

Molassoterrindusia heyngii nov.
gen. et sp. - Erstnachweis
mittelmiozäner Köcherfliegen
(Trichoptera) aus der Oberen
Süßwassermolasse von
Pfaffenzell (Lkr. Augsburg,
Schwaben)

R. JÄCKEL & H.-J. GREGOR

Anschriften der Verfasser:

Dr. Regina Jäckel, Naturmuseum Augsburg, Im Thäle 3, 86152 Augsburg;

E-Mail: Regina.Jaeckel@augzburg.de

Dr. Hans-Joachim Gregor, Palaeo-Bavarian-Geological-Survey, Daxerstr. 21, 82140 Olching;

E-Mail: h.-j.gregor@t-online.de

Zusammenfassung

Aus der ehemaligen Kiesgrube Pfaffenzell II werden Reste von Köcherfliegen (Trichoptera) unter der neuen Art *Molassoterrindusia heyngii* nov. gen. et sp. mitgeteilt. Das Alter der Ablagerung aus der Oberen Süßwassermolasse ist als Mittel-Miozän anzusehen (Phytozone OSM-3).

Schlüsselworte: Trichoptera, Köcher, Miozän, Pfaffenzell, Obere Süßwassermolasse

Summary

Remains of caddisfly larval cases (Trichoptera) from the former sand pit Pfaffenzell II are described as new species *Molassoterrindusia heyngii* nov. gen. et sp. The deposit of the Upper Freshwater Molasse originated in the Middle Miocene (phytozone OSM-3).

Key words: Trichoptera, caddisfly larval case, Miocene, Pfaffenzell, Upper Freshwater Molasse

Inhalt	Seite
1 Einleitung und Danksagung	2
2 Rezente Köcherfliegen	2
2.1 Allgemeines	2
2.2 Larven	3
2.3 Köcher	4
2.4 Fossile Nachweise	5
2.5 Systematik fossiler Köcher	6
3 Nachweis von Köcherfliegen in der Molasse	6
3.1 <i>Molassoterrindusia heyngii</i> nov. gen. et sp.	6
3.2 Rezente Vergleichsformen	8
3.3 Die Fundstelle Pfaffenzell – Geologie, Alter und Paläoambiente	9
4 Ergebnisse und Diskussion	14
Literaturverzeichnis	16
Tafeln	22

1 Einleitung und Danksagung

Bei der Bearbeitung der Flora von Pfaffenzell II fanden sich einige fossile Reste, die bisher von keiner Ablagerung der Oberen Süßwassermolasse in Süddeutschland beschrieben wurden – köcherartige Gebilde mit kleinen Steinchen besetzt (vgl. HEER 1847-1853). Herr HEYNG, der diese Funde in den bituminösen Mergeln der Grube fand, gebührt unser Dank für die Bereitstellung der Reste für diese Untersuchung sowie die Übergabe an das Naturmuseum in Augsburg.

2 Rezente Köcherfliegen

2.1 Allgemeines

Die holometabolen Köcherfliegen oder Trichoptera KIRBY 1813 stellen die größte primär im Wasser lebende Insektenordnung: Ihre Larven sind - bis auf wenige Ausnahmen - in allen Stadien aquatisch. Zahlreiche Merkmale sowie die Ergebnisse molekulargenetischer Untersuchungen (z.B. WIEGMANN et al. 2009, BEUTEL et al. 2010, ISHIWATA et al. 2011) weisen die Trichoptera als

Schwestergruppe der Schmetterlinge (Lepidoptera) aus; die Ordnungen Lepidoptera und Trichoptera werden unter der Bezeichnung Amphiesmenoptera zusammengefasst.

Derzeit sind weltweit etwa 14.500 rezente Köcherfliegenarten beschrieben; diese werden 616 Gattungen in 49 Familien zugeordnet (gültige Taxa 2014: Trichoptera World Checklist, <http://www.clemson.edu/cafls/departments/esps/database/trichopt/index.htm>; MORSE 2011). Köcherfliegen sind aus allen Erdteilen außer Antarctica bekannt. Die Trichoptera World Checklist listet darüber hinaus fossile Köcherfliegen aus 12 Familien mit 685 Arten in 125 Gattungen auf.

2.2 Larven

Die Larven der Köcherfliegen gehören zu den wichtigsten und artenreichsten Organismen des Makrozoobenthos (STURM 2013). Sie stellen in Bächen in der Regel zusammen mit oder knapp nach den Diptera die individuen- und artenreichsten Besiedler und sind entsprechend gut an das Leben im Wasser angepasst. Selbst die Verpuppung erfolgt im Wasser innerhalb des Köchers oder eines speziellen Puppengehäuses, dessen Öffnungen mittels seidener, gesponnener Siebplatten wasserdurchlässig verschlossen werden. Die Larven einiger rezenter Arten allerdings leben zeitweise oder stets terrestrisch, etwa die mitteleuropäische Gattung *Enoicyla*.

Da alle Trichopterenlarven mittels Kiemen atmen, können sie nur in Gewässern mit einem ausreichenden Sauerstoffgehalt leben (PONOMARENKO et al. 2009). Die Larven vieler Arten leben in fließenden Gewässern (MALICKY 1980). Eine Reihe von Arten kommt ausschließlich oder vorzugsweise in stehenden Gewässern vor; wenige Arten bewohnen temporäre Gewässer, sowohl fließende als auch stehende (SOLEM & BIRKS 2000). Dabei sind die einzelnen Arten meist auf bestimmte Gewässerabschnitte spezialisiert (MALICKY 1980).

Die Nahrung der Larven ist - je nach Familie und Art - vielfältig. Es gibt unter ihnen Räuber, Aas-, Kot- und Pflanzenfresser sowie Bakterien-, Algen- und Detritusfresser, Weidegänger und Filtrierer.

Während der wissenschaftliche Name der Ordnung auf die Behaarung der Flügel der Imagines Bezug nimmt, ist die Bezeichnung „Köcherfliegen“ (im Englischen: caddisfly) auf die charakteristischen Bauwerke der Larvenstadien zurückzuführen. Die Larven der Köcherfliegen sind allgemein bekannt für ihre tragbaren Köcher, die sie mit Hilfe von Spinnseide und oftmals unterschiedlichsten Fremdkörpern herstellen. Der Köcher ist eine Schutz Einrichtung, in die sich die Larve bei Gefahr ganz zurückzieht. Allerdings stellen nicht alle Köcherfliegenlarven Köcher her; die Larven einiger Familien fertigen Wohnröhren aus Spinnsekret oder Netze zum Filtrieren des Wassers und somit zum Nahrungserwerb; wieder andere sind freilebend.

So lassen sich die Köcherfliegenlarven in Bezug auf ihre Lebensweise und die Verwendung von Seide in drei Kategorien unterteilen (WILLIAMS 1989). Zum Einen gibt es Arten mit freilebenden Larven; diese verwenden Seidenfäden, um ihre Position im Wasser zu wahren. Hier finden sich die ursprünglichen, räuberisch lebenden Formen (Familie Rhyacophilidae). Zur zweiten Kategorie gehören diejenigen Larven, die aus Seide Netze zum Nahrungserwerb spinnen. Die dritte Kategorie schließlich stellen die köcherbauenden Larven, deren Gestalt an Schmetterlingsraupen erinnert; jedoch haben sie niemals Scheinfüßchen am Hinterleib. Sie konstruieren die tragbaren Köcher aus Seide, Pflanzenmaterial und/oder mineralischen Partikeln, wobei die Grundlage aller Köcher eine an beiden Enden offene Seidenröhre ist. Auf dieser Röhre werden fast immer Fremdkörper wie Blatt- oder Holzstückchen, Sandkörner und dergleichen befestigt. Pflanzliche Materialien werden in

vielen Fällen zunächst auf die passende Größe gebracht, bevor sie mit Spinnfäden zu einem Köcher verklebt werden.

Viele Arten kombinieren beim Köcherbau pflanzliche und mineralische Materialien. Da die Larven immer das Baumaterial verwenden, welches sie in der Umgebung finden, das Baumaterial also immer aus dem Lebensraum der Larven stammt, kann ein Materialwechsel auch auf einen Habitatwechsel hinweisen (LEHMANN 1972).

Die Verwendung von Spinnseide ist allen Köcherfliegenfamilien gemein. Die Larven verfügen über zwei ausgedehnte, aus Speicheldrüsen hervorgegangene Spinndrüsen. Diese münden gemeinsam auf dem Labium. Das aus diesen Labialdrüsen austretende Sekret liefert das Grundmaterial für den Köcher sowie für den Puppenkokon. Es entspricht der Kokonseide der Schmetterlinge.

Die Verwendung der Seide für verschiedene Zwecke führte zur Herausbildung einer großen Vielfalt morphologischer Adaptationen, die den Larven ein Überleben in vielen sehr unterschiedlichen Ökosystemen ermöglichen (WIGGINS 1977, 1996, 2004). Diese Diversifizierung ist der Grund für die herausragende Bedeutung der Köcherfliegen in der Limnologie (WIGGINS 1996) sowie für ihr Potential in der Paläolimnologie (SOLEM & BIRKS 2000).

2.3 Köcher

Die Form der Köcher ist je nach Art oder Familie sehr unterschiedlich. Die Larven bauen entweder asymmetrische oder bilateralsymmetrische Köcher, die an Schildkrötenpanzer erinnern, oder aber röhrenförmige Köcher (WIGGINS 1996), wobei letztgenannte sicherlich die bekannteste Form repräsentiert.

Form, Baumaterial und Bauweise können manchmal zur Bestimmung der Familie oder sogar der Gattung herangezogen werden (FREY 1964). Allerdings ist das Bauverhalten, also die Verwendung von Baumaterialien sowie Aufbau und Struktur der Köcher, bei verschiedenen Familien mehrfach konvergent entstanden (IVANOV 2006, PONOMARENKO et al. 2009). Dies hat zur Folge, dass mitunter die Larven ein und derselben Familie ganz unterschiedlich aussehende Köcher und umgekehrt Arten unterschiedlicher Familien sehr ähnliche Köcher herstellen. Zudem unterscheiden sich bei einigen Arten die Köcher älterer Larven deutlich von denen jüngerer Larvenstadien (WESENBERG-LUND 1943, LEPNEVA 1966). So bauen fast alle Junglarven der Familie Lepidostomatidae Köcher mit rundem Querschnitt aus mineralischen Partikeln, während dieselben Individuen später vierkantige Köcher aus pflanzlichem Material herstellen (WARINGER & GRAF 1997). Die Köcher ein und derselben Art haben zudem an verschiedenen Lokalitäten oft ein verschiedenartiges Aussehen, wenn die Larven immer dasjenige Baumaterial verwenden, welches gerade in ausreichender Menge zur Verfügung steht (WESENBERG-LUND 1943). Die Arten der Familie Limnephilidae etwa bauen ihre Köcher aus sehr unterschiedlichen Materialien pflanzlicher und mineralischer Art, aber beispielsweise auch aus Schneckenschalen.

Auch in Abhängigkeit vom jeweiligen Habitat einer Art treten Unterschiede in der Bauweise der Köcher auf. Die Trichopterenlarven der Brandungsufer und der fließenden Gewässer etwa fertigen meist Köcher aus Sandkörnern oder Steinchen, während Zweige und Blätter nur selten verwendet werden. Folglich sind diese Köcher relativ schwer und werden weniger leicht mit der Strömung verdriftet.

Die Trichopterenlarven stehender Gewässer dagegen verwenden eine Vielzahl unterschiedlicher Baumaterialien, etwa Holz-, Schilf- und Grasstücke, Steine und Schneckenschalen. Manche Arten verwenden Stückchen von Schwimmblättern oder Stengelstücke bestimmter Wasserpflanzen. Die Materialverwendung kann selbst innerhalb einer Art stark variieren, wie zum Beispiel bei *Limnophilus flavicornis* (WESENBERG-LUND 1943).

Dennoch kann in manchen Fällen die Form des Köchers für eine Familie oder eine Art charakteristisch sein. Dabei spielen sowohl die Form des Köchers als auch die verwendeten Baumaterialien eine Rolle. Gattungstypische Köcher findet man bei den Hydroptilidae. Die Leptoceridae und Beraeidae bauen typische, schlanke, oftmals gekrümmte Köcher aus Sand oder Pflanzenmaterial (WARINGER & GRAF 1997). Sand wird zum Beispiel auch von den Odontoceridae, Molannidae und Sericostomatidae verwendet.

Die meisten Larven verbringen ihr gesamtes Leben in ein und demselben Köcher. Wächst die Larve, erweitert sie den Köcher am Vorderende. Folglich ist der hintere Teil des Köchers der älteste Bereich. Löst sich das Hinterende im Laufe der Zeit ab, wird die Röhre zylindrisch. Dies ist bei den meisten Arten der Fall (WESENBERG-LUND 1943). Bleibt der hintere Abschnitt der Röhre hingegen erhalten, so wird sie im Laufe der Entwicklung der Larve konisch. Beide Merkmale sind morphologische Kriterien zur taxonomischen Bestimmung.

2.4 Fossile Nachweise

Der Ursprung der Trichoptera geht auf das frühe Mesozoikum zurück (MORSE 1997, IVANOV 2002, WIGGINS 2004). Die basale phylogenetische Differenzierung datiert auf den mittleren Jura und die frühe Kreide (GRIMALDI & ENGEL 2005, IVANOV 2002, IVANOV & SUKATCHEVA 2002, KRISTENSEN 1997, DE MOOR & IVANOV 2008). Zählt man die fossilen Vertreter der Unterordnung Protomeropina zur direkten Linie der Trichoptera, so findet sich der Ursprung der Köcherfliegen im Perm (MORSE 1997, IVANOV & SUKATSHEVA 2002).

Fossile Überreste von Köcherfliegen sind weltweit verbreitet. Imagines kennt man als Einschlüsse in Bernstein und in Form von Abdrücken in Gestein. Allerdings ist eine Zuordnung der fossilen Überreste zu rezenten Familien nur bedingt möglich (SUKATSHEVA 1982, 1990). In limnischem Sedimenten sind fossile Überreste von Köcherfliegen selten, da sie aufgrund ihrer Flügel nach ihrem Tod nur langsam absinken und daher rasch zersetzt werden (MARTÍNEZ-DELCLÒS & MARTINELL 1993). Auch fossile Trichopterenlarven finden sich, anders als andere aquatische Insekten, nur selten. Abgesehen von den chitinösen Skleriten einzelner Körpersegmente ihres Exoskeletts, in erster Linie von Kopf und Thorax, hinterlassen sie kaum Überreste, die fossil erhaltungsfähig sind (WILLIAMS 1988, 1989, WIBERG-LARSEN et al. 2001).

Die Köcher der Larven hingegen sind in limnischen Ablagerungen von Jura und Kreide verbreitet und häufig (PONOMARENKO et al. 2009, ZHERIKHIN 2003). Erhalten geblieben sind auch die Siebplatten, die den Puppenköcher verschließen (BENNIKE & WIBERG-LARSEN 2002) und deren unterschiedliche Bauarten als Bestimmungsmerkmal für die Arten herangezogen werden können (WESENBERG-LUND 1943).

Die köcherbauenden Trichopteren stellen 37 Familien innerhalb der fossilen Unterordnung Phryganeina SUKATSHEVA 1968 (PONOMARENKO et al. 2009). Nach den ältesten gefundenen fossilen Köchern und Larven zu urteilen, evolvierte das Köcherbauverhalten dabei offenbar erst in

der zweiten Hälfte des Jura (PONOMARENKO et al. 2009, IVANOV & SUKATSHEVA 2002). In der Kreidezeit nimmt die Diversität und Verbreitung der fossilen Überreste, insbesondere die der Köcher, stark zu. Alle rezenten Bauarten lassen sich bereits nachweisen; der Großteil der modernen Familien existierte folglich bereits zu Beginn des Paläogen (ULMER 1912, SUKATSHEVA 1982, IVANOV & SUKATSHEVA 2002). Fossilien von Köcherfliegenlarven des Quartär sind verbreitet, und ihre Ansammlungen lassen Rückschlüsse auf die Habitate und das Klima der damaligen Zeit zu (WILLIAMS & MORGAN 1977, WILLIAMS et al. 1981, WILKINSON 1981, 1984, 1987, WILLIAMS 1987).

2.5 Systematik fossiler Köcher

Da fossile Trichopterenköcher Spurenfossilien sind (ZHERIKHIN 2003), die nicht zweifelsfrei einer bekannten Gattung oder Familie zugeordnet werden können, wird ein künstliches System angewendet, welches darauf beruht, die Köcher anhand des verwendeten Baumaterials zu klassifizieren (VIALOV & SUKATSHEVA 1976, SUKATSHEVA 1982, PONOMARENKO et al. 2009). Dieses beruht auf der Verwendung sogenannter Indusitaxa beziehungsweise Indusigenera. So werden beispielsweise Köcher, die aus Sandkörnchen oder anderen mineralischen Partikeln gebaut sind, zum Ichnotaxon *Terrindusia* gezählt, während eine Reihe von aus pflanzlichen Materialien bestehenden Köchern der Gattung *Folindusia* zugeordnet werden. Es werden jeweils, je nach verwendetem Material und Form des Köchers, weitere Gattungen und Untergattungen unterschieden (SUKATSHEVA 1982). Chaotisch angeordnete *Terrindusia*-Köcher werden zur Untergattung *Mixtindusia* gezählt. Dieses parataxonomische System repräsentiert folglich eher einen Evolutionstrend und folgt nicht der tatsächlichen Klassifikation der Köcherfliegen beziehungsweise deren Larven (IVANOV 2006). Es existiert also ein natürliches taxonomisches System für die Larven und für die Imagines sowie ein künstliches System zur Klassifizierung der Köcher, nach welchem mehr als 200 Ichnotaxa beschrieben wurden (VIALOV & SUKATSHEVA 1976, SUKATSHEVA 1982, 1985, 1989, 1991, 1992, 1994, 2005).

3 Nachweis von Köcherfliegen in der Molasse

3.1 *Molassoterrindusia heyngii* nov. gen. et sp.

Taf. 1, Fig. 1-6, Taf. 2, Fig. 1-2

Molassoterrindusia nov. gen.

Diagnose: fossiler Köcher einer Trichoptere ohne organisches Material

Diagnosis: fossil caddisfly larval case (Insecta, order Trichoptera) without organic matter

Molassoterrindusia heyngii nov. gen. et sp.

Diagnose: fossiler Köcher 5,0 mm lang, vorne 1,0 mm und hinten 0,4 mm breit, leicht gebogen (stoßzahnähnlich), mit sehr kleinen, gut sortierten Sandkörnern besetzt

Diagnosis: fossil larval case, 5.0 mm long, and 1.0 mm (front) to 0.4 mm (rear) wide, slightly curved, beset with small sand grain

Holotypus: NMA 2014-1356/2188

Holotype: NMA 2014-1356/2188

Paratypus: NMA 2014-1357/2188 bis 1363/2188

Paratype: NMA 2014-1357/2188 to 1363/2188

Locus typicus: ehemalige Sandgrube Pfaffenzell II (Pfaffenzell-Weiler) bei Affing (LKr. Augsburg)

Type locality: former sand pit Pfaffenzell II (Pfaffenzell-Weiler) near Affing (district of Augsburg).

Stratum typicum: siltig-bituminöse, graue, tonige Mergel der Oberen Süßwassermolasse, Mittel-Miozän, Phytozone OSM-3b2, PZK 3a

Type stratum: silty-bituminous, gray, carbonaceous marly clay from the Upper Freshwater Molasse, Middle Miocene, phytozone OSM-3b2, PZK 3a

Derivatio nominis: benannt nach dem Finder Dipl.-Geol. Alexander Heyng

Given Name: named after the finder Dipl.-Geol. Alexander Heyng

Aufbewahrung: im Naturmuseum Augsburg, Im Thäle 3, 86152 Augsburg

Deposition: in the Nature Museum Augsburg, Im Thäle 3, 86152 Augsburg

Beschreibung:

Köcher 5,0 mm lang, am Vorderende 1,0 mm und am Hinterende 0,4 mm breit. Der Köcher verjüngt sich gleichmäßig und ist leicht gebogen. Der Köcher ist aus feinen, homogenen Sandkörnern zusammengesetzt (ca 0,04 bis 0,08 mm im Durchmesser). Die Sandkörnchen haben eine gelbliche bis bräunliche Farbe, einige sind weißlich. Das hintere Ende läuft nicht gleichmäßig zu, sondern weist eine Bruchkante auf (vgl. Tafel 2, Fig. 1).

In das Material des ehemaligen Gewässergrundes eingeschlossen ist außerdem Pflanzenmaterial in Form diverser Bruchstücke von Blättern; bei diesen ist zum Teil nur die Blattnervatur erhalten. Überreste tierischer Organismen sind ebenfalls zu erkennen. Es finden sich kleine Muscheln sowie bräunliche Schuppen von Fischen mit deutlich erkennbaren Jahresringen.

Sämtliche untersuchte Köcher ähneln sich stark in der Bauweise. Die sehr kleinen Köcher weisen eine Länge von maximal 5,0 mm Länge auf. Sie sind zum Teil mit bloßem Auge kaum als solche zu erkennen. Überreste der Larven sind bei keinem der Fundstücke vorhanden. Alle Köcher bestehen aus dem gleichen Baumaterial, organisches Material kann nicht festgestellt werden.

Die Köcher sind entweder am Hinterende spitz zulaufend und relativ lang und dünn oder kürzer und am Hinterende stumpf, wahrscheinlich abgebrochen, entweder zu Lebzeiten der Larve oder nach ihrem Tod.

Fossile Köcher, die aus anorganischem Material gebaut sind, werden dem Ichnogenus *Terrindusia* VIALOV 1973 zugerechnet (z.B. UCHMAN et al. 2008). Da bei den vorliegenden Fossilien kein organisches Material vorliegt (vgl. Taf. 1, Taf. 2), wird eine neue Gattung aufgestellt—*Molassoterrindusia*.

3.2 Rezente Vergleichsformen

Die Problematik des Rezentvergleichs liegt vor allem in den klimatisch-ökologischen Bedingungen des Jungtertiärs in Süddeutschland, in diesem Falle der Oberen Süßwassermolasse. Da ein subtropisches Cfa-Klima und ein mississippi großes Flußsystem mit allen Typen von Oxbow lakes, Sümpfen, Altwässern, Prielen oder Verlandungszonen vorliegt, mit jahreszeitlich bedingten riesigen Überflutungen und vielleicht auch Trockenfallen von Flußteilen, sind viele Taxa aus heutigen Vergleichsgebieten im Südosten der Vereinigten Staaten und SE-Asiens (China, Japan, usw.) zu erwarten. Aufgrund dieser Problematik muss man mit wenigen Vergleichen zufrieden sein, wie es auch bei der neogenen Schildlaus *Molassodina friedei* aus Burtenbach (vgl. GREGOR 2006) der Fall war.

Die fossilen Köcher ähneln in Form und Material denen einiger rezenter Köcherfliegenarten aus mehreren Familien. Die im Folgenden genannten rezenten Arten verwenden jedoch zumeist gröberes Baumaterial oder kombinieren sehr feines Material (Sandkörner) mit größeren Steinchen. Der Vergleich der fossilen mit rezenten Köchern erfolgt hier mit solchen rezenten Arten, welche ausschließlich anorganisches Material verwenden (d.h. Sandkörner). Die Zusammenstellung erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

In der Familie Limnephilidae finden sich mehrere rezente Arten, deren Köcher den vorliegenden Fossilien mehr oder weniger ähnlich sind. Bezüglich der Köcherform vergleichbar ist die südamerikanische Art *Metacosmoecus nigrofasciatus* SCHMID, 1955. Ihr im Querschnitt runder, aus mineralischem Material gebauter Köcher ist leicht gebogen und läuft nach hinten schmaler zu (FLINT 1982). Das Hinterende ist stumpf. Diese Art verwendet zum Köcherbau jedoch neben feinen Sandkörnern auch einige gröbere Partikel, wodurch sie sich von den vorliegenden fossilen Köchern unterscheiden.

Die Arten der in Nord- und Mittelamerika vorkommenden Gattung *Hesperophylax* bauen ihren Köcher aus Sandkörnern und kleinen Steinchen, gelegentlich sind jedoch auch kleine Holzstückchen enthalten. Insbesondere im vorderen, jüngeren Abschnitt wird auch gröberes Material verbaut. Die Form des Köchers entspricht der bei *Metacosmoecus nigrofasciatus* beschriebenen Bauweise.

Einige der in Europa und Nordasien vorkommenden Arten der Gattung *Drusus* STEPHENS, 1837 stellen einen Köcher dieser Form her. So sind etwa die Köcher der Arten *Drusus vinconi* SIPAHILER, 1992, *D. improvisus* McLACHLAN, 1884, *D. camerinus* MORETTI, 1981, *D. aprutiensis* MORETTI, 1981 und *D. muelleri* McLACHLAN, 1868 konisch und leicht gebogen, wobei das Baumaterial ausschließlich aus mineralischen Partikeln gemischter Größe besteht. Die Größe der Partikel nimmt auch hier zum Vorderende hin zu (WARINGER et al. 2013, GRAF et al. 2005, WARINGER et al. 2008).

Als letzter Vertreter der Limnephilidae ist die in Europa und Nordasien vorkommende Art *Enoicyla pusilla* zu nennen. Ihre Larven fertigen ebenfalls leicht gebogene, zum Hinterende sich verjüngende Köcher aus Sandkörnern. Die auffallende Ähnlichkeit des Köchers geht jedoch einher mit einem wesentlichen Unterschied: Die Larven von *Enoicyla pusilla* leben terrestrisch und sind als Streubewohner am Waldboden Zersetzer von pflanzlichem Material.

Dass es sich bei den vorliegenden Fossilien um diese Art handelt, ist auszuschließen, da die Larven

der vorliegenden Form zweifellos eine aquatische Lebensweise hatten. Dies lässt sich anhand der eingeschlossenen Muscheln und Fischschuppen und anderer aquatiler Lebewesen folgern.

Feine Sandkörner werden auch von Arten anderer Familien zum Köcherbau verwendet. Zu nennen ist die Gattung *Sericostoma* (Familie Sericostomatidae) mit der Art *Sericostoma personatum*, deren Larve im Uferbereich rasch fließender Gewässer lebt. Ihr bis zu 20 mm langer Köcher ist dünnwandig und glatt, gekrümmt und verjüngt sich nach hinten, läuft jedoch nicht spitz aus.

Ähnlich, aber kräftiger gebaut und mit einem größeren Durchmesser sind die Köcher der Odontoceridae. Arten dieser Familie sind unter anderem in Nordamerika, Asien, Australien und Südamerika verbreitet; die Gattung *Odontocerum* kommt in Europa vor. *Odontocerum albicorne* SCOPOLI, 1763 ist die einzige europäische Art der Familie Odontoceridae (JENSEN 2007). Die Larven der Odontoceridae leben in Quellen und kleinen bis mittleren fließenden Gewässern, manche assoziiert mit Wasserfällen. Die Köcher bestehen aus Sandkörnern oder größerem mineralischem Material (HOLZENTHAL et al. 2007).

Auch in der Familie der Uenoidae gibt es Arten, deren Larven Köcher aus feinem mineralischen Material herstellen, etwa die Nordamerikanischen Gattungen *Farula* und *Oligophlebodes* sowie die ebenfalls in Nordamerika vorkommende Art *Neothremma alicia*. Während *Oligophlebodes* jedoch vergleichsweise grobes Material verwendet, bauen die Larven von *Farula* und die ähnliche *Neothremma alicia* sehr lange, schmale, stoßzahnähnliche Köcher mit spitz zulaufendem Hinterende. Sie kommen in rasch strömenden Gewässern vor (DODDS & HISAW 1925).

Große Ähnlichkeit besteht mit Köchern mindestens einer Art der paläarktischen Gattung *Lepidostoma* aus der Familie Lepidostomatidae. Eine ähnliche Bauweise findet sich etwa bei der Art *Lepidostoma togatum*. Allerdings ist diese Ähnlichkeit beschränkt auf die frühen Larvenstadien, welche zum Köcherbau Sandkörner verwenden, dabei jedoch auch einige gröbere Partikel einbauen. Ältere Larven setzen organisches Material (Pflanzenmaterial) wie etwa rechteckige Blattstücke vorn an den Köcher an, wechseln also das Baumaterial, und ändern auch die Bauweise, indem sie von einem runden Querschnitt zu einem vierkantigen Köcher übergehen.

3.3 Die Fundstelle Pfaffenzell – Geologie, Alter und Paläoambiente

Der Aufschluß „Pfaffenzell“ besteht aus zwei nahe beieinanderliegenden Gruben, einer Kies-, Sand- und Kiesgrube (I) und einer Kiesgrube (II) mit deutlichen Mergellagen, die zum Teil bituminös-grau ausgebildet sind.

Es werden immer beide Gruben im Vergleich genannt, da sie räumlich nahe beieinander liegen, sich aber in Fazies und Floreninhalt unterscheiden. In Grube I fanden sich grünliche Mergel mit Blattfossilien, in Grube II bituminöse dunkle Mergel (z.T. siltig-tonig) mit Fruktifikationen, beidemale unter- und überlagert von Kiesen und Sanden. Eine kleine Zeitlücke ist sicher zu postulieren.

Nur in Aufschluß II fanden sich in grauen, siltig-kohlig-schluffigen Mergeltonen die vorliegenden Fossilien. Bekannt wurde die Grube bereits durch HEYNG & GREGOR (2011), die sowohl die Profile, als auch eine Rekonstruktion des Biotops vorgelegt haben.

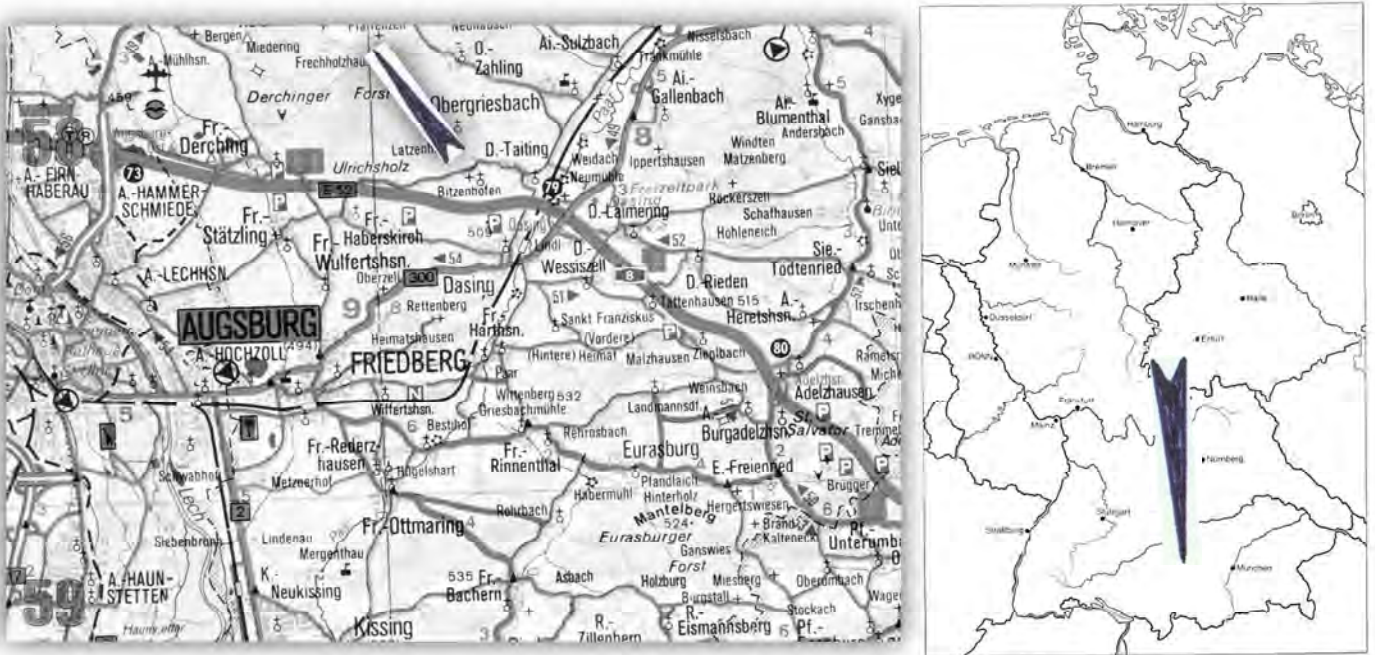
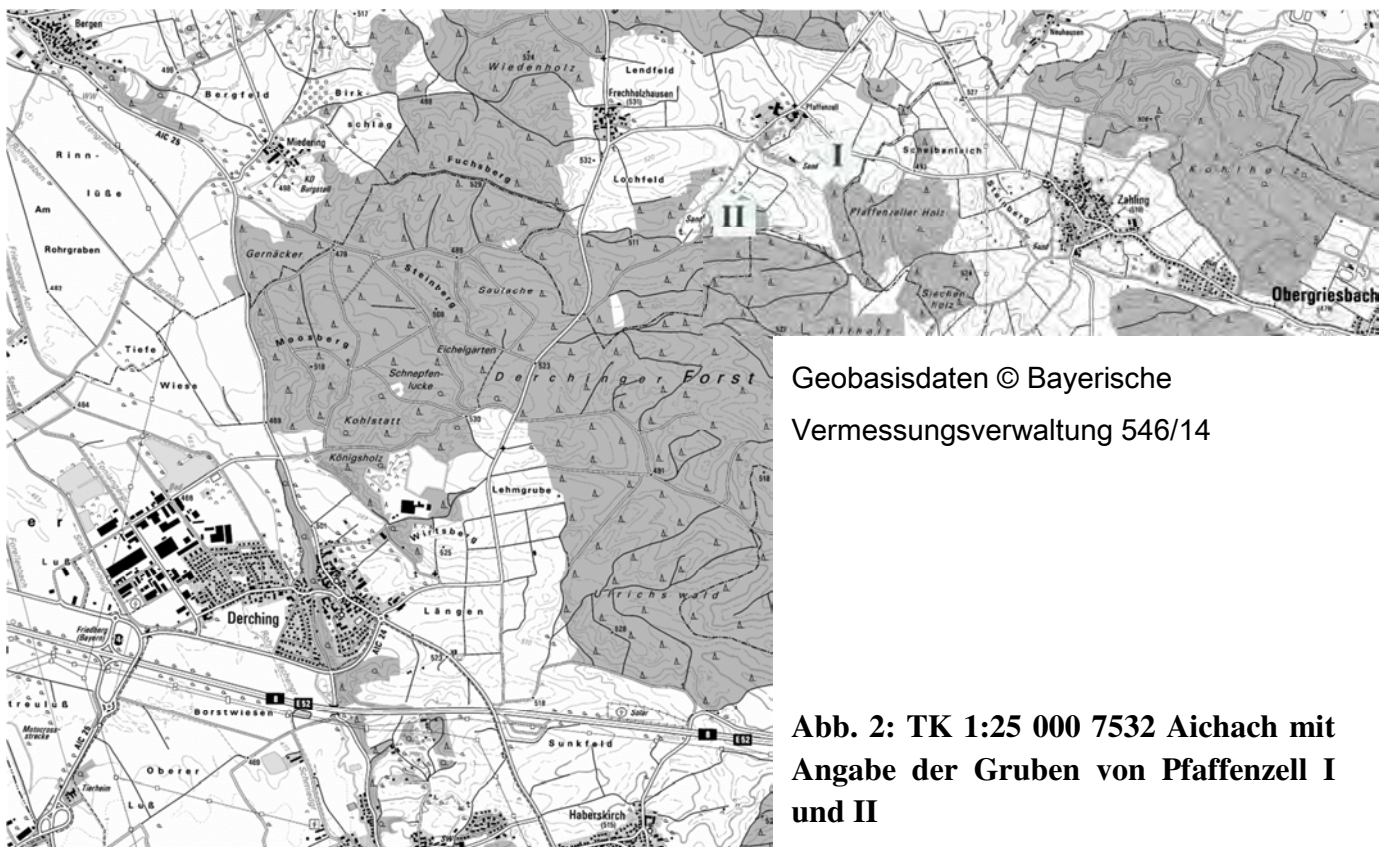


Abb. 1: Lage der beiden Gruben Pfaffenzell nahe Augsburg und in S-Deutschland (Pfeile)



Geobasisdaten © Bayerische Vermessungsverwaltung 546/14

Abb. 2: TK 1:25 000 7532 Aichach mit Angabe der Gruben von Pfaffenzell I und II

Die Ablagerungen sind auf zu einen fluviatil-limnischen Zyklus des sogenannten Molassissippi zurückzuführen (vgl. GREGOR 2011: 116), in dem sich stehende Gewässer (oxbow-lakes) vom Stadium eines eutrophen Gewässers (bituminöse Mergel) zu einem oligotrophen Stadium

(blaugraue Mergel, laminierte Mergel) veränderten. Eingeschaltet sind Paläoböden und floodplain-Ablagerungen.

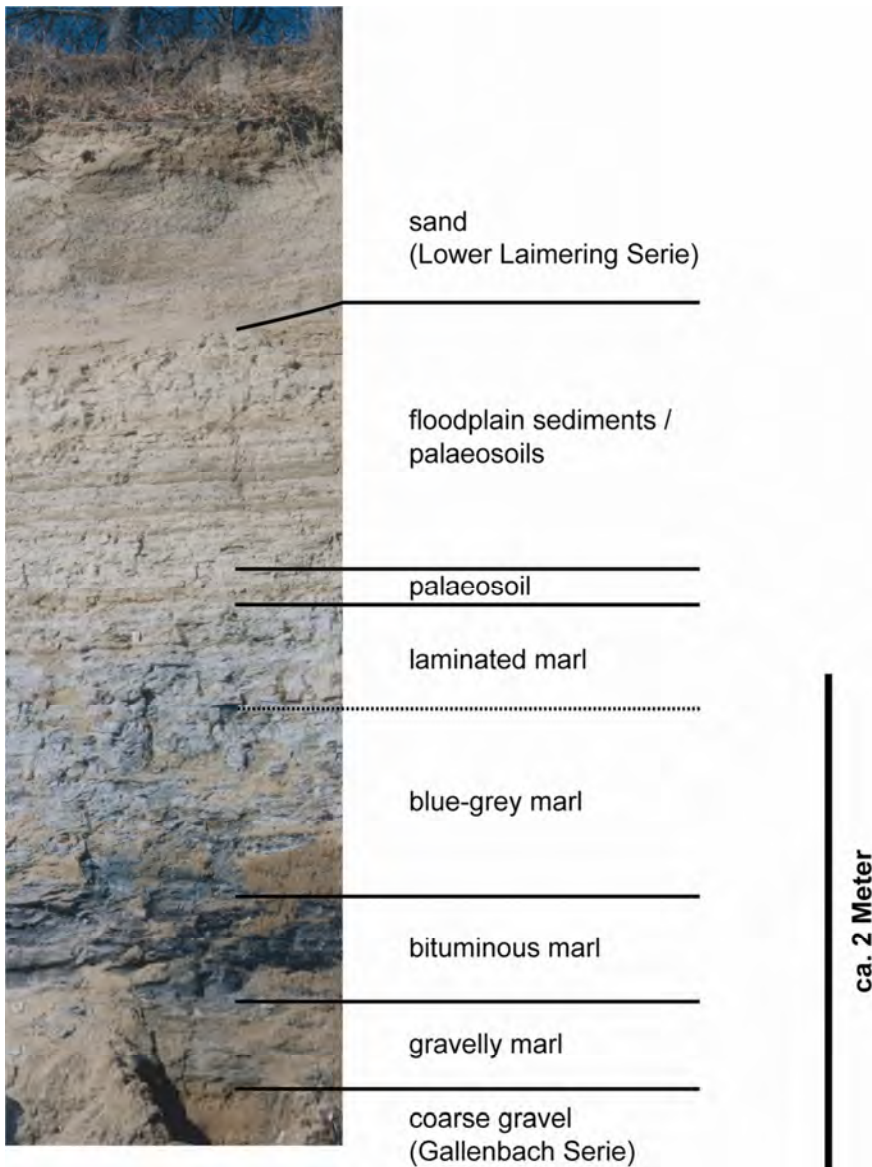


Abb. 3: Profil der Grube Pfaffenzell II mit Angabe der Fundschicht der Köcherfliegen, dem „bituminous marl“

Die Basis der benannten Abfolge bilden Kiese der Gallenbach-Serie (Fossilinhalt vgl. GREGOR & SCHMID 1983), die hangenden Lagen entsprechen der Unteren Laimeringer Serie. In Grube I fanden sich eine reiche Blätterflora sowie Kieselhölzer, in Grube II verschiedenartige Sedimente (vgl. zu allem BÖHME 2002, SCHMID & GREGOR 1985: 72, WEBENAU 1995: 103-109, GREGOR et al. 1989).

Die bituminösen Mergel der Abfolge (Grube II) beinhalteten Früchte, Samen und Blätter einer Flora, die sich aus diversen Biotopen zusammensetzte: Wasser-Fazies, Ried-Zone, Auwald – letztere speziell aus südost-amerikanischen Gebieten bekannt.

Im Einzelnen sind zu nennen (vgl. HEYNG & GREGOR 2011 und SCHMID & GREGOR 1985):

Offene Wasserflächen mit Wassernuss, Seerose, Teichmummel, Laichkraut, Armleuchter-Algen u.a. Ried- und Röhricht: Schneide, Farne, Ingwer.

Auwald: Ahorn, Amberbaum, Fagaceen, Magnolienverwandte, Gleditschie.

Auch die damalige Tierwelt läßt sich in den wenigen Funden darstellen: Muschelkrebse, Schnecken und Muscheln, Fisch- und Schildkröten-Knochen, sowie weitere Insektenreste. Die Schleie deutet schlammtrübe Bedingungen an. Die weiteren Fischreste lassen das Vorkommen des exotischen Schlangenkopffisches beweisen, der heute noch in den Tropen SE-Asiens und Afrikas lebt.

Tabelle 1: Übersicht zur Oberen Molasse-Einheit mit den wichtigsten Floren-, Faunen- und Lithozonen

Radiom. Alter in Mio. Jahren	Formation	Stufe	Phytozone (GREGOR)	KZK (GREGOR)	PZK (WEBENAU)	MN-Zone (MEIN)	Serie (Dehm)	Molasse-Gliederung
-- 5	Ober-Miozän	Pont	OSM 5	5		10	(jüngste)	
		-----	-----	-----	-----	9	-----	
--12	-----	Pannon	OSM 4	4	PZK 4s		jüngere	
		-----	-----	-----	PZK 4a	7/8	-----	
		Sarmat	OSM 3b2	3b2	PZK 3b			
		-----	-----	-----	PZK 3a	7/8	mittlere	Pfaffenzell II
		-----	-----	-----	PZK 2b	7/8		Pfaffenzell I
		-----	-----	-----	PZK 2a	6		Entrischenbrunn
	Mittel-Miozän	Baden	OSM 3b1	3b1				
		-----	OSM 3a	3a	PZK 1	6		
		-----	-----	-----	-----	6	ältere	
		-----	OSM 2	2				
--17		-----	-----	-----	-----	5	-----	
		Karpat	OSM 1	1				Brackwasser Molasse
--18	Unter-Miozän	-----	-----	-----	-----			-----
--20		Ottang	OMM			4b 4a 3		Obere Meeres-Molasse

Insgesamt haben wir eindeutig ein Biotop vor uns, das ein riesiges Überflutungsgebiet darstellt, mit energiereichen Kiesen und Sanden und dazwischen stille Gewässer, Tümpel und Teiche in Flußschlingen mit ärmlicher Tierwelt in der Schlammtrübe.

Die Zusammensetzung der Flora II ergibt ein OSM-Alter, das der Zeiteinheit Sarmatium entspricht.

Tabelle 2: Übersicht der Oberen Süßwassermolasse mit speziellen Florenbereichen und Fundstellen – Pfaffenzell II als „X“ eingezeichnet.

Alter in Mio Jahren	Fundort	Blattflorenkomplex (GREGOR)	Formation	Stufe	Florenkomplex (KNOBLOCH)	KZK (GREGOR)	PZK (WEBENAU)			
5	Aubenham	fgilm	N Ober-	Pontium	Jüngerer	5				
				Pannonium						
12	Achldorf	defgim	Ä	Sarmatium	Intermediärer	4	PZK 4b			
	Massenhausen	defgm								
	Hilpoldsberg	fgilmp							PZK 4a	
X	Unterwohlbach	aghmp	Z Mitte	Sarmatium	Intermediärer	3b ₂	PZK 3b			
	Schrotzburg Oberes Lager	abeilm							PZK 3a	
	Schrotzburg Unteres Lager	abghlpq								PZK 2b
	Pfaffenzell I Gallenbach Unterneul	ahimlp aehilmp almp								PZK 2a
	Entrischenbrunn	aehilmp							3b ₁	
	Burtenbach Heggbach	afhilmnop abhlm							3a	PZK 1
			I Unter-	Badenium	Älterer	2				
17	Goldern	ahlmpx								
			M	Karpatium		1				
18										
20				Ottnangium						

Die jüngere Flora aus Pfaffenzell II ist in Phytozone OSM-3b2 zu stellen, in PZK 3b (WEBENAU 1995: Tab. 9, GREGOR 2011: Tab. 2), in das Mittel-Miozän bzw. das Sarmat.

Im Gegensatz dazu zeigte die Blattflora von Pfaffenzell I in grünen Mergeln eine Ulmus-

Daphnogene-Platanus-Flora (Ulme-Zimt-Platane), die eine typische Flora des Mittel-Miozän ist (Baden-Sarmat, PZK 2b), also etwas jünger als die Flora von Entrischenbrunn (PZK-2a, vgl. SCHMITT & BUTZMANN 1997), aber älter als die von Pfaffenzell II (vgl. dazu auch HANTKE 1954, HEER 1856, 1859).

Das Klima läßt sich als typisches jungtertiäres Cfa-Klima sensu KÖPPEN, als Virginia-Klima, deuten, wie es seit langer Zeit bekannt ist (GREGOR 1982).

Als Eckdaten können sowohl für Pfaffenzell I als auch II gelten: Jährliches Temperaturmittel von etwa 14-16°C und ein Niederschlagsmittel pro Jahr von ca. 1 500 oder mehr mm (vgl. dazu GREGOR 1980, 1982, Kritik in 2007).

Die Tab. 1 zeigt die stratigraphischen Verhältnisse der Oberen Süßwassermolasse mit Florenkomplexen, MN-Zonierung usw. sowie der Korrelation der Flora von Pfaffenzell II (incl. weiterer wichtiger Vergleichsdaten) in der Tabelle.

In der nächsten Tab. 2 wird die Fundstelle Pfaffenzell II speziell in die Ablagerungen der Oberen Süßwassermolasse eingefügt.

4 Ergebnisse und Diskussion

Die Verwendung von Sandkörnern als Baumaterial für Köcher ist bei den Larven rezenter Arten unterschiedlicher Köcherfliegenfamilien sehr verbreitet. Auch die bei den fossilen Köchern vorliegende Form der Köcher - schmal und konisch, leicht gebogen - findet sich bei mehreren rezenten Arten unterschiedlicher Familien. Es ist davon auszugehen, dass auch in der Vergangenheit ähnlich gebaute Köcher bei Vertretern unterschiedlicher Familien auftraten. Im Vergleich zwischen Fundorten gleichen Alters und der Zusammensetzung von Larvenköchern und adulten Köcherfliegen zeigte sich auch, dass die unterschiedlichen Arten von Köchern von Larven derselben Familie gebaut wurden und dass die unterschiedliche Bauweise auf unterschiedliche ökologische Bedingungen zurückzuführen ist (PONOMARENKO et al. 2009). Das verwendete Baumaterial hängt jedoch nicht nur von der Verfügbarkeit ab, sondern oft auch von der jeweiligen Individualentwicklung, etwa wenn frühe Larvenstadien andere Baumaterialien verwenden als ältere. Es herrscht in der wissenschaftlichen Literatur Übereinstimmung darüber, dass leere fossile Larvengehäuse, das heißt solche ohne ebenfalls erhaltene Larven oder deren Überresten, kaum bestimmten Familien, Gattungen oder gar Arten zugeordnet werden können.

Entsprechend kann aus der bei den hier vorgestellten fossilen Larvenköchern vorherrschenden Verwendung von Baumaterial und der Bauart keine tatsächliche taxonomische Zuordnung vorgenommen werden. Die Zugehörigkeit der Köcher zum Ichnotaxon *Terrindusia* und damit zum „Sandkörnchen-Typ“ hingegen ist unzweifelhaft. Die Larven der Köcherfliegen des Indusitaxon *Terrindusia* (s. str.) bauten Köcher aus mineralischen Partikeln (PONOMARENKO et al. 2009). Diese parataxonomische Zuordnung wird dadurch deutlich, dass Köcher dieses Typs von Vertretern so unterschiedlicher Familien wie etwa Limnephilidae, Leptoceridae und Lepidostomatidae gebaut werden (POSCHMANN 2006).

Dennoch lassen die Köcher einige Rückschlüsse zu. Da bei Köcherfliegenlarven in Abhängigkeit vom jeweiligen Habitat einer Art Unterschiede in der Bauweise der Köcher auftreten, ergeben sich Hinweise auf vorherrschende Umweltbedingungen. Die Trichopterenlarven der Brandungsufer und

der fließenden Gewässer etwa fertigen meist Köcher aus Sandkörnern oder Steinchen, während Zweige und Blätter nur selten verwendet werden. Folglich sind diese Köcher relativ schwer und werden weniger leicht mit der Strömung verdriftet. Die Köcher wirken stromlinienförmig; das Baumaterial ist typisch für Arten in bewegtem Wasser. Pflanzliches Material als Baumaterial ist an keinem der vorliegenden fossilen Köcher zu erkennen, obwohl es im Sediment reichlich auftritt. Der Köcherbau erfolgte demnach gezielt, wahrscheinlich als Anpassung an Strömungsverhältnisse und Wellenschlag. Es handelt sich folglich wahrscheinlich um eine Art der Brandungszone oder der fließenden Gewässer. Tatsächlich war das damalige Habitat gekennzeichnet durch leicht bewegtes Wasser, Wellenschlag, regelmäßige Überflutungen sowie einen Wechsel zwischen Hoch- und Niedrigwasser. Da das Baumaterial immer aus dem Lebensraum der Larve stammt, ist von einem fließenden Gewässer oder einer Brandungszone mit sandigem Boden auszugehen.

Einige der untersuchten Köcher sind am hinteren Ende spitz zulaufend sowie vergleichsweise lang und dünn, während andere am Hinterende stumpf und gleichzeitig kürzer sind (Tafel 1, Fig. 1 - 6). Der Grad der Verjüngung der Köcher wird mitunter als Hinweis auf unterschiedliche Arten gedeutet; jedoch käme hier noch unterschiedliche Verwendung von Baumaterial hinzu (HEADS 2006). Geht man davon aus, dass bei den hier vorliegenden relativ kurzen Köchern das hintere Ende schon zu Lebzeiten der Larve abgebrochen ist, könnte es sich bei diesen Exemplaren um ältere Larvalstadien oder alternativ bei den unterschiedlichen Köcherformen um zwei verschiedene Arten handeln. Da die kurzen Köcher gleichzeitig auch dicker sind als die längeren, spitz zulaufenden, handelt es sich vermutlich um ein späteres Entwicklungsstadium derselben Art, bei dem das spitze hintere Ende mittlerweile abgebrochen ist, entweder zu Lebzeiten der Larve oder nach ihrem Tod.

Neben leicht gebogenen liegen auch (scheinbar) gerade ausgeformte Köcher vor (Tafel 1, Fig. 4 - 6). Dies weist entweder auf unterschiedliche Köcherbauweisen bei ein und derselben Art hin oder aber auf zwei unterschiedliche Arten. Alternativ könnte die Ursache für die unterschiedliche Form auch in der Lage der Köcher im Substrat zu finden sein. Eine Krümmung des Köchers wäre nur zu erkennen, wenn der Köcher lateral aufliegt; liegt er hingegen dorsal oder ventral auf dem Substrat, wäre die Krümmung nicht sichtbar.

Zusammengefasst betrachtet gibt es keine eindeutigen Hinweise darauf, dass die Köcher von unterschiedlichen Trichopterenarten stammen. Hinweise hierauf könnten nur Funde von Imagines, etwa Flügel mit erhaltener Flügeladerung, oder aber fossile Larven geben. Die Ähnlichkeit in der Größe und der Form sowie die Verwendung desselben Baumaterials sprechen bisher dafür, dass alle Köcher von Larven derselben Art gebaut wurden.

POSCHMANN (2006) beschreibt Köcher von Trichopteren aus der Enspel-Formation des Westerwaldes (Oberoligozän), die den Exemplaren von der Fundstelle Pfaffenzell in Bauweise und Materialverwendung sehr ähnlich sind. 14 Köcher der als *Terrindusia* (s. str.) beschriebenen, leicht gebogenen und nach hinten verjüngten Formen bestehen aus feinen Sandkörnern (POSCHMANN 2006: S. 64, Tafel 1 F). Der abgebildete Köcher lässt eine Ähnlichkeit mit den hier vorgestellten Fossilien erkennen, die den Vergleich mit jedem Köcher einer rezenten Art übertrifft. Als Baumaterial nennt POSCHMANN Quarz, Quarzit, Pyroxen und gefrittete Tonsteine. Das Material wird als eckig bis kantengerundet beschrieben. Der Autor nennt außerdem ähnliche Funde aus der Grube Messel (Mittelozeän; LUTZ 1988). Erwähnt werden jedoch auch Gruppen von Köchern,

deren Einzelexemplare mit Gespinstmaterial untereinander verbunden waren. Derartige Gruppen von Köchern liegen von der Fundstelle Pfaffenzell nicht vor. Lediglich in einem Fall (vgl. Tafel 1, Fig. 4) lassen sich zwei dicht aneinander liegende Köcher erkennen; ob diese jedoch untereinander verbunden sind oder durch Zufall in dieser Position zu liegen kamen lässt sich nicht beurteilen. Dies und auch das unterschiedliche Alter der Fossilien sollten die Abgrenzung der Exemplare aus der Oberen Süßwassermolasse rechtfertigen.

Literaturverzeichnis

- BENNIKE, O. & WIBERG-LARSEN, P. (2002): Seed-like hydroptilid larval cases (Insecta: Trichoptera) from Holocene freshwater deposits.- *Journal of Paleolimnology*, 27: 275–278.
- BEUTEL, R. G., FRIEDRICH, F., HÖRNSCHEMEYER, T., POHLA, H., HÜNEFELD, F., BECKMANN, F., MEIER, R., MISOF, B., WHITING, M. F. & VILHELMSSEN, L. (2010): Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. *Cladistics*, 26: 1–15.
- BÖHME, M. (2002): New approaches investigating freshwater palaeoecosystems. - European Palaeontological Association: Workshop on Freshwater and Brackish (Palaeo)ecosystems, p.23-30, Fribourg University 23.-25. September 2002 (extended abstract)
- DE MOOR, F. C. & IVANOV, V. D. (2008): Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 393–407.
- DODDS, G. S. & HISAW, F. L. (1925). Ecological studies on aquatic insects. III. Adaptations of caddisfly larvae to swift streams. *Ecology* 6: 123-137.
- FLINT, O. S. (1982): Studies of Neotropical Caddisflies, XXX: Larvae of the genera of South American Limnephilidae (Trichoptera). Smithsonian Institution Press, City of Washington, 1982.
- FREY, D. G. (1964): Remains of animals in Quaternary lake and bog sediments and their interpretation. *Advances in Limnology*, Volume 2, 144 Seiten.
- GRAF, W., LUBINI, V., PAULS, S. (2005): Larval description of *Drusus muelleri* McLACHLAN, 1868 (Trichoptera: Limnephilidae) with some notes on its ecology and systematic position within the genus *Drusus*. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 41: 93-98.
- GREGOR, H.-J. & SCHMID, W. (1983): Ein Massenvorkommen von *Hemitrapa heissigii* - Früchten (Trapaceae) in der Sondermüll-Deponie Gallenbach bei Dasing (Lkrs. Aichach-Friedberg).- *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben e.V.*, 87, 3-4: 63-69, 3 Taf.; Augsburg
- GREGOR, H.-J. (1980): Ein neues Klima- und Vegetationsmodell für das untere Sarmat (Mittelmiozän) Mitteleuropas unter spezieller Berücksichtigung floristischer Gegebenheiten. – *Verh. geol. B.-A.*, 1979 (3): 337–353, 4 Tab., 1 Kt.; Wien
- GREGOR, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie.- 278 S., 34 Abb., 16 Taf., 7 S. mit Profilen und Plänen, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart

- GREGOR, H.-J. (2006): Erstnachweis von fossilen Motten-Schildläusen, *Molassodina friedei* nov. gen. et spec. in Sedimenten der westlichen Oberen Süßwassermolasse bei Burtenbach (Bayern).- *Documenta naturae*, **155**, 8: 1-19, 4 Abb., 5 Taf., München
- GREGOR, H.-J. (2007): Die Problematik paläoökologisch-paläoklimatischer Rekonstruktionen anhand geologisch-paläontologischer Beispiele.- *Documenta naturae*, **155**, 9: 73 S., 2 Abb., 3 Tab., 4 Taf., München
- GREGOR, H.-J. (2011): Fossile Auwälder und ihre Systematik in der Molasse Süddeutschlands – ein Überblick.- *Documenta naturae*, **184**: 115-119, 1 Taf., München
- GREGOR, H.-J., HOTTENROTT, M., KNOBLOCH, E. & PLANDEROVA, E. (1989): Neue mega- und mikrofloristische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns.- *Geol. Bav* **94**: 281-369, 10 Abb., 5 Tab., 9 Taf.; München
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M. S. (2005): *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York, 772 Seiten. Holzenthal, R.W., Blahnik, R. J., Prather, A. L., Kjer, K. M. (2007). Order
- HANTKE, R. (1954): Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg (Schienerberg, Süd-Baden). - *Denkschr. schweiz. naturforsch. Ges.*, **Abh.**, 80,2 : 31-118, 16 Taf., 2 Tab., 4 Diagr., 2 Abb., Zürich
- HEADS, S. W. (2006): A new caddisfly larval case (Insecta, Trichoptera) from the Lower Cretaceous Vectis Formation (Wealden Group) of the Isle of Wight, southern England. *Proceedings of the Geologists' Association*, **117**: 307–310.
- HEER, O. (1847-1853): Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. - I. Käfer , 230 S., VIII, 1847, II. Heuschrecken, 264 S., XVII, 1849, III. Rhynchoten, 139 S., XV, 1853. - *N. Mem. Soc. helvet. Sci. natur.*, 11 Taf.
- HEER, O., (1856): *Flora tertiaria Helvetiae - Die tertiäre Flora der Schweiz II.* - 110 S., Taf. 51-100, J. Wuster-Comp., Winterthur
- HEER, O., (1859): *Flora tertiaria Helvetiae - Die tertiäre Flora der Schweiz III*, 378 S., Taf. 101-155, J. Wuster-Comp., Winterthur
- HEYNG, A. M. & GREGOR, H.-J. (2011): Besondere Neufunde aus miozänen Mergeln der Oberen Süßwassermolasse von Pfaffenzell bei Augsburg – Farn-, Moos- und Insektenreste.- *Documenta naturae*, **184**: 105-113, 3 Abb., 2 Taf., München
- HOLZENTHAL, R. W., BLAHNIK, R. J., PRATHER, A. L. & KJER, K. M. (2007): Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. In: ZHANG,Z.-Q. & SHEAR, W. A. (Eds.). *Linneaus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. *Zootaxa* **1668**: 639-698.
- ISHIWATA, K., SASAKI G., OGAWA, J., MIYATA T., SU, Z. H. (2011): Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**: 169-80. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.001.
- IVANOV, V. D. & SUKATSHEVA, I. D. (2002): Order Trichoptera Kirby, 1813. The caddisflies (=Phryganeida Latreille, 1810). In: Rasnitsyn, A. P. & Quicke, D. L. J. (Eds.) *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 199–220.

- IVANOV, V. D. (2002): Contribution to the Trichoptera phylogeny: New family tree with consideration of Trichoptera-Lepidoptera relations. In Mey, W. (ed.), Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera. Nova Supplementa Entomologica. Goecke & Evers, Keltern, 15: 277–292.
- IVANOV, V. D. (2006): Larvae of caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Mesozoic of Siberia. Paleontological Journal, 40: 178-189.
- JENSEN, C. S. (2007): *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763) (Trichoptera, Odontoceridae) in Norway. Norw. J. Entomol. 54: 19-20.
- KRISTENSEN, N. P. (1997): Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineage: phylogeny and the ecological scenario. In: Grandcolas, P. (Ed.) The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Tests of Evolutionary Scenarios. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, Éditions du Muséum, Paris, 253–271.
- LEHMANN, U. (1972): Tagesperiodisches Verhalten und Habitatwechsel der Larven von *Potamophylax luctuosus* (Trichoptera). Oecologia, 9: 265-278.
- LEPNEVA, S. G. (1966): Larvae and pupae of the suborder Integripalpia, in Fauna of the USSR: Caddisflies (Nauka, Moscow-Leningrad), Vol. 2, Issue 2 [in Russian].
- LUTZ, H. (1988): Riesenameisen und andere Raritäten – Die Insektenfauna. – In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. [Hrsg.]: Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens: 55-67. Frankfurt a. M. (Waldemar Kramer).
- MALICKY, H. (1980): Lichtfallenuntersuchungen über die Köcherfliegen (Insecta, Trichoptera) des Rheins. Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 18: 71-76.
- MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & MARTINELL, J. (1993): Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of lithographic limestones from Spain. Kaupia 2: 133-144.
- MORSE, J. C. (1997): Phylogeny of Trichoptera. Annual Review of Entomology, 42: 427–450.
- MORSE, J.C. (2011): The Trichoptera World Checklist. Zoosymposia, 5: 372–380.
- PONOMARENKO, A. G., SUKATSHEVA, I. D. & VASILENKO D. V. (2009): Some characteristics of the Trichoptera distribution in the Mesozoic of Eurasia (Insecta: Trichoptera). Paleontological Journal, 43: 282–295.
- POSCHMANN, M. (2006): Köcherfliegen-Larvengehäuse (Trichoptera: Integripalpia) aus der Enspel-Formation (Oberoligozän) des Westerwaldes. Mainzer naturwiss. Archiv 44: 61-70.
- SCHMID, W. & GREGOR, H.-J. (1985): Neue Pflanzenfundstellen in der westlichen Oberen Süßwassermolasse (OSM) bei Augsburg.- Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben e.V., **89**, 3: 69-73, 3 Taf.; Augsburg
- SCHMITT, H. & BUTZMANN, R. (1997): Entrischenbrunn - Statistische Untersuchungen an einer neuen Florenfundstelle aus der Oberen Süßwassermolasse im Landkreis Pfaffenhofen a.d.Ilm.- Documenta naturae, 110: 55-87, 2 Abb., 11 Tab., 4 Taf., München
- SOLEM, J. O. & BIRKS, H. H. (2000): Late-glacial and early-Holocene Trichoptera (Insecta) from Kråkenes Lake, western Norway. Journal of Paleolimnology, 23: 49–56.

- STURM, R. (2013): Ökologische Untersuchungen an Larven verschiedener Köcherfliegenarten (Insecta: Trichoptera). *Entomologische Zeitschrift*, 5: 231-236.
- SUKATSHEVA, I. D. (1982): Historical development of the order Trichoptera. *Proceedings of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, 197: 1-111 (Nauka, Moscow) [in Russian].
- SUKATSHEVA, I. D. (1985): Jurassic caddisflies of southern Siberia. In *Jurassic Insects of Siberia and Mongolia* (Nauka, Moscow), 115–120 [in Russian].
- SUKATSHEVA, I. D. (1989): Cenozoic caddisflies of Primorsky Krai. In *Cenozoic of the Russian Far East* (Dal'nevost. Otdel. Akad. Nauk SSSR, Vladivostok), 151–160 [in Russian].
- SUKATSHEVA, I. D. (1990): Caddisflies: Phryganeida, in *Late Mesozoic Insects of Eastern Transbaikalia: Proceedings of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR* (Nauka, Moscow), 239: 94–122 [in Russian].
- SUKATSHEVA, I. D. (1991): Late Cretaceous stage in the history of the order Trichoptera. *Acta Hydroentomologica Latvia*, 1: 68–85.
- SUKATSHEVA, I. D. (1992): New fossil representatives of caddisflies (Phryganeida) from Mongolia. In *New Taxa of Fossil Invertebrates of Mongolia: Proceedings of the Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition* (Nauka, Moscow), 41: 100–110 [in Russian].
- SUKATSHEVA, I. D. (1994): Cases of Jurassic caddisflies (Insecta, Trichoptera) of Mongolia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 4: 74–85.
- SUKATSHEVA, I. D. (2005): A Record of a Larval Caddis-Case *Folindusia* of the Subgenus *Acrindusia* (Trichoptera) from the Upper Cretaceous of the Amur Region. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 5: 47–49 [*Paleontological Journal*, 39: 508–510].
- UCHMAN, A., GAŹDZICKI, A. & BŁAŹEJOWSKI, B. (2008): Caddisfly (Trichoptera) from the Oligocene lacustrine strata of King George Island, West Antarctica. *Polar Research-Arctic and Antarctic Perspective in the International Polar Year. SCAR/IASC IPY. Open Science Conference. St. Petersburg, Russia July 8th - 11th.*
- ULMER, G. (1912): Die Trichopteren des baltischen Bernsteins. *Physikalisch-ökonomische Gesellschaft Königsberg, Beiträge zur Naturkunde Preußens*, 10: 380 S.
- VIALOV, O. S. & SUKATSHEVA, I. D. (1976): Fossil cases of caddisfly larvae (Insecta, Trichoptera) and their significance for stratigraphy. *Proceedings of the Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition* (Nauka, Moscow), 3: 169–232 [in Russian].
- WARINGER, J. & GRAF, W. (1997): *Atlas der österreichischen Köcherfliegenarten unter Einschluss der angrenzenden Gebiete*. 288 S., *Facultas Universitätsverlag, Wien*.
- WARINGER, J., GRAF, W., BÁLINT, M., KUČINIĆ, M., PAULS, S. U., PREVIŠIĆ, A., KERESZTES, L., VITECEK, S. (2013): The larva of *Drusus vinconi* SIPAHILER, 1992 (Trichoptera, Limnephilidae, Drusinae). *ZooKeys* 317: 69-80, doi: 10.3897/zookeys.317.5749

- WARINGER, J., GRAF, W., PAULS, S., CIANFICCONI, F. (2008): The larvae of *Drusus improvisus* McLACHLAN, 1884, *Drusus camerinus* MORETTI, 1981 and *Drusus aprutiensis* MORETTI, 1981 (Trichoptera: Limnephilidae: Drusinae). *Aquatic Insects* 30: 269-279.
- WEBENAU, B.v. (1995): Die jungtertiären Blattfloren der westlichen Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands.- *Documenta naturae*, 98:1-147, 15 Abb., 16 Tab., 49 Taf., München
- WESENBERG-LUND, C. (1943): *Biologie der Süßwasserinsekten*. Gyldensdalske Boghandel, Nordisk Forlag, Kopenhagen, und Verlag J. Springer, Berlin, Wien, 1943; Nachdruck: Verlag J. Cramer, Braunschweig; Verlag Otto Koeltz, Koenigstein, 1980; 501 Abb., 13 Tafeln. Seiten 150 - 221.
- WIBERG-LARSEN, P., BENNIKE, O., JENSEN, J. B. & LEMKE, W. (2001): Trichoptera remains from early Holocene river deposits in the Great Belt, Denmark. *Boreas*, 30: 299–306. DOI: 10.1111/j.1502-3885.2001.tb01049.x
- WIEGMANN, B. M., TRAUTWEIN, M. D., KIM, J.-W., CASSEL, B. K., BERTONE, M. A., WINTERTON, S. L. & YEATES, D. K. (2009): Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. *BMC Biology*, 7: 34 doi:10.1186/1741-7007-7-34.
- WIGGINS, G. B. (1977): *Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera)*. University of Toronto Press, Toronto, 1-401.
- WIGGINS, G. B. (1996): *Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera)*. Second Edition. University of Toronto Press, Toronto, Canada, 457 Seiten.
- WIGGINS, G. B. (2004): *Caddisflies: the underwater architects*. University of Toronto Press, 292 Seiten.
- WILKINSON, B. (1981): Quaternary sub-fossil Trichoptera larvae from a site in the English Lake District. *Proceedings of the Third International Symposium on Trichoptera* Series Entomologica, 20: 409-419.
- WILKINSON, B. (1984): Interpretation of past environments from sub-fossil caddis larvae. *Series Entomologica*, 30: 447-452.
- WILKINSON, B. (1987): Trichoptera sub-fossils from temperate running water sediments. *Proceedings of the Fifth International Symposium on Trichoptera*, Series Entomologica, 39: 61-65.
- WILLIAMS, N. E. & MORGAN, A. V. (1977): Fossil caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Don Formation, Toronto, Ontario, and their use in paleoecology. *Canadian Journal of Zoology*, 55: 519-527.
- WILLIAMS, N. E. (1987): Caddisflies and quaternary palaeoecology - what have we learned so far? *Proceedings of the Fifth International Symposium on Trichoptera*, Series Entomologica, 39: 57-60.
- WILLIAMS, N. E. (1988). The use of caddisflies (Trichoptera) in Palaeoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62: 493–500.

- WILLIAMS, N. E. (1989): Factors affecting the interpretation of caddisfly assemblages from Quaternary sediments. *Journal of Paleolimnology*, 1: 241–248.
- WILLIAMS, N. E., WESTGATE, J. A, WILLIAMS, D. D., MORGAN, A. & MORGAN, A. V. (1981): Invertebrate fossils (Insecta: Trichoptera, Diptera, Coleoptera) from the Pleistocene Scarborough formation at Toronto, Ontario, and their palaeoenvironmental significance. *Quaternary Research*, 16: 146-166.
- ZHERIKHIN, V. V. (2003): Insect trace fossils, their diversity, classification and scientific Importance. *Acta zoologica cracoviensia*, 46 (suppl.– Fossil Insects): 59-66.

Tafeln

Das abgebildete Material liegt in der

Sammlung des Naturmuseums Augsburg

unter der

Eingangsnummer /2188

Tafel 1

Fig. 1-6: *Molassoterrinduisa heyngii* nov. gen. et sp. - Der Maßstabsbalken entspricht jeweils 1 mm.

Bituminöse Mergel zwischen Kiesen der basalen Gallenbach-Serie und der hangenden Unteren Laimeringer Serie in der Kiesgrube Pfaffenzell II östlich Augsburg; Mittel-Miozän, Sarmat, PZK 3a, OSM-3b2 Phytozone.

Fig. 1- 3: leicht gebogene, zum Ende stumpf zulaufende Köcher.

Fig. 1: NMA Inv. Nr. 2014-1358/2188 - Paratypus

Fig. 2: NMA Inv. Nr. 2014-1359/2188 - Paratypus

Fig. 3: NMA Inv. Nr. 2014-1360/2188 - Paratypus

Fig. 4: Zwei Köcher, dicht aneinander liegend. NMA Inv. Nr. 2014-1361/2188 - Paratypus

Fig. 5 - 6: gerade, zum Ende spitz zulaufende Köcher.

Fig. 5: NMA Inv. Nr. 2014-1362/2188 - Paratypus

Fig. 6: NMA Inv. Nr. 2014-1363/2188 - Paratypus

Tafel 1

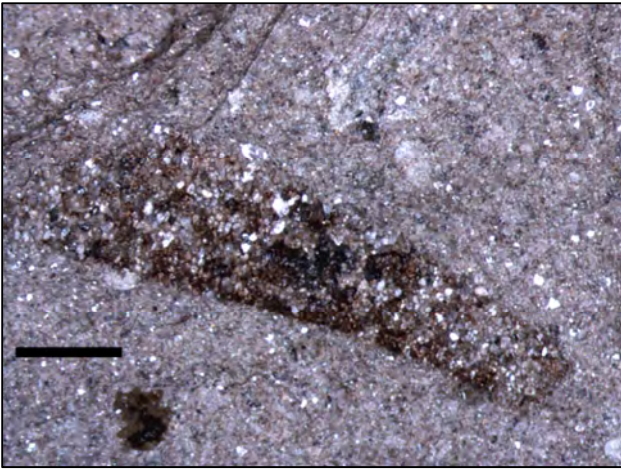


Fig. 1

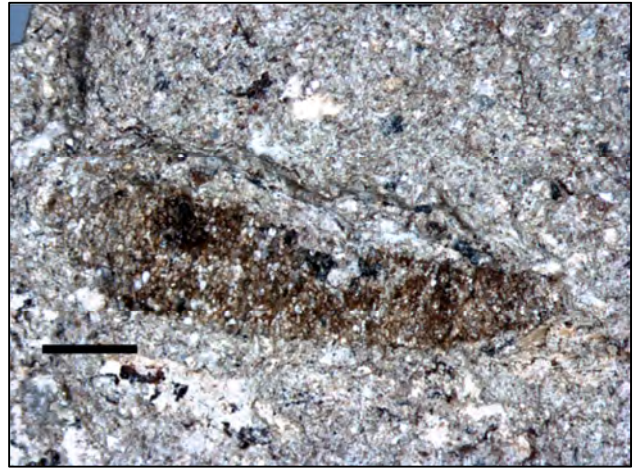


Fig. 2

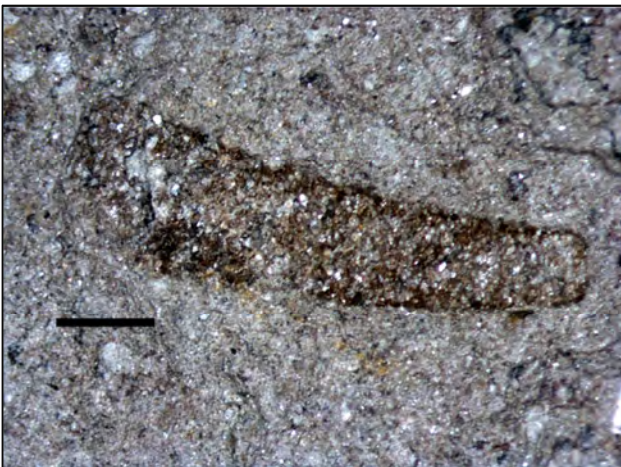


Fig. 3



Fig. 4

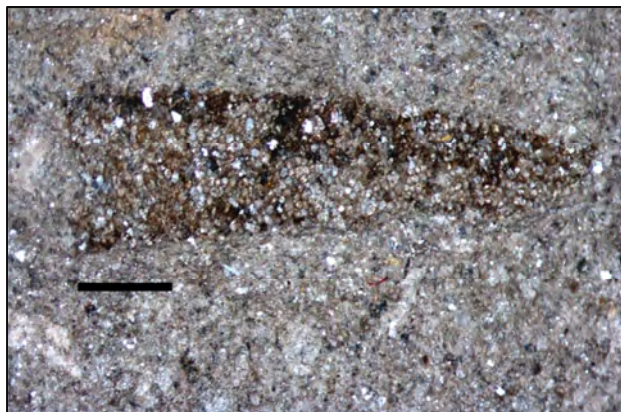


Fig. 5



Fig. 6

Tafel 2

Fig. 1-2: *Molassoterrindusia heyngii* nov. gen. et sp.

Bituminöse Mergel zwischen Kiesen der basalen Gallenbach-Serie und der hangenden Unteren Laimeringer Serie in der Kiesgrube Pfaffenzell II östlich Augsburg; Mittel-Miozän, Sarmat, PZK 3a, OSM-3b2 Phytozone.

Leicht gebogene, zum Ende stumpf zulaufende Köcher.

Die stark vergrößerten Darstellungen lassen die als Baumaterial verwendeten Sandkörner gut erkennen. Der Maßstabsbalken entspricht jeweils 1 mm.

Fig. 1: *Molassoterrindusia heyngii* nov. gen. et sp. – Holotypus,
NMA Inv. Nr. 2014-1356/2188

Fig. 2: *Molassoterrindusia heyngii* nov. gen. et sp. - Paratypus,
NMA Inv. Nr. 2014-1357/2188



Fig. 1



Fig. 2