ex Sekt. *Ilex* Loud., Mediterran-Gebiet).

***Quercus meyeriana* (Goeppert & Berendt) Unger**

- 1845 *Quercites meyerianus* Goeppert & Berendt, Bernst. Pflanzenreste Vorw.: 84 p.p. quoad t. 4, f. 36–37 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo (Klapau, Polen) – Obereozän – Unteroligozän.
 1850a *Quercus meyeriana* (Goeppert & Berendt) Unger, Gen. et sp. pl. foss.: 404 – Bernstein, Baltische Region, Chłapowo – Obereozän – Unteroligozän.
 1886 *Quercus meyeriana* – Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 26, t. 2, f. 9–10 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo – Obereozän – Unteroligozän.
 1982 *Quercus meyeriana* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 110, Abb. 82: 1–6 – Bernstein, Baltische Region, Chłapowo – Obereozän – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Dichasien von männlichen Blüten in Bernstein.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Baltische Region, Polen) – Obereozän – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. Unbekannt.

***Quercus mucronata* Conwentz**

- 1886 *Quercus mucronata* Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 27, t. 2, f. 15–16 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo – Obereozän-Unteroligozän.
 1982 *Quercus mucronata* Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 111, t. 64, f. 4; Abb. 82: 7–12 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo – Obereozän – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Dichasien von männlichen Blüten im Bernstein.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Baltische Region, Polen) – Obereozän – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandtschaftskreis. Unbekannt.

***Quercus nerifolia* – Gruppe**

Zu dieser morphologisch-taxonomischen Gruppe gehören 2 Taxa mit ganzrandigen Blättern und zahlreichen gegabelten Sekundärnerven:

Q. nerifolia s. str. und die kleine Art *Q. haraldii* Knobloch & Kvaček. Nach der Blatt-Struktur stehen beide Arten den Vertretern des Subgenus *Erythrobalanus* Sekt. *Phellos* Loud. sehr nahe.

***Quercus nerifolia* A. Braun s. str.**

Taf. 10 Fig. 9–11

- 1850a *Quercus nerifolia* A. Braun in Unger, Gen. et sp. pl. foss.: 403 (nomen)
 1856 *Quercus nerifolia* Heer, Fl. tert. Helv., 2: 45, t. 74, f. 1–2 – Oehningen (Schweiz) – Mittelmiozän.
 1856 *Quercus heeri* A. Braun in Heer, Ibid.: 56, t. 74, f. 8–9 – Oehningen (Schweiz) – Mittelmiozän.
 1862 *Quercus salicina* Saporta, Ann. Sci. Nat., 17: 237, t. 6, f. 6 – Aix-en-Provence (Frankreich) – Mitteloligozän.
 1866 *Quercus bifurca* Watelet, Descr. pl. foss. bassin de Paris: 136, t. 35, f. 9 – Pernaut (Frankreich) – Untereozän.
 1878 *Quercus nerifolia* – Engelhardt, Nova Acta Leopold., 38: 403, t. 11, f. 2–3 – Žitenice (Tschechien) – Obereozän.
 1883 *Quercus nerifolia* – Friedrich, Abh. Geol. Dienst, 221: 12, t. 3, f. 5–8 – Schkopau (Deutschland) – Obereozän.
 1916 *Quercus nerifolia* – Principi, Mém. serv. descr. Carta geol. Ital., 10: 32, Abb. 14 – Salcedo (Italien) – Mitteloligozän.
 1939 *Quercus nerifolia* – Pimenova, Bull. Inst. Geol. Ukr. Akad. Wiss., 12: 18, 49, 58, 64, 66, t. 5, f. 7, t. 15, f. 3–6, t. 16, f. 1, t. 17, f. 2 – Jablonec, Mogilno, Karpicha, Kočetin (Ukraine) – Ober- eozän – Unteroligozän.
 1943 *Quercus nerifolia* – Rásky, Földt. Közl., 73: 513, t. 18, f. 2–3 – Szepvölgy (Ungarn) – Unter- bis Mitteloligozän.
 1950 *Quercus nerifolia* – Fischer, Abh. Geol. Dienst., 221: 12, t. 3, f. 5–8 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.
 1950 *Quercus elaeana* Unger – Bataller & Depape, Ann. Escud. Per. Agr., 9: 19, t. 1, f. 2, t. 3, f. 5; Abb. 5 – Cervera (Spanien) – Oberoligozän.
 1962 *Quercus nerifolia* – Raniecka-Bobrowska, Pr. Inst. Geol., 30: 115, t. 9, f. 1–5; Abb. 28–29 – Osieczów (Polen) – Untermiozän.
 1966a *Quercus salicina* – Andreánszky, Studia Biol. Ac. Sci. Hung., 5: 57, Abb. 42–44 – Eger (Ungarn) – Oberoligozän.
 1963 *Quercus cf. heeri* – Knobloch, Sb. Nár. Muz. Praze, 19: 182, t. 8, f. 6; Abb. 2 – Kamenity (Tschechien) – Obereozän.
 1970 *Quercus nerifolia* – Milovanović, Bull. Inst. Geol. Geophys. Res., 27: 167 – Beli Kamen (Serbien) – Oberoligozän.
 1982 *Quercus nerifolia* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 103, t. 70, f. 3–5; Abb. 79: 3 – Tim (Russia) – Oligozän.
 1985 *Quercus nerifolia* A. Braun var. *moselensis* Walther in Mai & Walther, Abh., staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 33: 70, t. 9, f. 1–2, 5, t. 30, f. 5–8 – Mosel (Deutschland) – Obereozän.

- 1985 *Quercus nerifolia* – Mai & Walther, Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden. 33: 70, t. 30, f. 5–8; Abb. 9: 1–2 – Mosel (Deutschland) – Ober-
eozan.
- 1985 *Quercus nerifolia* – Mihajlovič, Ann. Geol. Pe-
nins. Balk., 49: 310 – Beli Kamen (Serbien) –
Oberoligozän.
- 1997 *Quercus nerifolia* – Petrescu et al., Oligocene
macro- and microflora Corneşti-Aghireş: 62, t. 5,
f. 9–11, t. 32, f. 5 – Corneşti-Aghireş (Rumänien)
– Mitteloligozän-Oberoligozän.
- 1997 *Quercus nerifolia* – Palamarev in coll. – Smol-
jan und Gorno Vojvodino (Bulgarien) – Ober-
eozan bis Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne
Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Frankreich und Spanien), Mittel (Deutschland, Tschechien, Ungarn und Polen), Südost (Serbien, Rumänien und Bulgarien) und Osteuropa (Ukraine und Russland) – Untereozän bis Oberoligozän (bis Mittelmiozän).

Bemerkung. Die besprochene Art ist varia-
bel und man kann gewisse Formen unter-
scheiden, die Pimenova (1939) und Raniecka-
Bobrowska (1962) gut dargestellt haben.
Wahrscheinlich ist die nächste Art (*Q. haral-
dii*) auch ein intraspezifisches Taxon von *Q.
nerifolia*.

Verwandschaftskreis. *Quercus haral-
dii* Knobloch & Kvaček, sowie *Quercus phellos*
L. und *Q. imbricaria* Michx. (Nordamerika).

***Quercus haraldii* Knobloch & Kvaček**

Taf. 4, Fig. 9–10

- 1996 *Quercus haraldii* Knobloch & Kvaček in Knob-
loch et al., Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 86, t. 8,
f. 9, t. 30, f. 6, t. 33, f. 1–6; Abb. 39a–h – Staré
Sedlo (Tschechien) – Obereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne
Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Tsche-
chien) – Obereozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Quercus nerifo-
lia* A. Braun, sowie *Q. phellos* L. und *Q. im-
bricaria* Michx. (Nordamerika).

***Quercus palaeodrys* – Gruppe**

Diese Artengruppe umfasst zwei Arten: *Q.
palaeodrys* s. str. und *Q. excelsior* Andreánszky
& Kovács. Ihre Blattmerkmale nähern sich vor
allem den Vertretern der Sektion *Ponticae*

Stef. (*Q. griffithii* Miq., *Q. pontica* K. Koch und
Q. glandulifera Blume); gewisse Ähnlichkeit
kann man auch mit *Q. prinus* L. (Sektion
Albae Loud.) feststellen.

Quercus palaeodrys

Saporta & Marion s. str.

Taf. 2 Fig. 6

- 1878 *Quercus palaeodrys* Saporta & Marion, Mém. co-
ur. Sav. étrang., 42: 45, t. 3, f. 9 – Gelinden (Bel-
gien) – Oberpaläozän.
- 1950 *Quercus palaeodrys* – Fischer, Abh. Geol.
Dienst., 221: 11, t. 2, f. 9–10, t. 3, f. 1–2 – Mosel
(Deutschland) – Obereozän.
- 1966 *Quercus palaeodrys* – Palamarev & Petkova,
Mitt. Bot. Inst., 16: 57, Abb. 5 – Belitsa (Bulga-
rien) – Obereozän-Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne
Kutikula.

Paläogenes Areal. West (Belgien), Mittel
(Deutschland) und Südosteuropa (Bulgarien) –
Oberpaläozän bis Unteroligozän.

Verwandschaftskreis. *Quercus griffithii*
Miq. und *Q. glandulifera* Blume (Südostasien).

***Quercus excelsior* Andreánszky & Kovács**

- 1964 *Quercus excelsior* Andreánszky & Kovács, Egri
Muz. Évk., 2: 29, Abb. 21 – Kiseged (Ungarn) –
Unteroligozän.
- 1964 *Lithocarpus glabroides* Andreánszky & Kovács,
Ibid.: 18, t. 1, f. 4; Abb. 9 – Kiseged (Ungarn) –
Unteroligozän.
- 1989 *Quercus excelsior* – Hably & Szakaly, Studia
Biol. Hung., 22: 72, t. 39, f. 1 – Kiscell (Ungarn)
– Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne
Kutikula.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Ungarn)
– Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Quercus palaeo-
dry*s Saporta und Marion, sowie *Q. griffithii*
Miq. und *Q. glandulifera* Blume (Südostasien).

Andreánszky und Kovács (1964) verglichen
die fossile Art mit *Q. excelsa* ex Sekt. *Macroba-
lanus* Camus (Mexiko). Nach unserer Meinung
ist diese Beziehung stark umstritten.

***Quercus parallelinervis* – Gruppe**

Zu dieser Gruppe gehören zwei verwandte
Kleinarten, deren Blätter sich durch zahl-
reiche, parallele und dichte Sekundärnerven

auszeichnen: *Q. parallelinervis* Watelet und *Q. parallelinervoides* Kassumova. Die letztergenannte Art ist nur aus dem Unteroligozän Azerbaidsjans bekannt (Kassumova 1966).

Die Gruppe ist wahrscheinlich mit *Quercus*-Arten aus der Sektion *Glauca* Menitsky verwandt.

***Quercus parallelinervis* Watelet s. str.**

Taf. 1 Fig. 9

1866 *Quercus parallelinervis* Watelet, Descr. pl. foss. bassin de Paris: 135, t. 35, f. 4 – Pernaut (Frankreich) – Untereozän.

Typ der Fossilien. Blattabdrücke ohne Kutikula.

Paläogenes Areal. Westeuropa (Frankreich) – Untereozän. Lokalendemit.

Bemerkung. Das von Watelet (op.c.) abgebildete Exemplar ist unvollständig und das macht die Bestimmung unsicher. Zugleich hat das Fragment eine sehr charakteristische Blatt-nervatur, die einen Vergleich mit bestimmten rezenten *Quercus*-Arten erlaubt. Es wird festgestellt, dass eine sehr ähnliche Blatt-Struktur manche Arten der Sektion *Glauca* Menitsky kennzeichnet..

Verwandschaftskreis. *Quercus lineata* Blume und *Q. lamellosa* Smith (Sekt. *Glauca* Menitsky) – Südostasien.

***Quercus piligera* Conwentz**

1886 *Quercus piligera* Caspary ex Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 34, t. 3, f. 17–20 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo (Polen) – Obereozän – Unteroligozän.

1982 *Quercus piligera* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 113, Abb. 84 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo (Polen) – Obereozän – Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Dichasien von männlichen Blüten im Bernstein.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Polen) – Obereozän – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Quercus subglabra* Conwentz**

1886 *Quercus subglabra* Caspary ex Conwentz, Fl. Bernsteins, 2: 29, t. 3, f. 3–6 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo (Polen) – Obereozän – Unteroligozän.

1982 *Quercus subglabra* – Iljinskaja, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 111, Abb. 83 – Bernstein Baltische Region, Chłapowo (Polen) – Obereozän Unteroligozän.

Typ der Fossilien. Dichasien von männlichen Blüten im Bernstein.

Paläogenes Areal. Mitteleuropa (Polen) – Obereozän – Unteroligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Quercinium* Unger 1842 (=*Quercoxylon* Hofmann 1929)**

Fossile Sippe zur Identifizierung der silifizierten und inkohlten Hölzer mit Struktur-elementen, die für *Quercus*-Arten besonders charakteristisch sind.

Man muss betonen, dass der korrekte Name der Formgattung nicht *Quercoxylon*, sondern *Quercinium* ist (Iljinskaja 1982).

***Quercinium justinianii* Petrescu**

1969a *Quercoxylon justinianii* Petrescu, Bull. Soc. Linn. Lyon, 38: 46, t. 1–2 – Ticu (Rumänien) – Mitteloligozän.

1975 *Quercoxylon justinianii* Givulescu, Mém. Inst. Geol. Geophys., 22: 32, t. 23, f. 1–3, t. 38, f. 10 – Ticu (Rumänien) – Mitteloligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Mitteleoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Quercinium mixtum* Petrescu**

1978 *Quercoxylon mixtum* Petrescu, Mém. Inst. Geol. Geophys., 27: 137, t. 30, f. 4, t. 31, f. 1–4, t. 32, f. 13 – Ticu (Rumänien) – Mitteloligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Mitteloligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Quercinium pasanioides* Brett**

1960 *Quercinium pasanioides* Brett, Palaeontol., 3: 89, t. 21, f. 3–4, t. 22, f. 7–10 – Ipswich (England) – Untereozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Westeuropa (England)
– Untereozän. Lokalendemit.
Verwandschaftskreis. *Lithocarpus his-trix* (Korth.) Rehder (Sekt. *Cerropasania* Camus, Südostasien).

***Quercinium porosum* Brett**

1960 *Quercinium porosum* Brett, Palaeontol., 3: 89, t. 21, f. 1–2, t. 22, f. 5–6, 11 – Herne Bay (England) – Mittel – Oberpaläozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Westeuropa (England)
– Mittel-Oberpaläozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Quercus lamel-losa* Smith (Sekt. *Glauca* Menitsky, Südostasien).

***Quercinium praehelictoxyloides* Petrescu**

1971 *Quercoxylon praehelictoxyloides* Petrescu, Bull. Linn. Soc. Lyon, 40: 188, t. 3, f. 9–12 – Clitz (Rumänien) – Mitteloligozän.

1975 *Quercoxylon praehelictoxyloides* – Givulescu, Mém. Inst. Geol., 22: 33, t. 24, f. 2–5 – Clitz (Rumänien) – Mitteloligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Mitteloligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Quercinium praeviticulosum* Petrescu**

1971 *Quercoxylon praeviticulosum* Petrescu, Bull. Linn. Soc. Lyon, 40: 188, t. 2, f. 5–8 – Clitz (Rumänien) – Mitteloligozän.

1975 *Quercoxylon praeviticulosum* – Givulescu, Mém. Inst. Geol. Geophys., 22: 33, t. 23, f. 4–6, t. 24, f. 1 – Clitz (Rumänien) – Mitteloligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Südosteuropa (Rumänien) – Mitteloligozän.

Verwandschaftskreis. Unbekannt.

***Quercinium rossicum* Mercklin**

1855 *Quercoxylon rossicum* Mercklin, Palaeodendro-ross.: 27, t. 6, f. 1–8 – Kamyschin (Russia) – Oberpaläozän.

1982 *Quercinium rossicum* – Schilkina, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 114, t. 107, f. 1–4 – Kamyschin (Russia) – Oberpaläozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.
Paläogenes Areal. Osteuropa (Russia) – Oberpaläozän. Lokalendemit.
Verwandschaftskreis. *Quercus petraea* Liebl., *Q. hartwissiana* Stev. und *Q. robur* L.

***Quercinium uniradiatum* (Felix) Jarmolenko**

1894 *Anacardioxylon uniradiatum* Felix, Zeitschr. deutsch. geol. Ges., 44: 92, t. 8, f. 1a–e – Apscheron und Esri-Chala (Azerbaijan) – Oberoligozän.

1941 *Quercoxylon uniradiatum* (Felix) Jarmolenko, Fl. und Syst. höheren Pflanzen, 7: 18, t. 5, f. 24, t. 6, f. 34 – Kura-Zize (Nordkaukasus) – Oberoligozän.

1982 *Quercinium uniradiatum* – Schilkina, Magnoliophyta foss. USSR, 2: 114, t. 104, f. 1–5 – Kura Zize (Nordkaukasus) – Oberoligozän.

Typ der Fossilien. Silifizierte Hölzer.

Paläogenes Areal. Osteuropa (Nordkaukasus) – Oberoligozän. Lokalendemit.

Verwandschaftskreis. *Quercus ilex* L. und *Q. suber* L. (Mediterran-Gebiet).

LISTE DER AUSZUSCHLIESSENDEN TAXA

Castanopsis filipescu Petrescu 1969b: Rumänien, Oberoligozän.

Fagus dubia Watelet 1866: Frankreich, Unter- eozän.

F. eocaenica Watelet 1866: Frankreich, Unter- eozän.

F. gautieri Laurent & Marty 1939: Frankreich, Palaozän.

Lithocarpus glabroides Andreánszky & Kovács 1964: Ungarn, Unteroligozän.

L. cf. hypoglauca Hu in Andreánszky & Kovács 1964: Ungarn, Unteroligozän.

L. cf. peteolotii A. Camus in Andreánszky & Kovács 1964: Ungarn, Unteroligozän.

L. pulchra Givulescu 1987: Rumänien, Oberoligozän.

Quercus acherontica Ettingshausen 1872: Slowenien, Mitteloligozän.

Q. advena Saporta 1868a: Frankreich, Oberoligozän.

Q. affinis Saporta 1868a: Frankreich, Oberoligozän.

Q. aquisextana Saporta 1868: Frankreich, Oberoligozän.

Q. areolata Saporta 1889: Frankreich, Oberoligozän.

Q. axonensis Watelet 1866: Frankreich, Untereozän.

Q. aucubaefolia Ettingshausen 1872: Slowenien, Mitteloligozän.

Q. budensis Andreánszky & Kovács 1964: Ungarn, Unteroligozän.

Q. charpentieri Heer 1856 in Saporta 1868a: Frankreich, Oberoligozän.

Q. chlorophylla Unger in Ettingshausen 1872: Slowenien, Oberoligozän.

Q. criei Saporta 1862: Frankreich, Oberoligozän.

Q. decurrents Ettingshausen 1872: Slowenien, Mitteloligozän.

Q. divergens Watelet 1866: Frankreich, Untereozän.

Q. elaeomorpha Saporta 1889: Frankreich, Oberoligozän.

Q. elliptica Saporta 1862, 1873: Frankreich, Unter- bis Oberoligozän.

Q. hebertii Crié 1878: Frankreich, Oberoligozän.

Q. ilicina Saporta 1889: Frankreich, Oberoligozän.

Q. inaequalis Watelet 1866: Frankreich, Untereozän.

Q. juglandina Heer 1870: Spitzbergen, Paläozän.

Q. larguensis Saporta 1865, 1868a: Frankreich, Oberoligozän.

Q. lambertii Watelet 1866: Frankreich, Oberoligozän.

Q. lemoignei Petrescu 1969a: Rumänien, Mitteloligozän.

Q. linearis Saporta 1869: Frankreich, Oberoligozän.

Q. laurifolia Saporta 1889: Frankreich, Oberoligozän.

Q. magnoliaeformis Saporta 1865: Frankreich, Oberoligozän.

Q. naumannii Ettingshausen 1872: Slowenien, Mitteloligozän.

Q. nymphaeum Ettingshausen 1872: Slowenien, Mitteloligozän.

Q. palaeovirens Schmalhausen 1883: Ukraine, Obereozän.

Q. pasanoides Friedrich 1883: Deutschland, Untereozän.

Q. paucinervis Watelet 1866: Frankreich, Untereozän.

Q. sepulta Watelet 1866: Frankreich, Untereozän.

Q. singularis Saporta 1865, 1868a: Frankreich, Oberoligozän.

Q. spinescens Saporta 1868a: Frankreich, Oberoligozän.

Q. spathulata Watelet 1866: Frankreich, Untereozän.

Q. sinuatiloba Saporta 1865: Frankreich, Oberoligozän.

Q. taeniata Saporta 1865: Frankreich, Oberoligozän.

Q. timensis Palibin 1901: Russia, Oligozän.

Q. transilvanica Petrescu 1968b: Rumänien, Oberoligozän.

Quercophyllum brezanii Rüffle & Palamarrev 1965: Bulgarien, Mitteloligozän.

Q. jokelyi Knobloch 1963: Tschechien, Oberoligozän.

HAUPTRICHTUNGEN DER PALÄOGENEN ENTWICKLUNG DER FAGACEAE

PALÄOFLORISTISCHE UND TAXONOMISCHE ANALYSE

Artendiversität

In der Zusammensetzung der paläogenen Makroflora Europas sind bisher etwa 76 Arten von Fagaceen festgestellt, die zu 16 Gattungen gehören (alphabetisch angeordnet): *Castanea*, *Castaneophyllum*, *Castanopsis*, *Castanoxylon*, *Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Fagopsis*, *Fagus*, *Lithocarpoxylon*, *Lithocarpus*, *Pasaniopsis*, *Quercinium*, *Quercus*, *Trigonobalanopsis*, *Trigonobalanus* und *Ushia*. Unter ihnen sind 10 Gattungen zur Kategorie der ausgestorbenen oder Formgattungen zu zählen: *Castaneophyllum*, *Castanoxylon*, *Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Fagopsis*, *Lithocarpoxylon*, *Pasaniopsis*, *Quercinium*, *Trigonobalanopsis* und *Ushia*, während die übrigen 6 Gattungen in der gegenwärtigen Flora der Erde vertreten sind.

Im Vergleich mit der heutigen Flora Europas sind die paläogenen Floren viel reicher an Fagaceen gewesen. Sie sind gegenwärtig nur mit 3 Gattungen (*Castanea*, *Fagus* und *Quercus*) und insgesamt mit 31 Arten vertreten (nach Flora Europaea I, 1964). Die reichste Gattung ist *Quercus* mit 27 Arten (Schwarz 1993).

Die paläogenen Arten stellen folgendes Spektrum auf: Unterfamilien Fagoideae (mit 3

Gattungen und 10 Arten), Trigonobalanoideae (2:5), Castaneoideae (9:31) und Quercoideae (2:30). Mit der grössten Vielfalt untergliedert sich die Gattung *Quercus* in 28 Arten und *Dryophyllum* in 8 Arten.

Besonders markant ist die Tatsache, dass unter den Vertretern von *Quercus* in einem sehr frühzeitigem Alter (Oberpaläozän – Mittel-eozän) gewisse Arten erscheinen, die bestimmte Affinität zu den Arten aus folgenden Sektionen der Gattung zeigen: *Ponticae* Stef., *Glauca* Menitsky, *Gilva* Menitsky und *Phellos* Loud. Charakteristisch ist noch, dass in der Entwicklungsgeschichte der Quercoideae eine zweite Besonderheit festgestellt wird, nämlich die Anwesenheit von drei Sektionen, die in der gegenwärtigen Flora Europas völlig fehlen: *Rubrae* Loud., *Albae* Loud. und *Semiserrata* Menitsky.

Es sei noch betont, dass die sogenannten roburoiden- und cerroiden-Eichen aus den Sektionen *Quercus* und *Cerris* Dumort. in den paläogenen Floren Europas nicht vertreten sind. Dieselben Sippen sind aber in der gegenwärtigen Flora Europas weit verbreitet und sie spielen in bestimmten Regionen und auf vertikalen Stufen dominierende Rollen, so z.B. *Q. robur* L., *Q. cerris* L., *Q. pedunculiflora* K. Koch, *Q. frainetto* Ten., *Q. trojana* Webb, *Q. hartwissiana* Stev., *Q. pubescens* Liebl., *Q. polycarpa* Schur, *Q. virginiana* Ten. Die paläobotanischen Angaben weisen aus, dass alle diese *Quercus*-Arten ein Ergebnis der neogenen und postpliozänen Evolution der Gattung *Quercus* sind (Palamarev 1989, 1991).

Aus systematischer Sicht stellt die Gattung *Ushia* eine Besonderheit dar. Ihre Stellung im Fagaceae-System ist widersprüchsvoll. Manche Forscher sind der Meinung, dass die Gattung ein *Quercus*-Taxon ist und wollen es deshalb in die Quercoideae einschliessen (Baikovskaja 1984). Kolakovskij (1965) und Iljinskaja (1980, 1982) vertreten die Selbstständigkeit der Gattung, aber lassen ihre systematische Position unklar. Krassilov et al. (1996) haben auf Beziehungen zwischen *Ushia* und *Nothofagus* hingewiesen. Diese Relation ist besonders gut nachweisbar, wenn wir zum Vergleich die Arten aus der Untergattung *Menziesispora* Hill und Read in Betracht ziehen. Auf diesen Gründen nehmen wir an, dass die Gattung *Ushia* am wahrscheinlichsten ein ausgestorbenes Taxon der Fagoideae gewesen ist. Gleichzeitig ist diese Gattung ein wichtiges phylogenetisches

Bindeglied innerhalb der Fagales (Fagaceae, Betulaceae und Ticodendraceae).

Die Anwesenheit der Gattung *Lithocarpus* (incl. *Pasaniopsis* und *Lithocarpoxylon*) ist in den paläogenen Floren Europas von besonderer Bedeutung, weil die Gattung in der rezenten Waldflora als eine alttümliche Einheit gilt (Camus 1948–1954, Soepadmo 1972, Menitsky 1984). Die bisherigen Angaben, trotz ihrer begrenzten Zuverlässigkeit, zeugen für eine langfristige Entwicklungsgeschichte vom Oberpaläozän bis zum Oberoligozän (*Pasaniopsis vittatum* – *Lithocarpus saxonius*). In diesem Zeitraum entwickeln sich die Lithocarpeen in verschiedenen Richtungen, die später Grundlagen zu den Sektionen *Eupasania* Camus, *Cerropasania* Camus und *Convexocatrica* Camus gebildet haben.

Mit *Lithocarpus palaeorhodopensis* ist die Gattung *Lithocarpus* seit dem Unteroligozän Europas sicher nachgewiesen. Die vermutliche Beziehung des fossilen Taxons zu den Sektionen *Eupasania* Camus und *Trachybalanus* Camus unterstützen die Auffassung Camus (1948), dass die beiden Sektionen als die alttümlichsten Sippen der Gattung betrachtet werden können. Der diskutierte Befund weist noch auf die Bedeutung des Rhodopen-Massivs als ein Formbildungszentrum in der Tertiärfloren Sudosteupras hin.

Von besonderer Bedeutung ist die Teilnahme der *Dryophyllum*- und *Eotrigonobalanus*-Arten (insgesamt 11 Arten) am paläofloristischen Spektrum Europas. Sie stellen eine gemeinsame oder zwei parallele Evolutionslinien dar, die eine grosse phylogenetische und paläökologische (incl. paläosoziologische) Rolle gespielt haben. Ihre Verbreitung umfasst fast das ganze Territorium des Kontinentes und zeigt verschiedenartige Prozesse bei den Populationen, z. B. Disjunktion, Vikarianz, Endemismus.

Eine besondere Stelle markiert die neue Art *Trigonobalanopsis europaea*. Sie ist eine „Zweigbahn“ der Evolutionslinie von *T. rhamnoides*, die offensichtlich in den peripheren Populationen (Danziger Bucht) von *T. rhamnoides* an der Grenze Oberoligozän/Untermiozän entstanden ist.

Es sei betont, dass drei der *Fagus*-Arten (*F. deucalionis*, *F. pristina* und *F. silesiaca*) Merkmale besitzen, die vorwiegend zu der rezenten nordamerikanischen Art *F. grandifolia* tangieren. Diese Tatsache bringt den Gedanken für eine gemeinsame ancestrale Form auf.

HOMOGENITÄT UND POLYMORPHISMUS IN DEN FOSSILEN FAGACEEN

Die paläogene Entwicklung der Fagaceen in Europa zeigt keine einheitliche Tendenz. In manchen Gattungen kann man Stabilität in den morphologischen Strukturen beobachten, in anderen dagegen Unstabilität und starke Variabilität.

Als stabile Gattungen kann man *Fagus*, *Fagopsis*, *Castanea*, *Trigonobalanopsis*, *Ushia*, *Trigonobalanus* und *Lithocarpoxylon* bestimmen. Ihre intraspezifische Variabilität ist stark begrenzt und die einzelnen Arten sind relativ gut differenzierbar.

Zu der Gruppe der instabilen Gattungen gehören vor allem *Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Castaneophyllum*, *Quercus* und *Pasaniopsis*. Sie zeichnen sich durch eine Reihe von kleinen Arten aus, die ihrerseits wieder starken Polymorphismus zeigen. Auf diesem Grund haben wir 8 Artengruppen getrennt, welche mehrere Kleinarten einschliessen: *Ushia kamischinensis*-Gruppe (mit 2 Arten), *Dryophyllum dewalquei* (7), *Eotrigonobalanus furcinervis* (2), *Pasaniopsis trivialis* (4), *Quercus angustiloba* (5), *Q. lyellii* (4), *Q. nerifolia* (2) und *Q. palaeodrys* (2). Bisher sind bei *Eotrigonobalanus furcinervis* 4–5 intraspezifischen Taxa abgeteilt worden. Nach Kvaček und Walther (1989a) ist folgende Formenreihe nachweisbar: *furcinervis*, *haselbachensis* und *lyellii*. Knobloch et al (1996) unterscheiden 3 Subspecies: *furcinervis*, *haselbachensis* und *flagellinervis*. Nach unserer Ansicht gibt es keinen genügenden Anlass, *Quercus lyellii* Heer und *Phyllites flagellinervis* Rossmässler im Formenkreis von *Eotrigonobalanus furcinervis* einzuschliessen. Der Typus von *Q. lyellii* aus Bovey Tracey (Heer 1862, Taf. 63, Fig. 7a) hat keine für *Eotrigonobalanus furcinervis* charakteristischen Merkmale. Das gleiche gilt auch für das zweite Taxon. Mit relativ hohem Variabilitätsgrad untergliedert sich auch *Quercus nerifolia*, besonders in seinem mitteleuropäischen Bereich des Areals. Die Beispiele von *Eotrigonobalanus furcinervis* und *Quercus nerifolia* sind ein Beweis dafür, dass die Arten im Optimalbereich ihres Areals genetisch und ökologisch variabel und deshalb weit verbreitet sind.

Ein interessantes Phänomen zeigt die *Quercus angustiloba*-Gruppe. Ihre Beziehungen weisen auf einen Zusammenhang mit den gegenwärtigen Sektionen *Rubrae* Loud. und *Albae* Loud.

der Untergattung *Erythrobalanus* Schwarz hin. Bemerkenswert ist, dass gegenwärtig die genannten Sektionen nur ein nordamerikanisches Areal besitzen. Das europäische Areal dieser Arten ist aber ein sicherer Beweis für das Vorhandensein eines Entwicklungszentrums der erwähnten Sektionen auf dem Tertiär-Territorium Europas.

In Hinsicht auf die Blatt-Morphologie und Anatomie kann man bei den paläogenen Fagaceen-Arten folgende wesentlichen Besonderheiten feststellen:

a) Die Blattlamina ist von verschiedenartiger Gestalt. Die meisten Sippen besitzen eine einfache ungeteilte Spreite. Bei der *Quercus angustiloba*-Gruppe ist aber das Blatt lobat und die Anzahl der Loben reicht von 2 bis 5. Die übrigen Arten kennzeichnen sich durch ganzrandige, gezähnte oder gesägte Blatt-Ränder. In den meisten Fällen ist das Blatt einfach gezähnt (*Castanea*, *Castaneophyllum*, *Castanopsis*, *Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Quercus* p.p.). Lediglich bei *Ushia*- und teilweise bei bestimmten *Quercus*-Arten ist der Blattrand doppelt gezähnt.

Ganzrandig sind die *Lithocarpus*-, *Pasaniopsis*-, *Trigonobalanopsis*-Arten und die Artengruppen von *Quercus lyellii* und *Q. nerifolia*. Charakteristisch ist für einige Arten dieser Gruppe die lang ausgezogene Vorspitze (Träufelspitze), wie es z.B. bei manchen *Lithocarpus*-, *Pasaniopsis*- und *Trigonobalanopsis*-Arten der Fall ist.

b) Die Blattnervatur schliesst folgende Typen ein: craspedodrom, camptodrom, brochiodrom und semicraspedodrom. Bei den gezähnten Blättern am häufigsten ist ein craspedodrom-semicraspedodromer Typ (*Castanea*, *Castaneophyllum*, *Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Fagus*, *Castanopsis*, *Ushia* und *Quercus* p.p.). Ein camptodromer Typ ist für *Lithocarpus*- und *Pasaniopsis*-Arten charakteristisch. Brochidrome Nervatur kennzeichnet *Trigonobalanopsis*-Arten.

In bezug auf das Vorhandensein der Zwischenskundärnerven teilen sich die Fagaceen in zwei Gruppen: mit Zwischennerven (*Eotrigonobalanus*, *Castaneophyllum*, *Quercus nerifolia*-Gruppe); ohne oder sehr selten mit Zwischennerven (*Fagus*, *Fagopsis*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Ushia*, *Pasaniopsis* und *Quercus* p.p.).

c) Die Epidermis-Struktur ist ziemlich heterogen in Hinsicht auf Form und Größe der

Zellen, Trichomen und des Charakters der Antiklinen. Die meisten Arten besitzen Stomata von cyclocytischem Typ (*Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Lithocarpus*, *Trigonobalanopsis*, *Quercus* p.p.). Für den kleineren Teil ist anomocytischer oder unvollständig cyclocytischer Stomata-Typ charakteristisch (*Dryophyllum* p.p., *Fagus*). Bei mehreren Arten entwickelt sich ein Kutinwall um die Schliesszellen, der besonders bei *Dryophyllum*-, *Eotrigonobalanus*- und *Trigonobalanopsis*-Arten häufig vorkommt.

Die Trichome sind die heterogenste Komponente der Blatt-Epidermis. Bisher sind 5–6 Typen festgestellt (Kvaček & Walther 1987, 1988, 1989a, b, 1991; Krassilov et al. 1996):

Drüsenhaare (*Fagus*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Trigonobalanopsis*, *Eotrigonobalanus*, *Dryophyllum*)

Büschelhaare (*Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Eotrigonobalanus*, *Dryophyllum*)

Unicellulare conicale Haare (*Ushia*)

Unicellulare capitate Haare (*Ushia*)

Stellate Haare (*Castanea*, *Quercus*)

Borstenförmige Haare (*Castanopsis*, *Trigonobalanopsis*)

Bei den gegenwärtigen Fagaceae-Arten wurden insgesamt etwa 19 Typen von Trichomen festgestellt (Hardin 1979, Jones 1986). Diese detaillierte Klassifikation erlaubt in bestimmten Fällen, die Trichome als taxonomisches Mittel auszunutzen (Olsson 1975, Safou & Saint-Martin 1989, Usunova & Palamarev 1992, Usunova et al. 1997).

Die fossilen Epidermis-Strukturen decken eine geringere Vielfalt auf, die nur in Verbindung mit den übrigen morphologischen und anatomischen Merkmalen zu taxonomischen Zwecken dienen können. In diesem Zusammenhang ist die Gattung *Ushia* ein gutes Beispiel: Blatt-Morphologie und Epidermis-Struktur (Stomata und Trichome) weisen auf eine starke Affinität zur Gattung *Nothofagus* hin (Krassilov et al. 1996).

d) Ein wichtiges Element in der Entwicklungsgeschichte der Fagaceae sind die Kupulen und Früchte (Nüsschen) (Forman 1966, Mai 1970, Burger 1975, Kaul 1986). Bisher sind aus dem Paläogen Europas fossile Kupulen und Früchte bei *Fagus*, *Trigonobalanopsis* und teilweise bei *Eotrigonobalanus* festgestellt worden (Mai 1970, 1997, Kvaček & Walther 1988, 1991, Mai & Palamarev 1997). Unter den paläogenen *Fagus*-Arten sind Ku-

pulen für *F. deucalionis* und *F. saxonica* nachgewiesen. Sie zeigen eine stabile Struktur, die sehr nahe zu rezenten Strukturen steht. Diese Tatsache ist in Einklang mit der Stabilität der Blattmorphologie zu sehen.

Die *Eotrigonobalanus*-Arten charakterisieren sich durch kugelförmige Kupulen mit oberflächlicher lamellenartiger Struktur. Die Verteilung der Kupula ist wahrscheinlich verticillat. Nach diesen Merkmalen ist die Gattung ein Übergangstaxon zwischen *Trigonobalanus* und *Lithocarpus*. Besonders gut sind die Kupulen und Früchte der *Trigonobalanopsis*-Arten bekannt. Die Kupulen sind radiärsymmetrisch, meist zweifruchtig und mit 3–4 Klappen, die rugulos sind. Die Früchte sind dreikantig und teilweise flügelrandig. Die erwähnten Merkmale weisen auf eine Beziehung einerseits zu *Trigonobalanus*- und andererseits zu *Castanopsis*-Arten hin.

Hierdurch werden Entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge verdeutlicht. Es sei noch hervorgehoben, dass man einige Gattungen der Kategorie der heterogenen Sippen anschliessen könnte. Das sind *Trigonobalanus*, *Trigonobalanopsis*, *Eotrigonobalanus* und *Fagopsis*. Sie verbinden Merkmale, die nicht eindeutig zu einer einzigen Gattung hinweisen. Deshalb sind diese am wahrscheinlichsten genetisch heterogen. *Trigonobalanus* (incl. *Columbocalanus* und *Formanodendron*) ist zum Beispiel eine paraphyletische Gruppe, die einerseits zu *Fagus*, andererseits zu *Quercus* tangiert (Nixon 1989). *Trigonobalanopsis* hat auch eine Doppel-Relation: *Trigonobalanus* + *Castanopsis* (Kvaček & Walther 1988). Daselbe gilt auch für *Eotrigonobalanus* (*Trigonobalanus* + *Castanopsis* + *Lithocarpus* (Kvaček & Walther 1989a) und *Fagopsis* (*Fagus* + *Quercus*) (Manchester & Crane 1983). Offensichtlich können die meisten ausgestorbenen, altertümlichen Gattungen als paraphyletische Gruppen betrachtet werden.

EUROPÄISCHE FLORENKOMPLEXE UND AREAL-GESTALTUNG DER FAGACEEN-SIPPEN

Verteilung der Arten nach Florenkomplexen und Formbildungszentren

Die Verteilung der Arten ist nach dem Schema von Mai (1995) gegeben (Tab. 1). Die angeführten Angaben weisen auf eine unregel-

Tabelle 1. Verteilung der Arten nach Florenkomplexen (nach Mai 1995) in der Tertiärfloren Europas

Tabelle 1. Kontinuation

Taxa	Florenkomplexe																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32			
<i>Quercinium justianianii</i>																																			
<i>Q. mixtum</i>																																			
<i>Q. pasanoides</i>							+																												
<i>Q. porosum</i>							+																												
<i>Q. praehelictoxyloides</i>																																			
<i>Q. praeviticulosem</i>																																			
<i>Q. rossicum</i>																																			
<i>Q. uniradiatum</i>																																	+		
<i>Quercus agriensis</i>																																			
<i>Q. angustiloba</i>			+	+																															
<i>Q. apocynophyllum</i>																																	+		
<i>Q. armata</i>																																	+		
<i>Q. cruciata</i>																																			
<i>Q. cuneifolia</i>																																	+		
<i>Q. excelsior</i>							+																												
<i>Q. haraldii</i>																																			
<i>Q. lonchitis</i>																																			
<i>Q. lyellii</i>																																	++		
<i>Q. mediterranea</i>																																	++		
<i>Q. meyeriana</i>																																			
<i>Q. mucronata</i>																																			
<i>Q. nerifolia</i>																																			
<i>Q. oligodonta</i>																																			
<i>Q. palaeodrys</i>																																			
<i>Q. parallelinervis</i>																																			
<i>Q. pilgera</i>																																			
<i>Q. rhenana</i>																																			
<i>Q. subglabra</i>																																			
<i>Q. subhercynica</i>																																			
<i>Trigonobalanopsis exacantha</i>																																			
<i>T. europaea</i>																																			
<i>T. rhamnoides</i>																																			
<i>Trigonobalanus minima</i>																																			
<i>T. succinea</i>																																			
<i>Ushia alnophylla</i>																																			
<i>U. diplodon</i>																																			
<i>U. kamischinensis</i>																																			
<i>U. olafsenii</i>								+	+																										

mässige Verteilung der Sippen in 32 Komplexen während des Zeitintervalls vom Unterpaläozän bis ins Oberoligozän hin. Pflanzengeographisch sind diese Komplexe Zeitzeugen in der Atlantisch-borealen Bioprovinz, der Transeuropäischen Paratethys Bioprovinz, untergliedert in Osteuropäische Paratethys-Region, Südosteuropäische Paratethys-Region, Kaukasien-Region und der Mediterranen Tethys-Bioprovinz (Fig. 1 und 2). Sehr arm an Fagaceen ist der Raum der europäischen Arktis (Groenland, Spitzbergen und Insel Mull), in

welchem Arten von *Fagopsis* und *Ushia* nachgewiesen sind (Koch 1963, Boulter & Kvaček 1989, Kvaček et al. 1994).

Die Komplexe von Valeč, Gírbou-Häring und Höhrhonen sind ebenfalls sehr arm an Fagaceen (nur mit einer Art). Das Gegenteil bilden drei sippereiche Florenkomplexe: Eger-Hausham, Kisell-Sotzka und Hordle-Zeitz. Alle drei sind mit mehreren Gattungen und Arten gesättigt. Die übrigen Komplexe enthalten eine relativ gleichmässige Artenzahl.

Das Mannigfaltigkeitszentrum ist eigen-

Tabelle 2. Stratigraphische Reichweite der paläogenen Arten in Europa

Tabelle 2. Kontinuation

Taxa	Paläozän			Eozän			Oligozän		
	P ₁	P ₂	P ₃	E ₁	E ₂	E ₃	O ₁	O ₂	O ₃
<i>Quercus cuneifolia</i>									
<i>Q. excelsior</i>								---	
<i>Q. haraldii</i>						---		---	
<i>Q. lonchitis</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Q. lyellii</i>					---	---	---	---	---
<i>Q. mediterranea</i>							---	---	---
<i>Q. meyeriana</i>							---	---	---
<i>Q. mucronata</i>							---	---	---
<i>Q. nerifolia</i>				---	---	---	---	---	---
<i>Q. oligodonta</i>								---	---
<i>Q. palaeodrys</i>				---	---	---	---	---	---
<i>Q. parallelinervis</i>									
<i>Q. pilgera</i>						---	---	---	
<i>Q. rhenana</i>								---	---
<i>Q. subglabra</i>					---	---	---	---	
<i>Q. subhercynica</i>					---				
<i>Trigonobalanopsis exacantha</i>								---	---
<i>T. europaea</i>								---	---
<i>T. rhamnoides</i>							---	---	---
<i>Trigonobalanus minima</i>								---	---
<i>T. succinea</i>							---	---	
<i>Ushia alnophylla</i>				---	---				
<i>U. diplodon</i>	---	---	---						
<i>U. kamischinensis</i>				---	---				
<i>U. olafsenii</i>	---	---	---	---	---				

tlich das paläogene Territorium West- und Mittel-Europas im Zeitabschnitt Obereozän – Mitteloligozän (Tab. 2).

Das breiteste geographische Areal besitzen folgende Arten: *Dryophyllum curticellense*, *Trigonobalanopsis rhamnoides*, *Eotrigonobalanus furcinervis*, *Quercus cruciata*, *Q. lyellii* und *Q. nerifolia*. Diese zeichnen sich durch ein fast kontinuierliches paneuropäisches Areal (excl. nördliche Teile) aus. Gleichzeitig sind sie auch mit einer ziemlich breiten stratigraphischen Reichweite sehr langlebig (Tab. 2). Eine grössere Gruppe ist dagegen mit zersplitterten oder disjunkten Arealen nachzuweisen. Gute Beispiele dafür sind *Trigonobalanopsis exacantha*, *Eotrigonobalanus andreaszkyi*, *Fagus saxonica*, *Lithocarpus saxonica*, *Quercus palaeodrys*, *Dryophyllum dewalquei*, *Quercus lonchitis* etc. Eine Anzahl von Arten ist charakterisiert mit Verbreitung in einer einzigen Lokalflora und konnte deshalb als Gruppe der Lokalendemiten betrachtet werden; so zum Beispiel *Ushia diplodon*, *U. kamischinensis*, *U.*

alnophylla, *Castanea inclusa*, *C. longistaminea*, *C. sezannensis*, *Dryophyllum palaeocastanea*, *Eotrigonobalanus sprengelii*, *Quercus oligodonta*, *Q. subhercynica*, *Lithocarpoxylon helladae*, *Quercinium pasanioides*, *Q. rossicum* etc.

Die Areal-Gestaltung der Gattungen ist eine besondere Erscheinung. Im Frühpaläozän hatte sich bei den Fagaceen eine Disjunktion mit 3 Teilarealen formiert. Es kam dadurch zu einer deutlichen Vikarianz von Arten. So entwickelte sich in der europäischen Arktis *Ushia olafsenii*. Das Alter ihres Areals ist Paläozän-Eozän. Südlicher (in der Gelinden Region) war *U. diplodon* entstanden, deren Areal oberpaläozän ist. Weit im Osten, auf dem Territorium des Süd-Ural (Unter Volga-Mugodzhar Region) befand sich das dritte Teilareal mit *U. kamischinensis* und *U. alnophylla*. Es hat wieder paläozän-eozänes Alter.

Nach den bisherigen Angaben kann man in der zeitlichen und räumlichen Entwicklung der Fagaceae 5 Formbildungszentren (Sippenneubildungszentren) differenzieren (Fig. 1 und 2):

a) Euroarktisches Zentrum (Paläozän-Eozän). In diesem Zentrum war die Entwicklung von *Fagopsis*- und *Ushia*-Arten verlaufen;

b) Gelinden-Provencalisch Zentrum (Paläozän-Oligozän). Hier haben altertümliche Arten der Gattungen *Ushia*, *Castanea*, *Castaneophyllum*, *Dryophyllum* und *Quercus* sich entwickelt;

Zentralparatethysches Zentrum (Eozän-Oligozän). Hier haben sich zahlreiche *Eotrigonobalanus*-, *Trigonobalanopsis*-, *Fagus*-, *Lithocarpus*-, *Quercus*-, *Dryophyllum*-, *Pasaniopsis*- und *Quercinium*-Arten entwickelt und verbreitet;

Paläoillyrisches Zentrum (Oligozän). Es hat sich durch die Entstehung der *Lithocarpus*- und *Lithocarpoxylon*-Arten charakterisiert;

Süduralisches Zentrum (Paläozän-Eozän). Es ist gekennzeichnet durch die Entstehung von *Ushia kamischinensis* und *U. alnophylla*.

Aus den drei ersten Zentren fand eine Radiation bestimmter Arten nach verschiedenen Regionen statt. Der intensivste Prozess hat während des Obereozäns stattgefunden. Die Intensität dieser Divergenz ist mutmasslich mit zwei Faktoren verbunden: a) An der Wende Eozän/Oligozän hat eine stärkere klimatische Fluktuation begonnen und das Klima hat Saison-Charakter angenommen (nach Schuler 1990: Monsun-Charakter) und b) Die Entwicklung der Fagaceae hat direkte Beziehung zur Evolution (Co-Evolution) der kleinen Säugetiere. Ihre intensive Entwicklung fand ebenfalls im Obereozän statt (Romer 1966).

Im Hinblick auf ihre stratigraphische Reichweite verteilen sich die paläogenen europäischen Fagaceen in zwei Gruppen (Tabelle 2): a) mit grosser Amplitude – *Dryophyllum curticellense*, *Eotrigonobalanus furcinervis*, *Fagus deucalionis*, *Pasaniopsis vittata*, *Trigonobalanopsis exacantha*, *Quercus angustiloba*-Gruppe, *Quercus lonchitis*, *Q. rhenana* und *Q. nerifolia* und b) mit schmaler Amplitude – *F. saxonica*, *F. antipofii*, *F. pristina*, *Fagopsis groenlandica*, *Ushia alnophylla*, *U. kamischinensis*, *U. olafsenii*, *Lithocarpus saxonica*, *L. palaeorhodopensis*, *Castaneophyllum saportanum*, *Castanea sezannensis*, *Dryophyllum altenburgense*, *D. knauense*, *Eotrigonobalanus sprengelii*, *Pasaniopsis debilinervis*, *P. decurrents*, *P. moluccoides*, *P. palaeotruncata*, *P. trivialis*, *Lithocarpinoxylon*-Arten, *Trigonobalanopsis europaea*, *T. exacantha*, *Trigonobalanus minima*,

T. succinea, *Quercus agriensis*, *Q. armata*, *Q. cuneifolia*, *Q. excelsior*, *Q. rhenana*, *Q. subhercynica*, *Q. haraldii* und *Quercinium*-Arten.

Zur ersten Gruppe gehören eine Reihe von Arten, die bis ins mittlere und obere Miozän, selten auch ins Pliozän zu verfolgen sind, z.B. *Fagus deucalionis*, *F. silesiaca*, *Trigonobalanopsis exacantha*, *T. rhamnoides*, *Quercus cruciata*, *Q. lonchitis*, *Q. mediterranea* und *Q. nerifolia*.

Die übrigen Arten haben diskontinuierliche stratigraphische Reichweite und wahrscheinlich haben sie Transit-Charakter im Gesamt-paläogen bis ins Neogen gehabt; z. B. *Castanopsis schmidtiana*, *Castanoxylon zonatum*, *Fagus pristina*, *Quercus apocynophyllum*, *Q. armata*, *Q. lyellii*, *Q. rhenana*.

In der Evolution der Familie kann man noch einen wichtigen Prozess beobachten: Vikarianz von Sippen auf dem Territorium der Paläoholarktis während des Paläogens. Ein gutes Beispiel sind in dieser Hinsicht: *Dryophyllum* (Eurasien) – *Berryophyllum* (Nordamerika); *Castaneophyllum saportanum* (Europa) – *C. tennesseense* (Nordamerika); *Fagopsis groenlandica* (Europa) – *F. longifolia* (Nordamerika); *Ushia diplodon* (Westeuropa) – *U. kamischinensis* (Osteuropa und Kasachstan); *Lithocarpus saxonica* (Europa) – *L. coastii* (Nordamerika); *Fagus pristina* (Wesreropa) – *F. antipofii* (Osteuropa-Ostasien); *Dryophyllum curticellense* (Europa) – *D. kryshtofovichii* (Kasachstan).

Solche Beispiele kann man auch bei *Quercus*-Arten verfolgen. Sie beweisen, dass im Paläogen der Paläoholarktis gewisse übereinstimmende Prozesse in der Entwicklung der Vegetation durchlaufen wurden, die zur Entstehung starker geographischer Vikarianzen geführt haben.

In der Entwicklungsgeschichte der Fagaceen ist noch eine Erscheinung wichtig zu erwähnen: Ein relativ hoher Endemismusgrad in bestimmten west- und mitteleuropäischen Lokalfloren, die eine Reihe von Lokalendemiten umfassen. Bedeutsame Arten sind in dieser Kategorie: *Dryophyllum altenburgense*, *D. intermedium*, *D. knauense*, *Eotrigonobalanus sprengelii*, *Trigonobalanopsis europaea*, *Castanea sezannensis*, *C. inclusa*, *C. longistaminea*, *Quercus subhercynica*, *Q. agriensis*, *Ushia diplodon*, *Pasaniopsis moluccoides*, *Lithocarpus saxonica*, *L. palaeorhodopensis*, *Quercinium rossicum*, *Q. uniradiatum* etc.

PALÄOZOONOLOGIE UND PALÄÖKOLOGIE DER PALÄOGENEN FAGACEEN

Hauptvegetationstypen mit Fagaceen

Bemerkenswert ist, dass die Vertreter der Fagaceen vorwiegend Konstituenten der zonalen Vegetation gewesen sind. Ihre Rolle in Zusammensetzung der azonalen oder extrazonalen Vegetation ist sehr gering. Die Fagaceae-Arten sind an zwei Geoflora-Typen beteiligt: Paläotropische (Poltawa-Typ) und Arkto-tertiäre (Turgai-Typ). Im Bereich des paläotropischen Geofloren-Gürtel sind subtropische immergrüne Lorbeer-Eichen – Wälder oder Lorbeer-Eichen-Koniferen-Wälder mit Teilnahme von *Dryophyllum*-, *Eotrigonobalanus*-, *Trigonobalanopsis*-, *Pasaniopsis*-, *Castaneo-phylum*-, *Castanopsis*- und *Quercus*-Arten ausgebildet. Das sind geschlossene oder lockere Wälder mit meist wechselfeuchten Vertretern oder gemischt mit einzelnen Trocken-elementen als Akzessorien, wie z.B. *Sterculia labrusca* Ung., wie es in den Floren von Schkopau (Friedrich 1883) und Staré Sedlo (Knobloch et al. 1996) der Fall ist. Die erwähnten Komponenten haben wahrscheinlich die Rolle der Co-Dominanten in verschiedenartigen Paläophytözönosen mit Lauraceen, Magnoliaceen, Mastixiaceen, Theaceen, Rutaceen, Symplocaceen, Icacinaceen, Myrtaceen, Apocynaceen, Arecaceen, Araliaceen, gemischt mit einigen Taxodiaceen (z.B. *Doliostrobus*-Arten) (Mai 1981, 1995). Diese Waldvegetation ist eigentlich die erste Entwicklungsphase der Fagaceen in Europa. Sie umfasst den Zeitabschnitt Oberpaläozän – Mitteleozän. Am besten ist sie in West- und Mitteleuropa (Gelinden Region) ausgeprägt. Charakteristisch ist die Dominanz von makrothermen Elementen, die nach Hochuli (1984) etwa 70% betragen haben. Die klimatischen Bedingungen (extratropisch) für eine solche Entwicklung bestimmt derselbe Autor folgendermassen:

Jahresmitteltemperatur 18–19°C

Temperatur des kältesten Monats 11–18°C

Temperatur des wärmsten Monats 20°C

Jahresniederschlagsmenge 2000–2500 mm.

Hier ist angebracht zu bemerken, dass Krutzsch et al. (1992: 241) eine besondere Auffassung zur paläogenen Klimatologie vertreten: "Mitteleuropa hat immer am Nordrand der Passat-Ostwindzone gegen die ganzjährig feuchte extratropische Westwindzone gelegen

und hat damit auch niemals tropisches oder subtropisches Klima besessen".

Das Verbreitungsgebiet der besprochenen Vegetation hat grosse Räume von West-, Mittel- und Südost-Europa während des Zeitabschnittes Oberpaläozän – Unteroligozän eingeschlossen. Sein Ausläufer nach Südosten liegt auf der Balkanhalbinsel als Rückzugsareal, besonders in den Regionen der Rhodopen und Kraischtiden (Palamarev & Petkova 1984, 1994, Černjavská et al. 1988).

Einen Unterschied zwischen der erwähnten west- und mitteleuropäischen Lorbeer-Eichen-Vegetation und dieser des südosteuropäischen und teilweise kaukasischen Raumes macht das Hervortreten von einigen hemixerophytischen Elementen, z.B. *Pistacia*-, *Ziziphus*-, *Eugenia*-, *Sterculia*-, *Caesalpinites*-, *Cassiophyllum*-, *Punica*- und *Quercus*-Arten aus (Mészáros und Petrescu 1967, Mihajlović 1985, Avakov 1989, Palamarev & Petkova 1994, Palamarev & Staneva 1995). In diesem Zusammenhang ist nochmals notwendig, die Auffassung von Krutzsch et al. (1992: 454) zu erwähnen und nämlich: "Niemals ist, wie auch heute, ein Zeittabschnitt völlig tropisch-feucht oder trocken gewesen. Immer hat feuchtes und trockenes Klima nebeneinander geherrscht. Alle zonalen Trockenengebiete sind in Ausbildung, Charakter und Ausdehnung auch zeitlich an die jeweiligen regionalen Besonderheiten gebunden".

Es ist interessant, die Feststellung von Cavagnetto und Anadon (1996) zu bemerken, dass während des Bartoniens im Ebro-Becken (Spanien) eine Sukzession mit der Teilnahme von Eichen aus dem *Quercus ilex/coccifera*-Typ stattgefunden hat.

Im Schoss der paläotropischen Gürtel-Geoflora traten auch einige azonale Paläophytözönosen mit Fagaceen hervor. Das sind vor allem Auenwälder, in denen die *Quercus nerifolia*-Gruppe, *Q. angustiloba*-Gruppe zusammen mit *Platanus*-, *Acer*-, *Nyssa*-, *Lindera*- und *Gleditsia*-Arten eine wichtige Rolle gespielt haben (Mai 1995).

Nach dem Unteroligozän wurde der Gürtel der paläotropischen Geoflora nach Süden stark eingeschränkt. Gleichzeitig hatte die Arkto-tertiäre Geoflora eine grössere Verbreitung bekommen. Bei dieser Wandlung erloschen viele der altertümlichen Fagaceen, wie *Dryophyllum*-, *Eotrigonobalanus*-, *Castaneo-phylum*-, *Pasaniopsis*-, *Ushia*- Arten, sowie *Quercus palaeodrys* und *Q. parallelinervis*.

Vom Obereozän bis zum Mitteloligozän erfolgte eine zweite Entwicklungsphase der Fagaceen, in welcher der Anteil der macrothermen Elemente bis zu 55–60% gesunken war. Zugleich hatte der Anteil der meso- und microthermen Elemente zugenommen. Im pflanzensoziologischen Aspekt ist wichtig zu erwähnen, dass die Pflanzengesellschaften von *Eotrigonobalanus furcinervis* eine Grundkomponente der Pflanzendecke in West-, Mittel-, Südost- und Ost-Europa während dieser Phase gewesen sind. Klimatisch (extratropisch) ist die Phase durch folgende Werte charakteristisch:

Jahresmitteltemperatur 13–18°C

Temperatur des kältesten Monats > 0°C

Temperatur des wärmesten Monats < 20°C

Jahresniederschlagsmenge 1000–2000 mm.

Bemerkenswert ist noch das Vorhandensein arider oder semiarider Zeitspannen (Hochuli 1984, Krutzsch 1995).

Am Ende des Oligozäns treten in den Paläophytozönosen Vertreter der Gattungen *Fagus*, *Castanopsis* und mehrere *Quercus*-Arten auf. Auf diese Weise sind die Fagaceen als Komponente der mesophytischen Waldzönosen (Mixed Mesophytic Forests) umgewandelt. In dieser Vegetation entwickelten sich weiter als akzessorische Arten *Eotrigonobalanus andreanszkyi*, *Trigonobalanopsis rhamnoides*, *T. europaea*, *T. exacantha*, *Lithocarpus saxonica*, *Quercus cruciata*, *Q. lyellii*, *Q. rhenana* etc. In diesen Wäldern haben die Vertreter der Magnoliaceae, Betulaceae, Ulmaceae, Aceraceae, Juglandaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae, Theaceae, Araliaceae eine wichtige Rolle gespielt.

Eine dritte Entwicklungsphase umfasste das Spätoligozän und den Übergang zum Untermerozän. Sie ist an eine grosse floristischen Wandlung gebunden. Die macrothermen Elemente sanken bis zu 30–35%, zugleich stiegen wesentlich, bis zu 70%, die meso- und microthermen Sippen. Klimatisch (temperiert) ist die Phase durch folgende Werte charakteristisch (nach Hochuli 1984 und Mai 1995):

Jahresmitteltemperatur 12–17°C

Temperatur des kältesten Monats > 0°C

Temperatur des wärmesten Monats 22–30°C

Jahresniederschlagsmenge 1200–2000 mm

Für die europäische Arktis-Region gelten natürlich die obengenannten Vegetationsverhältnisse nicht. Hier sind die Fagaceen (*Fa-*

gopsis und *Ushia*) Akzessorien in einer Vergesellschaftung mit Vertretern von Magnoliaceen, Betulaceen, Juglandaceen, Salicaceen, Hamamelidaceen, Cercidiphyllaceen, Platanaceen, Rhamnaceen und *Macclintockia* gemeinsam mit altertümlichen Koniferen und Farnen (Koch 1963, Boulter & Manum 1989, Boulter & Kvaček 1989, Kvaček et al. 1994). Nach der Klassifikation von Krutzsch et al. (1992) gehört dieser Vegetations-Typ zur sommergrünen Laubwaldzone VI oder Klima-Typ VI/VII.

Die mutmassliche Verbindung der alttertiären *Quercus*-Arten mit gegenwärtigen Vertretern der Sektionen *Glauca*, *Gilva* und *Ponticae* geben uns den Anlass zu folgende Schlussfolgerungen:

a) die erwähnten Sektionen haben nachweislich tiefe Wurzeln in der Entwicklungs geschichte der europäischen Flora. Deshalb ist die Feststellung von Menitsky (1984) logisch, dass nämlich diese Sektionen die altertümlichsten Vertreter der Untergattung *Quercus* enthalten müssen.

b) ökologische Charakteristik der Arten aus den obigen Sektionen und ihre Verbindung mit bestimmten fossilen *Quercus*-Arten ist ein Hinweis, dass während des Paläogens tatsächlich die Lorbeer-Eichen (s.l.) – Wälder mit einer geringen Zahl von sclerophyllen Elementen unter dem Einfluss eines Monsun-Klima eine wichtige Rolle gespielt haben (Menitsky 1984).

c) die Teilnahme der sclerophyllen Elemente mit Affinität zu rezenten Arten der Sektion *Cocciferae* (= Sekt. *Ilex*) in paläogenen Phytozönosen schliesst nicht die Möglichkeit ein, eine Entwicklung der sclerophyllen Eichen-Gesellschaften mit lokaler Bedeutung zu postulieren, die Menitsky (1984) Eichen-Macchien nennt.

Für die grossräumige Entwicklung der Fagaceen haben zweifellos die Orogenesen und die allmähliche Konsolidierung der Pyrenäen, Apenninen, Karpaten, Alpen, Dinariden, Helleniden, Pontiden, Tauriden und des Balkans eine grosse Rolle gespielt. Dieser Prozess hat Bedingungen zur Absonderung kleiner halb isolierter Populationen im Tethys- und Paratethys-Raum geschaffen. Ein Teil von diesen Populationen wurde durch reproduktive Isolation umgewandelt, gekennzeichnet durch starken adaptiven Polymorphismus oder durch Polyploidisierung (Grant 1981). Auf diese Weise sind die Artbildungszentren entstanden, die schon von uns erläutert wurden.

Zum Schluss sei bemerkt, dass die Vertreter der Fagaceae in den paläogenen Floren Europas an der Struktur folgender Makrovegetationsarten dominant beteiligt waren: Laurilignosa, Deciduolignosa und Durilignosa. Eine grosse pflanzensoziologische und ökologische Amplitude ist in ihrer biologischen Mannigfaltigkeit angelegt.

DANKSAGUNG

Für die finanzielle Unterstützung der Forschung ist E. Palamarev dem Vorstand der Alexander von Humboldt-Stiftung, Bonn, zu grossem Dank verpflichtet. Für die Möglichkeit, viele fossile Belege aus verschiedenen Lokalpaläofloren Europas zu studieren und wichtige Literatur-Hinweise zu benutzen, ist E. Palamarev den Fachkollegen Prof. Dr. V. Mosbrugger, Dr. A.R. Ashraf (Tübingen) und Dr. V. Wilde (Frankfurt am Main) auch zu grossem Dank verpflichtet.

Die Autoren danken Herrn Dr. L. Rüffle (Berlin) für seine Hilfe bei den anatomischen Präparationen und freundlicherweise überlassenen Epidermis-Präparaten mancher Typus-Exemplare.

Die Autoren danken Frau W. Harre (Berlin) für ihre sorgfältigen Aufnahmen der Fossilien.

LITERATUR

- ABICH H. 1859. Beiträge zur Paläontologie des asiatischen Russlands. – Mém. Acad. Sci., ser. 6, Sci. Math.-Phys., 9: 121–135.
- ANDREÁNSZKY G. 1962. Contribution a la connaissance de la flore de l'oligocene supérieur de la briqueterie Wind pres d'Eger (Hongrie). Acta Bot. Ac. Sci. Hung., 8(3–4): 219–239.
- ANDREÁNSZKY G. 1963. Beiträge zur Kenntnis der unteroligozänen Flora der Umgebung von Budapest. Acta Bot. Ac. Sci. Hung., 9(3–4): 228–257.
- ANDREÁNSZKY G. 1965. Plantes fossiles d'âge Rupelean des environs d'Eger (Hongrie septentrionale). Egri Muz. Évk., 3: 7–22.
- ANDREÁNSZKY G. 1966a. On the Upper Oligocene Flora at the Wind Brickyard, Eger. Studia Biol. Acad. Sci. Hung., 5: 7–151.
- ANDREÁNSZKY G. 1966b. On the Upper Oligocene Flora of Hungary. Verl. Akad. Kiado, Budapest.
- ANDREÁNSZKY G. 1967. Neue und interessante tertiäre Pflanzenarten aus Ungarn. V. Ann. Hist. Nat. Mus. National Hung., 59: 29–44.
- ANDREÁNSZKY G. & KOVÁCS E. 1964. Der Verwandtschaftskreis der Eichen in der unteroligozänen Flora von Kiseged bei Eger. – Egri Muz. Évk., 2: 7–42.
- ANIĆ D. 1938. Fossilna flora Kremana Kod Uzhica. ("Fossile Flora von Kremania bei Uzice"). Věstn. geol. Inst. Jug., 6(6): 155–201 (in Serbo-kroatisch).
- AXELROD D. 1966. The Eocene Copper Basin Flora of Northeastern Nevada. Univ. Calif. Press; Berkeley-Los Angeles.
- AXELROD D. 1995. The Miocene Purple Mountain Flora of Western Nevada. Univ. Calif. Press, Geol. Sci., 139: 1–62.
- AVAKOV G. S. 1989. Eocenovaja flora Achalziche ("Eozäne Flora von Achalziche"). Verl. Mezniereba, Tbilisi (in russ.).
- BAAS P. 1982. Comparative leaf anatomy of *Trigonobalanus* Forman (Fagaceae). Blumea, 28: 171–175.
- BAIKOVSKAJA T. 1984. Paleocenovaja flora Romanulskaja (Juzhn. Ural) ("Paläozäne Flora aus Romanulskaja (Süd-Ural)"). Verl. Nauka Leningrad (in russ.).
- BANDULSKA H. 1931. On the cuticles of some recent and fossil Myrtaceae. J. Linn. Soc., 48: 657–671.
- BARBU I.Z. 1936. Flora fossila de la Muereasca de Sus, județul Valcea. Mém. Acad. Rom., sect. St., 3, 11(9): 363–386.
- BATALLER J.R. & DEPAPE G. 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). Ann. Esc. Per. Agr. Espec., 9: 5–60.
- BOULTER M. & KVAČEK Z. 1989. The Paleocene Flora of the Isle Mull. Palaeontol. Ass., 42: 3–141.
- BOULTER M. & MANUM S. 1989. The Brito-Arctic Igneous Province Flora around the Paleocene-Eocene boundary. In: Eldholm O., Thiede J. & Taylor E. (eds.). Proceeding of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 104: 663–680.
- BRAUN A. 1836. In: Buckland, W. Geology and Mineralogy considered with reference to natural Theology, 1, London.
- BRETT D. W. 1960. Fossil oak wood from the British Eocene. Palaeontology, 3: 86–92.
- BRETT D. W. 1964. The inflorescence of *Fagus* and *Castanea* and the evolution of the cupules of the Fagaceae. New Phytologist, 63: 96–118.
- BURGER W.C. 1975. The species concept in *Quercus*. L. Taxon, 24(1): 45–50.
- BŮŽEK Č., HOLÝ F. & KVAČEK Z. 1976. Tertiary flora from Volcanogenic series at Markvarice and Veseličko near České Kamenice (České středohoří Mts.). Sb. Geol. Věd., Palaeontol., 18: 69–132.
- BŮŽEK Č., KVAČEK Z. & WALTHEW H. 1978. Tertiary floras from the surroundings of Kundratice in relation to the volcanic phases of the České Středohoří Mts. Věst. Ústř. Úst. Geol., 53: 347–356.
- BŮŽEK Č., HOLÝ F. & KVAČEK Z. 1996. Early Miocene Flora of the Cyprus shale (Western Bohemia). Acta Muz. Nat. Pragae, ser. B, Hist.-Nat., 52(1–4): 1–72.
- CAMUS A. 1936–1938. Les chênes: Monographie du genre *Quercus* L. I. Ed. Paul Lechevalier, Paris.
- CAMUS A. 1938–1939. Les chênes: Monographie du genre *Quercus* L. II. Ed. Paul Lechevalier; Paris.
- CAMUS A. 1948. Les chênes: Monographie du genre *Quercus* L. et *Lithocarpus* Bl. Atlas. Ed. Paul Lechevalier, Paris.
- CAMUS A. 1952–1954. Les chênes: Monographie du genre *Quercus* L. III Ed. Paul Lechevalier, Paris.

- CAVAGNETTO C. 1963. Observations sur la flore fossile du bassin de Bagnasco (Italie). Bull. Soc. géol. France, 5(5): 657–661.
- CAVAGNETTO C. & ANADON P. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the Eastern Ebro basin (Spain). – Rev. Palaeobot. Palynol., 92, 3–4: 281–305.
- ČERNJAVSKA S., PALAMAREV E. & PETKOVA A. 1988. Micro- and Macropalaeobotanical Characteristics of the Palaeogene sediments in Hvojna Basin (Central Rhodopes). Palaeontol., Stratigr., Lithol., 26: 26–36.
- CHANDLER M.E.J. 1957. The oligocene flora of the Bovey Tracey lake basin, Devonshire. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geol., 3(3): 73–123.
- CHIRI C. 1989. Oligocene macroflora from the Transylvanian and Petrosani-basin. Geol. Formations of Transylvania, Romania, 2: 577–589.
- CONWENTZ H. 1886. Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart. Danzig.
- CREPET W. & NIXON K. 1989. Earliest magafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. Amer. J. Bot., 76(6): 842–855.
- CRIÉ L. A. 1878. Récherches sur la végétation de l'Ouest de la France à l'époque tertiaire. Masson, Paris.
- CUTLER D.F. 1964. Anatomy of vegetative organs of *Trigonobalanus* Forman. Kew Bulletin, 17(3): 401–409.
- DOTZLER A. 1938. Zur Kenntnis der Oligozänflora des bayerischen Alpenvorlandes. Palaeontographica, B, 83: 1–66.
- ELIAS T.S. 1971. The genera of Fagaceae in the Southeastern United States. J. Arn. Arb., 52: 159–195.
- ENGELHARDT H. 1878. Über die fossilen Pflanzen des Süßwassersandsteins von Tschernowitz. Nova Acta Leopold., 39: 359–394.
- ENGELHARDT H. 1881. Über die fossilen Pflanzen des Süßwassersandsteins von Grassteth. Nova Acta Leopold., 43: 275–324.
- ENGELHARDT H. 1911. Über tertiäre Pflanzenreste von Flörsheim am Main. Abh. senckenberg naturforsch. Ges., 29: 309–406.
- ETTINGSHAUSEN C. 1853. Die tertiäre Flora von Häring in Tirol. Abh. Kais. Geol. Reichsanst., 2: 1–118.
- ETTINGSHAUSEN C. 1872. Die fossile Flora von Sagor in Krain. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 32: 159–202.
- ETTINGSHAUSEN C. 1896. Über die Nervatur der Blätter bei der Gattung *Quercus* mit besonderer Berücksichtigung ihrer vorweltlichen Arten. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 63: 117–180.
- FELIX J. 1894. Untersuchungen über fossile Hölzer. IV. Hölzer aus dem Kaukasus. Z. Deutsch. Geol. Ges., 46: 79–110.
- FISCHER E. 1950. Pflanzenabdrücke aus dem Alttertiär von Mosel bei Zwickau in Sachsen. Abh. Geol. Dienst., 221: 5–28.
- FORMAN L.L. 1962. A new genus in the Fagaceae. – Taxon, 11: 139–140.
- FORMAN L.L. 1964. *Trigonobalanus*, a new genus of Fagaceae with notes on the classification of the family. Kew Bulletin, 17(3): 381–396.
- FORMAN L.L. 1966a. On the evolution of cupules in the Fagaceae. Kew Bulletin, 18(3): 385–419.
- FORMAN L.L. 1966b. Generic delimitation in the Castaneoideae. Kew Bulletin, 18(3): 421–426.
- FRANKENHÄUSER H. & WILDE V. 1995. Stachelspitzige Blätter aus dem Mitteleozän von Eckfeld (Eifel). Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol., Dresden, 41: 97–115.
- FRIEDRICH P. 1883. Beiträge zur Kenntnis der Tertiärfloren der Provinz Sachsen. Abh. Geol. Spezialkarte Preussen, 4(3): 1–305.
- GAUDIN C. Th. & STROZZI C. 1859. Contribution à la flore fossile italienne. II. Mém. Val d'Arno. Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. Naturwiss., 17: 1–59.
- GEINITZ H.B. 1879. Über zwei neue Kreide-Pflanzen. N. Jb. Min. Geol., Palaeontol., 2: 113–115.
- GEYLER Th. & KINKELIN F. 1887. Oberpliozäncenflora aus den Baugruben des Klärbeckens bei Niederrad und der Schleuse bei Höchst a. M. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., 15: 1–47.
- GIVULESCU R. 1975. Die Monographie der aus Rumänien beschriebenen Holotypen fossiler Pflanzen. Mémoires Inst. Geol. Geophys., 22: 3–72.
- GIVULESCU R. 1987. Über die wahre Natur von *Laurus primigenia* Unger aus dem Chattien des Schiltales (Valea Jiului – Petroșani). Feddes Repert., 98(7–8): 403–409.
- GIVULESCU R. 1996. Late Oligocene Flora of the Petroșani Basin. Sci. book Press, Cluj-Napoca.
- GOEPPERT H.R. 1845. Über die fossile Flora des Gypsformation zu Dirschel in Oberschlesien, als dritter Beitrag zur Flora der Tertiärgebilde. Archiv Min. Geogn. und Hüttenkunde, 19: 369–378.
- GOEPPERT H.R. 1855. Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. Heynsche Buchhandl. (E. Remer), Görlitz.
- GOEPPERT H.R. 1864. Beiträge zur Bernstein-Flora. Z. Deutsch. Geol. Ges., 10: 189–195.
- GOEPPERT H.R. & BERENDT G. K. 1845. Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorzeit., Berlin.
- GOEPPERT H. R. & MENGE A. 1883. Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehung zur Flora der Tertiärformationen und Gegenwart., Danzig.
- GRANT V. 1981. Plant Speciation. Columbia Univ. Press, New York.
- GREGOR H.-J. 1997. Bemerkungen zur fossilen Eichenart *Quercus cruciata* A. Braun und ihrer Problematik in Molasse-Ablagerungen Süddeutschlands. Doc. Naturae, 110: 89–101.
- HABLY L. 1979. Some Data to the Oligocene Flora of

- the Kiscellian Tard Clay, Hungary. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 71: 33–53.
- HABLY L. 1982. Egerian macroflora from Verőcemáros (Hungary). Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 28(1–2): 91–111.
- HABLY L. 1985. Catalogue of the Hungarian Cenozoic leaf-flora. Studia Bot. Hung., 18: 5–58.
- HABLY L. 1986. The macroflora of the borehole Kis-cell-1 in Budapest. – Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 78(1–2): 31–40.
- HABLY L. 1988. Egerian fossil Flora from Kesztölc (NW Hungary). Studia Bot. Hung., 20: 33–61.
- HABLY L. 1989. The Oligocene flora of Nagysáp. Fragm. Min. Palaeontol., 14: 83–99.
- HABLY L. & SZAKALY M. 1989. The Catalogue of leaf-fossil types preserved in Hungary. – Studia Biol. Hung., 22: 7–136.
- HANTKE R. 1965. Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse der Schweiz und von Oehningen. Neujahrblatt Naturfor. Ges. Zürich, 167: 5–140.
- HARDIN J.W. 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of Eastern North American *Quercus*. Am. J. Bot., 66: 576–585.
- HEER O. 1856. Flora tertiaria Helvetiae. II. Verl. Wurster & Co., Winterthur.
- HEER O. 1862. On the fossil Flora of Bovey Tracey. Phil. Trans. Royal Soc., 152: 1039–1089.
- HEER O. 1868. Die in Nordgrönland auf der Melville-Insel, im Banksland, am Mackensie, im Island und in Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. Flora foss. Arktika, 1: 1–92.
- HEER O. 1869. Über die Braunkohlenpflanzen von Bornstedt. Abh. Nat. Ges. Halle, 11: 1–22.
- HEER O. 1870. Die miozäne Flora und Fauna Spitzbergens. Königl. sven. Vetens. Akad. Handl., 8(7): 1–98.
- HERNANDEZ-CAMACHO J., LOZANO-C G. & HENAO-S J.E. 1980. Hallazgo del genero *Trigonobalanus Forman* (Fagaceae) en El-Neotropico. II. Caldasia, 13(61): 9–43.
- HILL R. 1991. Tertiary *Nothofagus* (Fagaceae) macrofossils from Tasmania and Antarctica and their bearing on the evolution of the genus. Bot. J. Linn. Soc., 105: 73–112.
- HILL R. & READ J. 1991. A revised infrageneric classification of *Nothofagus* (Nothofagaceae). Bot. J. Linn. Soc., 105: 37–72.
- HOCHULI P. 1984. Correlation of Middle and Late Tertiary sporomorph assemblages. Paleobiol. Continentale, 14(2): 301–314.
- HOFMANN E. 1929. Fossile Hölzer aus dem Tertiär. – Ann. Sabar., 3: 65–88.
- HOLLICK A. 1909. A new genus of fossil Fagaceae from Colorado. Torreya, 9(1–3): 56–59.
- HUMMEL A. 1983. The Pliocene leaf Flora from Ruszów near Żary in Lower Silesia (SW Poland). Pr. Muz. Ziemi, 36: 9–99.
- HUTCHINSON I.A. 1967. The genera of flowering plants. 2. Clarendon Press, Oxford.
- ILJINSKAJA I. A. 1980. K systematike iskopaemykh Fagaceae ("Über die Systematik der fossilen Fagaceae"). In: Systematik und Evolution höherer Pflanzen. Verl. Nauka, 20–29; Leningrad (in russ.).
- ILJINSKAJA I. A. 1982. Fagales. Fagaceae. In: Takh-tajan A. (ed.). Magnoliophyta fossilia USSR, 2: 60–112; Leningrad (in russ.).
- JÄHNICHEN H. 1966. Morphologisch-anatomische Studien über strukturbietende, ganzrandige Eichenblätter des Subgenus *Euquercus*. Monatsber. deutsch. Akad. Wiss., 8(6–7): 477–512.
- JÄHNICHEN H. & RÜFFLE L. 1988. Die alttertiäre Blätterflora aus dem Dysodil von Sieblos an der Wasserkuppe, Rhön. Beitr. Naturkunde Ost-hessen, 24: 67–92.
- JANKO J. 1890. Abstammung der Platanen. Bot. Jb., Syst., 1: 412–458.
- JARMOLENKO A. V. 1941. Iskopaemye drevesiny majkopskoj svity jugo-vostochnogo Zakavkaz'ja ("Fossile Hölzer aus der Maikop-Formation im südöstlichen Kaukasus"). Trudi Bot. Inst. Akad. Nauk., ser. 1. Fl. Syst. höheren Pflanzen, 7: 18–20 (in russ.).
- JOHNSON T. 1935. *Quercus* L. in the Tertiary beds of Ireland and Scotland. Mem. Proc. Manchester Lit. Philos. Soc., 79: 83–98.
- JONES J.H. 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. Ann. Miss. Bot. Gard., 73: 228–275.
- JONES J.H. & DILCHER D. 1988. A study of the *Dryophyllum* leaf forms from the Palaeogene of Southeastern North America. Palaeontographica, B, 208(4–6): 53–80.
- KASSUMOVA G.M. 1966. Flora oligocenovych otlozhennyj severo-vostochnykh predgorij Malogo Kavkaza (Azerbaijdzhana) i ee stratigraficheskoe znamenie. ("Flora aus oligozänen Ablagerungen des nordöstlichen Vorgebirges vom Kleinkaukasus und ihre stratigraphische Bedeutung"). Verl. Akadem. Nauk. Aserbajdzhan, Baku (in russ.).
- KAUL R. 1986. Evolution and Reproductive Biology of inflorescence in *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Castanea* and *Quercus* (Fagaceae). Ann. Miss. Bot. Gard., 73: 284–296.
- KAUL R. 1989. Fruit structure and ecology in palaeotropical *Lithocarpus* Bl. In: Crane P. & Blackmore S. (eds.). Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelididae. 2. Higher Hamamelidae: 67–86; Clarendon Press; Oxford.
- KAUL R.B. & ABBE E.C. 1984. Inflorescence architecture and evolution in the Fagaceae. J. Arnold Arb., 65: 375–401.
- KIRCHHEIMER F. 1938. Beiträge zur näheren Kenntnis der Mastixioideen-Flora des deutschen Mittel- bis Oberoligozäns. Beih. bot. Centralblatt, B, 58: 303–375.
- KISSLING P. 1980. Clef de determination des chênes medioeuropéens (*Quercus* L.). Ber. schweiz. bot. Ges., 90: 1–28.
- KNOBLOCH E. 1963. Die alttertiäre Flora des Kamenitý bei Sokolov in West Böhmen. Sb. Nár. Muz. Praze, 19(5): 175–216.

- KNOBLOCH E. 1968. Bemerkungen zur Nomenklatur tertiärer Pflanzenreste. Sb. Nár. Muz. Praze, 24 B(3): 121–152.
- KNOBLOCH E. 1971. Die tertiäre Flora von Seussen und Pilgramsreuth (Nordbayern). Erlanger geol. Abh., 87: 1–26.
- KNOBLOCH E. 1994. Einige neue Erkenntnisse zur oligozänen Flora von Bechlejovice bei Dečin. Vest. Česk. Geol. Úst., 63(3): 63–68.
- KNOBLOCH E., KONZALOVÁ M. & KVAČEK Z. 1996. Die obereozäne Flora der Staré Sedlo-Schichtenfolge in Böhmen. Rozpr. Česk. Geol. Úst., 49: 11–252.
- KNOBLOCH E. & KVAČEK Z. 1976. Miozäne Blätterfuren vom Westrand der Böhmischen Masse. Rozpr. Ústr. Geol., 42: 1–131.
- KNOBLOCH E., KVAČEK Z., BŮŽEK C., MAI D.H. & BATTEEN D. 1993. Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene with particular reference to Central Europe. Rev. Palaeobot., Palynol., 78(1–2): 41–54.
- KNOBLOCH E. & VELITZELOS E. 1986. Die ober-miozäne Flora von Likudi bei Elassona (Thessalien, Griechenland). Doc. Naturae, 29: 5–20.
- KOCH E. 1963. Fossil plants from the Lower Palaeocene of the Agatdalen area, Northwest Greenland. Medd. Gronl., 172(5): 7–120.
- KOLAKOVSKY A. 1960. K istorij buka v Evrazii. ("Zur Geschichte der Gattung *Fagus* in Eurasien"). Trudi Mosk. Obschcht. Ispyt. Prirod., 3: 141–156 (in russ.).
- KOLAKOVSKY A. 1965. Ushia-novyj rod iz Kamschinskoy paleotsnovoy flory. ("Ushia – eine neue Gattung aus der paläozänen Flora von Kamtschin"). Paleontol. Žh., 3: 126–128 (in russ.).
- KOLAKOVSKY A. 1967. Fratria duba srednizemnomorskogo – *Quercus mediterranea* Unger. ("Fratria mediterranern Art *Quercus mediterranea* Unger"). Bot. Žh., 52(4): 531–536 (in russ.).
- KOLAKOVSKY A. 1972. Obzor iskopaemykh dubov SSSR. ("Übersicht der fossilen Eichen in der UdSSR"). Trudi Bot. Sada. Sukhumi, 18: 107–127 (in russ.).
- KOVAR-EDER J. 1982. Eine Blätter-Flora des Egerien (Oberoligozän) aus marinen Sedimenten der Zentralen Paratethys im Linzer Raum (Österreich). Beiträge zur Paläontol. Österr., 9: 1–203.
- KOVAR-EDER J. & BERGER J.-P. 1987. Die oberoligozäne Flora von Unter-Rudling bei Eferding in Österreich. Ann. Naturhist. Mus., 89: 57–93.
- KRASSILOV V., MAKULBEKOV N. & MASLOVA N. 1996. *Ushia* a palaeocene angiosperm of *Nothofagus* affinities from the Lower Volga and Western Kazakhstan. Palaeontographica, B, 239(4–6): 137–145.
- KRASSNOV A.N. 1911. Nachatki tretichnoj flory juga Rossii ("Tertiäre Floren aus dem Süden Russlands"). Trudi Obschcht. Prirod Charkov. Univ., 44: 196–199 (in russ.).
- KRÄUSEL R. 1920. Nachträge zur Tertiärfloren Schlesiens. Jb. preuss. geol. Landesanst., 39: 329–417.
- KRÄUSEL R. & WEYLAND H. 1950. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter. I. Palaeontographica, B, 91: 7–92.
- KRÄUSEL R. & WEYLAND H. 1954. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter. II. Palaeontographica, B, 96: 106–163.
- KRUTZSCH W., BLUMENSTENGEL H., KIESEL Y. & RÜFFLE L. 1992. Paläobotanische Klimagliederung des Alttertiärs (Mitteleozän bis Oberoligozän) in Mitteldeutschland und das Problem der Verknüpfung mariner und kontinentaler Gliederung. N. Jb. Paläontol. Abh., 186(1–2): 137–253.
- KRUTZSCH W. 1995. Verbreitung der Trockenzonen im Kainophyticum. Berliner geowiss. Abh., E 16: 439–456.
- KUBITZKI K. 1993. Fagaceae. In: Kubitzki K., Rohwer J.G. & Bittrich V. (eds.). The families and genera of Vascular plants: 301–309. Springer Verl., Berlin.
- KUPRIANOVA L.A. 1965. Palinologia serezhkocvetnykh. ("Palynologie der Amentiferae"). Izd. Nauka, Moskau-Leningrad. (in russ.).
- KVAČEK Z. & HABLY L. 1991. Notes on the Egerian stratotype flora at Eger (Wind brickyard), Hungary, Upper Oligocene. Ann. Hist.-Nat. Mus. National Hung., 83: 49–82.
- KVAČEK Z., MANUM S. & BOULTER M. 1994. Angiosperms from the Palaeogene of Spitsbergen. Palaeontographica, B, 232(1–6): 103–128.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1981. Studien über *Quercus cruciata* A. Braun und analoge Blattformen aus dem Tertiär Europas. Acta Palaeobotanica, 2: 77–100.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1987. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. I. *Lithocarpus* Bl. Feddes Repert., 98(11–12): 637–652.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1988. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. II. *Castanopsis* (D. Don) Spach, *Trigonobalanus* Forman, *Trigonobalanopsis* Kvaček & Walther. Feddes Repert., 99(11–12): 395–418.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1989a. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. III. *Dryophyllum* Debey ex Saporta und *Eotrigonobalanus* Walther & Kvaček. Feddes Repert., 100(11–12): 575–601.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1989b. Palaeobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary. Pl. Syst. Evol., 162: 213–229.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1991. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. IV. *Fagus* L. Feddes Repert., 102(7–8): 471–534.
- KVAČEK Z. & WALther H. 1993. History of *Fagus* in Central Europe – an attempt of new interpretation of *Fagus* evolution. Palaeontol. Develop. in Europe; Wien.

- KVÁČEK Z., WALTHER H. & BŮŽEK Č. 1989. Palaeogene floras of West Bohemia and the Weissenster Basin and their correlation. Časop. Mineral. Geol. Ročn., 34(4): 385–401.
- LAURENT P. 1912. Flore fossile des schiste de Ménat. Ann. Mus. Hist.-nat. de Marseille, 14: 3–246.
- LAURENT P. & MARTY P. 1939. Flore fossile du Puy de Mur (Puy-de-Dôme) et liste des espèces végétales fossiles de Ménat. Ann. Fac. Sci. Marseille, 12(2): 3–34.
- LOZANO-C.G.J., HERNANDEZ-COMACHO J. & HENAO-S. J. 1979. Hallazgo del género *Trigonobalanus* Forman en el Neotrópico. I. Caldasia, 12(60): 517–537.
- LUDWIG R. 1858. Fossile Pflanzen aus der mittleren Etage der Wetterau-Rheinischen Tertiärformation. Palaeontographica, 6: 132–151.
- MAI D.H. 1970. Die tertiären Arten von *Trigonobalanus* Forman (Fagaceae) in Europa. Jb. Geol. Berlin, 3: 381–409.
- MAI D.H. 1981. Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. Flora, 171: 525–582.
- MAI D.H. 1989a. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. Pl. Syst. Evol., 162: 79–91.
- MAI D.H. 1989b. Fossile Funde von *Castanopsis* (D. Don) Spach und ihre Bedeutung für die europäischen Lorbeerwälder. Flora, 182: 269–286.
- MAI D.H. 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Verl. G. Fischer, Jena, Stuttgart, New York.
- MAI D.H. 1997. Die oberoligozänen Floren am Nordrand der Sächsischen Lausitz. Palaeontographica, B, 244(1–6): 1–124.
- MAI D.-H. & PALAMAREV E. 1997. Neue paläofloristische Funde aus kontinentalen und brackischen Tertiärformationen in Bulgarien. Feddes Repert., 108(7–8): 481–506.
- MAI D.-H. & WALTHER H. 1978. Die Floren der Haselbacher Serie im Weissenster-Becken. Abh. Staatl. Mus. Min. Geol. Dresden, 28: 1–200.
- MAI D.-H. & WALTHER H. 1983. Die fossilen Floren des Weissenster-Beckens und seiner Randgebiete. Hall. Jb. Geowiss., 8: 59–74.
- MAI D.-H. & WALTHER H. 1985. Die obereozänen Floren des Weissenster-Beckens und seiner Randgebiete. Abh. Staatl. Mus. Min. Geol. Dresden, 33: 5–176.
- MAI D.-H. & WALTHER H. 1991. Die oligozänen und untermiocänen Floren NW-Sachsens und des Bitterfelder Raumes. Abh. Staatl. Mus. Min. Geol. Dresden, 38: 3–201.
- MAKULBEKOV N.M. 1977. Paleogenovye flory Zapadnogo Kazakhstana i Nizhnego Povolzh'ja. (Paleogene Floras of the Western Kazakhstan and the Lower Reaches of the Volga River). Izd. Nauka; Alma-Ata (in russ.).
- MAKULBEKOV N.M. 1982. *Ushia* Kolak. ("Genus *Ushia*"). – In: Takhtajan A. (ed.). Magnoliophyta fossilia USSR, 2: 117–119. Izd. Nauka; Leningrad (in russ.).
- MAKULBEKOV N.M. 1992. Die paläogene Flora und klimatische Veränderungen in Kasachstan und der Mongolei. Palaeoveget. Developm. in Europa; Wien.
- MANCHESTER S. & CRANE P. 1983. Attached leaves inflorescences and fruit of *Fagopsis* an extinct genus of Fagaceous affinity from the Oligocene Florissant flora, Colorado. Am. J. Bot., 70(8): 1147–1164.
- MANOS P.S. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences: taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. Am. J. Bot., 84: 1137–1155.
- MARTY P. 1907. Étude sur les végétaux fossiles du Trieu de Leval (Hainaut). Mém. Mus. Hist.-Nat. Belgique, 5: 1–52.
- MELCHIOR H. 1964. Reihe Fagales. In: Engler's Sylabus der Pflanzenfamilien, 2: 44–51.
- MELVILLE R. 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and origin of the Fagaceae. Bot. J. Linn. Soc., 85: 75–88.
- MENITSKY, J.L. 1984. Duby Azii. ("Die Eichen Asiens"). Izd. Nauka, Leningrad (in russ.).
- MENNEGA A.M. 1980. Wood structure of *Trigonobalanus excelsa* Lozano-C. & al. (Fagaceae). Caldasia, 13(61): 97–101.
- MENZEL P. 1897. Die Flora des tertiären Polierschiefers von Sullsdorf im böhmischen Mittelgebirge. Sitz. Ber. naturwiss. Ges. Isis, Bautzen, 20–73.
- MENZEL P. 1921. Über hessische fossile Pflanzenreste. Jb. preuss. geol. Landesanst., 41: 340–391.
- MERCKLIN C.E. 1855. Palaeodendrologicon Rossicum. St. Petersburg.
- MÉSZÁROS N. & PETRESCU J. 1967. Pflanzenreste von der Basis unteroligozäner Sandsteinschichten von Mera (Rumänien). Geologie, 16(4): 457–469.
- MIHAJLOVIĆ D. 1985. Palaeogene fossil floras of Serbia. Ann. Geol. Penin. Balk., 49: 299–434.
- MIHAJLOVIĆ D. & JUNGWIRTH E. 1988. Oligocene aged flora from Novi Dol (Slovenien). Rev. Paleoobiol., 7(2): 435–447.
- MILOVANOVIĆ L. 1970. A new concept of the age of the Strezovac basin tertiary sediments based on palaeoflora. Inst. Geol. Geophys. Res., ser. A, 27: 165–180.
- NAVALE G.K. 1964. *Castanoxylon* gen. nov. from Tertiary beds of the Cuddalore Series near Pondicherry, India. Palaeobotanist, 11: 131–137.
- NIXON K. 1989. Phylogenetic analyses of Fagales: evidence for recognition of the family Nothofagaceae. – Amer. J. Bot., 76, 8: 935–952.
- NIXON K. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* L. and typification of sectional names. Ann. Sci. Forest., 50: 25–34.
- NIXON K. & CREPET W. 1989. *Trigonobalanus* (Fagaceae): taxonomic status and phylogenetic relationships. Amer. J. Bot., 76(6): 828–841.
- OLSSON V. 1975. The structure of stellate trichome and their taxonomic implication in some *Quercus* species (Fagaceae). Bot. Notiser, 128: 412–424.

- OSCHKINIS V. & GREGOR H.-J. 1992. Paläontologische Funde aus der eozänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach in Niederhessen. Doc. Naturae, 72: 1–31.
- PALAMAREV E. 1961. Materiali po prouchvane na tertiernata flora ot Samokovsko ("Materialien zur Untersuchung der tertiären Flora im Gebiet von Samokov"). Izv. Bot. Inst., 8: 175–208; Sofia (in bulg.).
- PALAMAREV E. 1962. V'rhu *Castanopsis furcinervis* Kr. et Wld. V paleogena na B'lgaria. ("Über *Castanopsis furcinervis* (Rossm.) Kräusel & Weyland im Paläogen Bulgariens"). Izv. Bot. Inst. Sofia, 9: 161–176; (in bulg.).
- PALAMAREV E. 1964. Novi danni za opoznavane na fosilnata flora na Pirinskija V'glenosen tercier. ("Neue Angaben über die fossile Flora des Piriner-kohleführenden Tertiärs"). Izv. Bot. Inst. Sofia, 13: 129–148 (in bulg.).
- PALAMAREV E. 1967. On the Character and geological age of the fossil flora in the Brezani-Kettle. Izv. Bot. Inst. Sofia, 17: 91–133 (in bulg.).
- PALAMAREV E. 1989. Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. Pl. Syst. Evol., 162: 93–107.
- PALAMAREV E. 1991. Zusammensetzung, Struktur und Haupttappen in der Evolution der miozänen Floren in Bulgarien. Acad. Press, Sofia (in bulg.).
- PALAMAREV E. & PETKOVA A. 1966. Fosilni flori ot njakolko paleogenski nakhodishcha v juzhna B'lgarija. ("Fossile Floren aus einigen paläogenen Fundstellen in Bulgarien"). Izv. Bot. Inst. Sofia, 16: 49–78 (in bulg.).
- PALAMAREV E. & PETKOVA A. 1975. Novi danni za paleogenskata flora na B'lgarija. ("Neue Daten über die paläogene Flora Bulgariens"). In Honour Acad. D. Jordanov. – Acad. Press Sofia (in bulg.).
- PALAMAREV E. & PETKOVA A. 1984. Ekologichni i cenotichni osobenosti na paleogenskata gorska rastitelnost grednite i Zapadnite Rodopi. ("Ökologische und phytözönotische Besonderheiten der paläogenen Waldvegetation im Rhodopen-Massiv"). In: Moderne theoretische und angewandte Aspekte der Phytoökologie. Verl. Academic Press Sofia (in bulg.).
- PALAMAREV E. & PETKOVA A. 1994. New species from the Paleogene flora of Bulgaria and their systematic, ecological and biostratigraphic importance. Ann. Sof. Univ., Fac. Biol., Bot., 85(2): 34–44.
- PALAMAREV E. & STANEVA K. 1995. On some characteristics of the macroflora of the Palaeogene rocks in the Graben of Polkovnik Serafimovo (Central Rhodopes). Geol. Balc., 25(5–6): 113–125.
- PÁLFALVY I. 1974. The Record of fossil Plants found in Middle Miocene sediments of North Hungary. M. All. Földt. Int., 8: 73–75.
- PÁLFALVY I. 1978. Unteroligozäne Pflanzenreste aus dem Budaer Abschnitt der Untergrundbahn. Ann. Hung. Geol. Inst., 2: 311–320.
- PALIBIN I.V. 1901. Nekotorye dannye o rastitel'nykh ostatkakh belykh peskov i kvartsevykh pestchanikov Juzhnoj Rossii. ("Quelques donnees relatives aux debrix vegetaux contenus dans les sables blanch et les quarzeux de la Russia meridionale"). Izv. Geol. Kom., 20(8): 471–474.
- PETRESCU J. 1967. Quelques données sur la flore oligocène de Surduc dans le bassin inférieur de Valea Almașului (Roumanie). Allionia, 13: 251–264.
- PETRESCU J. 1968a. Quelques pantes nouvelles de l'Oligocene de Valea Almașului (Roumanie). Contr. bot.: 403–410.
- PETRESCU J. 1968b. Étude préliminaire de la flore oligocène de la Valea Cetății (Roumanie). Bull. Soc. Linn. Lyon, 37: 294–302.
- PETRESCU J. 1969a. *Quercoxylon justinianii* n. sp. dans l'Oligocene de Ticu (NO Roumanie). Bull. Soc. Linn. Lyon, 38: 46–50.
- PETRESCU J. 1969b. Flora oligocena din bazinul vallii Almașului (Romania). Univ. București, Fac. Geol. Geograf.: 1–24.
- PETRESCU J. 1970. Sur la flore oligocène de Jac, bassin de la Valea Agrijului – Roumanie. Bull. Soc. Linn. Lyon, 39: 293–296.
- PETRESCU J. 1971. Sur un nouveau gisement à plantes fossiles du NO de la Roumanie. Bull. Soc. Linn. Lyon, 40: 184–188.
- PETRESCU J. 1978. L'étude des bois fossiles de l'Oligocene du NO de la Transylvanie. Mem. Inst. Geol.-Geophys., 27: 113–184.
- PETRESCU J., GIVULESCU R. & TODORAN V. 1989. New plant-bearing outcrops in the Buzușa beds (Lower Oligocene). The Oligocene from the Transylvanian basin, Cluj-Napoca.
- PETRESCU J., MARGARIT G. & MARGARIT M. 1976. Flora eocena de la Gîrbo-Cluj. Dri de semă sedanți, 62: 195–228.
- PETRESCU J., GIVULESCU R. & BARBU O. 1997. Oligocene macro- and microflora from Cornești-Aghireș, Romania. Ed. Carpatica, Cluj-Napoca.
- PETRESCU J., VELITZELOS E. & STAVROPODIS J. 1980. The occurrence of the genus *Lithocarpoxylon* Petrescu 1978 (Fagaceae) in the Tertiary of Greece. Ann. geol. pays Hell., 30: 366–379.
- PHILIPSON W.K. & PHILIPSON M.W. 1979. Leaf vegetation in *Nothofagus* Bl.. New Zealand J. Bot., 17: 417–422.
- PILAR G. 1883. Flora fossilis Susedana. Op. Akad. Sci. et Art. Slav. merid., 4: 1–163 (in serb.-croat.).
- PITON L.E. 1940. Paléontologie du gisement eocene de Ménat. Impr. Paul Vallier, Paris.
- PIMENOVA N.V. 1939. Flora tretichnykh piskovikiv pravoberzhzhja USSR. ("The Flora of the Tertiary Sandstones of the Western Bank-Region of the Dnepar in the Ukraina"). Trudi Geol. Inst. Ukr., 12: 3–123 (in ukrain.).
- PRINCIPI P. 1916. Le dicotiledoni fossili del giacimento oligocenico di Santa Giustina e Sassello in Liguria. Mém. Serv. Descr. Carta geol. Ital., 6: 1–294.
- PRINCIPI P. 1926. La flora oligocenica di Chiavon e Salcedo. Mém. Serv. Descr. Carta geol. Ital., 10: 1–130.

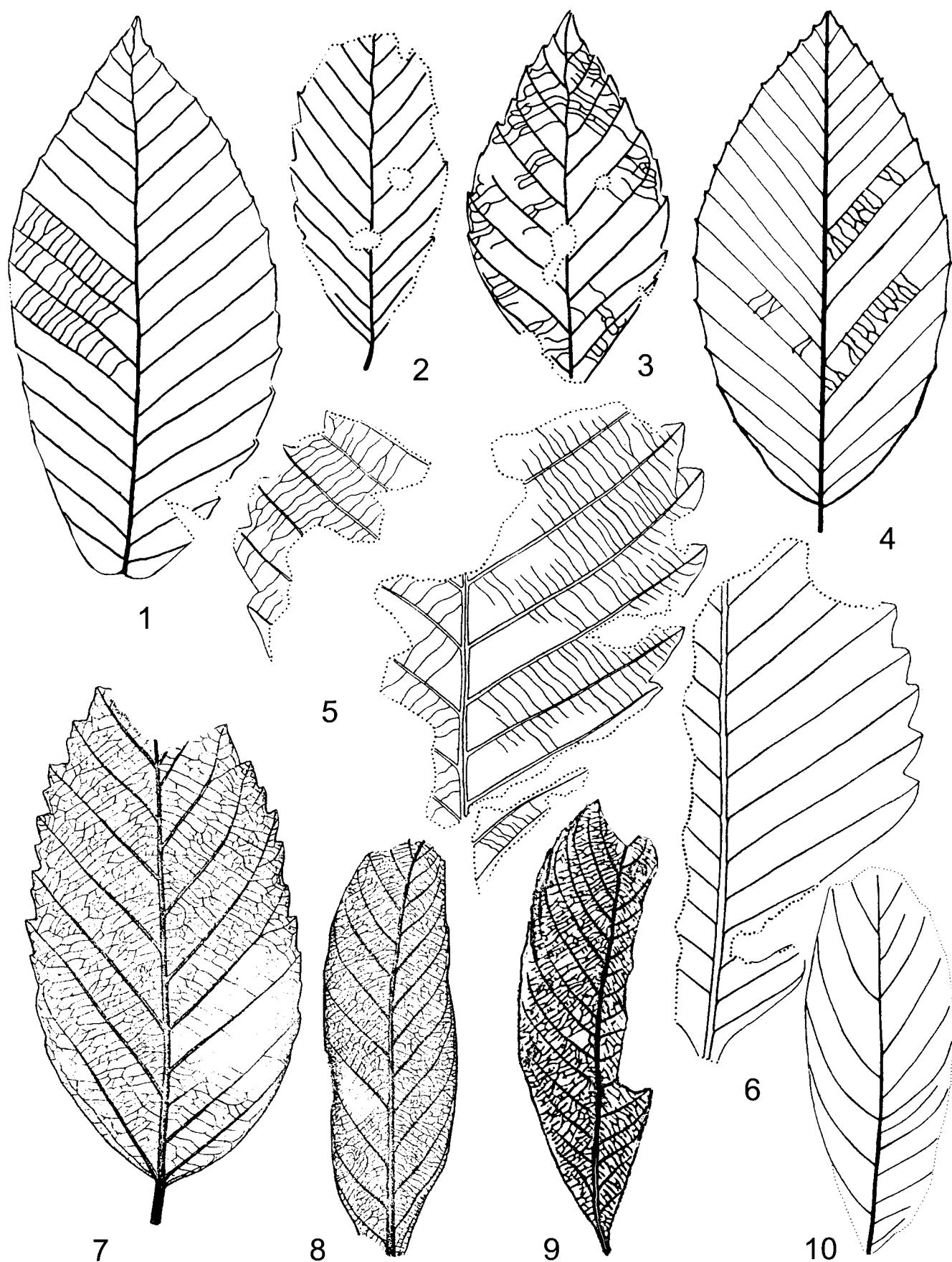
- RANIECKA-BOBROWSKA J. 1962. Trzeciorzędowa flora z Osieczowa nad Kwisą (Dolny Śląsk). ("Tertiary flora from Osieczów on the Kwisa-River (Lower Silesia)"). Prace Inst. Geol., 30: 78–223; Warszawa.
- RÁSKY K. 1943. Die oligozäne Flora des Kiseller Tons in der Umgebung von Budapest. Földt. Közl., 73: 503–536.
- RÁSKY K. 1964. Studies of Tertiary plant remains from Hungary. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 56: 63–96.
- ROMER A.C. 1966. Vertebrate Palaeontology. Univ. Chicago Press, Chicago.
- ROMERO E. 1986. Fossil evidence regarding the evolution of *Nothofagus* Bl. Ann. Miss. Bot. Gard., 73: 276–283.
- ROMERO E. & DIBBERN M. 1985. A review of the species described as *Fagus* and *Nothofagus* by Dusen. Palaeontographica B, 197: 123–137.
- ROSSMÄSSLER E.A. 1840. Die Versteinerungen des Braunkohlesandsteins aus der Gegend von Altsattel in Böhmen. Arnoldische Buchhandl., Dresden-Leipzig.
- RÜFFLE L. 1978. Evolutionary and ecological trends in Cretaceous floras, particularly in some Fagaceae. Cour. Forschungsinst. Senckenberg, 30: 77–83.
- RÜFFLE L. & KNAPPE H. 1977. Entwicklungsgeschichte und ökologische Aspekte zur Oberkreide-Flora, besonders einiger Fagaceae (Hamamelididae). Ztschr. geol. Wiss., 5(3): 269–303.
- RÜFFLE L., MÜLLER-STOLL W. & LITKE R. 1976. Weitere Ranales, Fagaceae, Loranthaceae und Apocynaceae. In: Eozäne Floren des Geiseltales. Abh. Zentr. Geol. Inst., 26: 199–282.
- RÜFFLE L. & PALAMAREV E. 1965. *Quercophyllum brezanii* – eine neue fossile Art aus dem Paläogen Bulgariens. Izv. Bot. Inst. Sofia, 14: 149–154.
- RÜFFLE L. & PALAMAREV E. 1979. Verwandtschaftskreis und die Zönogenese von *Quercus apocynophyllum* Ett. in der Tertiärflora Mittel- und Südosteuropas. Phytology, 13: 31–58.
- SAFOU O. & SAINT-MARTIN M. 1989. Le trichome foliaire de quelques *Quercus* perimediterranéens. Bull. Soc. bot. France, 136(4–5): 291–304.
- SAPORTA G. 1862. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Lignites inférieur. Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 4, 17: 191–311.
- SAPORTA G. 1865. La végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Flore d'Armissan et de Peyriae dans le bassin de Narbonne. Ann. Sci. Natur., sér. 5, Bot., 4: 5–264.
- SAPORTA G. 1867. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Ann. Sci. Nat., sér. 5, Bot., 8: 1–136.
- SAPORTA G. 1868a. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Flore des argiles du bassin de Marseille. Ann. Sci. Nat., sér. 5, Bot., 9: 5–62.
- SAPORTA G. 1868b. Prodrome d'une flore fossile des trevertines anciens de Sézanne. Mém. Soc. géol. France, sér. 3, 8: 289–437.
- SAPORTA G. 1869. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Flore des argiles de Marseille. – Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 5, 9: 5–62.
- SAPORTA G. 1873. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Flore de la Gargas. Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 5, 18: 23–146.
- SAPORTA G. 1879. Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme. Ed. G. Masson, Paris.
- SAPORTA G. 1881. Die Pflanzenwelt vor dem Er scheinen des Menschen. Verl. F. Vieweg & Sohn, Braunschweig.
- SAPORTA G. 1889. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Flore d'Aix-en-Provence. Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 7, 10: 1–192.
- SAPORTA G. 1891. Récherches sur la végétation du Niveau aquitanien de Manosque. Mém. Soc. Géol. France, Paleontol., 3(9): 3–83.
- SAPORTA G. & MARION A.F. 1873. Essai sur l'état de la végétation à l'époque des Marnes Heersiennes de Gelinden. Mém. cour. Sav. étrang., 37: 1–94.
- SAPORTA G. & MARION A.F. 1878. Revision de la flore Heersienne de Gelinden. Mém. Cour. Sav. Étrang., 41: 1–112.
- SCHILKINA I. A. 1982. Vidy, ustanovlenyye po drevesine. *Quercinium* Unger. In: Takhtajan A. (ed.). Magnoliophyta fossilia USSR, 2: 114–116; Lenin grad (in russ.).
- SCHMALHAUSEN J.F. 1883. Beiträge zur Tertiärflora Südwest-Russlands. Paläontol. Abh., 1(4): 285–336.
- SCHULER M. 1990. Palynologie et biostratigraphie de l'Eocene et de l'Oligocene inférieur dans les fosses rhenan, rhodanien et de Hesse. Environnements et paléoclimats paleogenes. Doc. BRGM Lyon, 190: 3–503.
- SCHWARZ O. 1936. Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. Berlin-Dahlem, Berlin.
- SCHWARZ O. 1993. *Quercus* L. In: Tutin T.G. & al. (eds.) Flora Europaea, 1: 72–74. Univ. Press Cambridge.
- SELMEIER A. 1970a. *Castanoxylon bavaricum* n. sp. aus jungtertiären Schichten Nordost-Bayerns (Basaltbruch Weidesberg). Geol. Bl. Nordost-Bayern, 20: 17–38.
- SELMEIER A. 1970b. Ein *Castanopsis*-Holz aus jungtertiären Schichten Südbayerns (Schrobenhausen). N. Jb. Geol. Paläontol. Mh., 253–250.
- SELMEIER A. 1972. Ein *Castanopsis*-Holz aus oberchattischen Steigbach-Schichten des Allgäus. Mitt. Bayer. Staatssamml., Paläontol.-Hist. Geol., 12: 97–104.
- SETOGUCHI H., ONO M., DOI Y., KOYAMA H. & TSUD M. 1997. Molecular Phylogeny of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) based on the *atpB-rbcL* intergenic spacer of the Chloroplast DNA. J. Pl. Res. Tokyo, 110: 469–484.
- SOEPADMO E. 1968a. Flora Malesiana Precursors. *Castanopsis* (Fagaceae). Reinwardtia, 7: 383–410.
- SOEPADMO E. 1968b. A Revision of *Quercus* L. Subgen. *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider in Malesia. Gard. Bull. Singapore, 22: 355–427.

- SOEPADMO E. 1972. Fagaceae. In: Flora Malesiana, 1(7): 265–403.
- STIZENBERGER E. 1851. Übersicht der Versteigerungen des Grossherzogtums Baden. Inaugural Dissert., Freiburg.
- STOVER L.E. & EVANS P.R. 1973. Upper Cretaceous-Eocene spore-pollen zonation, offshore Gipsland Basin, Australia. Geol. Soc. Australia, Spec. Publ., 4: 55–72.
- TAKHTAJAN A. 1963. Iskopaemyje Golosemennye i Pokrytosemennye. (“Fossile Gymnospermae und Angiospermae”). In: Osnovye paleontologij. Izd. Nauka Moskva (in russ.).
- TAKHTAJAN A. 1987. Systema Magnoliophytorum. Izd. Nauka, Leningrad.
- TANAI T. 1974. Evolutionary trend of the Genus *Fagus* around the Northern Pacific Basin. Proceeding “Origin and Phytogeography of Angiosperms”. Birbal Sahni Inst., 1: 62–83.
- TANAI T. 1986. Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. (Fagaceae) in the Southern Hemisphere. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, 21(4): 505–582.
- TANAI T. & Uemura K. 1994. Lobed oak leaves from the Tertiary of East Asia with references to the oak phytogeography of the Northern Hemisphere. Transact. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, 173: 343–365.
- TRALAU H. 1962. Die spättertiären *Fagus*-Arten in Europa. Bot. Notiser, 115(2): 143–176.
- UNGER F. 1847a. Chloris protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt, 8–10: 93–149; Wilhelm Engelmann Verl. Leipzig.
- UNGER F. 1847b. Über die fossile Flora von Parschlug. Steiermark. Ztschr., N.F., 9(1): 1–39.
- UNGER F. 1849. Blätterabdrücke aus dem Schwefelflöze von Swoszowice in Galicien. Haidingers naturwiss. Abh., 3(1): 121–128.
- UNGER F. 1850a. Genera et species plantarum fossilium. Verl. Braunmüller, Vindobonae.
- UNGER F. 1850b. Die fossile Flora von Sotzka. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 2: 130–197.
- UNGER F. 1860. Sylloge plantarum fossilium. – Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 19: 1–48.
- UNGER F. 1867. Die fossile Flora von Kymi auf der Insel Euboea. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Math.-Nat. Cl., 27: 27–90.
- USUNOVA K. & PALAMAREV E. 1992. The foliar epidermis studies of Fagaceae Dumort. from the Balkan Peninsula. IV. *Quercus* (Sekt. *Robur* Reichenbach). Phytology, 43: 3–29.
- USUNOVA K. & PALAMAREV E. 1993. An investigation on the leaf epidermis of the European (non Balkan) species of genus *Quercus* L. Phytology, 45: 3–15.
- USUNOVA K., PALAMAREV E. & EHRENDORFER F. (1997): Anatomical changes and evolutionary trends in the foliar epidermis of extant and fossil Euro-Mediterranean oaks (Fagaceae). Pl. Syst. Evol., 204: 141–159.
- VAN DER HAMMEN T. & CLEEF A.M. 1983. *Trigonobalanus* and the tropical amphipacific element in the North Andean forest. J. Biogeography, 10: 437–440.
- VAN STEENIS C.G.G.J. 1971. *Nothofagus*, key genus of plant geography in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea, 19(2): 65–98.
- VELITZELOS E. 1993. Neue paläofloristische Daten zu känophytischen Floren Griechenlands. Doc. Naturae, 78: 1–17.
- VELITZELOS E., PETRESCU J. & SIMEONIDIS N. 1981. Tertiäre Pflanzenreste aus der Ägäis. Die Makroflora der Insel Lesvos. Ann. Géol. Pays Hell., 30(2): 500–514.
- WALTHER H. 1994. Entwicklung der Fagaceae im Tertiär Mitteleuropas. Ber. naturforsch. Ges. Oberlausitz, 3: 27–42.
- WALTHER H. & ZASTAWNIAK E. 1991. Fagaceae from Sośnica and Malczyce. A Revision of original materials by Goeppert 1852 and 1855 and a study of new collections. Acta Palaeobotanica, 31(1–2): 153–199.
- WALTHER H. & ZETTER R. 1993. Zur Entwicklung der paläogenen Fagaceae Mitteleuropas. Palaeontographica, B, 230(1–3): 183–194.
- WATELET A. 1866. Description des plantes fossiles du bassin de Paris. Ed. Bailliere, Paris.
- WEBER O. 1852. Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlen-Formation. Palaeontographica, 2: 1–122.
- WEYLAND H. 1934. Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Tertiärflora. I. Floren aus den Kieselolith- und Braunkohlenschichten der nieder-rheinischen Bucht. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N.F., 161: 5–122.
- WEYLAND H. 1938. Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Tertiärflora. Erste Ergänzung und Berichtigung zur Flora der Blätterkohle und des Polierschiefers von Rott im Siebengebirge. Palaeontographica, B, 83: 67–112.
- WOLFE J.A. 1977. Paleogene Floras from the Gulf of Alaska Region. Prof. Paper U. S. Geol. Surv., 997: 1–108.
- ZHOU Zhe-Kun, WILKINSON H. & WU Zheng-Yi. 1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L., subg. *Quercus* from China. Cathaya, 7: 1–34.

TAFELN

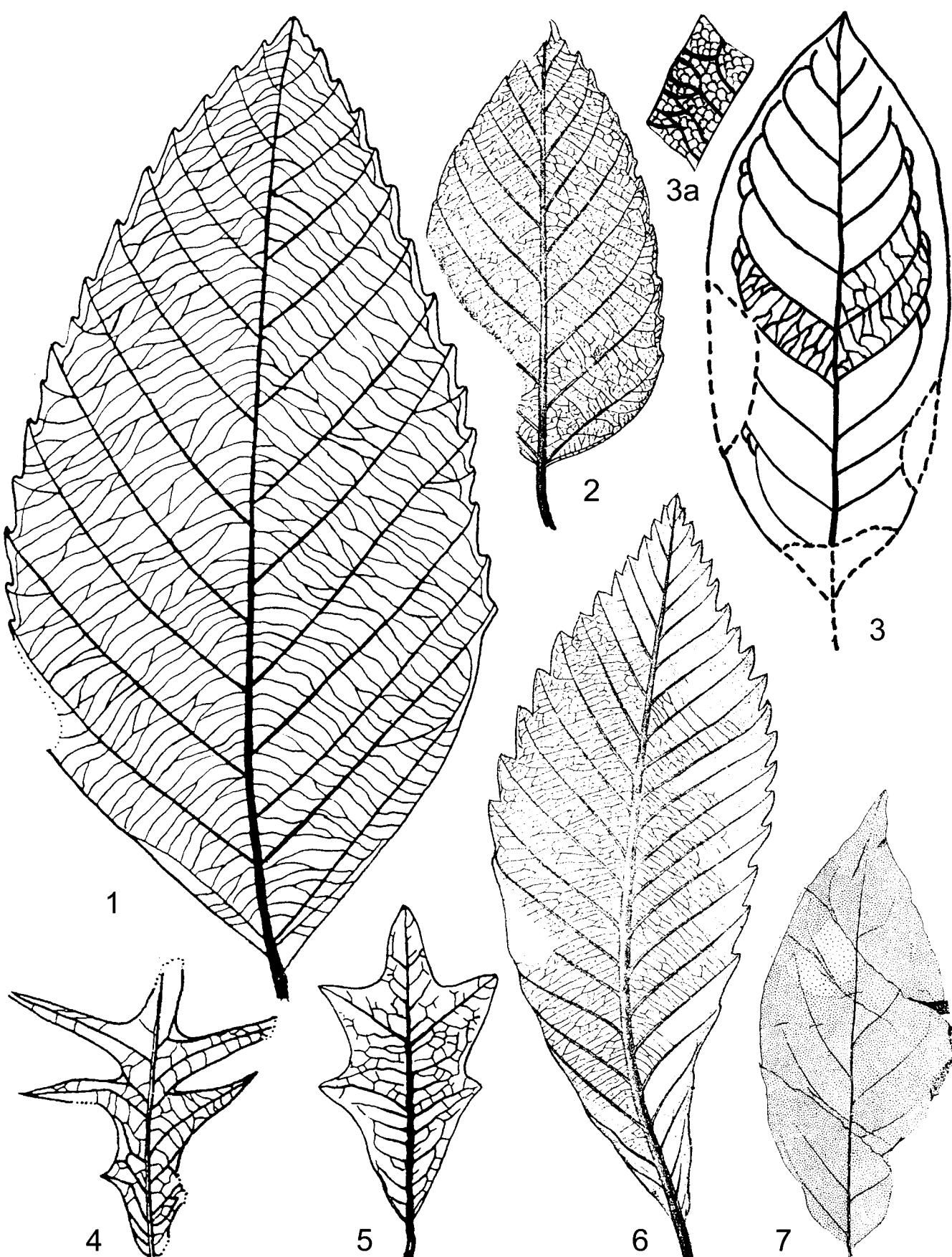
Tafel 1

1. *Fagus antipofii* Heer, Blattrekonstruktion (nach Iljinskaja 1982), Kinsebulatovo, Russia (1:1).
- 2–3. *Fagus silesiaca* Walther & Zastawniak, Blattrekonstruktionen (nach Walther & Zastawniak 1991), Sosnica, Polen (1:1).
4. *Fagus pristina* Saporta, Blattrekonstruktion (nach palamarev & Petkova 1987), Armissan, Frankreich (1:1).
- 5–6. *Fagopsis groenlandica* (Heer) Wolfe, Blattrekonstruktionen (nach Heer 1868), Atanekerdluk, Groenland (1:1).
7. *Ushia diplobodon* (Saporta & Marion) comb. n., Blattrekonstruktion (nach Saporta & Marion 1878, sub nom. *Quercus diplobodon*), Gelinden, Belgien (1:1).
8. *Pasaniopsis vittata* (Saporta & Marion) comb. n., Blattrekonstruktion (nach Saporta & Marion 1873, sub nom. *Dryophyllum vittatum*), Gelinden, Belgien (1:1).
9. *Quercus parallelinervis* Watelet, Blattrekonstruktion (nach Watelet 1866), Pernaut, Frankreich (1:1).
10. *Pasaniopsis trivialis* (Rossmässler) Knobloch & Kvaček, Blattrekonstruktion (nach Knobloch & al. 1996), Staré Sedlo, Tschechien (1:1).



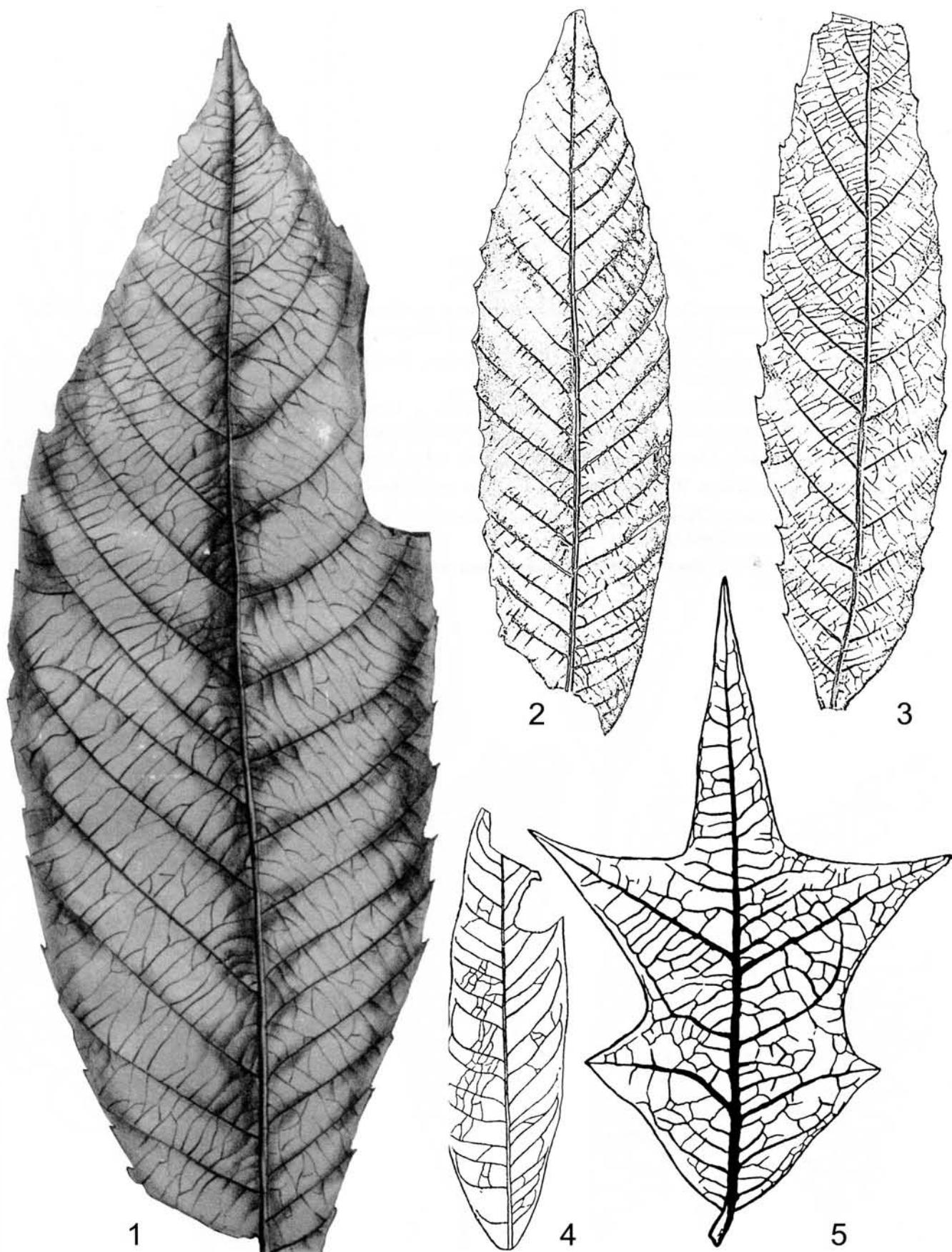
Tafel 2

1. *Ushia kamischinensis* (Goeppert) Kolakovsky, Blattrekonstruktion (nach Makulbekov 1982), Ushi, Russia ($\times 2$).
2. *Ushia diplodon* (Saporta & Marion) comb. n., Blattrekonstruktion (nach Saporta & Marion 1878, sub nom. *Quercus diplodon*). Gelinden, Belgien (1:1).
3. *Trigonobalanopsis europaea* n. sp., Blattrekonstruktion mit Detail, Rozewie, Polen (1:1).
4. *Quercus cruciata* A. Braun, Blattrekonstruktion (nach Kvaček & Walther 1981), Ipolytarnóć, Ungarn (1:1).
5. *Quercus oligodonta* Saporta, Blattrekonstruktion (nach Saporta 1881), Armissan, Frankreich (1:1).
6. *Quercus palaeodrys* Saporta & Marion, Blattrekonstruktion (nach Saporta & Marion 1878), Gelinden, Belgien (1:1).
7. *Pasaniopsis palaeotrunca* (Andreánszky & Kovács) comb. n., Blattrekonstruktion (nach Andreánszky & Kovács 1964, sub nom. *Lithocarpus palaeotrunca*), Kiseged, Ungarn (1:1).



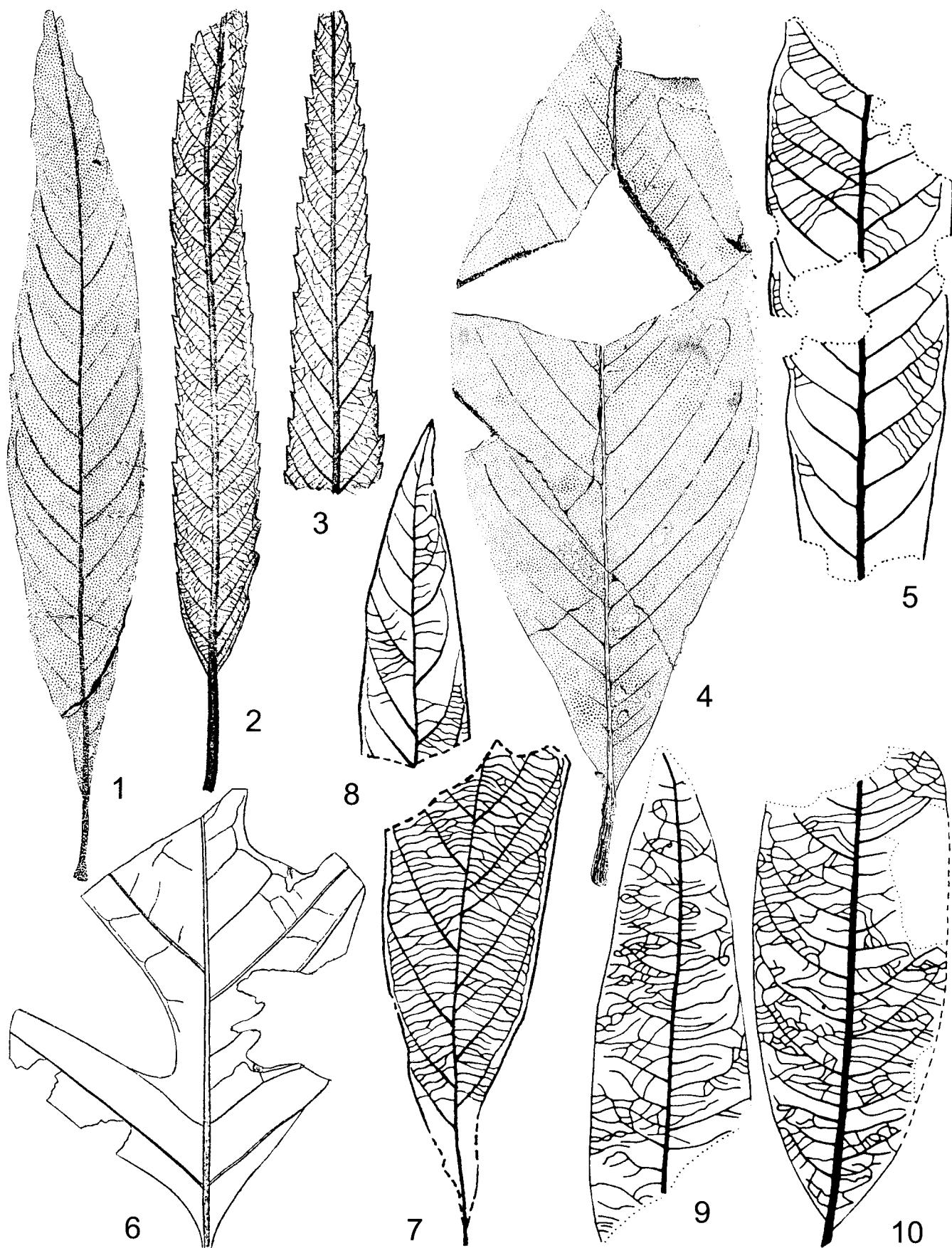
Tafel 3

1. *Castanea sezannensis* Watelet, Blattrekonstruktiom (nach Watelet 1866), Sézanne, Frankreich ($\times 2$).
- 2–3. *Castaneophyllum sapordanum* (Watelet) comb. n., Blattrekonstruktionen (nach Watelet 1866, sub nom. *Castanea saportae*), Belleu, Frankreich (1:1).
4. *Quercus apocynophyllum* Ettingshausen, Blattrekonstruktion (nach Ettingshausen 1872), Savine b. Sagor, Slowenien (1:1).
5. *Quercus oligodonta* Saporta, Blattrekonstruktion (nach Saporta 1881), Armissan, Frankreich (1:1).



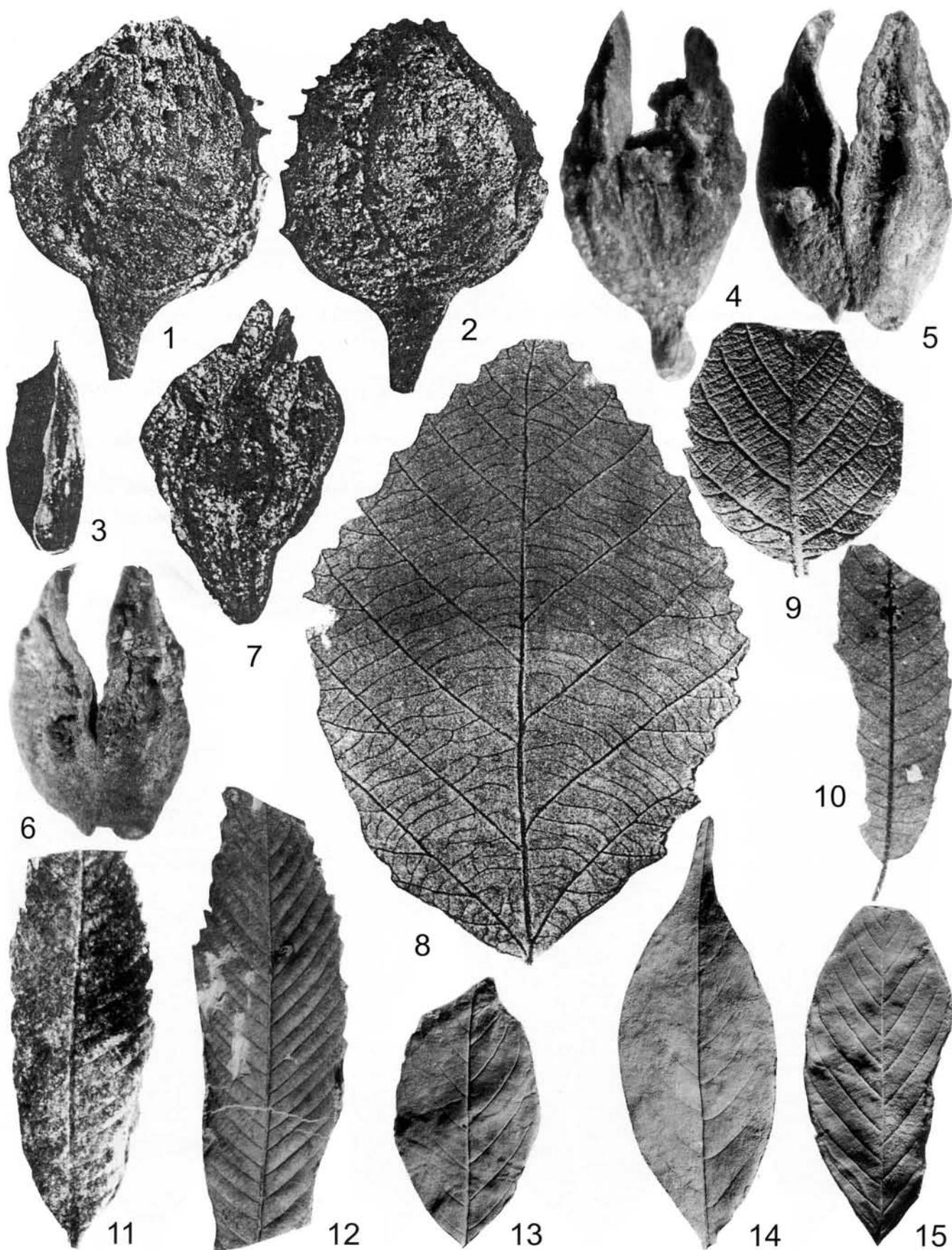
Tafel 4

1. *Pasaniopsis decurrens* (Andreánszky & Kovács) comb. n., Blattrekonstruktion (nach Andreánszky & Kovács 1964, sub nom. *Lithocarpus decurrens*), Kiseged, Ungarn (1:1).
- 2–3. *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion, Blattrekostruktionen (nach Saporta & Marion 1878), Gelinden, Belgien (1:1).
4. *Pasaniopsis moluccoides* (Andreánszky & Kovács) comb. n., Blattrekonstruktion (nach Andreánszky & Kovács 1964, sub nom. *Lithocarpus moluccoides*), Kiseged, Ungarn (1:1).
5. *Quercus lyelii* Heer, Blattrekonstruktion (nach Heer 1862), Bovey Tracey, England (1:1).
6. *Quercus angustiloba* A. Braun, Blattrekonstruktion (nach Heer 1869), Bornstedt, Deutschland (1:1).
- 7–8. *Lithocarpus saxonica* Walther & Kvaček, Blattrekonstruktionen (nach Kvaček & Walther 1987), Kleinsaubernitz, Deutschland (1:1).
- 9–10. *Quercus haraldii* Knobloch & Kvaček, Blattrekonstruktionen (nach Knobloch et al. 1996), Staré Sedlo, Tschechien (1:1).



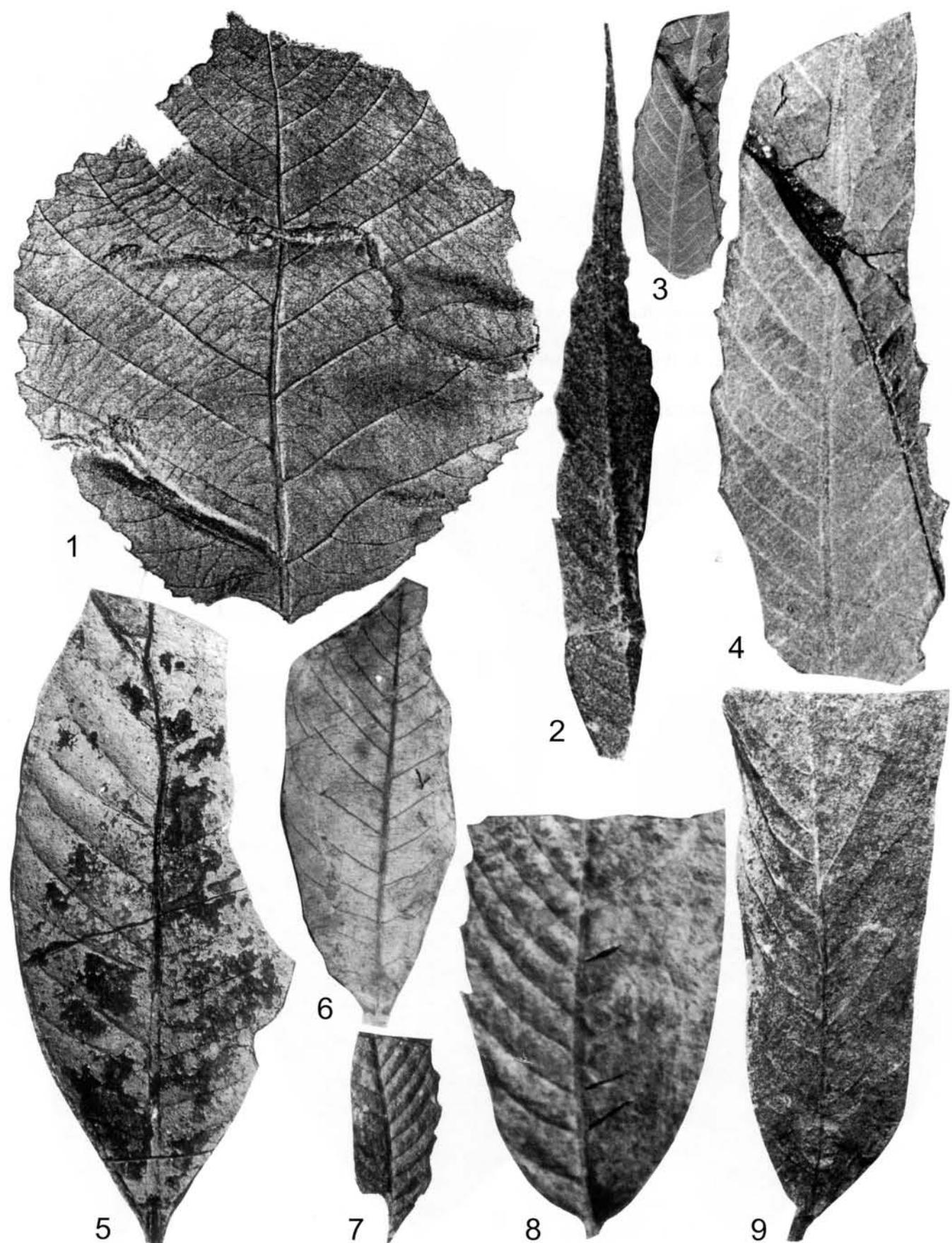
Tafel 5

- 1–3. *Fagus deucalionis* Unger, Kupula von beiden Seiten und Frucht (nach Mai 1997), Horka, Deutschland ($\times 6.5$).
- 4–6. *Trigonobalanopsis exacantha* (Mai) Kvaček & Walther, Kupulen, Bobovdol, Bulgarien ($\times 6$).
7. *Trigonobalanopsis exacantha* (Mai) Kvaček & Walther, Kupula (nach Mai 1997), Jahmen, Deutschland ($\times 6.5$).
8. *Ushia olafsenii* (Heer) Boulter & Kvaček, Blattabdruck (nach Kvaček et al. 1994), Nordenskiöldfjellet, Spitzbergen (1:1).
9. *Ushia alnophylla* Makulbekov, Blattabdruck (nach Makulbekov 1982), Ushi, Russia (1:1).
10. *Dryophyllum callicomifolium* (Andreánszky & Kovács) Kvaček & Hably, Blattabdruck, Gella, Bulgarien (1:1). – IB-BAW, Sofia.
- 11–12. *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion, Blattabdrücke, Borino und Pavelsko, Bulgarien (1:1) – IB-BAW, Sofia.
- 13–15. *Trigonobalanopsis rhamnoides* (Rossmässler) Kvaček & Walther, Blattabdrücke (nach Knobloch et al. 1996), Staré Sedlo, Tschechien (1:1).



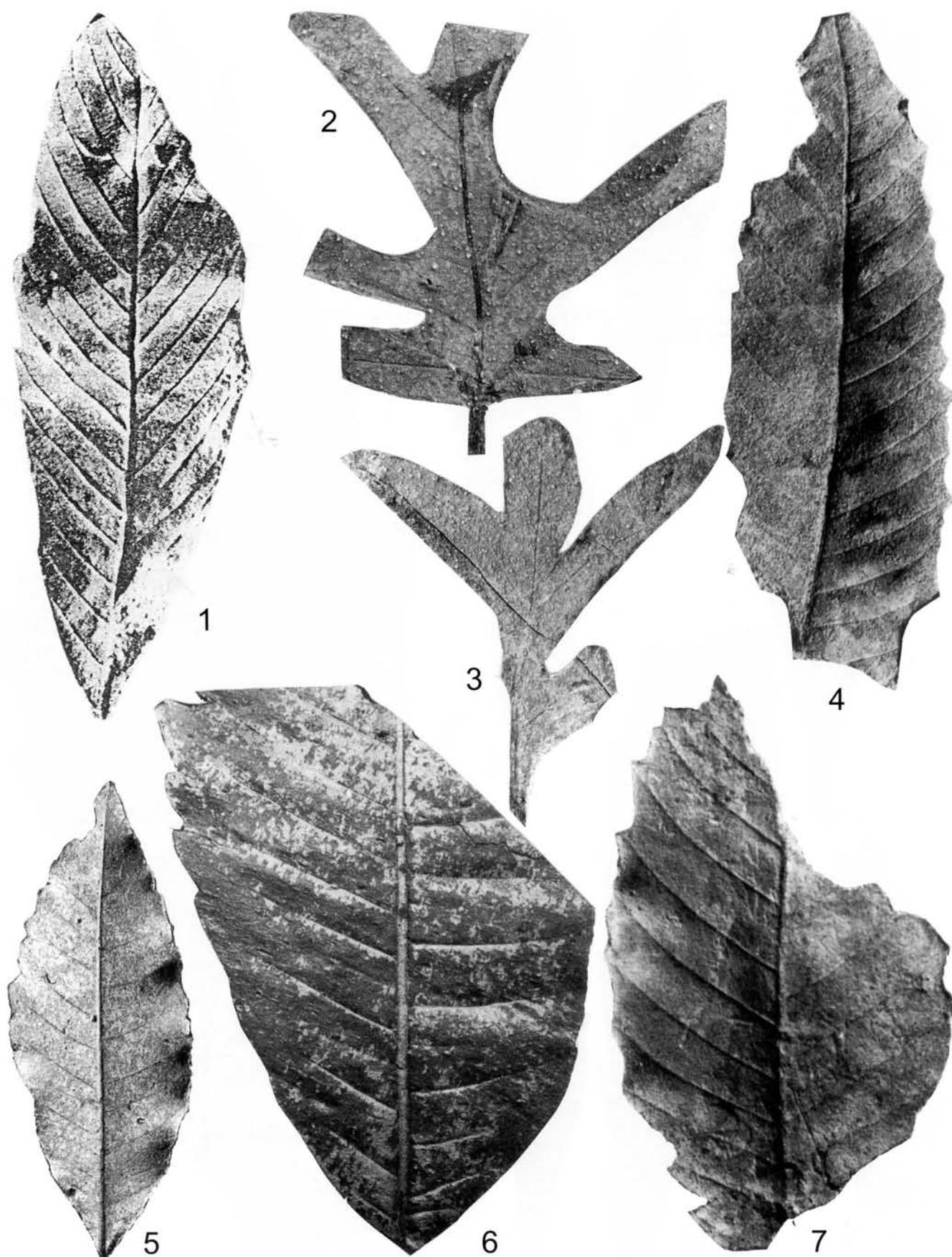
Tafel 6

1. *Ushia olafsenii* (Heer) Boulter & Kvaček, Blattabdruck (nach Kvaček et al. 1994), Mull, Schottland (1:1).
2. *Dryophyllum curticellense* (Watelet) Saporta & Marion, Blattabdruck, Borino, Bulgarien (1:1) – IB-BAW, Sofia.
- 3–4. *Dryophyllum intermedium* (Friedrich) comb. n., Blattabdrücke, Bornstedt Deutschland (sub nom. *Quercus intermedia*) – MfN Berlin (× 6).
- 5–6. *Lithocarpus palaeorhodopensis* n. sp., Blattabdrücke, Pavelsko (Holotyp) und Belitza, Bulgarien (1:1) – IB-BAW, Sofia.
- 7–8. *Dryophyllum moselense* Fischer, Blattabdrücke, Pavelsko, Bulgarien (1:1 und × 6) – IB-BAW, Sofia.
9. *Pasaniopsis decurrents* (Andreánszky & Kovács) comb. n., Blattabdruck, Hvojna, Bulgarien (1:1) – IB-BAW, Sofia.



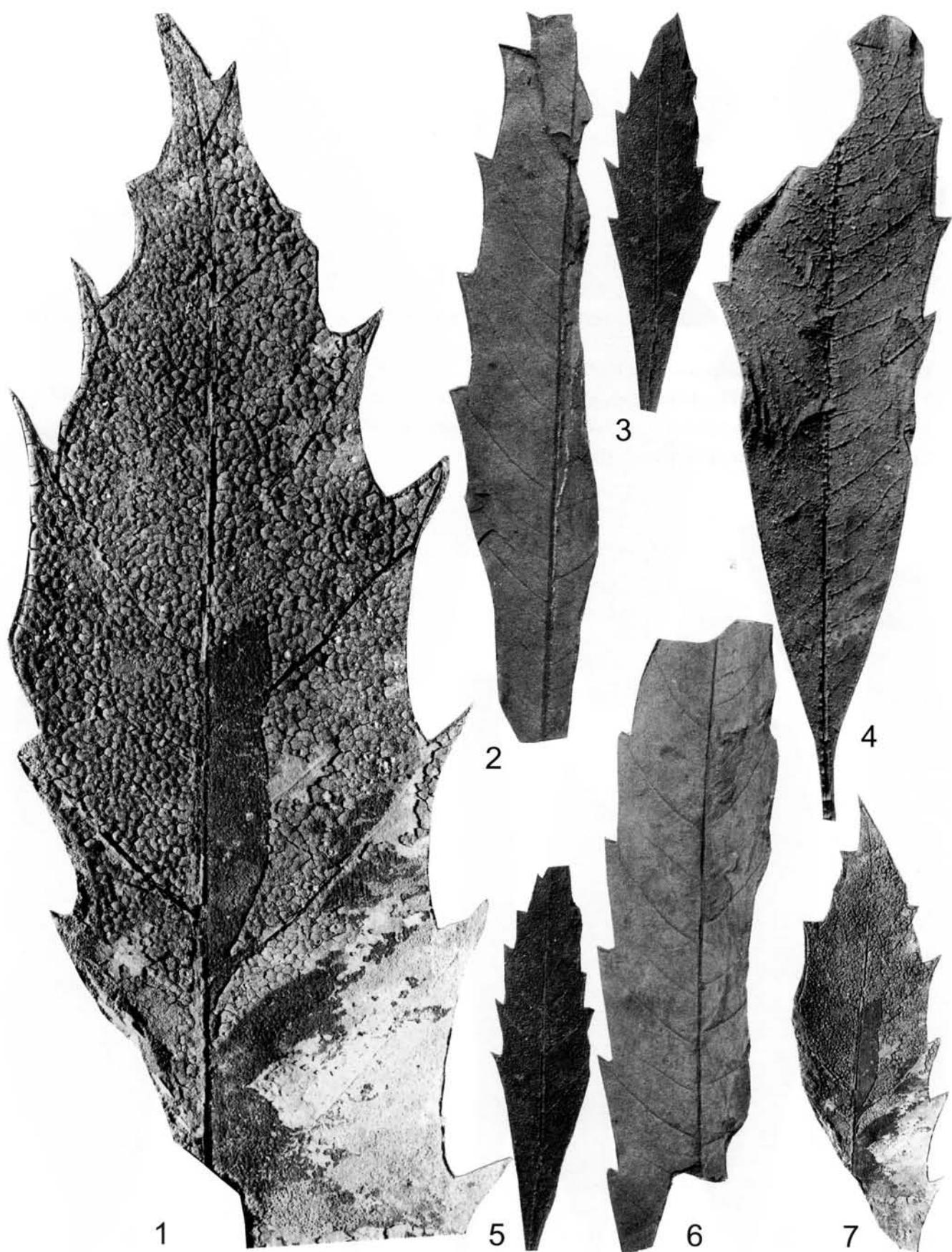
Tafel 7

1. *Castaneophyllum venosum* (Rossmässler) Knobloch & Kvaček, Blattabdruck (nach Knobloch et al. 1996), Staré Sedlo, Tschechien (1:1).
- 2–3. *Quercus angustiloba* A. Braun, Blattabdrücke, Bornstedt, Deutschland (sub nom. *Quercus subfalcata*) – MfN Berlin (1:1).
- 4–7. *Dryophyllum dewalquei* Saporta & Marion, Blattabdrücke, Borino, Smoljan und Pavelsko, Bulgarien (1:1) – IB-BAW, Sofia.



Tafel 8

- 1–7. *Eotrigonobalanus sprengelii* (Friedrich) comb. n., Blattabdrücke, Bornstedt, Deutschland (sub nom. *Quercus sprengelii*) – MfN Berlin (1:1).



Tafel 9

- 1–9. *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček, Blattabdrücken von verschiedenen Formen (1:1):
1,3. Staré Sedlo, Tschechien – MfN Berlin
2,8,9. Bornstedt, Deutschland (sub nom. *Quercus* aff. *pontica*, *Q. furcinervis* und *Q. drymeja*) – MfN Berlin
4. Nieder-Walluf, Deutschland (sub nom. *Juglans acuminata*) – MfN Berlin.
5,6,7. Belitza und Borino, Bulgarien – IB-BAW, Sofia.



Tafel 10

1–3. *Quercus lonchitis* Unger, Blattabdrücke (1:1):

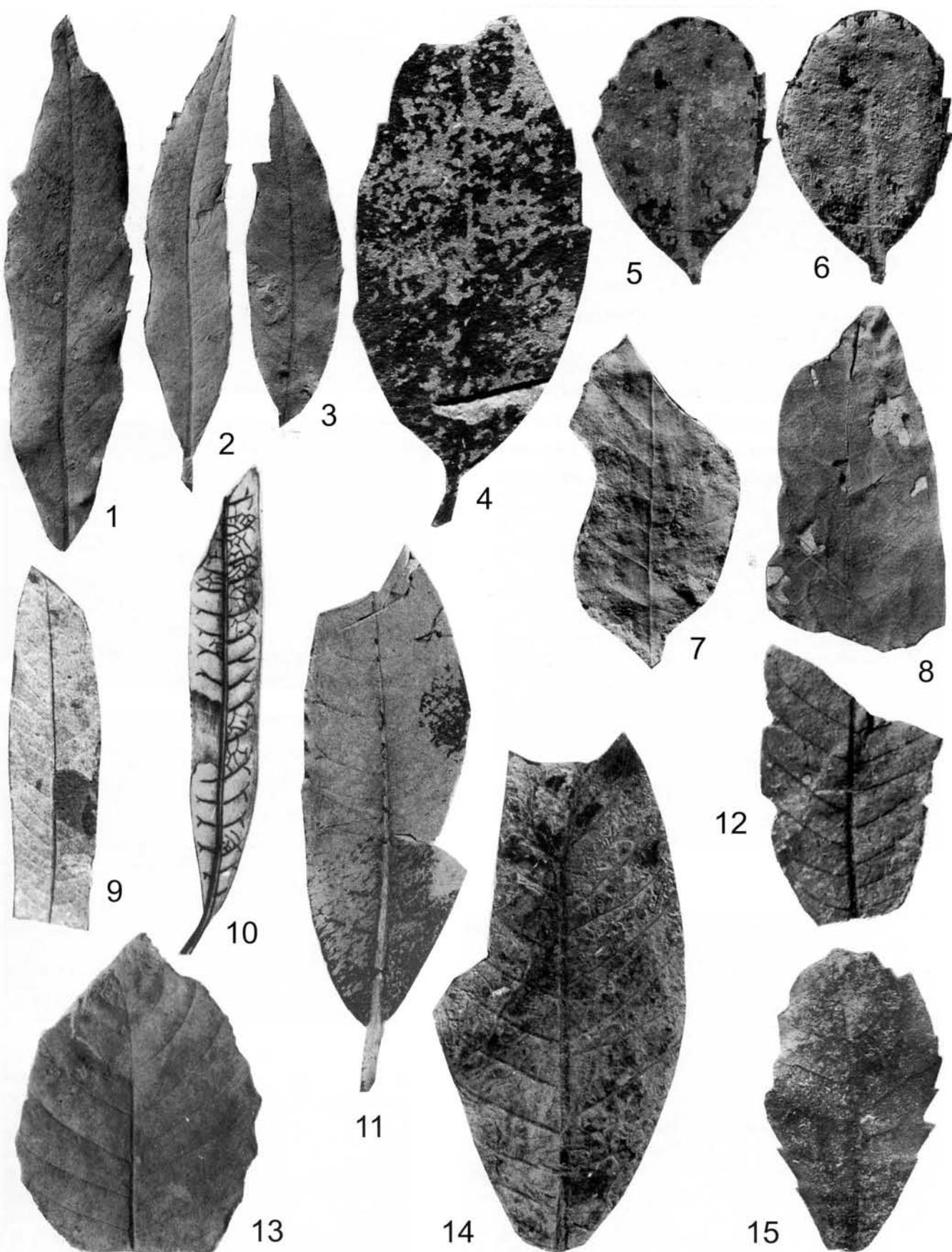
- 1, 3. Savine b. Sagor, Slowenien – MfN Berlin.
2. Kučlin, Tschechien – MfN Berlin

4–6. *Quercus mediterranea* Unger, Blattabdrücke, Salcedo, Italien – MfN Berlin (1:1).

7–8. *Trigonobalanopsis europaea* n. sp., Blattabdrücken (Holotyp), Rozewie, Polen – MfN Berlin (1:1).

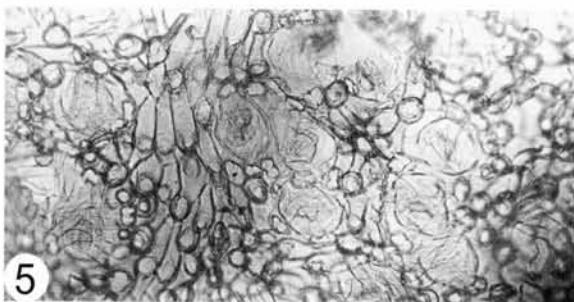
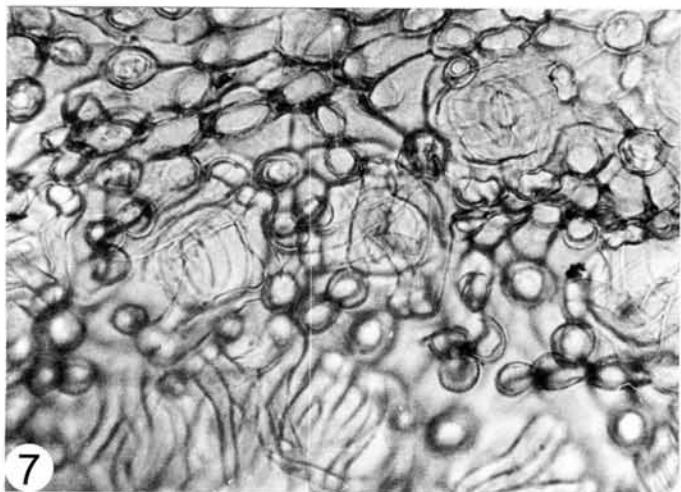
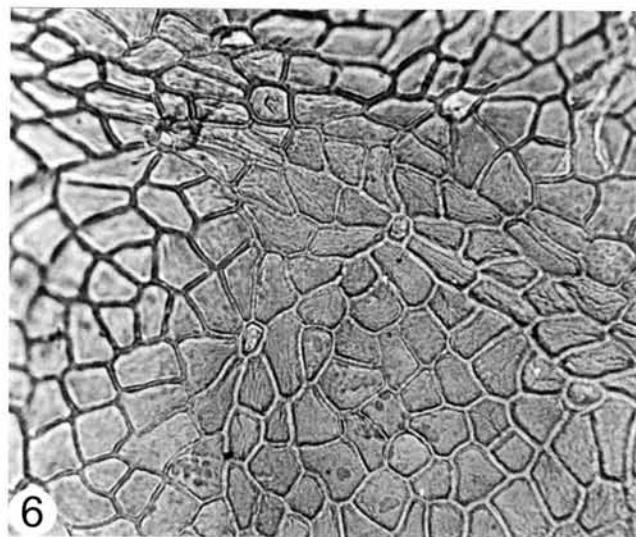
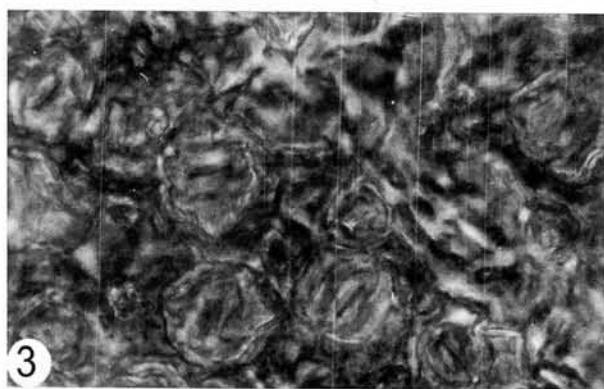
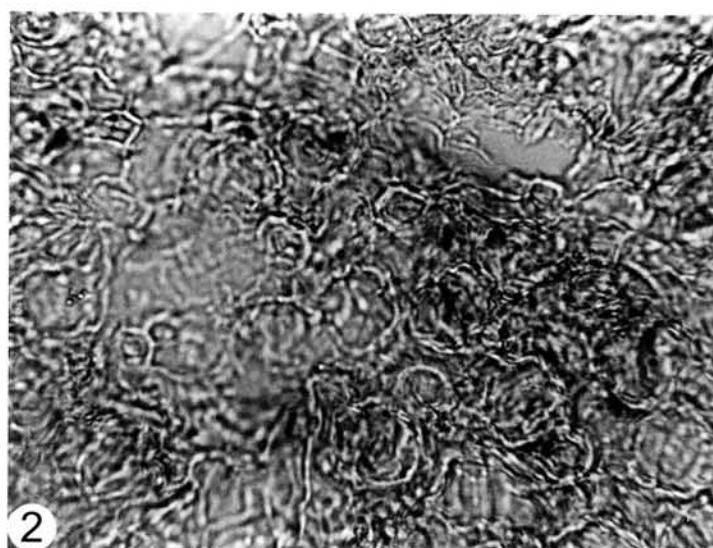
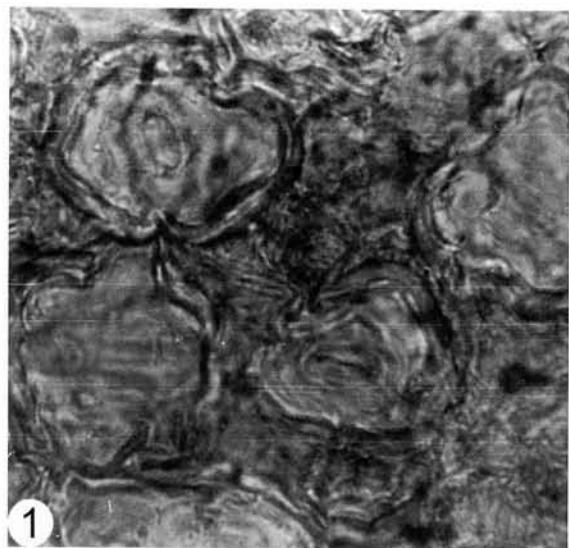
9–11. *Quercus nerifolia* A. Braun, Blattabdrücke (1:1):

9. Smoljan, Bulgarien – IB-BAW, Sofia.
10. Pernaut, Frankreich (nach Watelet 1866, sub nom. *Q. bifurca*)
11. Salcedo, Italien – MfN Berlin.
12. *Quercus lyellii* Heer, Blattabdruck, Eleschnitza, Bulgarien – IB-BAW, Sofia (1:1).
13. *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček, Blattabdruck, Belitsa, Bulgarien (1:1) – IB-BAW Sofia.
14. *Lithocarpus palaeorhodopensis* n. sp., Blattabdruck, Pavelsko (Syntyp), Bulgarien (1:1) – IB-BAW Sofia
15. *Quercus mediterranea* Unger, Blattabdruck, Brezani, Bulgarien – IB-BAW, Sofia (1:1).



Tafel 11

- 1–4. *Dryophyllum intermedium* (Friedrich) comb. n., Bornstedt, Deutschland (sub nom. *Quercus intermedia*)
– MfN Berlin:
- 1–3. untere Epidermis mit Sromata-Gruppen (\times 500 und 400)
4. obere Epidermis mit Haarbasen (\times 400).
- 5–7. *Lithocarpus palaeorhodopensis* n. sp. (Paratypi, IB-BAW, Sofia):
- 5,7. untere Epidermis mit Stomata und Trichomen und Haarbasen (\times 250 und 400)
6. obere Epidermis mit Haarbasen (\times 400).



Tafel 12

1. *Lithocarpus palaeorhodopensis* n. sp., untere Epidermis mit Stomata und Trichomen ($\times 400$).
- 2–5. *Trigonobalanopsis europaea* n.sp. (Paratypi, IB-BAW, Sofia):
 2. obere Epidermis mit Haarbasen ($\times 250$)
 - 2–5. untere Epidermis mit Stomata-Gruppen und Haarbasen ($\times 400$).
- 6–8. *Eotrigonobalanus sprengelii* (Friedrich) comb. n., untere Epidermis ($\times 400$) – MfN Berlin.

