

Geyer, G. & Kelber, K.-P. (1987): Flügelreste und Lebensspuren von Insekten aus dem Unteren Keuper Mainfrankens. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 174(3): 331–355, 19 fig.; Stuttgart.

Flügelreste und Lebensspuren von Insekten aus dem Unteren Keuper Mainfrankens

Wing remain and tracks of insects
from the Lower Keuper of Franconia

Von

Gerd Geyer und Klaus-Peter Kelber, Würzburg

Mit 19 Abbildungen im Text

GEYER, G. & KELBER, K. P. (1987): Flügelreste und Lebensspuren von Insekten aus dem Unteren Keuper Mainfrankens (Wing remains and tracks of insects from the Lower Keuper of Franconia). - N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 174: 331–355; Stuttgart.

Abstract: The small number of described remains of insects from the Lower Keuper of the Germanic Triassic is made up by new findings from the Werksandstein-complex (including the "Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen" of Mainfranken). The original specimens of SANDBERGER are redescribed. Bite traces and clutches of eggs, most probably produced by insects, shed light on the ecology of insect-plant interactions. New established taxa are *Mesoblattopsis? franconica* n. sp. and *Triadochorista* n. g. with *T. schleerithensis* n. g. n. sp.

Key words: Werksandstein, Lower Keuper, Franconia, Facies, Stratigraphy, Fauna, Insects, Blattodea, Coleoptera, Bite Traces, Eggs, Ecology Insect-Plant Interactions.

Zusammenfassung: Die bisher geringe Zahl der bekannten Insektenreste aus dem Unteren Keuper der germanischen Trias wird durch neue Funde aus dem Werksandsteinkomplex Mainfrankens einschließlich der Blauen und Grünen Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen ergänzt. Die Originale SANDBERGERs werden neu beschrieben. Vermutlich von Insekten erzeugte Fraßspuren und Eigelege aus dem gleichen Schichtkomplex sind Belege für ökologische Beziehungen zwischen Insekten und Pflanzen. Neu errichtete Taxa sind *Mesoblattopsis? franconica* n. sp. und *Triadochorista* n. g. mit *T. schleerithensis* n. g. n. sp.

Vorwort

Insektenreste gehören in triadischen Schichten zu den seltensten Fossilien. HENNIG (1969) bringt seine kommentierte Liste der aus Europa bekannten Arten mühelos auf nur 2 Seiten unter.

Auch wenn mittlerweile durch weitere Funde besonders aus dem germanischen Buntsandstein (vgl. GALL 1971) die Zahl der bekannten Taxa nennenswert gewachsen ist, bleibt der Kenntnisstand weit hinter demjenigen über permische oder jurassische Insekten zurück.

Funde aus dem Keuper sind auf Grund der günstigen Fazies vergleichsweise zahlreich. Der größte Anteil entfällt aber auf das Rhät. Aus dem Unteren Keuper waren bisher nur einige Käferreste bekannt: Neben *Pseudochrysolites rothenbachi* (HEER 1877) aus der stratigraphisch problematischen „Lettenkohle“ von Basel werden von SANDBERGER (1867a, 1867b, 1882, 1890) mehrere Flügeldecken von Coleopteren aus Würzburg aufgelistet, die in der vorliegenden Arbeit erstmals photographisch abgebildet werden. Daneben erwähnt SANDBERGER (1882) einen Insektenfund aus dem Unteren Keuper von Hessen.

Die behandelten Insektenreste rechtfertigen zum Teil durch ihre mangelhafte Erhaltung keine genaue taxonomische Beschreibung. Auch eine exakte systematische Zuordnung ist zur Zeit größtenteils nicht möglich. Die Bedeutung der Veröffentlichung wird aber ohnehin darin gesehen, die Kenntnis der Insektenfauna der Germanischen Trias zu verbessern.

1. Zum Unteren Keuper

Alle im systematischen Teil beschriebenen Insektenreste stammen aus dem Unteren Keuper der germanotypen Trias und damit aus dem Zeitraum an der Wende Ladin/Karn (Longobard/Cordevol; KOZUR 1972). Die Gliederung nach der Lithologie hat zur Folge, daß bei den horizontal und vertikal rasch alternierenden Faziesbedingungen eine für Außenstehende schwer überschaubare Anzahl von Schichtgliedern variabler Lithologie zu registrieren ist. Der Wechsel von terrestrisch-fluviatilen über brackisch-lagunäre zu marinen Ablagerungsräumen äußert sich im bunten Sedimentspektrum von Sand-, Silt- und Tonsteinen, Braun- und Gelbkalken bis zu Anthrakoniten und Kohlen. Dabei verändern geringfügige Schwankungen des Meeresspiegelniveaus in dem extrem flachen Becken nachhaltig das Bildungsmilieu und damit Lithologie und Fazies der Gesteine (WURSTER 1968, BRUNNER 1973).

Entsprechend begrenzt ist die Verbreitung einzelner Leitbänke; deren eng-räumige Mächtigkeitsschwankungen erschwert zusätzlich die Identifizierung standardisierbarer Abfolgen.

Die paläogeographischen Verhältnisse werden durch das NE-SW-gerichtete Triasbecken bestimmt. Vor allem der Skandinavische Schild war Liefergebiet für die arenitischen Schichtglieder im Würzburger Raum (WURSTER 1964, 1968, SCHRÖDER 1977). Der brackische Faziesbereich rückt durch die intensiven Schüttungen dabei von Osten nach Westen bzw. Südwesten vor (KOZUR 1971). Dadurch entsteht ein regional meist unbedeutender, großräumlich aber starker Diachronismus der einzelnen Schichtglieder, wie nahezu generell innerhalb der Germanischen Trias (vgl. KOZUR 1971). Sowohl der Terminus

„Unterer Keuper“ als auch der früher gebräuchliche Begriff „Lettenkeuper“ bezeichnen somit die paralisch geprägte Schichtenfolge (WURSTER 1968, KOZUR 1971) und nicht eine bio- oder chronostratigraphische Einheit.

2. Zum Werksandsteinkomplex

Innerhalb des Unteren Keupers ist der Werksandsteinkomplex (Haupt-sandstein in Württemberg) das markanteste Schichtglied. Im Vergleich zu den übrigen Schichten können mächtige Bänke ausgebildet sein, die im Ausstrichbereich zwischen Hauptmuschelkalk und Sandsteinkeuper den Werksandstein in früheren Zeiten zu einem ebenso begehrten wie charakteristischen Baustein zwischen Südwürttemberg und Thüringen machten. Seine Mächtigkeit ist starken Schwankungen unterworfen, abhängig von den engräumigen faziellen Verhältnissen, die die geographische Situation während der Sedimentation widerspiegeln. Je nachdem, ob die Sande in flache oder tiefe Rinnen abgelagert wurden, spricht man von Mangel- („Normal-“) oder Flutfazies (HOFFMANN 1967, AUST 1969, BRUNNER 1973). Die entstehenden Sandstränge sind erosiv zum Teil bedeutend in die Liegendserie eingetieft. Genetisch ist der Komplex damit als weitflächiges Delta-System zu deuten (WURSTER 1968). Die meist feinkörnigen, tonigen Sandsteine beinhalten häufig glimmerreiche Lagen, örtlich Glaukonit-führende Bänke; sie sind oft reich an Pflanzenhäckseln. Gelegentlich schalten sich karbonatische Lagen ein, in denen euryhaline Makrofauna auftreten kann.

Die feinstratigraphische Gliederung des Werksandsteinkomplexes besitzt in der Regel nur lokalen Charakter. Die Mächtigkeiten der Sandsteinpakete schwankt in Mainfranken zwischen weniger als einem halben Meter und mehr als 12 Metern (HOFFMANN 1967, AUST, 1969, GEYER 1980). Die großen Mächtigkeitsschwankungen erklären sich durch die kleinräumige Gliederung zur Zeit der Sedimentation. Einzelne Wurzelhorizonte belegen autochthonen Pflanzenwuchs (AUST 1969) und somit subaerische Areale. Die Modellvorstellung WURSTERS (1968) geht von paralischen Inseln im Deltagebiet aus, die vor allem von Sumpfpflanzen und Tetrapoden besiedelt waren. In den Kanälen herrschten dagegen rasch wechselnde Erosions- und Sedimentationsvorgänge.

Die die Sandsteinbänke einbettenden Ton- und Siltsteinpakete (Obere Estherienschiefer im Liegenden Blaue und Grüne Tone mit Horizont der Roteisensteinkonkretionen im Hangenden; HOFFMANN 1967) erklären sich ebenso wie zwischengeschaltete Horizonte von Feinklastika als Sedimente der paucidynamischen Schlickareale und eingespannter Pfannen, in denen sich Schlammtrübe absetzen konnte.

Ein dritter Sedimenttyp zeigt sich im sogenannten „Cardiniensandstein“ (Sandige Cardiniensplatten, weißgraue Cardinienschiefer sensu SANDBERGER 1866, 1867a: vgl. HOFFMANN 1967). Es handelt sich um einen grünlichen bis

bräunlichen, verwittert auch ausgebleichten Feinsandstein, der häufig laminiert ist oder Schrägschichtung aufweist. Er ersetzt im Werksandsteinkomplex häufig die typischen mittelkörnigen Sandsteine. Die bei früheren Autoren als charakteristisch angesehene Braunfärbung entsteht zumeist erst durch die verwitterungsbedingte Zersetzung des enthaltenen Glaukonits.

3. Die Fundpunkte

Würzburg, am Faulenberg

Die klassische Lokalität hat in zweifacher Hinsicht Bedeutung erlangt: Zum einen stammen aus den ehemals aufgeschlossenen Schichten seltene Fossilien wie beispielsweise *Coelacanthus giganteus* WINKLER 1880, zum anderen wurden aus dem Steinbruch Bausteine für die Würzburger Residenz gewonnen (SEDLMAIER & PFISTER 1923: Abb. 63; HOFFMANN 1967). Der Aufschluß an der östlichen Ausfallstraße im Stadtgebiet Würzburgs ist heute verfüllt und nicht mehr zugänglich. Damit muß für die stratigraphischen Angaben auf bekannte Literatur zurückgegriffen werden.

Die beschriebenen Käferreste, die vor allem von SANDBERGER erwähnt wurden, stammen aus dem ehemals zuunterst aufgeschlossenen „Cardinien-

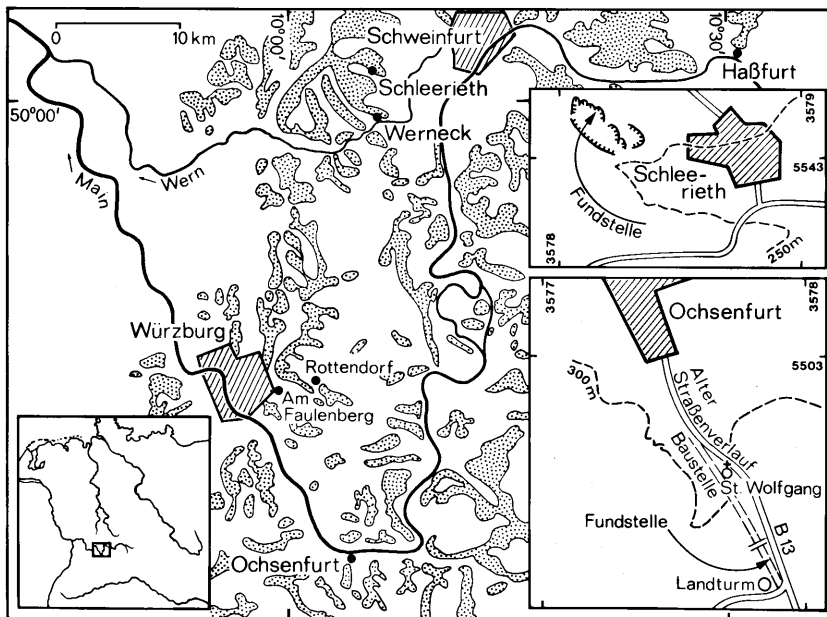


Abb. 1. Lageskizze der Insektenfundpunkte. Ausstrich des Unterer Keupers punktiert.
Fig. 1. Sketch map of the mentioned localities. Outcrop of the Unterer Keuper group dotted

Sandstein“ sensu SANDBERGER (1867a; vgl. oben). Der Name wird hier deswegen favorisiert, weil er von HOFFMANN (1967) in dessen stratigraphischer Übersicht verwandt wurde, die eine Klärung des stratigraphischen und nomenklatorischen Wirrwarrs im Bereich der Werksandsteinzone schaffte. Weitere, synonym verwendete Namen sind Widdringtonien-Sandstein (SANDBERGER 1864) und *Anoplophora*-Sandstein (SANDBERGER 1890).

Der Cardinien-Sandstein vom Faulenberg wurde von SANDBERGER (1867a: 199) als „aus sehr feinem Quarzsande, Thon und Eisenbraunspath als Bindemittel“ charakterisiert. Die in den Handstücken vorhandene Lamination, die eine gefammte Färbung hervorruft, rührt von der verschieden großen Konzentration an Eisen(III)-Mineralen her.

Der Fossilgehalt der Schichten ist am Faulenberg besonders groß. SANDBERGER (1867) führt in seiner Fossilliste neben Resten von *Mastodonsaurus*, diversen Knochen- und Knorpelfischresten, Conchostraken, Lamellibranchiaten und *Lingula* auch 9 Pflanzenarten auf. Die Fossilreste sind bei den vorliegenden Handstücken vorwiegend auf Streudecken und Hartgründe konzentriert.

Die vorliegenden Coleopterenreste stammen aus einem relativ dünnplattigen, harten Feinsandstein von grünlicher Farbe (hoher Glaukonitenanteil), in dem die vergleichsweise zahlreichen Fossilreste (*Saurichthys*-Zähne, Actinopterygier-Schuppen, Conchostraken, *Unionites* cf. *brevius*), die die Flügeldecken begleiten, offenbar unregelmäßig und ohne Bevorzugung einer Schichtfläche eingestreut sind. Bei einem der Handstücke trägt die Schichtfläche einen mergeligen Besatz; außerdem wird das Sediment von senkrecht zur Schichtung angeordneten Grabröhren durchzogen.

Über dem geringmächtigen Cardiniensandstein folgen nach SANDBERGER (1867) etwa 1 m mächtige sandige, schiefrige Tonsteine und darüber der fossilarme eigentliche Werksandstein (Hauptsandstein sensu SANDBERGER) in Flutfazies. Am Faulenberg soll dieser Komplex etwa 15 m mächtig sein (SANDBERGER 1867a, 1893), was sicher zu hoch gegriffen ist. Aus den Schichten über dem Werksandstein erwähnte SANDBERGER (1890) einen weiteren Käferrest („Curculionid. sp.“), der aber nicht mehr auffindbar ist.

Schleierieth

Der für Erneuerungsarbeiten des Denkmalschutzes sporadisch aufgewältigte Werksandsteinbruch westlich von Schleierieth (Bl. 5926 Geldersheim, R 35 78140, H 55 43160) liegt im Bereich einer SW-NE-streichenden Verwerfung. Dort wurde in intensiver Grabungstätigkeit ein Pflanzenlager ausgebeutet, das neben den hier beschriebenen Insektenresten eine reiche Flora lieferte (KELBER 1983, KELBER in RUTTE & WILCZEWSKI 1983: Taf. 1). Das Niveau der Fundschicht liegt in den basalen Blauen und Grünen Tönen mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen (sensu HOFFMANN 1967). Rostbraune Ausfällungen von Eisenoxid finden sich in den Schichtfugen der tonig-siltigen Lagen sowie als zentimeterdicke Tapeten auf den Kluftflächen.

Im Grenzbereich von Werksandstein und den Blauen und Grünen Tonen geht der feinkörnige, gut sortierte Sandstein mehr oder minder kontinuierlich bei gradueller Abnahme der sandigen Komponenten in feinsiltige Tonsteine über (vgl. HEGENBERGER 1969: 107). Die taphonomische Auswertung der fossilen Pflanzenreste, mit denen die Insektenflügel sedimentiert wurden, gibt einen Hinweis auf das ehemals rasch wechselnde Sedimentationsgeschehen. Nach der allochthonen Einbettung der Makroflorenreste war das Sedimentpaket Substrat für zumindest eine weitere Pflanzengeneration, denn die monopodial verzweigten Halte- und Ernährungswurzeln von Equisetaceen finden sich zusammen mit den oberirdischen Sproßteilen der zeitlich vorherigen Pflanzengeneration auf den selben Spaltflächen. Die zu den Wurzeln gehörigen Rhizome der Equisetaceen, die im Hangenden fossil überliefert sein müßten, fehlen allerdings. Der obere Bereich des Wurzelhorizontes wurde erosiv ausgeräumt und mit paläobotanisch sterilen Sedimenten verfüllt. Nur die am tiefsten ins Substrat eingedrungenen Wurzelpartien blieben von der erosiven Kappung verschont, zusammen mit der schon vorher fossilisierten allochthonen Taphozönose.

Ochsenfurt, am Wolfgangsberg

Bei den umfangreichen Erdbewegungen, die 1984 anlässlich der Trassenverlegung der Bundesstraße 13 am Wolfgangsberg südlich von Ochsenfurt entstanden, wurde die Schichtenfolge vom Oberen Hauptmuschelkalk bis zum höheren Unterkeuper aufgeschlossen (HAUNSCHILD, im Druck). Die gefundenen Insektenreste entstammen dem Werksandsteinkomplex, in dem die Fundamente des neuen Brückenbauwerks der Ausfahrt Aub stehen. Etwa 50 m südlich davon wurden die Insektenflügel aus dem Anstehenden im tiefsten Bereich der Trasse geborgen. Die Eigelege stammen hingegen aus dem basalen Abschnitt der Blauen und Grünen Tone über dem Werksandstein.

Der temporäre Straßenaufschluß erschloß den Werksandstein sowohl in Flutfazies als auch in Verzahnung mit schluffigen Tonsteinen (Stillwasserfazies). Ein klotziger, unruhig geschichteter Sandsteinhorizont mit 4 m Mächtigkeit in Höhe der Brücke geht lateral auf eine Entfernung von 30–40 m in mehrere 30 cm mächtige Sandsteinbänke über und verzahnt sich mit einer feinschichtigen Wechselfolge von siltigen Tonsteinen, deren Schichtflächen oft von mm-dicken Tonhäuten überzogen sind. Auf diesen finden sich neben eingespülten Hell- und Dunkelglimmern auch gut sortierte und eingeregelter Pflanzenhäcksel (Abb. 9), mit denen die Insektenflügel vergesellschaftet sind. Pflanzenhäcksel und Insektenflügel besitzen die selbe Größe. In den Häcksellagen können Reste von *Desmiophyllum* sp., *Equisetites* sp. und *Neocalamites* cf. *meriani* erkannt werden; erstaunlich gut sind isolierte Fiederblättchen von *Cladophlebis distans* PRESL erhalten.

Die diskontinuierliche horizontale Verteilung von größeren Makroflorenresten steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Faziesverzahnung. Im

Top des Werksandsteines wurde eine Driftlage beobachtet, bestehend aus eingeregelter Sproßteilen von *Equisetites arenaceus* JÄGER und *Neocalamites meriani* (BRONGNIART), die den Schüttungskörper des Werksandsteins in Flutfazies lateral begleitete. Der undeutlich ausgeprägte Übergang vom Werksandstein zu den Blauen und Grünen Tonen ist auch hier durch Wurzelhorizonte gekennzeichnet, die teilweise in vorher sedimentierte Pflanzenlager eingedrungen sind.

Systematischer Teil

Die im folgenden beschriebenen Insektenreste gehören zum Teil systematischen Gruppen an, die durch die erhaltenen Merkmale nicht eindeutig identifiziert werden können. In der phylogenetischen Entwicklung gehören die Entomofaunen der höheren Trias bereits zu einer gegenüber dem Perm und teilweise noch dem Buntsandstein modernen Entwicklungsphase innerhalb der Stammesgeschichte, die im Lias am besten dokumentiert ist. An der Wende Perm/Trias starb nicht nur eine ganze Anzahl von höheren Taxa aus, auch innerhalb mehrerer noch heute lebender Gruppen sind Entwicklungstendenzen erkennbar, die unmittelbar zu rezent bestehenden morphologischen Mustern führten. Als Beispiel seien hier nur die Blattodea erwähnt. Sowohl stratigraphische Position als auch das räumlich-fazielle Vorkommen lassen a priori eine nur schwer vergleichbare Fauna erwarten. Der Wandel in der Zusammensetzung der Insektenfaunen folgt mit geringer Verzögerung dem Wandel der Landfloren an der Wende Rotliegendes/Zechstein und belegt die enge Wechselbeziehung der beiden Gruppen.

Die Stücke von Schleerieth und Ochsenfurt werden in der Sammlung K.-P. Kelber, Burggrumbach, aufbewahrt. Abgüsse von den Originalen der beiden

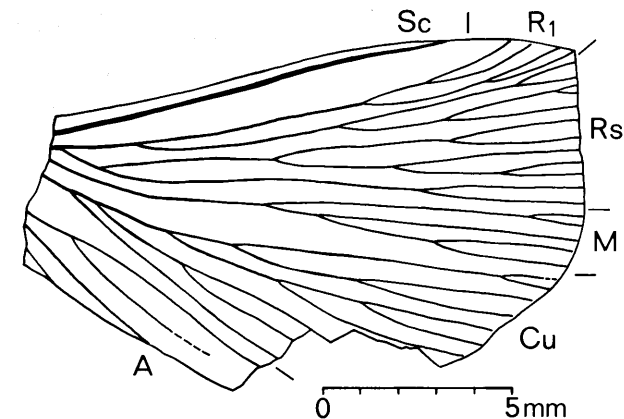


Abb. 2. Blattodeorum fam., gen., sp. incert. Rekonstruktion des Flügelgeäders.
Fig. 2. Blattodeorum fam., gen., sp. incert. Reconstruction of the wing venation.

neuen Arten wurden im Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt/M. (SMF...), hinterlegt. Die Käferflügeldecken vom Faulenberg stammen aus der Sammlung des Geologischen Institutes der Universität Würzburg.

Klasse Insecta LINNE 1758

Sektion Polyneoptera MARTYNOV 1923

Überordnung Blattopteroidea MARTYNOV 1938

Ordnung Blattodea BRUNNER 1882

fam. et gen. et sp. incert.

Abb. 2, 5

Vorliegendes Material: Ein Hinterflügelfragment. – Fundort: Stbr. W' Schlee-rieth. – Fundschicht: Basale Blaue und Grüne Tone mit Horizont der Roteisenstein-konkretionen, Unterer Keuper.

Beschreibung: Das vorliegende Stück ist das Fragment eines Hinterflügels von vermutlich trapezoedrischem Umriss. Die Länge betrug ursprünglich etwa 15 mm, die Breite 10 mm.

Die Subcosta ist kräftig ausgebildet und reicht bis weit über die Hälfte der Flügellänge. Der Radius ist gegen den Flügelvorderrand stark aufgespalten. Rs 1,2 entspringt einem gemeinsamen Stamm mit R, Rs 3–5 besitzen ebenfalls eine gemeinsame Wurzel.

Die Media war an der Basis vermutlich mit dem Radius verschmolzen. Sie ist in einen einfach gegabelten Vorderast und einen doppelt gegabelten Hinterast gespalten. Der Cubitus ist stark verzweigt. Eine sichere Zuordnung der einzelnen Äste ist schwierig. Die Analis besitzt einen einfach gespaltenen 1A. 2A und 3A sind – soweit zu erkennen – unverzweigt. Queradern fehlen.

Vergleich: Der Verlauf des Flügelgäders auf dem erhaltenen Rest belegt die Zugehörigkeit zu den Blattodea, wobei auf die einschränkenden Bemerkungen zur Polyphyly innerhalb der Blattopteriformia in HENNIG (1969: 192 ff.) verwiesen sei. Innerhalb der Blattodea ist eine sichere systematische Zuordnung nicht möglich – einerseits, weil gerade der relativ kennzeichnende Verlauf der Analadern nicht vollständig erhalten blieb, andererseits, weil bisher nur verhältnismäßig wenige Hinterflügel bekannt geworden sind. Übereinstimmungen in der relativ komplexen Verzweigung des Radius bestehen mit einigen Gattungen, die von BECKER-MIGDISOVA (in RODENDORF et al. 1962) den Archimylacrinae zugeordnet wurden, wobei allerdings auch jeweils die Media eine größere Anzahl von Ästen aufweisen dürfte als beim vorliegenden Stück. Auch unter den „primitiveren“ unter den übrigen Familien gibt es Gattungen, die im Verlauf des Radius mit dem vorliegenden Stück gut übereinstimmen. Die dabei erkennbaren Merkmale dürften aber weitgehend als Konvergenzen zu deuten sein.

Familie Mesoblattinidae HANDLIRSCH 1908

Unterfamilie Mesoblattininae HANDLIRSCH 1908

Gattung Mesoblattopsis HANDLIRSCH 1908

Typusart: *Mesoblattina bensoni* SCUDDER 1886.

Mesoblattopsis? franconica n. sp.

Abb. 3, 4

Holotyp und einziges bekanntes Stück: Ein Vorderflügelfragment, SMF 44108.

Locus typicus: Bundesstraße 13, am Wolfangsberg bei Ochsenfurt/Ufr.

Stratum typicum: Werksandstein, Unterer Keuper.

Diagnose: Eine vorbehaltlich der Gattung *Mesoblattopsis* zuzurechnende Art mit folgenden besonderen Merkmalen: Verhältnis von Länge zu Breite des Flügels etwa 2,5; R plus Rs mit etwa 10 Ästen; Verhältnis der Arealbreiten von M_1 und M_2 in der Flügelmitte etwa 3 zu 7.

Beschreibung: Flügel von elliptischer Grundform mit einer ursprünglichen Länge von etwa 14 mm und einer Breite von knapp 7 mm.

Das Radialfeld nimmt in der Flügelmitte fast die Hälfte der Flügelbreite ein. Der Radius ist deutlich geschwungen; etwa ab der Flügelmitte (sag.) sind die einzelnen Äste jeweils mindestens einfach gegabelt.

Die Media ist bereits ca. $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge des Flügels von der Basis entfernt verzweigt; davon ist der vordere Ast einfach gegabelt, der hintere Ast zerfällt nochmals in mindestens 6 Zweige. Der Cubitus verzweigt sich in mindestens 5 Äste, wovon die basalen drei nur jeweils einfach gegabelt

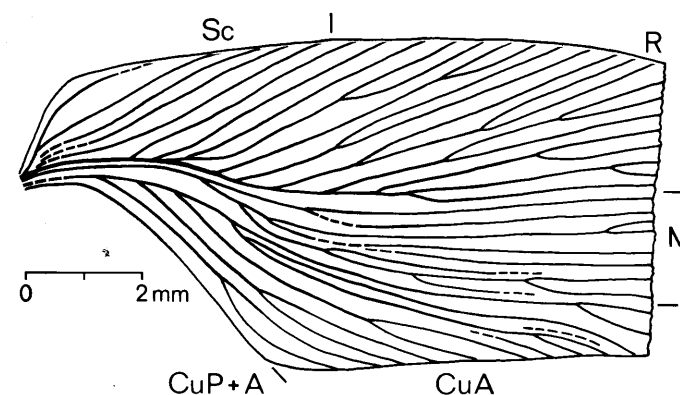


Abb. 3. *Mesoblattopsis? franconica* n. sp. Rekonstruktion des Flügelgäders.
Fig. 3. *Mesoblattopsis? franconica* n. sp. Reconstruction of the wing venation.

sind. Alle Zweige laufen bis zum Hinterrand. Das Analfeld ist beim vorliegenden Stück nicht erhalten. Queradern fehlen. Schaltadern sind zum Teil im Bereich von Media und Cubitus zu erahnen.

Vergleich: Die beschriebene Art ist nur mit Vorbehalt zur bisher monotypischen Gattung *Mesoblattopsis* HANDLIRSCH 1908 aus dem Lias von Eng-

Abb. 4. *Mesoblattopsis* ? *franconica* n. sp. Holotyp. Abdruck der Flügeloberseite. Werksandstein-Komplex, Ochsenfurt-Wolfgangsb. – SMF 44108 (als Latexabguß des Originals).

Fig. 4. *Mesoblattopsis* ? *franconica* n. sp. Holotype. Anterior wing, mould of the upper side. Werksandstein-complex, Ochsenfurt-Wolfgangsb. – SMF 44108 (as a latex cast).

Abb. 5. Blattodeorum fam., gen., sp. incert. Hinterflügelfragment. Blaue und Grüne Tone mit Horizont der Roteisensteinkonkretionen, Schleierith.

Fig. 5. Blattodeorum fam., gen., sp. incert. Fragment of a posterior wing. „Blaue und Grüne Tone mit Horizont der Roteisensteinkonkretionen“, Schleierith.

Abb. 6. Gen. et sp. indet. D. Flügelfragment. Werksandsteinkomplex, Ochsenfurt-Wolfgangsb.

Fig. 6. Gen. et sp. indet. D. Fragment of a wing. Werksandstein-complex. Ochsenfurt-Wolfgangsb.

Abb. 7. *Phagophytichnus* ichnosp.: Insektenfraßspuren an einem Blatt von *Taeniopteris angustifolia*. Der zweiphasige Bebiß ist an den Ausschnitten des Blattrandes deutlich zu erkennen. Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen, Schleierith.

Fig. 7. *Phagophytichnus* ichnosp.: Feeding pattern of an insect on *Taeniopteris angustifolia*. Notice the two-phased bite marks. So-called „Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen“, Schleierith.

Abb. 8. Eigelege von Insekten (?), zusammen mit *Spirorbis*-Wohnröhren im Abdruck einer Blattscheide von *Equisetites arenaceus*. Im oberen Bildteil sind vertikale Kommissuren der Einzelblätter zu sehen. Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen, Ochsenfurt-Wolfgangsb.

Fig. 8. Clutches of insect-eggs, together with *Spirorbis* tubes within an impression of a sheath of *Equisetites arenaceus*; in the upper part of the photo vertical commissures of the single leaves. So called „Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen“, Ochsenfurt-Wolfgangsb.

Abb. 9. Eingeregelter und größensortierter Pflanzenhäcksel aus tonigen Schichten des Werksandsteinkomplexes von Ochsenfurt. In Bildmitte ist die skelettierte Nervatur eines pecopteridischen Fiederchens erkennbar. Die Flügelreste auf Abb. 4 und Abb. 6 stammen ebenfalls aus den tonigen Schichten innerhalb des Verzahnungsbereiches von pelitischen und arenitischen Sedimenten.

Fig. 9. Current arranged and sized plant chaff from argillaceous strata within the Werksandstein-complex of Ochsenfurt-Wolfgangsb. A skeletized nervature of a pecopteridic pinnule is visible in the centre of the photo. The wing fragments of Fig. 4 and Fig. 6 come from equivalent strata.

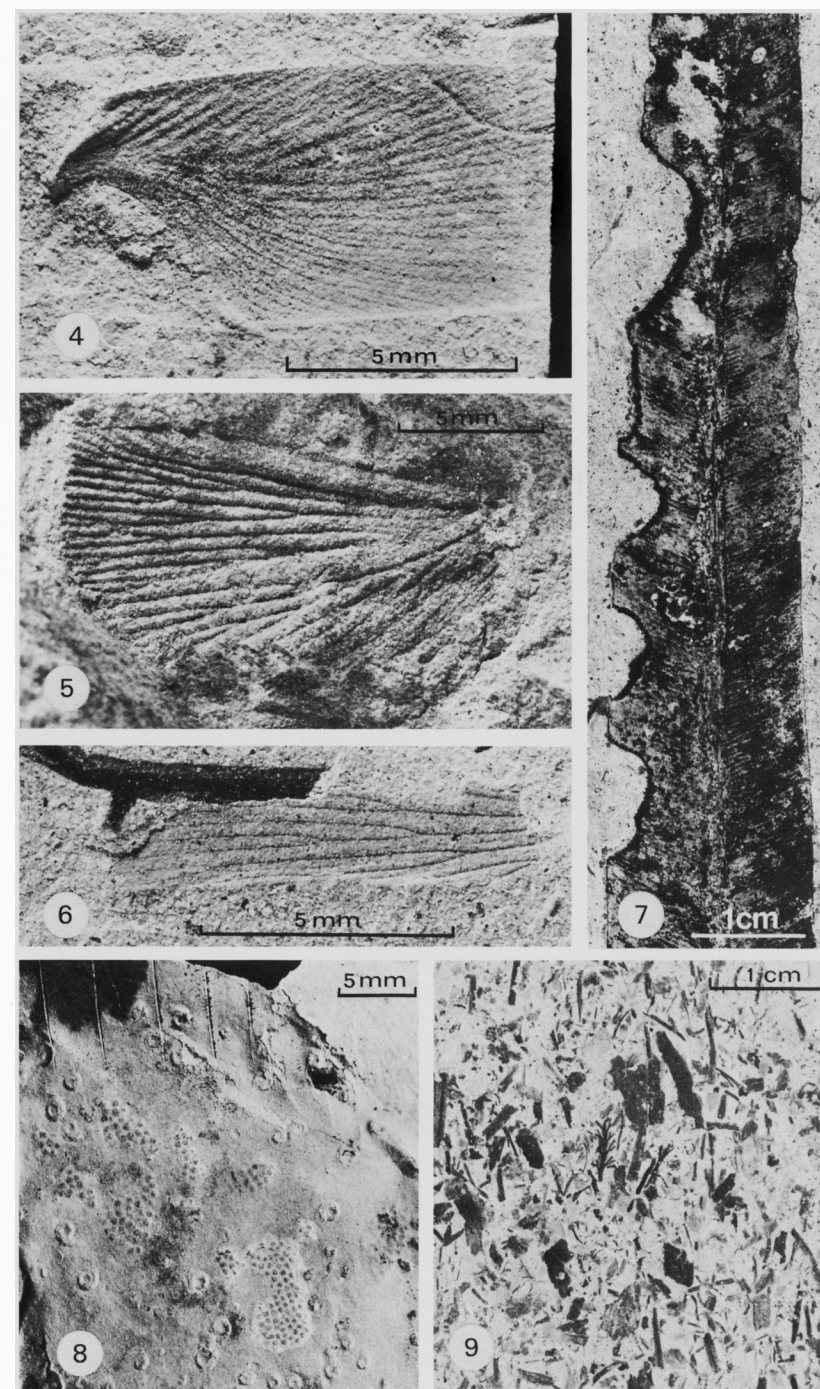


Abb. 4–9 (Legende s. S. 340)

land zu stellen, obwohl das Flügelgeäder große Übereinstimmung mit dem der Typusart, *M. bensoni* (SCUDDER 1886), aufweist. Im Gegensatz zu dieser Art besitzt *M. ? franconica* n. sp. einen gedrungenen Flügel, der wohl nicht mehr als 2,5 mal so lang war wie breit, während das Verhältnis von Länge zu Breite beim Flügel der englischen Art etwa 3,5 betragen haben dürfte. Unterschiede im Flügelgeäder bestehen nur in der geringeren Anzahl von Ästen des Radius und der weniger breit gefächerten Verzweigung des Hinterastes der Media. Auf Grund der verhältnismäßig großen Varianz der Flügelform bei den Blattodea (vgl. SCHNEIDER 1977) scheint damit die vorgeschlagene taxonomische Stellung gerechtfertigt.

Von den vielen übrigen Gattungen der Unterfamilie unterscheidet sich *Mesoblattopsis* meist deutlich durch die Gabelung der Medialis in zwei Zweige beim Vorderast und wohl 7 oder mehr Zweige beim Hinterast. Eine solche Verzweigung besitzen neben *Mesoblattopsis* nur *Mesoblattina* GEINITZ 1880, die sich aber durch einen komplex gegabelten Cubitus unterscheidet und bei der die Media nur eine kurze Endgabel besitzt. *Actinoblattula* HANDLIRSCH 1908, bei der der Hinterast der Media weniger stark verzweigt ist, der Cubitus ebenfalls einen stark verzweigten Hinterast besitzt und der Flügel insgesamt einen gedrungen elliptischen Umriß besitzt, und die sehr ähnlichen Gattungen *Samaroblattula* MARTYNOV 1937 und *Euryblattula* MARTYNOV 1937. *Samaroblattula* besitzt eine ähnlich verzweigte Media und einen gleichfalls ähnlich aufgespaltenen Cubitus, unterscheidet sich aber durch zahlreiche gefaltete Quer- und Scheinadern und vor allem einen etwas vor der Flügelmitte komplex verzweigten 7. Ast des Radius (besonders bei der Typusart *S. subacuta* MARTYNOV 1937). Die Gattung *Euryblattula* unterscheidet sich von der fränkischen Art durch den im Flügelfragment der Typusart, *E. sparsa* MARTYNOV 1937, nur mit zwei Hinterästen ausgestatteten Cubitus, der weniger verzweigten Media und durch die Schein- und Queradern.

Alle hier erwähnten Gattungen der Mesoblattininae sind bisher nur aus dem unteren Jura bekannt geworden. Triadische Gattungen der Unterfamilie kommen seltener vor und unterscheiden sich allesamt deutlich von der neuen Art. Die einzige bekannte Mesoblattininae aus der süddeutschen Trias, *Pedinoblatta stromeri* HANDLIRSCH 1911 aus dem Rhät von Mittelfranken, unterscheidet sich nach der Rekonstruktion von HANDLIRSCH grundlegend durch den jeweils dreiästigen Vorder- und Hinterast der Media und einen nur dreiästigen Cubitus.

Sektion Oligometabola MARTYNOV 1923

Ordnung Coleoptera LINNÉ 1758

Die Zahl der aus dem Unteren Keuper von Würzburg vorhandenen Käferreste läßt sich aus den Angaben SANDBERGERS nicht mehr exakt ermitteln. In der Sammlung des Geologischen Institutes in Würzburg konnten drei Flügel-

decken gefunden werden, die mit den erwähnten und zum Teil abgebildeten Stücken SANDBERGERS identisch sein dürften. Die Stücke werden der besseren Kenntnis halber nochmals beschrieben, da bereits SANDBERGER (1867b) im Text zur Tafel XI angibt: „Fig. 16 ist eine nicht gelungene Vergrößerung der Flügeldecke des *Curculionites prodromus* HEER und 17 eine solche der *Gla-phyroptera* sp. Ich werde beide später besser abbilden lassen, da mir ein guter Zeichner bald wieder zur Verfügung stehen wird!“

Ein weiterer, als Flügeldecke inventarisierter Fossilrest aus den Beständen SANDBERGERS ist wahrscheinlich ein Samenrest. Vermutlich ist auch die verhältnismäßig geringe Anzahl der bekannten Insektenreste aus dem Keuper darauf zurückzuführen, daß Käferelytren mit karpologischen Fossilien und kleinere Insektenflügel mit Fiederblättchen von Farnen verwechselt wurden. Die drei im folgenden kurz beschriebenen Flügeldecken sind auf Grund der Erhaltung merkmalsarm, weshalb sich eine nähere taxonomische Zuordnung verbietet. Einzelne Stücke werden mit bekannten Familien verglichen, ohne daß damit eine nähere Verwandtschaft postuliert wird.

fam. et gen. et sp. indet. A

Abb. 14

v? 1882 Prachtkäfer. – SANDBERGER, Triasformation im Maingebiete: 15.

Vorliegendes Material: Eine linke Flügeldecke. – Fundort: Steinbruch am Faulenberg, Würzburg. – Fundschicht: Werksandstein-Komplex („Cardinen-Sandstein“), Unterer Keuper. – Würzburg, Sammlung des Geologischen Instituts der Universität, Inv.-Nr. F 3562.

Beschreibung: Dunkelbraune Flügeldecke von etwa 5,0 mm Länge und maximal 1,1 mm Breite. Die größte Breite liegt knapp hinter den gerundeten Schultern. Von dort verschmälert sich die Elytre gegen das Hinterende zunächst kaum. Etwa 1/4 der Gesamtlänge vom Hinterrand entfernt biegt der Innenrand wahrscheinlich in kräftigem Bogen nach außen, wodurch die beiden Flügeldecken am Abdominalende auffällig geklappt haben dürften. Auf der Elytre sind 5 wulstige Längsrinnen vorhanden, die deutlich breiter sind als die Zwischenräume zwischen ihnen. Die Furche am Seitenrand selbst ist scharf, der Seitenrand selbst ist wenig und verhältnismäßig gleichmäßig gekrümmt.

Bemerkungen: Inventarisiert als „Buprestid. sp., Ob. Card.-Sch., Fauler Berg“. Auf Grund von Form und Skulptur ist allerdings nicht anzunehmen, daß das Stück einem Vertreter der Buprestidae zuzuordnen ist.

fam. et gen. et sp. indet. B

Abb. 15

? 1852 Rüsselkäfer. – SANDBERGER, Triasformation im Maingebiete: 15.

v 1867 *Curculionites prodromus* HEER. – SANDBERGER, Gliederung der Würzburger Trias: 199, 203.

- v 1867 *Curculionites prodromus* HEER. – SANDBERGER, Versteinerungen: Taf. XI („XIII“) Fig. 16. – [Tafeln zu „Gliederung der Würzburger Trias“.]
 v 1890 *Curculionid. sp.* – SANDBERGER, Übersicht der Versteinerungen: 36, 37, 38.
 v 1938 ? *Curculionidae sp.* – HANDLIRSCH, Die fossilen Insekten 12.

Vorliegendes Material: Eine linke Flügeldecke. – Fundort: Steinbruch am Faulenberg, Würzburg. – Fundschicht: Werksandstein-Komplex („Cardinien-Sandstein“), Unterer Keuper. – Würzburg, Slg. des Geol.-Pal. Inst., Inv.-Nr. F 2650.

Beschreibung: Dunkle Flügeldecke von etwa 4,8 mm Länge und maximal 2,1 mm Breite. Der Umriss ist gestreckt dreieckig mit etwas geschwungenen Seiten. Die größte Breite liegt knapp vor der Mitte. Die Schultern sind relativ eckig. Der Rand der Flügeldecke verläuft vom Schildchen zu den Schultern etwas schräg nach vorne. Neben den deutlich eingetieften Randfurchen am Seiten- und am Medianrand sind nur an einzelnen Stellen schwache und relativ schmale Rippen angedeutet.

Abb. 10–12. *Triadochorista schleieriethensis* n. g., n. sp. Holotyp, Vorder(?)flügel. Blaue und Grüne Tone mit Horizont der Roteisensteinkonkretionen, Schleierieth. – SMF 44109a, b (als Latexabgüsse der Originale). 10. Vermutliche Flügeloberseite. 11. Gegendruck dazu unter flach einfallender Beleuchtung. 12. Gegendruck, fotografiert unter Verwendung zweier Polarisationsfilter (Methodik nach SCHAARSCHMIDT 1973).

Figs. 10–12. *Triadochorista schleieriethensis* n. g., n. sp. Holotype. ? Anterior wing. So-called „Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen“, Schleierieth. – SMF 44109a, b (as a latex casts). 10. Probable dorsal side of the wing. 11. Mould, under slightly incidenting illumination. 12. Mould, photographed using two polarisation filters (method after SCHAARSCHMIDT 1973).

Abb. 13. Coleopterorum fam. et gen. et sp. indet. C. Rechte Flügeldecke. Unterer Werksandsteinkomplex („Cardinien-Sandstein“), Würzburg-Faulenberg. – Slg. Geol. Inst. Würzburg F 2651a.

Fig. 13. Coleopterorum fam. et gen. et sp. indet. C. Right elytron. Lower Werksandstein-complex („Cardinien-Sandstein“), Würzburg-Faulenberg. – Coll. Geol. Inst. Würzburg F 2651a.

Abb. 14. Coleopterorum fam. et gen. et sp. indet. A. Linke Flügeldecke. Unterer Werksandsteinkomplex („Cardinien-Sandstein“), Würzburg-Faulenberg. – Slg. Geol. Inst. Würzburg F 3562.

Fig. 14. Coleopterorum fam. et gen. et sp. indet. A. Left elytron. Lower Werksandstein-complex („Cardinien-Sandstein“), Würzburg-Faulenberg. – Coll. Geol. Inst. Würzburg F 3562.

Abb. 15. Coleopterorum fam., gen. et sp. indet. B. Linke Flügeldecke. Unterer Werksandsteinkomplex („Cardinien-Sandstein“), Würzburg-Faulenberg. – Slg. Geol. Inst. Würzburg F 2650.

Fig. 15. Coleopterorum fam., gen. et sp. indet. B; left elytron. Lower Werksandstein-complex („Cardinien-Sandstein“), Würzburg-Faulenberg. – Coll. Geol. Inst. Würzburg F 2650.

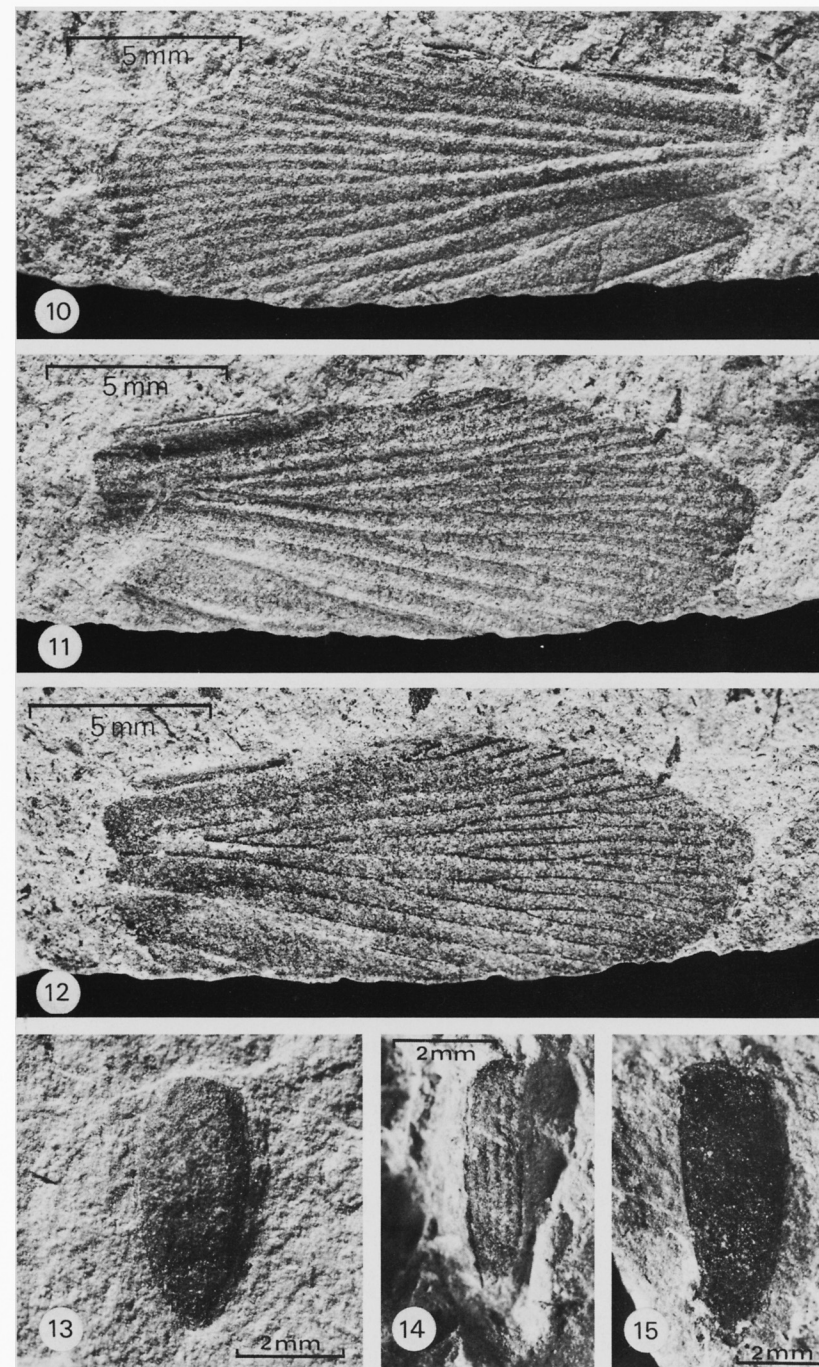


Abb. 10–15 (Legende s. S. 344)

Vergleich: Die erkennbaren Merkmale stimmen vor allem mit denen der permotriadischen Familie Permosynidae TILLYARD 1924 überein. Die von SANDBERGER (1890: 38) angegebene Zugehörigkeit zu den „Rüsselkäfern“ kann ausgeschlossen werden.

Bemerkungen: Inventarisiert als „*Curculionites prodromus* HEER, Card.-Sandstein, Fauler Berg“, auf dem Beizettel als „*Curculionid* sp.“ usw. bezeichnet. Das Stück wird von SANDBERGER 1867 in der Fossilliste des „Cardinien-Sandsteins“, 1890 in der seines „*Anoplophora*-Sandsteins“ erwähnt.

fam. et gen. et sp. indet. C

Abb. 13

- v 1867 *Glaphyroptera* sp. – SANDBERGER, Gliederung der Würzburger Trias: 199, 203.
- v 1867 *Glaphyroptera* sp. – SANDBERGER, Versteinerungen: Taf. XI („XIII“) Fig. 17.
– [Tafeln zu „Gliederung der Würzburger Trias“].
- ? 1882 Prachtkäfer. – SANDBERGER, Triasformation im Maingebiete: 15.
- v 1890 Buprestid. sp. – SANDBERGER, Übersicht der Versteinerungen: 36, 37, 38.
- v 1938 ? Buprestidae sp. – HANDLIRSCH, Die fossilen Insekten: 12.

Vorliegendes Material: Eine rechte Flügeldecke. – Fundort: Steinbruch am Faulenberg, Würzburg. – Fundschicht: Werksandstein-Komplex („Cardinien-Sandstein“), Unterer Keuper. – Würzburg, Slg. des Geol.-Pal. Inst., Inv.-Nr. F 2651a.

Beschreibung: Eine dunkle, partiell metallisch glänzende Flügeldecke von etwa 6,4 mm Länge und einer größten Breite von etwa 2,3 mm. Die maximale Breite liegt etwas vor der Mitte. Der Vorderrand ist gebogen, die Schultern liegen deutlich hinter dem Schildchen. Der Innenrand ist schwach gekrümmt, der Seitenrand zusätzlich vor der Mitte geknickt, das Hinterende schmal gerundet. Außer der am Vorder- und Seitenrand relativ breiten, am Medianrand schmalen Randfurche sind nur zwei scharfe und flache Längsrippen im hinteren Bereich nahe dem Innenrand erkennbar.

Vergleich: SANDBERGER (1890: 38) ordnet das Stück ausdrücklich den Prachtkäfern zu. Diese systematische Stellung kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Bemerkungen: Das Stück ist inventarisiert als „*Glaphyroptera* sp., Card.-Sandstein., Fauler Berg.“ Die ursprüngliche Bezeichnung auf dem Beizettel „*Elater* sp.“ usw. wurde später in „Buprestid.“ usw. geändert. Das Exemplar wird wie gen. et sp. indet. B von SANDBERGER 1867 in der Fossilliste des „Cardinien-Sandsteins“, 1890 in der des „*Anoplophora*-Sandsteins“ erwähnt.

Incertae sedis

Triadochorista n. g.

Typusart: *Triadochorista schleieriethensis* n. g. n. sp.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus *triadus* (nach dem stratigraphischen Vorkommen) und dem Gattungsnamen *Chorista* (Hinweis auf die formale Ähnlichkeit mit den Mecoptera).

Diagnose: Eine Gattung der Neoptera mit folgenden besonderen Merkmalen: Flügelgeäder ohne Verwachsungen: Subcosta kurz (weniger als halb so lang wie der Flügel); Radius mit 4 Ästen; Radiussector kammförmig verzweigt und mit 6 Ästen; Media und Cubitus jeweils mehrfach gegabelt; Analis frei, einfach verzweigt.

Vergleich und Beziehungen: Trotz der verhältnismäßig guten Erhaltung des vorliegenden Exemplars ist die systematische Stellung der darauf begründeten Gattung schwer zu beurteilen. Sicher ist zunächst, daß es sich bei *Triadochorista* um ein in der einschlägigen Literatur bisher nicht beschriebenes Taxon handelt. Formal bestehen Ähnlichkeiten im Flügelgeäder mit primitiven Vertretern der Permochoristidae. Solche Merkmale sind die relativ wenigen und zum Flügelrand verlaufenden Äste des Radius, die relativ kurze Subcosta u. a. Der transversal kammförmig verzweigte Radius schließt allerdings eine Zugehörigkeit zu den Mecopteroidea aus (R. WILLMANN, Kiel, pers. Mitt.). Eine solche Anordnung ist innerhalb der Holometabola ungewöhnlich und kommt nur bei den Paurometabola häufig vor. Von diesen ist *Triadochorista* aber durch den wenig und bäumchenartig verzweigten Cubitus unterschieden, zumindest von den Gruppen, die einen ähnlichen Verlauf von Radius und Subcosta aufweisen.

Triadochorista schleieriethensis n. g., n. sp.

Abb. 10–12, 16, 17

Holotyp und einziges Stück: Vorder(?)flügel mit Gegendruck, SMF 44109a, b. – Locus typicus: Steinbruch W' Schleierieth.

Stratum typicum: Basale Blaue und Grüne Tone mit Horizont der Rot-eisensteinkonkretionen, Unterer Keuper.

Diagnose: Diagnose der Gattung (wegen Monotypie).

Beschreibung: Flügel von gestreckt elliptischem Umriss. Die ursprüngliche Länge betrug etwa 18,5 mm, die größte Breite etwa 8 mm. Das Radialfeld nimmt in der Flügelmitte etwa die Hälfte der Flügelbreite ein, an der Flügelspitze reicht es bis hinter die Flügelmitte. Radius und Media sind an der Basis wohl verwachsen, alle anderen Hauptadern frei. Der Radius ist nicht bis zur Basis erkennbar, entspringt aber möglicherweise einem gemeinsamen Stamm mit Rs1. Er spaltet gegen den Flügelvorderrand in mindestens 4 Adern auf. Rs2, Rs3 und Rs4 entspringen serial dem Rs-Stamm und sind jeweils einfach oder doppelt gegabelt. Die Media ist in zwei jeweils aufspaltende Äste gegabelt. Der Cubitus besitzt keine Verbindung zur Media. Sein Vorderast CuA ist kurz vor dem Erreichen des hinteren Flügelrandes gegabelt, CuP mehrfach verzweigt. Der Verlauf der Analis ist auf Grund der unzureichenden Erhaltung nicht sicher rekonstruierbar. Queradern sind nur in der Flügelspitze im Bereich von Rs und M angedeutet. Dagegen ist auf dem gesamten

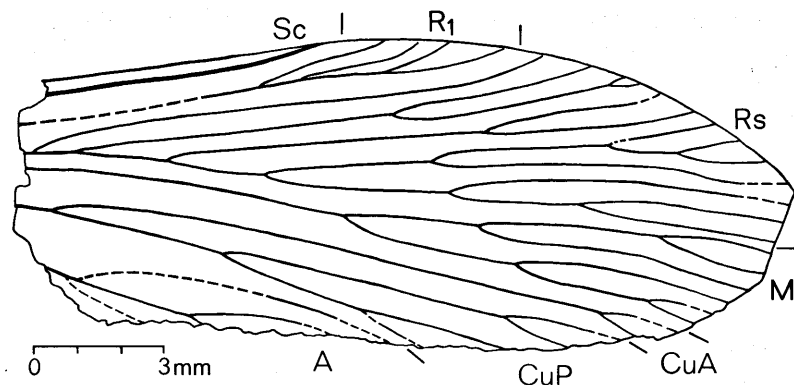


Abb. 16. *Triadochorista schleieriethensis* n. g. n. sp. Rekonstruktion des Flügelgeäders.
Fig. 16. *Triadochorista schleieriethensis* n. g. n. sp. Reconstruction of the wing venation.

Flügel Zwischengeäder mit fischgrätenartig nach beiden Seiten ausstrahlenden Queräderchen eingeschaltet. Im Gegensatz zu dem dunkel erhaltenen Flügelgeäder sind die Zwischenadern als hellbraune Stege den zur Oberseite konvex gewölbten Zwischenräumen aufgesetzt (Abb. 17).

Vergleich: siehe Gattung.

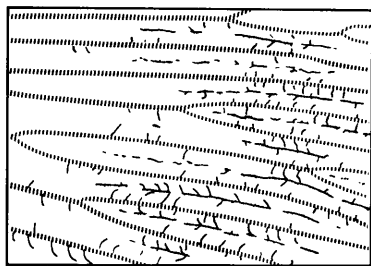
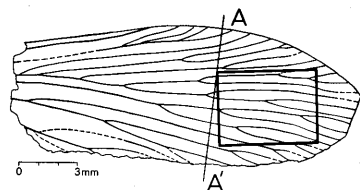


Abb. 17. *Triadochorista schleieriethensis* n. g. n. sp. Unten: Flügel Ausschnitt mit dem eigentlichen Geäder (gestrichelt) und Zwischenadern (schwarz). Rechts: Querschnitt durch den Flügel mit vorhandenem Relief. Oben: Lage von Querschnitt und Ausschnitt.
Fig. 17. *Triadochorista schleieriethensis* n. g. n. sp. Below: Detail of the wing with real venation (hatched) and intervening venation (black). Right: Cross-section through the wing with real relief. Above: Positions of cross-section and detail.

gen. et sp. indet. D

Abb. 6, 18

Vorliegendes Material: Ein Flügelfragment. – Fundort: Bundesstraße 13 am Wolfgangsbau bei Ochsenfurt/ Ufr. – Fundschicht: Werksandstein, Unterer Keuper.

Beschreibung: Kleines Flügelbruchstück von 7,1 mm Länge. Die Adern auf dem erhaltenen Teil werden als Radius bzw. Radiussector, Media, Cubitus und möglicherweise Anals wie in Abb. 6 gedeutet. Alle sichtbaren Partien der Adern sind verzweigt, Queradern fehlen. Dagegen sind im vorderen Bereich Scheinadern eingeschaltet. Der Verlauf der Adern ist im einzelnen aus Abb. 18 zu entnehmen.

Beziehungen: Die systematische Stellung ist nach den zu erkennenden Merkmalen nicht zu ermitteln. Nach dem sichtbaren Geäder gehört das Stück wahrscheinlich zu einem Vertreter der Holometabola.

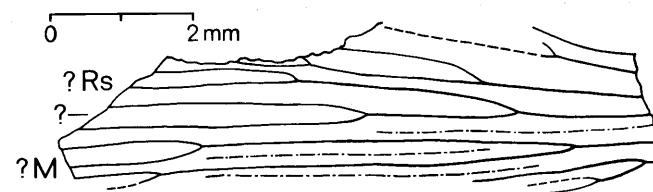


Abb. 18. Gen. et sp. indet. D. Flügelfragment mit Rekonstruktion des sichtbaren Geäders. Zwischenadern strichpunktirt.

Fig. 18. Gen. et sp. indet. D. Fragment of a wing with reconstruction of the preserved venation; intervening venation line-dotted.

Fraßspuren

Phagophytichnus VAN AMEROM 1966

Typus-Ichnosp.: *Phagophytichnus ekowskii* VAN AMEROM 1966

Phagophytichnus? ichnosp.

Abb. 7

Beschreibung: Aus den basalen Schichten der Blauen und Grünen Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonglomerationen über dem Werksandstein von Schleierieth stammt ein gut erhaltenes Blatt von *Taeniopteris angustifolia*, an dem Insektenfraßspuren zu erkennen sind. Die Fraßspuren zeigen generell ein gleichförmiges Schema einzelner vom Blattrand ausgehender Bißstellen. Jede einzelne Fraßstelle hat eine Innenbegrenzung, die aus zwei Bögen von in etwa gleichem Radius mit unterschiedlichen Zentren zusammengesetzt ist. Der Freißvorgang ist damit zweiphasig erfolgt: In einem ersten Beiß wurde der der Blattbasis näher liegende (in der Abb. untere) Bogen erzeugt, in einer zweiten Phase der entstandene Ausschnitt am Blattrand nach oben hin erweitert. Die Fläche der dabei in den beiden Ausschnitten entfernten Blatt-

spreite ist in etwa gleich. Der Vorgang muß an den jeweiligen Fraßstellen analog stattgefunden haben.

Vergleich: Ähnliche Fraßspuren an Farnblättern wurden aus dem Oberkarbon von Spanien und dem Permokarbon von Südafrika als *Phagophytichnus ekowskii* VAN AMEROM 1966 beschrieben (PLUMSTEAD 1963, VAN AMEROM 1966). Besonders an den *Glossopteris*-Blättern aus Südafrika ist der zusammengesetzte Ausschnitt am Blattrand sichtbar; insgesamt scheinen die abgebildeten Exemplare allerdings unregelmäßiger geformt zu sein (PLUMSTEAD 1963: Taf. A) Die Größe der Ausschnitte entspricht in etwa der der Fraßspuren aus dem Keuper. Sie besitzen den größeren Ausschnitt näher an der Blattbasis, was aber auf die Orientierung der Blätter zurückgeführt werden könnte.

VAN AMEROM (1966: 182) betont, daß der Rand der Blattausschnitte meist verdickt sei, was bei dem vorliegenden Stück aus dem Unteren Keuper nicht festzustellen ist. Bei einigen Stücken des spanischen Materials ist die Verdickung an der Fraßstelle sehr auffällig; gleichzeitig beschreibt der Blattausschnitt einen gleichmäßigen Bogen. Damit besteht bei diesen Blattresten auffällige Übereinstimmung mit Mißbildungen, die durch Hyponome entstehen können, wenn ganze Blattbezirke durch minierende Insektenlarven von der Versorgung mit Nährstoffen abgeschnitten werden (vgl. MÜLLER 1982: Taf. I–III[pars]).

Fraßspuren an einem *Paripteris*-Blatt aus dem Westphal von Nordfrankreich wurden von VAN AMEROM & BOERSMA (1971) ebenfalls als *Phagophytichnus ekowskii* beschrieben; es handelt sich allerdings um einfache elliptische Ausschnitte, die nur gut halb so groß sind wie die Fraßstellen an *Taeniopteris* aus dem Keuper.

Bemerkungen: Für die meisten Ökologen ist die Ernährung durch Blätter eine späte Erscheinung innerhalb der Entwicklung der Insekten. Nach SOUTHWOOD (1973) bildeten Blätter zunächst nur eine unbedeutende Nahrungskomponente. Entsprechend selten sind Fraßspuren vor dem Aufblühen der Samenpflanzen, die zudem häufig mit abiotischen Beschädigungen der Blattspreite verwechselt werden können (SCOTT & TAYLOR 1983).

Als Erzeuger der Spur, die sicher auf Insekten zurückgeht, können vor allem Orthopteren und verwandte Gruppen in Frage kommen, die rezent allein dadurch auffallen, daß sie gleichförmige, punktuell am Blattrand verbreitete Fraßspuren verursachen. Orthopteren sind zudem unter den in der Trias lebenden Insektengruppen wohl die extensivsten Blätterfresser (vgl. UVAROV 1966). Für die Erzeugung der Fraßstellen war eine deutliche Streckung des Körpers zur zweiten Phase notwendig, die sicher von weichhäutigen und damit dehnbaren Holometabolen-Larven besser bewerkstelligt werden konnte. Ein unmittelbarer Vergleich mit rezenten Bedingungen ist aber schon deshalb unzulässig, weil sowohl Orthopteren als auch Lepidopterenlarven rezent nur selten auf Farnen leben (EDWARDS & WRATTEN 1980). Fraßbilder von Lepidopterenraupen zeigen aber fast immer eine zusammenhängende Fraßfläche, die von einer Stelle aus begonnen wird.

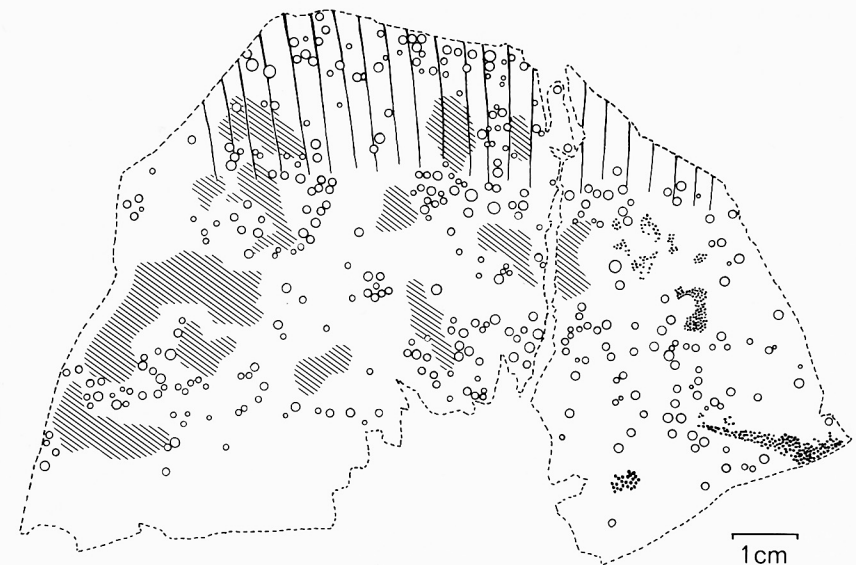
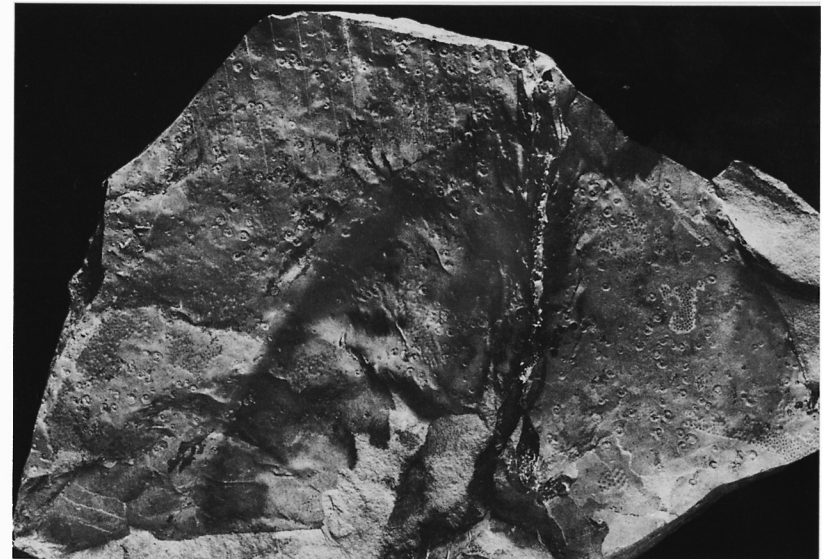


Abb. 19. Blattscheidenfragment von *Equisetites arenaceus* mit Resten von *Spirorbis* und Eigelegen. Blaue und Grüne Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen, Ochsenfurt. Kreise: Siedlungsflächen und Abdrücke von *Spirorbis*-Wohnröhren. Punkte: Insekten(?)elege. Schraffiert: Zonen wahrscheinlicher Insekten(?)elege.

Fig. 19. Fragment of a *Equisetites arenaceus*-sheath with remains of *Spirorbis* and clutches of eggs. Circles: Areas of settling and impressions of *Spirorbis*-tubes. Points: Localizable clutches of ?insect-eggs. Hatched: Zones with probable clutches of ?insect-eggs.

Zu *Taeniopteris angustifolia*: die Interpretation der schmal ausgezogenen Blätter von *Taeniopteris angustifolia* (SCHENK) als sterile Belaubung einer triadischen Cycadee geht auf RÜHLE VON LILIENSTERN (1928) zurück. In einem Rekonstruktionsversuch kombinierte er *Taeniopteris* [*Danaeopsis*] *angustifolia* mit den als *Dioonitocarpidium pennaeforme* (SCHENK) bezeichneten gefiederten Fruchtblättern. Dabei wurden die sterilen Fiedern falsch rekonstruiert: Bei *Taeniopteris angustifolia* verringert sich die Breite der Lamina zum Wedelansatz (KRÄUSEL & SCHAARSCHMIDT 1966: Taf. 10 Fig. 5). Darüberhinaus fehlt in der Zeichnung die sich über dem Boden erhebende Achse, deren Vorhandensein aber im Text erwähnt ist. Trotzdem ist die Rekonstruktion in Lehr- und Handbüchern der Paläobotanik verbreitet (GOTHAN & WEYLAND 1964, MÄGDEFRAU 1968, ROSELT 1972). Eine am Boden kriechende Cycadee ist auch in mehreren Landschaftsbildern der Unteren Keupers zu erkennen (MÄGDEFRAU 1968, SCHAARSCHMIDT 1968).

Wie DELEVORYAS (1975) richtig darlegt, ist die Kombination von *Taeniopteris angustifolia* mit *Dioonitocarpidium pennaeforme* unzulässig. Beide Pflanzenorgane wurden nicht zusammenhängend gefunden, sondern lagen nur auf denselben Schichtflächen (RÜHLE VON LILIENSTERN 1928: 98). Die Charakteristik der Pflanze, deren sterile Belaubung *Taeniopteris angustifolia* darstellt, ist weiterhin unklar.

Eigelege

Abb. 8, 19

Die besonders günstigen Fossilisationsbedingungen der Blauen und Grünen Tone mit Horizont der Roteisensteinkonkretionen vom Fundpunkt Ochsenfurt-Wolfgangsbach zeigen sich im Ensemble, das auf den Abb. 8 und 19 dargestellt ist. Neben *Spirorbis*-Wohnröhren sind in einer Blattscheide von *Equisetites arenaceus* Eigelege erhalten geblieben. Die Anordnung und Größe der Eier lassen Insekten als Erzeuger vermuten.

Die einzelnen Eier sind sphärisch, eine Internstruktur ist nicht erkennbar. Ihr Durchmesser beträgt etwa 0,3–0,4 mm. Die Eier wurden in einer dichten Packung gruppenweise flächig an *Equisetites* festgeheftet. Eine gallertige Hülle, wie sie bei Insekten mit aquatischen Larven die Regel ist, fehlt.

Aus der Germanischen Trias sind bisher wohl nur Gelege aus dem Voltziensandstein der Vogesen behandelt worden (GALL & GRAUVOGEL 1966, GALL 1971), die aber alle in einer gallertigen Hülle frei im Wasser abgelegt wurden.

Literatur

AUST, H. (1969): Lithologie, Geochemie und Paläontologie des Grenzbereiches Muschelkalk-Keuper in Franken. – Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg, 10: 3–155, 33 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Würzburg.

- BRUNNER, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., 70: 1–85, 23 Abb., 1 Tab., 12 Taf.; Stuttgart.
- DELEVORYAS, T. (1975): Mesozoic cycadophytes. – In: CAMPBELL, K. S. W. (Hrsg.): Gondwana geological papers. 3rd Gondwana Symp., Canberra 1975, Austral. Nat. Univ. Press: 173–191, 11 Abb., 3 Taf.; Canberra.
- EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. (1980): Ecology of Insect-Plant Interactions. – Inst. Biol. Studies in Biology, 121: III+60 S., Abb.; Southampton.
- GALL, J. C. (1971): Faunes et Paysage du Grès à *Voltzia* du Nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. – Mém. Serv. Carte géol. d'Als. Lorr., 34: 318 S., Taf. I–XXXVI, 39 Abb., 2 Ann.; Straßburg.
- GALL, J. C. & GRAUVOGEL, L. (1966): Faune du Buntsandstein. I. Pontes d'Invertébrés du Buntsandstein supérieur. – Ann. Paléont. (Invertébrés) 53 (2): 105–110; Paris.
- GEYER, G. (1980): Geologische Bestandsaufnahme des SW-Quadranten von Blatt 5928 Obertheres der Topographischen Karte von Bayern 1:25 000. – Unveröff. Dipl.-Arb., 124 S., 51 Abb., 11 Tab., 7 Taf., 2 Beil.; Würzburg.
- GOTHAN, W. & WEYLAND, H. (1964): Lehrbuch der Paläobotanik. – 2. Aufl.: 594 S., 339 Abb., 29 Taf.; Berlin.
- HANDLIRSCH, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. – 1430 S., 21 Abb., 54 Taf.; Leipzig (Engelmann).
- (1938): Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, 49: 1–240, Taf. I–XVI; Wien.
- HAUNSCHILD, H. (in Vorb.): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25 000, Blatt Nr. 6326 Ochsenfurt. – München.
- HEER, O. (1877): Flora fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz. – 182 S., Taf. I–LXX; Zürich (Wurster & Comp.).
- HEGENBERGER, W. (1969): Erläuterungen zur geologischen Karte von Bayern 1:25 000, Blatt Nr. 5926 Geldersheim. – 127 S., 14 Abb., 10 Tab., 2 Beil.; München.
- HENNIG, W. (1969): Stammesgeschichte der Insekten. – 436 S., 143 Abb.; Frankfurt/M. (Kramer).
- HOFFMANN, U. (1967): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25 000, Blatt Nr. 6225 Würzburg Süd. – 134 S., 17 Abb., 2 Tab., 4 Beil.; München.
- KELBER, K.-P. (1983): *Schizoneura paradoxa* SCHIMP. & MOUG. aus dem Unteren Keuper Frankens. – Naturw. Jb. Schweinfurt, 1: 19–33, 4 Abb., 2 Taf.; Schweinfurt.
- KOZUR, H. (1971): Ökologisch-fazielle Probleme der Biostratigraphie des Oberen Muschelkalkes. – Freib. Forsch.-H., C 267: 129–152, 7 Taf.; Leipzig.
- (1972): Vorläufige Mitteilung zur Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung der Trias. – Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21: 361–412; Innsbruck.
- KRÄUSEL, R. & SCHAARSCHMIDT, F. (1966): Die Keuperflora von Neue Welt bei Basel. IV. *Pterophyllum* und *Taeniopteriden*. – Schweizer Palaeont. Abh., 84: 64 S., 11 Abb., 12 Tab., 25 Taf.; Basel.
- MÄGDEFRAU, K. (1968): Paläobiologie der Pflanzen. – 4. Aufl.: 549 S., 395 Abb.; Jena (Gustav Fischer).
- MARTYNOV, A. V. (1937): Liasovye nasekonye Shuraba i Kizil-Kii (Liassische Insekten aus Shurab und Kisyl-Kiya). – Trudy Paleontol. Inst., Akad. Nauk SSSR, 7(1): 1–232, 102 Abb., 7 Taf.; Leningrad.
- MÜLLER, A. H. (1982): Über Hyponome fossiler und rezenter Insekten, erster Beitrag. – Freib. Forsch.-H., C 366: 7–27, 7 Abb., Taf. I–VIII; Leipzig.

- PLUMSTEAD, E. P. (1963): The influence of plants and environment on the developing animal life of Karroo times. – South Africa Journ. Sci., LIV: 135–147, 2 Taf.; Johannesburg.
- RODENDORF, B. B. (Hrsg., 1962): Chlennistogie, trakhejnye i kheliterovye. – Osnovy Paleontologii, 9, Akad. Nauk SSSR: 559 S., 1535 Abb., 12 Taf.; Moskau.
- ROSELT, G. (1972): Paläobotanik und paläobotanische Methoden geologischer Zeitbestimmung. – Sekt. Geowiss., Bergakademie Freiberg, Sektionsveröffentl. 229: 125 S., 1 Tab., 52 Taf.; Freiberg.
- RÜHLE VON LILIENSTERN, H. (1928): „*Dioonites pennaeformis* SCHENK“, eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle. – Paläont. Z., 10: 91–107, 1 Abb., Taf. 5, 6; Berlin.
- RUTTE, E. & WILCZEWSKI, N. (1983): Mainfranken und Rhön. – Sammlung Geologischer Führer, 74, 2. Aufl.: 217 S., 64 Abb.; Berlin, Stuttgart (Borntraeger).
- SANDBERGER, F. v. (1864): Beobachtungen in der Würzburger Trias. Ein Vortrag in der mineralogischen Section der deutschen Naturforscher-Versammlung zu Giessen 1864. – Würzburger naturw. Zeitschr., 5: 201–231; Würzburg.
- , (1867a): Die Gliederung der Würzburger Trias und ihrer Aequivalente. – Würzburger naturw. Zeitschr., 6: 131–208; Würzburg.
- , (1867b): Bemerkungen über einige Versteinerungen aus Wellenkalk und Lettenkohle. – Würzburger naturw. Zeitschr., 6: 209–210, Taf. XI („XIII“); Würzburg. – [Tafel zu SANDBERGER 1867a].
- , (1882): Die Triasformation im mittleren Maingebiete. – Gem. Wochenschrift, Jahrg. 1882 (1–6): 1–19; Würzburg.
- , (1890): Übersicht der Versteinerungen der Trias-Formation Unterfrankens. – Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N.F., XXIII: 1–46; Würzburg.
- , (1893): Die Lagerung der Muschelkalk- und Lettenkohlen-Gruppe in Unterfranken. – Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N.F., XXVI: 1–24; Würzburg.
- SCHAARSCHMIDT, F. (1968): Paläobotanik II. Mesophyten und Känophyten. – 80 S., Abb. 62–117, 3 Tab., Taf. 7–16; Mannheim, Zürich (Bibliographisches Institut).
- , (1973): Pflanzenfossilien in ungewöhnlichem Licht. – Natur u. Museum, 103(7): 247–253, 5 Abb.; Frankfurt/M.
- SCHNEIDER, J. (1977): Zur Variabilität der Flügel paläozoischer Blattodea (Insecta), Teil I. – Freib. Forsch.-H., C 326: 87–105, 8 Abb., 11 Taf.; Leipzig.
- SCHRÖDER, B. (1977): Unterer Keuper und Schilfsandstein im Germanischen Trias-Randbecken. – Zbl. Geol. Paläont., Teil I, Jg. 1976 (5/6): 1030–1056, Abb.; Stuttgart.
- SCOTT, A. C. & TAYLOR, T. N. (1983): Plant/Animal Interactions During the Upper Carboniferous. – The Botanical Review, 49 (3): 259–307, 17 Abb.; New York.
- SCUDDER, S. H. (1886): A Review of Mesozoic Cockroaches. – Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 3 (13): 439–485; Boston.
- SEDLMAIER, R. & PFISTER, R. (1923): Die fürstbischöfliche Residenz zu Würzburg. – Textband: 278 S., 124 Abb.; München (Georg Müller).
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1973): The insect/plant relationship – an evolutionary perspective. – Symp. Roy. Ent. Soc. London, 6: 3–30; London (Blackwell).
- UVAROV, B. (1966): Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. 1. Anatomy, physiology and development, phase polymorphism, introduction to taxonomy. – 239 S., Abb.; Cambridge (Cambridge University Press).
- VAN AMEROM, H. W. J. (1966): *Phagophytichnus ekowskii* nov. Ichnogen. & nov. Ichnosp., eine Mißbildung infolge von Insektenfraß, aus dem spanischen Stephanien (Provinz Leon). – Leidse Geol. Meded., 38: 181–184, 3 Abb., 3 Taf.; Leiden.
- VAN AMEROM, H. W. J. & BOERSMA, M. (1971): A new find of the ichnofossil *Phagophytichnus ekowskii* VAN AMEROM. – Geologie en Mijnbouw, 50 (5): 667–670, 1 Abb.; Amsterdam.

- WURSTER, P. (1964): Krustenbewegungen, Meeresspiegelschwankungen und Klimaänderungen der deutschen Trias. – Geol. Rdsch., 54: 224–240, 11 Abb.; Stuttgart.
- , (1968): Paläogeographie der deutschen Trias und die paläogeographische Orientierung der Lettenkohle in Südwestdeutschland. – Eclogae geol. Helv., 61(1): 157–166, 7 Abb.; Basel.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 25. Juli 1986.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Gerd Geyer, Institut für Paläontologie, Pleicherwall 1, D-8700 Würzburg.
Klaus-Peter Kelber, Institut für Mineralogie, Am Hubland,

D-8700 Würzburg.