



Die mitteltriasische Flora von Ilsfeld (Deutschland) Ladin, Erfurt-Formation

The Middle-Triassic Flora from Ilsfeld (Germany), Ladinian

von

Michael Wachtler



DOLOMYTHOS

Dolomythos

Wachtler M., 2016. The Middle Triassic Flora of Ilsfeld (Germany) Ladinian, Erfurt Formation - Die mitteltriasische Flora von Ilsfeld (Deutschland) Ladin, Erfurt-Formation

Published by
Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy.

First edition, June 2016
ISBN 978-88-908815-4-1

Dolomythos is published at frequent but irregular intervals. Manuscripts, orders for publications, and all correspondence concerning publications should be sent to:

Museum Dolomythos
Rainerstraße 11
39038 Innichen
Italy
mail: info@dolomythos.com
www.dolomythos.com

Printed in Italy by Dialogwerkstatt, Brixen (BZ)

Michael Wachtler, P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy,
e-mail michael@wachtler.com

Please cite this articles as:

Wachtler, M., (2016): Die mitteltriasische Flora von Ilsfeld (Ladin, Erfurt-Formation) S. 3-13
Wachtler, M., (2016): Bärlapp-Gewächse aus dem deutschen Unteren Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld), S. 14-21 Dolomythos-Museum
Wachtler, M., (2016): Die Entwicklung der Schachtelhalme im Mesozoikum anhand der Fundstelle Ilsfeld (Unter-Keuper, Ober-Ladin, Mitteltrias) S. 22-52, Dolomythos-Museum
Wachtler, M., (2016): Farn-Gewächse aus dem deutschen Unteren Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld) S. 54-83, Dolomythos-Museum
Wachtler, M., (2016): Cycadophyten aus dem Unteren Keuper, Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld), S. 84-101, Dolomythos-Museum
Wachtler, M., (2016): *Swedenborgia nissleri*, die Charakter-Konifere aus dem deutschen Unter-Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld), S. 102-116, Dolomythos-Museum
Nissleria ilsfeldi, eine fossile Pilzgattung aus dem deutschen Unter-Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld), S. 117-119, Dolomythos-Museum

The Middle Triassic Flora of Ilsfeld (Germany)

Ladinian, Erfurt Formation

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

By way of systematic collections on a single bedding plain measuring more than one hundred square kilometres in Ilsfeld (Baden-Württemberg) on a European Middle Triassic flora, it was possible to clarify some essential points, about which there were many uncertainties. The ecosystem was dominated by two horsetail plants with similarities to *Equisetum*, the only genus living today. *Equisetites arenaceus* was distinguished by its powerful monopodial stems, from whose first and second order lateral shoots grew a multitude of strobili. The second horsetail species – *Schizoneura merianii* – was researched in new combinations with its essential features, and its relation to *Equisetites* was demonstrated. This species was distinguished by a slightly different habit and infructescences with significantly smaller sporangiophores. Strangely, the conifers were represented by only one, probably low-growing, species – *Swedenborgia nissleri* n. sp. – which was characterised by male and female cones, some of which reached a length of up to 20 cm. The pollen cones of these were called *Willisiostrobus silberhorni* n. sp. The conifers can be allocated to the family of the Voltziales, a group closely related to the Araucaria but which plays a subordinate role to these as a direct line. The cycads were represented by the low-growing *Taeniopteris angustifolia* with entire leaves. Its tufted seed cones were classified as *Dioonites pennaeformis*, the male ones under the new species *Androstrobus donai* n. sp. They too are of only marginal significance as the predecessors of extant cycads. The only lycophyte, *Lepacyclotes zeilleri*, is characterised by its low growth. A group with more numerous genera, although pushed into the background by the all-dominating sphenophytes, is the fern family. This was dominated by *Danaeopsis marantacea*, which can be considered a forerunner of the extant Danaea ferns due to its extensive double row arrangement of sporangia. Others are *Asterotheca merianii*, a primitive eusporangiate fern of the Marattiaceae family, *Todites gaillardotii*, which is considered to be close to the extant Todea ferns, *Symopteris rumpfii*, whose exact position is yet to be determined, and *Chiropteris lacerata*, a fern with umbrella-shaped fronds and reticulated leaf venation which it is suggested should be classed as part of the Dipteridaceae family. Almost all reflect ferns with generally large fronds, which suggest a mild damp climate. An enigmatic element was allocated to the fungi and described as the new genus and species *Nissleria ilsfeldi* gen. nov. n. sp. Overall, this vegetation also proves how very little changed over large time periods, and plant families which existed in the Triassic and are still present today show hardly any development. The most marked creation processes seem to be grouped around the Devonian period and can be seen less as the result of evolutionary processes in the course of millions of years.

Key words: Triassic, Keuper, fossil plants

Die mitteltriasische Flora von Ilsfeld (Deutschland)

Ladin, Erfurt-Formation

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Durch konsequente Aufsammlungen an einer über hundert Quadratmeter großen einheitlichen Schichtfläche in Ilsfeld (Baden-Württemberg) gelang es in wesentlichen Punkten Klarheit über eine sonst von vielen Fragestellungen beeinflussten Flora aus der europäischen Mitteltrias zu

erhalten. Dominiert wurde das Ökosystem von zwei Schachtelhalmgewächsen, welche Ähnlichkeiten mit der einzigen heutigen Gattung *Equisetum* aufweisen. *Equisetites arenaceus*, fiel durch seine wuchtigen monopodialen Stämme auf, aus dessen Seitentrieben eine Vielzahl von Sporophyllständen entsprangen. Die zweite Schachtelhalmart - *Schizoneura merianii* konnte in neuer Kombination in wesentlichen Grundzügen erforscht und ihre Verwandtschaft zu *Equisetites* aufgezeigt werden. Sie fiel durch einen etwas anderen Habitus und Fruchtstände mit deutlich kleineren Sporangioophoren auf. Eigenartigerweise kamen die Koniferen nur durch eine einzige, wahrscheinlich niedrig-wachsende Art - *Swedenborgia nissleri* n. sp. - vor, welche durch teilweise bis zu 20 Zentimeter lange, männliche und weibliche Zapfen geprägt wurde. Der dazu gehörende Pollenzapfen wurde als *Willsiostrobus silberhorni* n. sp. klassifiziert. Die Konifere kann in die Familie der Voltziales, einer den Araukarien nahe stehenden Gruppe, welche aber nur eine untergeordnete Rolle als direkte Linie hierzu spielt, eingeordnet werden. Die Cycadeen waren durch die kleinwüchsige, mit ganzrandigen Blättern ausgestattete *Taeniopteris angustifolia* vertreten. Ihre weiblichen schopfartigen Samenanlagen werden als *Dioonites pennaeformis* gereiht, die männlichen unter der neuen Art *Androstrobus donai* n. sp. Auch sie spielen nur eine marginale Rolle als Vorläufer heutiger Cycadeen. Das einzige Bärlappgewächs *Lepacyclotes zeilleri*, zeichnete sich durch seine Niedrigwüchsigkeit aus. Zahlreicher an Gattungen, wenn auch von den alles dominierenden Sphenophyten in den Hintergrund gedrängt, zeigen sich die Farne. Dominiert wurden sie von *Danaeopsis marantacea*, dem aufgrund seiner flächig zweireihigen Sporangien-Anordnungen ein Vorläuferstatus zu den heutigen *Danaea*-Farnen zugesprochen werden kann. Weiters kamen vor *Asterotheca merianii*, ein primitiver eusporangiaten Farn aus der Reihe der Marriataceae, *Todites gailardotii*, der in eine Nähe zu den heutigen *Todea*-Farnen gestellt wird, *Symopteris rumpfii*, dessen genaue Stellung erst noch geklärt werden muss, sowie *Chiropteris lacerata*, ein Farn mit schirmförmigen Wedeln und netzartiger Blattnervatur bei dem eine Einordnung in die Familie der Dipteridaceae vorgeschlagen wird. Insgesamt handelt es sich um Farne mit zumeist großen Wedelblättern, welche Hinweise auf ein feuchtmildes Klima geben. Ein enigmatisches Element wurde den Pilzen zugeordnet und als neue Gattung und Art *Nissleria ilsfeldi* nov. gen. n. sp. beschrieben. Insgesamt beweist auch diese Vegetation wie erstaunlich wenig sich in großen Zeiträumen änderte und heute wie in der Trias vorkommende Pflanzenfamilien kaum Entwicklung zeigen. Die meisten markanten Entstehungsvorgänge gruppieren sich scheinbar in Richtung Devon und können weniger als Folge evolutiver Vorgänge im Laufe der Jahrtausende betrachtet werden.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, fossile Pflanzen

Die BMK-Steinbruchbetriebe (Betriebe Robert Bopp, Koordinaten 49°03'30"N 9°10'E) bauen im Schozachtal in der Nähe von Ilsfeld (Landkreis Heilbronn, Baden-Württemberg) hauptsächlich den dortigen Muschelkalk ab. Darüber verläuft der so genannte Hauptsandstein (Unterer Keuper, Ladin, Erfurt-Formation - Mittlere Trias), der nicht kommerziell genutzt wird. Es handelt sich um geringmächtige, feinkörnige Sandsteine, unterschiedlicher Entstehungsbedingungen welche manchmal reichhaltige „bone-beds“, mit einer Anhäufung tierischer Skeletteile, besonders von Amphibien, aber auch Muschelhorizonte und immer wieder Schichten mit hervorragend erhaltenen Pflanzeneinbettungen beinhalten können. Durch das Entgegenkommen der BMK-Steinbruchbetriebe wurden von verschiedenen Privatforschern einige Pflanzen führende Schichten erschlos-

sen, um erweiterte Einblicke in die damalige Lebewelt zu erhalten.

Dabei galt eine besondere Aufmerksamkeit kleineren oder fertilen Fragmenten, Zapfen, Sporangienständen, welche in den Dekaden zuvor an anderen Orten, durch bevorzugt ästhetischen Aufsammelns vernachlässigt wurden. Ein Schwerpunkt darin lag in der intensiven Bearbeitung und Dokumentation einer besonders ergiebigen 22 Meter langen sowie 5 Meter Breite aufweisenden Schicht. Diese nur etwa fünf Zentimeter mächtige aber insgesamt zeitgleich abgelagerte Schichtlage bot die einmalige und bisher in dieser Konsequenz nie verfolgte Gelegenheit, ein in der Mitteltrias statt gefundenes Klimaereignis aufgrund einer Überschwemmung zu deuten und weiter führende Folgerungen über das Leben in der Mitteltrias zu ziehen.



Ilsfeld in der Mitteltrias

Die Ebene von Ilsfeld während einer frühjährlichen Überschwemmung. Die Schachtelhalme **a**. *Equisetites arenaceus* sowie **b**. *Schizoneura merianii* dominieren. Die Gymnospermen sind mit dem Cycadophyten **c**. *Taeniopteris angustifolia* und der Konifere **d**. *Swedenborgia nissleri* präsent. An Farnen finden sich **e**. *Symopteris rumpfii*, **f**. *Danaeopsis marantacea*, **g**. *Cyatheites rigida*, **h**. *Asterotheca merianii*, **i**. *Chiropteris lacerata*. Auch das kleine Bärlappgewächs **j**. *Lepacyclotes zeilleri* findet sich mitunter.

Ilsfeld in the Middle-Triassic

The plains of Ilsfeld during a spring-time flood. The horsetails **a**. *Equisetites arenaceus* and **b**. *Schizoneura merianii* are dominant. The gymnosperms are present with the cycadophyte **c**. *Taeniopteris angustifolia* and the conifer **d**. *Swedenborgia nissleri*. The fern-association include **e**. *Symopteris rumpfii*, **f**. *Danaeopsis marantacea*, **g**. *Cyatheites rigida*, **h**. *Asterotheca merianii*, **i**. *Chiropteris lacerata*. Also the small-sized lycophyte **j**. *Lepacyclotes zeilleri* can be encountered.

Next page

The Erfurt-Formation (Ladinian - Langobardian, Middle-Triassic) begin usually with the so-called Esterien-layers. The boarder to the Hauptsandstein in Ilsfeld will be formed by a bone-bed. Interestingly the Hauptsandstein in the bmK-quarries finish with small-layered plant-sediments, which hold a well-preserved flora. (1). Over that we have the Alberti-Bank, the Sandigen Pflanzenschiefer (Sandy plant-layers) and the Anthrakitbank, before they will be closed by the Lower Grey Marls, the Anoplophora-Dolomite and the Upper Marls as well the Lingula Dolomite-layers. The main interesting and worked plant-layer was only 5 cm thick and must be deposited during a unique local inundation (10). The preservation of the plants is excellent so that between growing-place and deposition must have been only short distances. The high percentage of horsetail fertile organs (5), as well the male *Swedenborgia*-cones (*Willsiostrobus silberhorni*) (3) suggest a springtime-event. The ferns with exception of *Danaeopsis marantacea* (4) play a secondary rule and were found mainly on the right side (1, 6). Over the plant-bed was encountered a layer of current-ripples (11). Systematically worked was a 22 m long and 5 m wide layer (6). The stems of the horsetail *Equisetites arenaceus* reached partially a diameter of 20 cm (fig 8 = 18 cm), the male cones of *Swedenborgia* till 20 cm length (Fig. 8 = 15 cm). Monopodial main stems of *Equisetites* (9) and lateral branches were encountered in equal number (Fig. 7 = 30 cm length).



3

4

5

Die Erfurt-Formation (Ladin - Langobard, Mittlere Trias) beginnt für gewöhnlich mit den so genannten Esterien-Schichten. Die Grenze zum Hauptsandstein wird in Ilsfeld mit einem Bonebed gebildet. Interessanterweise schließt der Hauptsandstein in den bmk-Steinbrüchen mit einer dünnlagigen Pflanzenschicht, welche die hervorragend erhaltenen Floren enthielt (1). Darüber setzt sich die Alberti-Bank, die Sandigen Pflanzenschiefer und die Anthrakonitbank fort, vor sie mit den Unteren Grauen Mergeln, dem Anoplophora-Dolomit und den Oberen Grauen Mergeln, sowie der Lingula Dolomit-Schichten abgeschlossen wird. Die hauptsächlich bearbeitete Pflanzenschicht wies nur eine Mächtigkeit von 5 cm auf und muss innerhalb eines einzigen lokalen Flutereignisses entstanden sein (10). Der Erhaltungszustand der Pflanzen ist exzellent, sodass zwischen Wuchsort und Einbettung geringe Entfernungen liegen mussten. Der hohe Anteil an Schachtelhalm-Sporophyllständen (5), sowie männlichen Swedenborgia-Zapfen (*Willsiostrobus silberhorni*) (3) weist auf eine „Frühjahrsflut“ hin. Die Farne, ausgenommen *Danaeopsis marantacea* (4) bleiben im Hintergrund und finden sich vor allem auf der rechten Seite (1, 6). Über dem Pflanzenbett lag noch ein Schicht von Strömungsrippeln (11). Systematisch abgebaut wurde eine 22 m lange und 5 m breite Fläche (6). Die Stämme des Schachtelhalmes *Equisetites arenaceus* erreichten teilweise bis zu 20 cm Durchmesser (Abb. 8 = 18 cm), die männlichen Zapfen von *Swedenborgia* bis zu 20 cm Länge (Abb. 8 = 15 cm). Monopodiale Hauptstämme von *Equisetites* (9) und Seitenverzweigungen (Abb 7 = 30 cm Länge) wechselten sich ab.



6



7



8



9



10



11

Interessante Dokumentation eines in der Mitteltrias stattgefundenen Ereignisses

Das Germanische Becken lag in jener Zeit inmitten sich öfters verändernder kontinentaler Flußsysteme oder Schwemmlandchaften, welche periodisch benachbarte Landschaften unter Wasser setzten oder aufgrund von Flutereignissen Landstriche mit sich rissen oder begruben. Die ungefähr 100 Quadratmeter große und hauptsächlich von den Sammlern bearbeitete Fläche von Ilsfeld dürfte innerhalb kurzer Zeit überschwemmt und unter Schlick und Sand begraben worden sein, ohne vorher über längere Strecken mitgerissen zu werden. Die relative Unversehrtheit der angetroffenen Pflanzenreste deuten jedenfalls darauf hin. Von Interesse sind die in dieser Schicht hervorragend erhaltenen Hai-Eikapseln, *Palaeoxyris friessi*, mit der größten bisher gemessenen Länge von 27 cm, welche vermutlich vom hybodontiden Hain (*Polyacrodus*) hinterlassen wurden. Eine Deutung hierzu als ein salines Meeresmilieu kann trotz der Brackwassermuschel *Unionites* und Conchostraken (Kelber 1987) nicht gemacht werden, wohl aber in Richtung von Delta-Ablagerungen (Böttcher, 2010).

Lokal gesehen fielen die ersten Meter durch einen Farnreichtum auf, welche bald in einen von Schachtelhalmen dominierten Bereich übergingen. Erst gegen Ende traten niedrig wachsende Bärlappgewächse (*Lepacyclotes zeilleri*) auf. Eigenartig ist der überall anzutreffende Reichtum an männlichen und weiblichen Zapfen einer einzigen Voltzienart (*Swedenborgia nissleri*), wobei überraschender Weise Zweige oder Blattstrukturen äußerst selten sind. Überall anzutreffen sind Überreste des Cycadophyten *Taeniopteris angustifolia*, wobei weibliche Fruchtstände (*Dioonites pennaeformis*) und männliche (*Androstrobus donai*) gefunden werden. Die Farne werden von *Osmunda*- und *Marattia*-Vorläufern dominiert. Als Charakterfarn gilt *Danaeopsis marantacea*, von dem zumeist nur einzelne typisch lang gezogene Blätter, sehr selten vollständige Wedel angetroffen werden. Vollständige Wedel dürften wohl Breiten und Ausmaße von mehr als einem Meter erreicht haben. Aufgrund seiner verschieden großen fertilen und sterilen Wedel, seiner zweireihigen Sporangienanhäufungen kann

er in Richtung der heutigen *Danaea*-Farne gestellt werden. Andere Farngattungen spielen zahlenmäßig eine untergeordnete Rolle so *Asterotheca merianii*, ein primitiver eusporangiaten Farn, in Ilsfeld aber mit wunderschön erhaltenen Synangienhäufchen, weiters *Symopteris rumpfii*, sowie *Todites gaillardotii*, der in eine Nähe heutiger *Todea*-Farne gestellt wird und *Cyatheites rigida* ein leptosporangiaten Farn dessen Stellung zwischen *Cyathea*- oder *Dickinsonia*-Farnen erst noch geklärt werden muss. Fragmentarische Funde des Farns *Chiropteris lacerata*, ausgestattet mit netzartiger Blattnervatur und langen, schlanken Wedelstielen weisen auf einen Vorläuferstatus in Richtung der Dipteridaceen als plausibelste Einordnung hin. Pflanzenelemente wie diese passen allerdings nicht in das Schema einer kontinuierlichen Entwicklung da er sich dabei um relativ fortschrittliche leptosporangiate Farne handelt (Kelber, 2015).

Interessant ein enigmatisches, durch seine kreisrunden Umrisse auffallendes Fossil. Es wurde als *Nissleria ilsfeldi* eingeordnet. Gewisse Komponenten deuten auf einen parasitären Pilz hin, der sich auf vermodernden Stämmen und Ästen ansiedelte.

Die Schachtelhalme sind durch zwei dominierende Arten vertreten: *Equisetites arenaceus*, sowie mit diesem verwandt *Schizoneura merianii*. Beide fallen in Ilsfeld durch ihren Reichtum an Stämmen, Blattfragmenten aber auch Sporophyllähren auf. Somit deutet alles auf ein Blüteereignis hin, wobei die Vielzahl an Fruktifikationen wohl einmalig ist. Beide großwüchsigen Schachtelhalm-Arten fallen durch ihre relativ ähnlichen Sporophyllstände auf, wobei sie nicht in Richtung der permokarbonischen Calamiten hinweisen und somit der oft gebrauchte Name *Neocalamites merianii* fallen gelassen wird und durch *Schizoneura merianii* neu kombiniert wird. Die Sporophyllstände von *Equisetites arenaceus* zeigen sich zumeist rundlich, wobei sehr wohl ein Anteil an länglichen aufgelesen werden kann. Im Aufbau ähneln sie heutigen Schachtelhalmen, mit Ausnahme, dass die monopodialen Stämme starke Abzweigungen erster und sogar zweiter Ordnung aufwiesen. Der zweite Sphenophyt *Schizoneura merianii* wies kleinere Fruchtstände auf, mit einer höheren



1



3



2



4

Tierwelt im Hauptsandstein

In den Hauptsandsteinschichten vom nicht weit entfernt von Ilsfeld gelegenen Steinbruch Rombold & Gfröhrer in Ditzingen-Heimerdingen wurden verschiedene Amphibienreste gefunden. Einige gehören *Mastodonsaurus giganteus* (1-4), andere wiederum zum Cyclotosaurier *Kupferzella wildi* (Abb. 2), einem etwa 1,5 bis 2,5 Meter großen Amphibium mit langer gerundeter breiter Schnauze. Auch die Plagiosaurier (Querkopflurche) waren nicht selten, darunter vor allem der kleine *Gerrothorax pulcherrimus* (Abb. 3).

The animal kingdom in the German Middle Triassic

In the Hauptsandstein-layers from the Rombold & Gfröhrer-quarry in Ditzingen-Heimerdingen, located near Ilsfeld a fair amount of amphibians-remains were recovered. Some belong to *Mastodonsaurus giganteus* (4), other to the cyclotosaurian *Kupferzella wildi* (Fig. 1 + 2), an about 1,5 till 2,5 metres long amphibian with a long broadly rounded nose. Also the plagiosaurs (short-headed amphibians) were frequent, especially the small-sized *Gerrothorax pulcherrimus* (Fig. 3).

Anzahl an Deckschildchen unter denen eine merklich zahlreichere Pollenschläuche hingen. Im Aufbau aber ähnelten sich beide Schachtelhalmarten. Im Unterschied zu einer anderen bekannten Art, der frühtriasischen *Schizoneura paradoxa* wo sich die Sporenbehälter rund um den mit der Zentralachse verbindenden Stiel ansiedelten, befanden sich diese vornehmlich auf der Unterseite der Deckschildchen. Verwandtschaftsverhältnisse zwischen *Schizoneura paradoxa* und *Schizoneura merianii* können zwar somit hergestellt werden, zudem erscheint eine Einordnung unter die *Equisetites*-Gruppe als sinnvoll. Einige Nomenklaturen aus dem Schachtelhalmbereich welche in früherer Zeit aufgestellt wurden erweisen sich als hinfällig, da sie wie die Aufsammlungen bestätigten, nur Synonyme darstellen.

Die einzige Konifere *Swedenborgia nissleri*, konnte in ihrem Gesamtaufbau gut erfasst werden. Hier beeindruckt die großen, teilweise 20 Zentimeter langen männlichen Zapfen, bei denen es sinnvoll erschien, zur Abgrenzung gegenüber anderen Voltzia-Koniferen einen neuen Artnamen - *Willsiostrobus silberhorni* einzuführen. Die weiblichen fünfzipfeligen Samenschuppen zeigen Naheverhältnisse zu einer anderen Charakter-Konifere der Trias *Aethophyllum*, einem niedrig wachsenden Strauch-Nadelbaum. Ob dies auch auf *Swedenborgia nissleri* zutrifft ist plausibel, müsste aber erst noch durch weitere Funde bestätigt werden. Von diesen Nordhalbkugel-Araukarien ist aber davon auszugehen, dass sie im Laufe der Trias-Jura ausstarben, ohne direkte Nachkommen zu hinterlassen, da die Baupläne aller heutigen Araukarien - typische Südhalbkugel-Koniferen mit einem einzigen Samen pro Zapfenschuppe - in ihren Bauplänen zu unterschiedlich sind.

Dies gilt auch für die einzige Cycadeenart: *Taeniopteris angustifolia*. Zwar kann man die weibliche Fruchtstände und auch die männlichen als typisch *Cycas*-artig bewerten, ihre schlanken, unsegmentierten Blätter finden aber genauso heute keinen direkten Pendant. Auch hier dürfte sich eine Südhalbkugel-*Cycas* mit ihren typisch segmentierten Wedeln in Richtung der heutigen weiterentwickelt haben.

Aufgrund der Vielzahl an Zusammenhangsfunden wurde mit dieser Publikation ver-

sucht, ein gewisses Wirrwarr an Nomenklatur-Eigenheiten, welche sich nach fast zweihundert Jahren Forschungsgeschichte ansammelten zu entknoten. Mit Bedacht und Respekt vor den Erstforschern wurden vertretbare Lösungen angepeilt, welche zwar nicht immer zufriedenstellen, da sich einige Pflanzennamen schon derart festgesetzt haben, dass es nicht mehr sinnvoll gewesen wäre diese umzuändern.

Als Paradebeispiel kann der Cycadophyt *Taeniopteris angustifolia* (Schenk, 1864) gelten, dessen Nomenklatur immer wieder Korrekturen erlebte. Zu einem Beschreibungswirrwarr arteten aber die dazu gehörenden und durch Zusammenhangsfunde geklärten Fruchtblätter (*Dioonites pennaeformis* Schenk, 1864) aus. Es mutet skurril an, wenn das gleiche Fruchtblatt - nur weil die Samen fehlten oder schlecht ersichtlich waren - eine eigenen Gattungsnamen erhielt (*Dioonitocarpidium pennaeformis*, Rühle von Lilienstern, 1928), oder die von den Samen abgewandte Blattseite wiederum mit eigener Namensnennung bedacht wurde (*Schozachia donaea*, Rozynek, 2008).

In diesem Zusammenhang sollte es das Anliegen der Paläobotanik sein, wissenschaftlich relevante Zusammenhänge aufzuzeigen und nicht durch Nomenklaturwirrnisse zu trennen. Bei der Farngattung *Symopteris rumpfii* (Xu et. al, 1979), schien ein Abgehen vom gültigen Namen *Cycadites rumpfii* (Schenk, 1864) sinnvoll, um das verwirrende Naheverhältnis zu den Cycadeen zu vermeiden. Unrecht wurde allerdings dem Erstbeschreiber des Farns *Marantoidea marantacea* (Jäger, 1827) getan. Mit ungutem Gefühl wurde in dieser Publikation trotzdem der mittlerweile verankerte Name *Danaeopsis marantacea* (Heer, 1864) übernommen. Da aber für uns vor „Namen“ die Wichtigkeit der Pflanze im Vordergrund stehen soll, wurde diesem Aspekt breiter Raum geboten.

Die globale Wichtigkeit der IIsfelder Flora

Von Jugend an werden wir im Glauben erzogen, dass im Sinne von Charles Darwin die Evolution das Leben zu dem machte, wie wir es heute sehen. Vom Primitiven sollte es sich zu heutigen Formen entwickelt haben. Wir erstaunen uns an Schachtelhalmgewächsen, aber *Equisetites* aus der Trias vor 230 Millionen Jahren, unterschied sich marginal von

der heutigen Gattung *Equisetum*. Selbst an der Perm-Karbon-Grenze - vor über 300 Millionen Jahren - treffen wir immer noch auf den Schachtelhalm *Equisetites*. Wir betrachten heutige Cycasgewächse, Farne und Koniferen, und finden sie genauso erkennbar in der Trias von Ilsfeld und können sie zumindest bis zur Perm-Karbon-Grenze verfolgen. Wir müssten eigentlich auf klar ersichtliche Evolutionslinien und Abspaltungstendenzen stoßen und nähern uns doch sehr oft dem Devon, vor fast 400 Millionen Jahren, ohne mit einigermaßen sicherer Bestimmtheit „Entwicklung“ aufzeigen zu können. Als Fazit all dessen bleibt uns sehr oft nichts anderes übrig als festzustellen: Unsere heutige Flora ähnelt dem mitteltriasischen Ilsfeld, und Ilsfeld liegt zwischen Trias und Devon. Eine „große Evolution“ können wir nicht erkennen, es scheint sogar, als wäre der ursprüngliche Bauplan vieler heutiger Pflanzen so gut gewesen, dass es keiner - oder wenig „Entwicklung“ bedurfte.

Dank

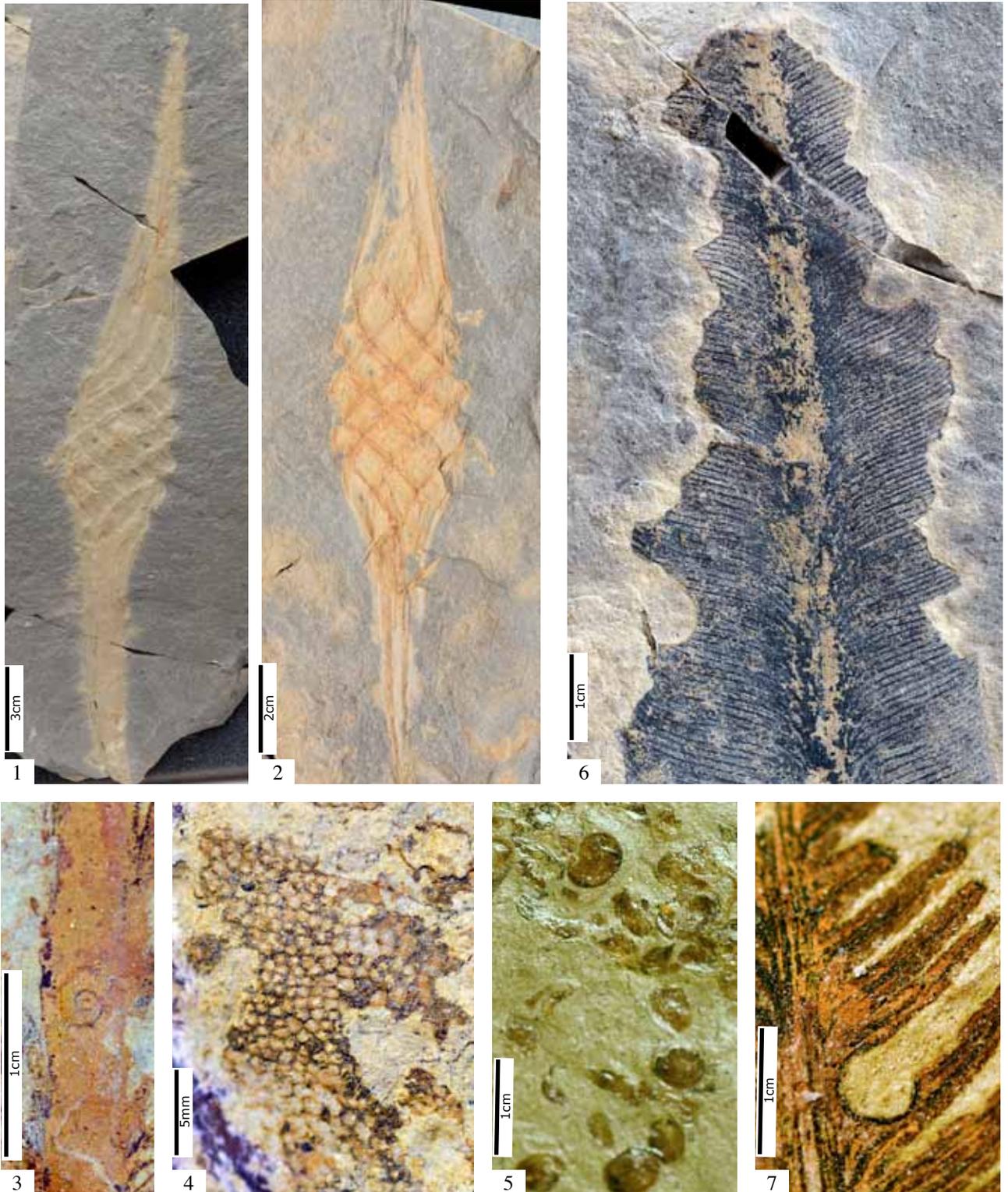
War ich die letzten Jahre mit einem Waldmenschen und Kräutersammler, Fèro Valentini mit Namen unterwegs, um das Leben im Perm zu studieren, und ich gelehrt wurde wie wenig wir brauchen, um ein erfülltes Leben in der Natur zu führen, so stieß ich mit Christoph Nißler aus Echterdingen genauso auf eine Person, welche mir die Verschwendungssucht unserer Gesellschaft wie einen Spiegel vorhielt. Tausende hochwertiger Lebensmittel werden täglich zum Müll geworfen, obwohl sie Menschen ernähren könnten. Durch Christoph Nißler lernte ich, dass man „geldlos“ leben kann. Genauso stellte mir Christoph Nißler immer wieder die Frage: Denke, wenn du schreibst, ob Evolution so stattgefunden hat, wie sie uns gelehrt wurde! In vielen Bereichen musste ich ihm zustimmen. So viel Entwicklung gab es nicht. Ein konsequentes Warum konnte ich ihm, dem im tief christlichen Glauben lebenden Menschen allerdings auch nicht anbieten. Aber er war nicht allein: Verschiedene andere Sammler und Privatforscher trugen in nicht minderer Weise dazu bei, Ilsfeld zu etwas Besonderem in der Paläobotanik zu machen. Wohl noch nie gelang es so große Schichtflächen systematisch zu bearbeiten. Zu Dank verpflichtet bin ich Hubert Donà

aus Eberdingen-Hochdorf, besonders was seine viel beachteten Funde des Farns *Symopteris rumpffii* anbelangen. Weiters Gerald Friß aus Großbottwar für sein besonderes Auge und dem Auffinden jenes Missing Links das half den Schachtelhalm *Schizoneura merianii* in all seinen Einzelheiten zu rekonstruieren, Peter Silberhorn aus Langenbrettach, Walter Trinkaus aus Darmstadt und Manfred Fuchs aus Reichelsheim für ihre langjährige Suchaktivitäten in Ilsfeld. Jeder Fund und jeder Sammler war in gleicher Weise wichtig um viele Puzzleteile zu einem Gesamten zu fügen. Und wie sie sich alle in den Dienst der Allgemeinheit stellten, wurden sie zu Gelehrten, welche lernten die versteinerten Reste dieser vor vielen Millionen Jahren abgelagerten „paradiesischen Welt von Ilsfeld“ zu verstehen und zu deuten.

An prominenter Stelle sei Burkhard Pohl gedankt: Er öffnete großzügig seine Privatsammlung. Ohne die freundliche Hilfestellung der bmk-Steinbruchbetriebe (Betriebe Robert Bopp) wäre diese Arbeit nie zustande gekommen. Ihnen sei genauso recht herzlich gedankt.

Literatur

- Böttcher, R., 2010: Description of the shark egg capsule *Palaeoxyris friessi* n. sp. from the Ladinian (Middle Triassic) of SW Germany and discussion of all known egg capsules from the Triassic of the Germanic Basin. *Palaeodiversity* 3: 123–139; Stuttgart
- Heer O. (1865): Die Urwelt der Schweiz. - 622 pp.; Zürich (Schulthess). Jaeger, G. F. (1827): Über die Pflanzenversteinerungen welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen. Stuttgart (Metzler)
- Kelber, K.-P. (1987): Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria) auf Pflanzen des Unteren Keupers - Ein Beitrag zur Phyto-Taphonomie.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 175(3): 261-294, 36 fig., 2 Tab.; Stuttgart
- Kelber, K.-P. & Hansch, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora.- *Museo* 11, 157 pp., 300 fig.; Heilbronn
- Kelber, K.-P. (2015): 5. Die Makroflora des Lettenkeupers. - p. 51-100. In: Hagdorn, H., Schoch, R. & Schweigert, G. (eds.): Der Lettenkeuper - Ein Fenster in die Zeit vor den Dinosauriern. - *Palaeodiversity Supplement* (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart)
- Rühle von Lilienstern, H. (1928): "Dioonites pennaeformis Schenk", eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle. - *Paläontologische Zeitschrift*, 10: 91–107
- Schenk, A. (1864): Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation. - *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Bamberg*, 7: 51-142.
- Xu, R., Zhu, J., Chen, Y., Duan, S.-Y., Hu, Y.-F., Wei, Q., (1979). Chinese Late Triassic Plants from Baodin. *Scientific Press, Beijing*. [in Chinese]

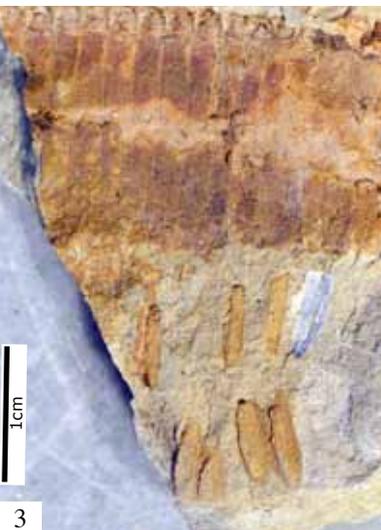
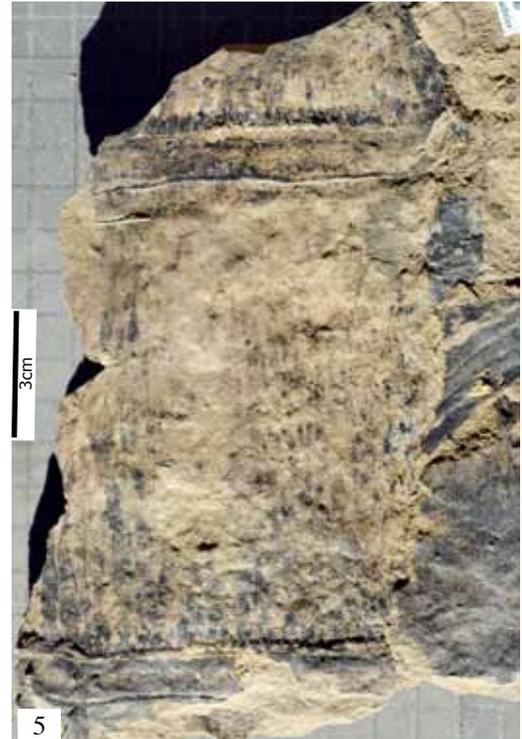


Tier-Pflanzen Interaktionen

1-2. Die erstmals aus Ilsfeld beschriebene Hai-Eikapsel *Palaeoxyris friessi*, mit 27 cm die bisher größte bekannte (Coll. Frieß, Coll. Pohl); 3. Der Polychaete *Spirorbis* auf einem Farnblatt ILS 839, Coll. Silberhorn); 4. Eiablagerungen von Insekten auf einem *Danaeopsis*-Blatt (ILS 842, Coll. Silberhorn); 5. Muschelablagerungen *Microconchus* (ILS 384, Coll. Nißler); 6. Fraßspuren an einem *Danaeopsis*-Farnblatt (ILS 812, Coll Frieß); 7. Fraßspuren an einem *Dioonites*-Cycadeen-Fruchtblatt (ILS 514)

Animal-plant Interactions

1-2. *Palaeoxyris friessi*. A for the first from Ilsfeld described shark egg capsule, with 27 cm the biggest till now known (Coll. Frieß, Coll. Pohl); 3. The coiled polychaete *Spirorbis* living attached on a fern-leave (IILS 839); 4. Egg-deposits from insects on a *Danaeopsis*-leave (ILS 842, Coll. Silberhorn); 5. Shell deposits of *Microconchus* (ILS 384, Coll. Nißler); 6. Feeding-traces on a *Danaeopsis*-fern-leave (ILS 812, Coll Frieß); 7. Feeding-traces on a *Dioonites*-cycad-fertile leaf (ILS 514)



***Equisetites arenaceus*. Tier-Pflanzen Interaktionen**

1. *Equisetites*-Stamm mit aufsitzenden *Unionites*-Muscheln (ILS 757); 2. Detail einer mit beiden Muschelklappen erhaltenen *Unionites* (ILS 727, Coll. Frieß); 3. Epiphytische Siedlungen an einem *Equisetites*-Stamm (ILS 849, coll. Silberhorn); 4-6. Abdrücke von Borstenwürmern auf länger im Wasser treibenden *Equisetites*-Stämmen (ILS 656, 110, Coll. Nißler)

***Equisetites arenaceus*. Animal-plant Interactions**

1. *Equisetites*-stem with attached *Unionites*-shells (ILS 757); 2. Detail of a semi-folded *Unionites*-shell (ILS 727, Coll. Frieß); 3. Epiphytic colonisation on a *Equisetites*-Stem (ILS 849, coll. Silberhorn); 4-6. Impressions of worms on for a long time floating *Equisetites*-stem (ILS 656, 110, Coll. Nißler)

Club mosses of the German Lower Keuper (Upper Ladinian, Middle Triassic) from Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

After a heyday in the Carboniferous with tree-sized lycophytes, these largely disappeared in the course of the Permian to occupy just a few niches in significantly smaller forms in the Triassic period. In the Middle Triassic (Erfurt Formation, Ladinian) these include *Lepacyclotes zeilleri*, a low-growing club moss with a varied research history. The Ilsfeld site stands out not only for its finds of many isolated sporophylls, which were also found in other locations, but also for a number of rosette-shaped accumulations, or whole plants, some in different stages of growth.

Key words: Trias, Keuper, Lycophyta, *Lepacyclotes*

In 1856 American geologist Ebenezer Emmons (1799–1863) described “strange fruit discs” from the Late Triassic (Carnian) blue slate of Ellington (Pekin Formation in North Carolina) as *Lepacyclotes circularis* and isolated sporophyll finds as *Lepacyclotes ellipticus*. In 1910 French palaeontologist Paul Fliche named the dispersed seed scales discovered in the French Lower Keuper *Annalepis zeilleri*. But no-one managed to allocate them to an existing plant family, and if they did, it was the conifers. It was not until 1983 that the French researchers Lea Grauvogel-Stamm and Philippe Düringer found decisive indications in their analyses of *Lepacyclotes (Annalepis) zeilleri* and identified them as lycopodiaceae. It was also established by way of consistent spore analyses that *Lepacyclotes* (Emmons, 1856) and *Annalepis* (Fliche, 1910) were synonymous plants and the first described was given precedence. In the case of *Lepacyclotes*, this is a Triassic cosmopolitan found everywhere from China (*Lepacyclotes (Isoetes) ermayinensis*) and Kazakhstan (*Lepacyclotes (Tomioctrobus) convexus*) to Europe and America (Grauvogel & Lugardon, 2001), covering a period from the Early Triassic to Early Jurassic (*Lepacyclotes kirchneri* (Bauer et al., 2014)).

Description of the lycophyte *Lepacyclotes zeilleri*

Whole plant: Low-growing lycophyta reaching a size of around 10 cm in height

and breadth forming a rosette shape with an overlapping roof-tile structure. Made up of compounded individual, tapering scaly sporophylls arranged around a central axis.

Sporophylls: Tongue-shaped with wide triangular tips of up to 5 cm long, 2 cm wide, and straight to slightly concave basal break-off points. Carrying up to four central longitudinal strips with adaxial sporangia containing both macro- and microspores of the type *Aratrisporites* and *Tenellisporites*. Fertile mid-section running lengthwise and narrower than the two flanks. Proximal section of the sporophylls thickened with umbos and curving slightly outwards. Plant decomposed after maturing; therefore collections of dispersed sporophylls often found.

Position of *Lepacyclotes* in the plant kingdom

Lepacyclotes-plant parts, although still rare in Ilsfeld, are nevertheless present in some numbers. Finds are either isolated cone scales or complete to slightly decomposed circular clusters. They show the structure of this enigmatic lycophyte, of which no known direct descendants exist. It was presumably an herbaceous plant with a short, strong main stem to which the sporophylls were attached like scales in a number of rosettes, similar to pineapple plants today.

Bärlapp-Gewächse aus dem deutschen Unteren Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Nach einer Hochblüte im Karbon, mit baumgroßen Lycophyten, verschwanden diese weitgehend im Laufe des Perms, um in wesentlich größenreduzierter Form in der Trias wieder einige Nischen zu besetzen. Dazu gehört in der Mitteltrias (Erfurt-Formation, Ladin) *Lepacyclotes zeilleri*, ein niedrig wachsender Bärlapp mit wechselvoller Erforschungsgeschichte. Die Lokalität von Ilsfeld besticht neben vielfach auch an anderen Orten gefundenen isolierten *Lepacyclotes*-Sporophyllen durch eine Anzahl von rosettenförmigen Anhäufungen, beziehungsweise Gesamtkörpern der Pflanze, teilweise in verschiedenen Wachstumsphasen.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, Lycophyta, *Lepacyclotes*

Im Jahr 1856 beschrieb der amerikanische Geologe Ebenezer Emmons (1799-1863) „eigenartige Fruchtscheiben“ (fruit discs) aus den spättriasischen (Karn) Blauen Schiefen von Ellington (Pekin-Formation in North Carolina) als *Lepacyclotes circularis* und verschiedene isoliert gefundene Sporophylle als *Lepacyclotes ellipticus*. Über viele Jahrzehnte harrten diese Funde unbeachtet in den Archiven. 1885 führte der Geologe Friedrich August Quenstedt

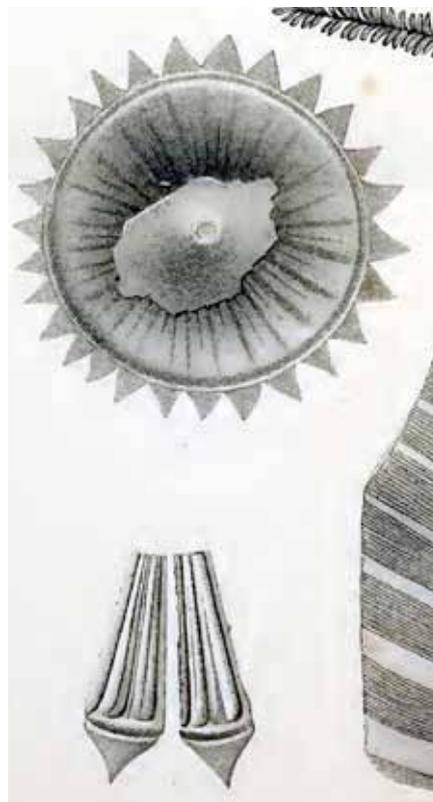
aus dem württembergischen Lettenkeuper, den Begriff *Onychophylla*, oder „Nagelblätter“ wie er sie ohne weitere diagnostische Beurteilungen nannte, in die Literatur ein. Im Jahr 1910 benannte der französische Paläontologe Paul Fliche dispers gefundene Samenschuppen aus dem französischen Unter-Keuper von Chauffontaine (Meurthe et Moselle) als *Annalepis zeilleri*. Allerdings gelang es nicht sie in eine bestehende Pflanzenfamilie einzuordnen, und wenn,

Abbildung von *Lepacyclotes circularis* und *Lepacyclotes ellipticus* in Ebenezer Emmons, „Geological Report of the Midland Counties of North Carolina“ (S. 332, pl. 3. Fig. 4, 6). Damit etablierte er die neue Gattung *Lepacyclotes*.

Ganz rechts: früh-mitteltriasische (Anis) *Lepacyclotes bechstaedtii* aus den Dolomiten. Sie zeigt eine aufgebroschene Seitenansicht der Pflanze (Coll. Michael Wachtler).

Illustration of *Lepacyclotes circularis* and *Lepacyclotes ellipticus* in Ebenezer Emmons, „Geological Report of the Midland Counties of North Carolina“ (Pag. 332, pl. 3. Fig. 4, 6). With this the new genus *Lepacyclotes* was established.

Right: Early Triassic (Anisian) *Lepacyclotes bechstaedtii* from the Dolomites. Lateral view of the plant (Coll. Michael Wachtler).



dann stellte man sie in Richtung der Koniferen. Fast unabsichtlich und am Rande befasste sich im Jahr 1932 Julius Schuster mit diesem Themenkomplex, indem er aber diese Zapfenschuppen in die Nähe der Cycadeenvorfahren einordnete. Allerdings fiel ihm auf, dass *Lepacyclotes* und *Annalepis* wie auch *Onychophyllum* ein und dieselbe Pflanze darstellten.

Erst 1983 gelangen der französischen Forscherin Lea Grauvogel-Stamm sowie Philippe Düringer aufgrund von Analysen der Megasporen des Typs *Tennellisporites* und Mikrosporen der Art *Aratrisporites* die entscheidenden Hinweise über *Lepacyclotes* (*Annalepis*) *zeilleri* als Bärlappgewächs. Durch übereinstimmende Sporenanalysen wurde zudem festgestellt, dass es sich bei *Lepacyclotes* (Emmons, 1856) und *Annalepis* (Fliche, 1910) tatsächlich um synonyme Pflanzen handelte und dem Erstbeschriebenen Vorrecht gebührte. Im Jahr 2011 kam durch Funde von Michael Wachtler aus den Dolomiten eine weitere (*Lepacyclotes bechstaedtii*), diesmal frühmitteltriassische Art hinzu (Wachtler, 2011). Bei *Lepacyclotes* handelte es sich um einen triassischen Kosmopoliten, der von China (*Lepacyclotes* (*Isoetes*) *ermayinensis*), Kasachstan (*Lepacyclotes* (*Tomiostrobus*) *convexus*) bis nach Europa und Amerika reichte (Grauvogel & Lugardon, 2001) und einen Zeitraum von der frühen Trias bis in den Unteren Jura abdeckte (*L. kirchneri*) (Bauer et al. 2014).

Ausgewählte Erforschungshinweise

Abteilung Lycophyta
 Familie Lepacyclotaceae WACHTLER, 2016
 Gattung Lepacyclotes EMMONS, 1856

1856 – *Lepacyclotes circularis* EMMONS, p. 332, pl. 3, Fig. 4. Typusart

1856 – *Lepacyclotes ellipticus* EMMONS, p. 332 – 333, pl. 3, Fig. 6

1885 *Onychophylla* QUENSTEDT, p. 1130, pl. 95, Fig. 17-19

1910 – *Annalepis zeilleri* FLICHE, pp. 267 – 273, pl. 27, Fig. 3 – 5 (Synonym von *Lepacyclotes*)

1932 – *Lepacyclotes* Emmons, SCHUSTER, p. 54 (*Annalepis* in Synonymie von *Lepacyclotes*)

1990 *Annalepis zeilleri* KELBER, p. 36, textfig. 57-59.

1995 *Annalepis zeilleri* KELBER & HANSCH, p. 95, text-figs. 198-200.

2011 *Lepacyclotes bechstaedtii*; WACHTLER, p. 183, Pl. 1-4

2015 *Annalepis zeilleri* KELBER, p. 61, text-figs. 5.8 b,c,d, 5.9a,b,c.

Beschreibung des Lycophyten *Lepacyclotes zeilleri*

Gesamtpflanze: Niedrig wachsendes, bis ungefähr 10 Zentimeter Höhe und Breite erreichendes rosettenförmig aufgebautes Bärlappgewächs, mit dachziegelartig-überlappenden Aufbau. Zusammengesetzt aus einem Verbund von einzelnen, spitz zulaufenden schuppigen Sporophyllen, welche rund um ein zentrale Achse angeordnet sind. Zapfen nach der Reife auseinander fallend.

Sporophylle: Zungenförmig, mit breit dreieckiger Spitze bis 5 cm Länge, 2 cm Breite, basal gerade bis leicht konkav gekrümmte Abrißstelle aufweisend. Fertiler Mittelbereich zweigeteilt, lang gezogen und schmaler als die beiden Flanken. Darin adaxial in der Mitte Sporangien welche sowohl Makro- und Mikrosporen des Typs *Aratrisporites* und *Tennellisporites* beinhalten. Proximaler Teil der Sporophylle verdickt mit Umbo und leicht aufwärts gebogen. Pflanze nach der Reife zerfallend; deshalb häufige Ansammlungen von dispersen Sporophyllen anzutreffen.

Stellung von *Lepacyclotes* in der Pflanzenwelt

Lepacyclotes-Teile gehören in Ilsfeld zu den zwar seltenen, aber durchaus in gewisser Anzahl vorkommenden Pflanzenteilen. Gefunden werden entweder isolierte Zapfenschuppen, oder auch komplette bis leicht zerfallene kreisrunde Cluster (ILS 595 = 28 basale Einzelsporophylle pro Rosette) (ILS 593, 594). Sie zeigen den Aufbau dieses enigmatischen Bärlappgewächses, welches in dieser Art keine direkten heutigen Nachfahren kennt. Es dürfte sich um ein krautiges Gewächs mit kurzer markiger Sproßachse an welcher in mehrerer Rosetten schopffartig die Sporophylle, ähnlich heutigen Ananasgewächsen anhafteten (Kelber, 1990, Kelber & Hansch 1995, Kelber 2005). Zwar wurde *Lepacyclotes* aufgrund verschiedener Merkmale wie Größe und Auf-

bau unter die heute noch vorkommenden Familie der Isoetaceen (Brachsenkräuter) eingeordnet, allerdings muss betont werden, dass es *Isoetes*-Gewächse schon in der Trias gab (*Isoetites brandneri*, Wachtler, 2011). Zudem weisen beide Gattungen zu große Differenzen untereinander auf. Auch der enigmatische rezente Bärlapp *Stylites andicola*, anzutreffen auf fast 5.000 Meter Meereshöhe am Rand der peruanischen Gletscher, entspricht nicht den Bauplänen von *Lepacyclotes*.

Eine weitere sich stellende Frage ist ob es sich bei *Lepacyclotes zeilleri* um eine teilweise aquatische Pflanze handelte, oder ob sie doch küstennahe Gebiete besiedelte. Da es sich bei den Überschwemmungsebenen von Ilsfeld um, vielleicht manchmal zwar leicht saline, aber zum größten Teil um Süßwasserdeltas handelte, während die früh-mitteltriasischen (Anis) Fundorte von *Lepacyclotes bechstaedtii* in salinen Bereichen des Tethys-Meeres angesiedelt waren, löst sich die Frage von allein: Es handelte sich um höchst anpassungsfähige Pflanzen, welche sowohl in grenznahen Meeresbereichen, als auch an Überschwemmungsebenen ihr ideales Habitat fanden.

Selbst in der Trias allerdings steht dieser Bärlapp etwas isoliert da. *Pleuromeia sternbergi* der unverzweigte Charakterlycophyt der frühen Trias erreichte Stammmhöhen von ca. 2 Meter, während der andere früh-mitteltriasische Großbärlapp *Lycopia dezanchei* auch beträchtliche Höhen bis 2-3 Meter erreichen konnte, sich aber apikal gabelte (Wachtler, 2011). Die niedrig wachsenden *Isoetites*-Gewächse können als Vorläufer heutiger Brachsenkräuter angesehen werden, während *Selaginellites* in Richtung heutiger Moosfarne zu deuten ist. Gesichert ist eine Verwandtschaftsline mit der früh-mitteltriasischen (Anis) Art *Lepacyclotes bechstaedtii* aus den Dolomiten. Dieser dürfte allerdings geringfügig kleinwüchsiger gewesen sein.

Literatur:

Emmons, E. (1856): Geological report of the Midland Counties of North Carolina. – George P. Putnam & Co., New York, 352 p.

Bauer K., Kustatscher E., Dütsch G., Schmeißner S., Krings M., Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., (2014): *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Isoetales, Isoetaceae)

aus dem Unteren Jura von Oberfranken, Deutschland. Berichte der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bayreuth 27

Fliche, P. (1910): Flore fossile du Trias en Lorraine et en Franche-Comté. – Bull. Soc. Sci. Nancy, 11 (3): 222-286

Grauvogel-Stamm, L. & Düringer, P. (1983): *Annalepis zeilleri* Fliche 1910 emend., un organe reproducteur de Lycophyte de la Lettenkohle de l'Est de la France : Morphologie, spores in situ et paléoécologie. Geologische Rundschau, 72, 1, 23 – 51

Grauvogel-Stamm, L. & Lugardon, B. (2001): The triassic lycopsids *Pleuromeia* and *Annalepis*: relationship, evolution and origin. American Fern Journal 91 (3): 115 – 149

Kelber, K., P. (1990): Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren, Makrofloren aus dem Germanischen Unterkeuper – Beringeria Sonderheft., 1:67 pp., Würzburg

Kelber, K.-P. & Hansch, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. – museo, 11, 1-157, 300 Abb., Heilbronn.

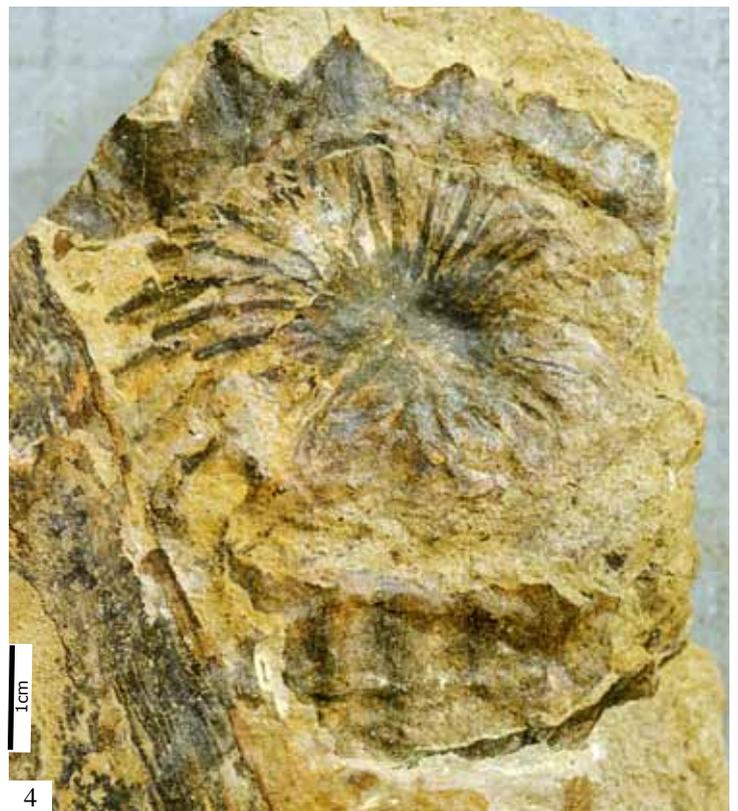
Kelber, K.-P. (2005): Makroflora (Die Keuperfloren).- pp. 32-41; In: Beutler, G., Hauschke, N., Nitsch, E. & Vath, U. (eds.): Deutsche Stratigraphische Kommission, Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper.- Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 253; Frankfurt am Main

Kustatscher, E., Donà, H., Krings, M. (2015): Sporophyll organization in the Triassic isoetalean lycopsid *Lepacyclotes* (formerly *Annalepis*) *zeilleri* from Germany. – Paläontologische Zeitschrift 89, 303–311.

Quenstedt, F. A. (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. Dritte Auflage, Atlas. Tübingen, Verlag H. Laupp

Schuster, J. (1932): Das Pflanzenreich, IV, Cycadaceae. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig

Wachtler, M., (12/2011): Lycophyta from the Early-Middle Triassic (Anisian) Piz da Peres (Dolomiten - Northern Italy), Dolomythos, Innichen. p. 165 - 211 in: The Genesis Of Plants. Preliminary researches about the Early-Middle Triassic, Dolomythos, Innichen



***Lepacyclotes zeilleri* - Gesamtanlage**

1-2. Laterale Ansichten der Pflanze (ILS 717, 719); 3. Juvenile komplette Rosette mit 28 Sporophyllen (ILS 595); 4. Adulte Pflanze mit zwei übereinander gelagerten Rosetten (ILS 593, Coll. Nißler).

***Lepacyclotes zeilleri* - Whole plant**

1-2. Lateral view of a plant (ILS 717, 719); 3. Complete juvenile rosette of a plant with 28 sporophylls (ILS 595); 4. Adult plant with two superimposing rosettes (ILS 593 Coll. Nißler).



5



7



6



8



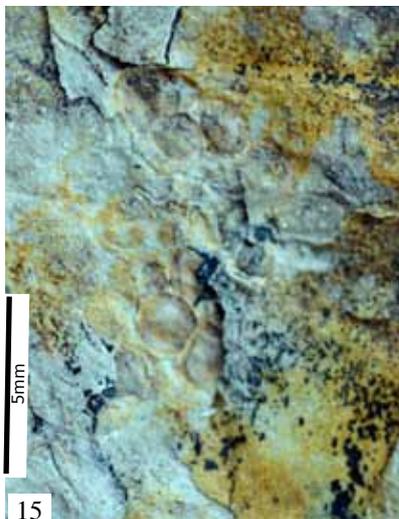
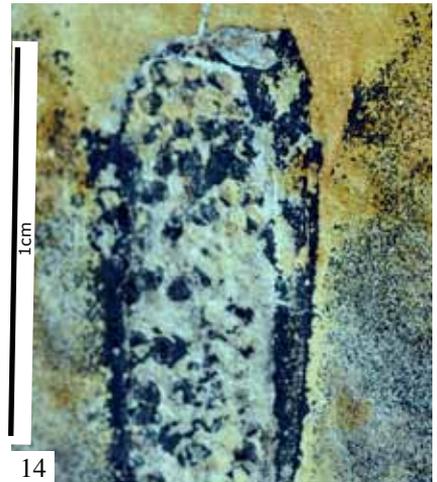
9

***Lepacyclotes zeilleri* - Auseinander driftende Sporophylle**

5-6. Teile von sich in Auflösung befindlichen Pflanzen (ILS 594, 744 Coll. Nißler); 7. Sich in Auflösung befindliche Pflanze (ILS 819 Coll. Silberhorn); 8. Auseinander gedriftete Sporophylle (ILS 753 Coll. Frieß); 9. Isolierte Sporophylle (ILS 249 Coll. Nißler)

***Lepacyclotes zeilleri* - Decaying sporophylls**

5-6. Parts of a decaying plant (ILS 594, 744 Coll. Nißler); 7. Isolated sporophylls (ILS 819 Coll. Silberhorn); 8. Drifted sporophylls (ILS 753 Coll. Frieß); 9. Isolated sporophylls (ILS 249 Coll. Nißler)

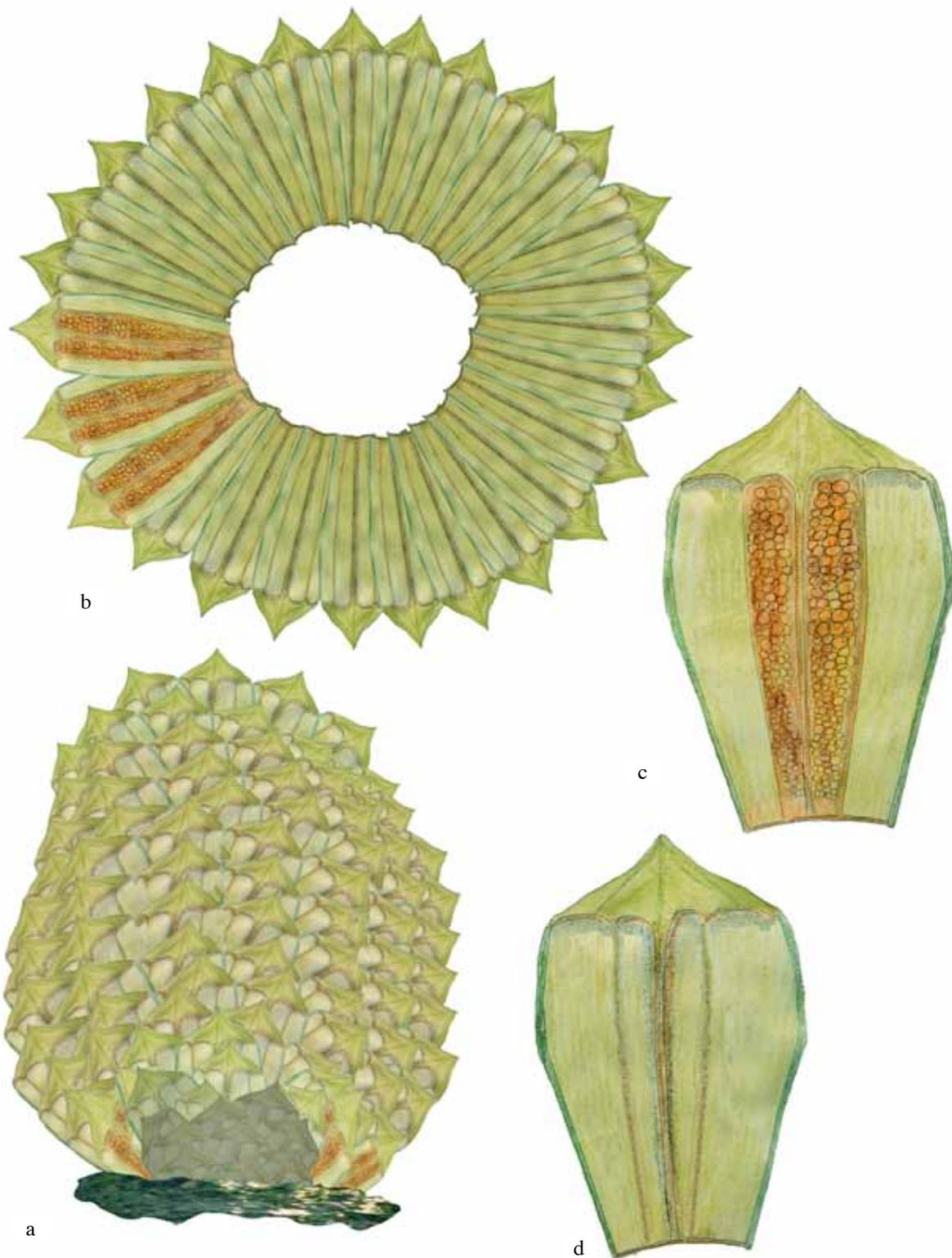


***Lepacyclotes zeilleri* - Isolierte Sporophylle**

10. Isoliertes Sporophyll Oberseite (ILS 814, Coll. Silberhorn); 11. Isoliertes Sporophyll Rückseite (ILS 754 Coll. Frieß); 12. Apikale Detailansicht (ILS 816 Coll. Silberhorn); 13-15. Fertile Sporophylle und Detail der Sporangien (ILS 756 Coll. Frieß); 16. Isoliertes Sporophyll mit ausgefallenen Sporangien (ILS 813, Coll Silberhorn)

***Lepacyclotes zeilleri* - Isolated sporophylls**

10. Extraordinary well preserved sporophyll, upper side (ILS 814, Coll. Silberhorn); 11. Isolated sporophyll lower side (ILS 754 Coll. Frieß); 12. Detail of the apical part (ILS 816 Coll. Silberhorn); 13-15. Fertile sporophylls and detail of the sporangia (ILS 756 Coll. Frieß); 16. Isolated sporophyll with dropped sporangia (ILS 813, Coll. Silberhorn)



Das Bärlappgewächs *Lepacyclotes zeilleri* - Mittlere Trias - Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Isolierte basale Rosette (ILS 595, 593); c. Sporophyll mit Sporangien; d. Unterseite eines Sporophylls (ILS 249)

The lycophyta *Lepacyclotes zeilleri* - Middle Triassic - Reconstructions

a. Whole plant; b. Basal rosette (ILS 595, 593); c. Adaxial part of a sporophyll with sporangia (ILS 813); d. Abaxial part of a sporophyll (ILS 814)

The development of horsetails in the Mesozoic era based on the Ilsfeld findings (Lower Keuper, Upper Ladinian, Middle Triassic)

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

The sphenophytes belonged to the dominant plant family in the Lower Keuper Formation of Germany. Due to the relatively little movement and rapid sedimentation in Middle Triassic swamp landscapes or water meadow systems, they were preserved in extraordinary quality and give an excellent insight into the construction plans of this plant group. The giant horsetail *Equisetites arenaceus* was reinterpreted on the basis of a number of infructescences and branchlets found in Ilsfeld, and in addition another character horsetail – *Schizoneura merianii* nov. comb. – was classified in a different form thanks to the stems and strobili found.

Key words: Triassic, Keuper, sphenophytes, *Equisetites*, *Schizoneura*

Findings over recent decades have shown that the genus *Equisetites* must have developed to its final form by at least between the Carboniferous and Permian (*Equisetites geraschi*). The fact that as a result of continental fusion the plant was a cosmopolitan that over the following millions of years was able to spread almost all over the world is shown by Early Permian findings from many parts of the globe (DiMichele, W.A. et al., 2005; Wachtler & Perner, 2015). There are other remnants of *Equisetites siberi* from the Upper Permian of the Dolomites with stems and strobili typical of the species (Wachtler, 2015). It can be assumed that this genus was capable of surviving ecological changes and temperature crises without major difficulties, which cannot always be said of other plant families. In the Early Triassic relatives of the best researched Mesozoic, species of horsetail – *Equisetites arenaceus* – then started to spread in the form of *Equisetites mougeotii* (Kelber, 2015). With their powerful hollow stems they represent a characteristic element of flora extending through practically the entire Triassic.

The character-horsetail of the Middle Triassic

Equisetites arenaceus

Whole plant: Giant horsetail with monopodial hollow stems up to 20 cm thick, segmented at symmetrical distances. In the upper section a series of delicate sec-

ondary stems branching off the telescopic-jointed internodes.

Leaf structure: At the mature node intersections a collar of tapering fused leaves. Lateral branches sprouting in whorls from beneath the collar, divided into sterile and fertile shoots.

Strobili (*Equisetostachys*): Mainly ovoid to round and up to 5 cm long by 2–3 cm wide, collected singly or in groups on the verticillate lateral branches of the penultimate or ultimate order, sitting on a short stem with a collar. Single elongated infructescences also reaching a length of up to 10 cm. Sporangioophores with hexagonal covering leaves and slight umbo. On the underside numerous (10–14) hanging spore sacs arranged around a table-like attachment connected to the central axis.

Position in the current plant kingdom

Apart from its impressive size, which today is not equalled by any other species of horsetail, *Equisetites arenaceus* is most similar in structure to the swamp horsetail (*Equisetum palustre*), although the maximum size of this latter is only 1 metre. Its lateral branches are also vigorous and numerous and divided into fertile and sterile side shoots. The big difference – unknown in living horsetail plants – is the infructescence, which probably consisted of up to 20 single fruits growing apically and laterally in the second and third orders, whilst

today the plants tend to have just one single sporophyll cone.

The *Neocalamites-Schizoneura* issue

Throughout the Triassic, further horsetail plants emerge, the classification of which is difficult and associated with much speculation. One of these involves the issue of the *Neocalamites-Schizoneura*. Due to several lucky related finds from Ilsfeld, in particular a basal stem with three cones attached (ILS 750, 874) by Gerald Frieß and Manfred Fuchs, it has now been possible to establish without doubt that many of the horsetail elements found in the German Hauptsandstein (Middle Triassic) which could not be classified under *Equisetites* can be unified under a new combination *Schizoneura merianii*, thus rendering many other names like *Neocalamites* obsolete.

***Schizoneura merianii* nov. comb. (Wachtler, 2016)**

In the Keuper there were frequent findings of narrow to rounded horsetail cones with small covering shields which did not belong to *Equisetites arenaceus*, but which also could not be related to *Calamites* infructescences which surrounded the sporangia-like claws.

Diagnose

Horsetail with monopodial stem surrounded by wide leaf sheaths. Sterile narrow elongated leaves in groups of four branching from the lateral shoots twice per nodule. Cone-like sporangial clusters, small sporangiophores, hexagonal with spore sacs hanging on the underside of the covering shields.

Description of *Schizoneura merianii*

Whole plant: Stems up to 12 cm thick covered with wide smooth leaf sheaths of up to 1 cm thickness (ILS 104, 484). Stem discrete to the nodal attachment point and not fused together with the sheath. Tip of the main shoot not with telescopic sections like *Equisetites arenaceus* but instead covered with tapered sheathing leaves (ILS 360). Secondary stem with similar broad-edged serrated pattern to the main axis (ILS 325, 222, 105),

Leaf structure: Below the sheaths two leaf rosettes branching off in groups of four. These up to 30 cm long, 0.5 cm wide (ILS 292, 279). In the juvenile stage closed, only opening in the growth phase to show their quadruple leaf groups (ILS 35).

Strobili (*Echinostachys*): Cone-like strobili, either elliptically rounded or elongated (ILS 750). In the juvenile stage surrounded by sheathing bracts which are shed as the plant matures (ILS 152). Sporangiohores hexagonal but smaller (0.3 cm) than those of *Equisetites arenaceus* and with a higher number of 0.1 cm sporangial sacs hanging down on the underside (ILS 609, 615, 543, 550).

Remarks

Since the infructescences of *Schizoneura* from the Keuper show no parallels with the genus *Neocalamites*, the distinctions from or similarities to the Early Triassic *Schizoneura paradoxa* (Buntsandstein) should be explored. The juvenile shoots of this latter are often shown as bound together, representing an early growth stage which in the course of development produces a four-leaf arrangement and can therefore be considered the same as *Schizoneura* from the Middle Triassic Hauptsandstein. The structure of the vegetative elements, particularly the monopodial main stem with the secondary branching, also shows no major differences. Even the different hexagonal table-like arrangement of sporangial clusters is equivalent in both *Schizoneura* species. What is undeniably different, however, is the arrangement of the spore cases, which in *Schizoneura paradoxa* are organised in several circles around the sporangiophore stem (Grauvogel, 1978), whilst in *Schizoneura merianii* from the Hauptsandstein they hang from the underside of the sporangiophores, covering shields in a similar arrangement to extant horsetails. However, no convincing reason for this difference can be found, even under the aspect of evolutionary considerations. For both *Schizoneura* species, however, classification as Equisetaceae can be considered sensible.

Die Entwicklung der Schachtelhalme im Mesozoikum anhand der Fundstelle Ilsfeld (Unter-Keuper, Ober-Ladin, Mitteltrias)

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Die Sphenophyten gehörten zur dominierenden Pflanzenfamilie im Unterkeuper Deutschlands. Bedingt durch relativ kurze Transportwege und rasche Ablagerungen in den mitteltriasischen Sumpflandschaften oder Auensystemen konnten sie sich in außerordentlicher Qualität erhalten und geben einen hervorragenden Einblick in die Baupläne dieser Pflanzengruppe. Der Riesen-Schachtelhalm *Equisetites arenaceus* wird anhand einer Vielzahl in Ilsfeld vorgefundener Fruchtstände und Verzweigungen neu interpretiert, zudem wird ein anderer Charakter-Schachtelhalm - *Schizoneura merianii* nov. comb. - anhand vorgefundener Stämme und Sporophyllstände in veränderter Form eingeordnet.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, Sphenophyten, *Equisetites*, *Schizoneura*

Die heutigen Schachtelhalme (*Equisetum*) besiedeln als Mono-Gattung mit etwa 30 Unterarten alle Kontinente mit Ausnahme von Australien, wo sie als ursprüngliches rezentes Element fehlen. Sie breiten sich dabei auf weit abweichende Klimabereiche zwischen tropisch gemäßigt und kühl aus. Zumeist handelt es sich um krautig-ausdauernde Land- oder Sumpfpflanzen, wobei einige wie *Equisetum giganteum* oder *Equisetum myriochaetum*, bis zu 4-6 Meter Höhe (max 7.3 Meter, aber nur 4 cm Dicke) und Durchmesser von 10 cm (bei 2 Meter Höhe) wie *Equisetum schaffneri* erreichen können.

Aufbau der Schachtelhalme

Aus unterirdisch-kriechenden Rhizomen entspringen oberirdische Sprosse, welche arttypisch durch eine Reihe von Knoten mit dazwischen liegenden Internodien getrennt sind. Quirle von kleinen, wirtelig angeordneten Schuppenblättern (Mikrophylle) umschließen diese an den Scheiden. Bei manchen Arten bilden sich zudem noch Seitensprosse.

Die heutige Gattung *Equisetum* lässt sich in zwei Untergattungen (*Hippochaete* und *Equisetum*) unterteilen. Die *Hippochaeteales* umfassen Vertreter mit überwiegend wintergrünen, gleich gestalteten Sprossen sowie endständigen zapfenartigen Sporophyllständen. Dazu gehören großwüchsige tropische Schachtelhalme wie *Equisetum giganteum*, *Equisetum myriochaetum*, *Equisetum ramossimum* oder *Equisetum hyemale* (Dörken, 2014). Die andere Untergattung *Equisetum* zeichnet sich durch ihre verschieden gestalteten Sprosse aus. Zu ihnen zählen Arten wie *Equisetum fluviatile*, *Equisetum palustre*,

Equisetum bogotense oder die Wald- Wiesen oder Ackerschachtelhalme (*Equisetum sylvaticum*, *Equisetum pratense*, *Equisetum arvense*) aber auch der europäische Riesen-Schachtelhalm (*Equisetum telmateia*).

Einige Schachtelhalme aus dieser Gruppe wie *Equisetum hyemale* weisen unverzweigte Sprossachsen auf, aber häufiger bilden sie Seitenästchen, wobei es aber bei normalerweise unverzweigten Arten durch Verletzung oder Brüche der Hauptachse zur Ausbildung von Seitenzweigen kommen kann. Die Seitenäste gehen so gut wie nie über Verzweigungen des zweiten bis dritten Grades hinaus. Die Sprossachse besteht aus einer inneren Markhöhle, welche nur an den Nodien durch Diaphragmen unterbrochen wird. Um diese formen sich ringartig angeordnet die Leitbündel, welche außen mit alternierenden Längsrippen abgeschlossen werden. Nur im Bereich der Nodi wird ein geschlossener Leitbündelring ausgebildet. Die Blätter haften wirtelig der Sprossachse an, wobei sie stark zu einer geschlossenen Scheide miteinander verwachsen sind. Im unteren Teil der Blattscheide bilden sie Nodien, durch die später die Seitenzweige hindurch wachsen.

Sporophyllstände und Vermehrung

Die Fruchtstände heutiger Schachtelhalme entspringen endständig entweder am Hauptstamm- oder den Nebensprossen und können kugelig bis länglich sein. Sie bestehen aus schraubig angeordneten zapfenförmigen Sporophyllständen, wobei manche Arten diese an grünen Sprossen tragen, während andere wiederum spezielle chlorophyllfreie Sprosse ausschließlich für die Vermehrung

entwickeln. Die einzelnen Sporangioophoren bestehen aus einem apikalen, schirmförmigen Schildchen, welches mittels eines zentralen Stiels mit der Achse verbunden ist. Unter dem Schildchen anhaftend bilden sich zumeist zwischen fünf bis zehn längliche Sporenbehälter (Sporangien) aus.

Ursprünge und Aufsplitterung

Schachtelhalmgewächse lassen sich bis ins Devon zurückverfolgen, erreichten aber im anschließenden Karbon ihre Blütezeit und Aufsplitterung in vier Großordnungen: Die Pseudoborniales, die Sphenophyllales, die Calamitales und die Equisetales.

Pseudobornia ursiana aus dem späten Devon umfasste bis zu 20 m hohe Bäume, welche gespaltene Sporangioophoren und zahlreiche Sporangien an den eingekrümmten Blattspitzen aufwies. Baumartigen Charakter wiesen auch die Calamitales als kohlenflöz-bildende Pflanzen mit stark gerieftem Stamm und großer Formenvielfalt im Karbon auf. Die Blütenstände waren länglich wobei brakteenartige Blätter die Sporangien umkrallten (Perner & Wachtler, 2015). Bei den Sphenophyllales oder Keilblattgewächsen handelte es sich um kletternde bis kriechende Pflanzen mit wirtelig angeordneten Keilblättern. Die Fruchtstände ähnelten jenen der Calamitales. Während sich von den ersten drei Familien, den Pseudoborniales, Sphenophyllales und den Calamitales anhand der völlig verschiedenen und heute in der Art unbekanntem Sporophyllstände keine heutigen Schachtelhalme ableiten lassen, weisen die Equisetales starke Parallelen mit heutigen Sphenophyten auf. Die Gattung *Equisetites* ist hier besonders hervorzuheben. Zwar finden ihre wuchtigen Markkerne mit oftmals bis zu zwanzig Zentimeter Dicke und vermutlicher Kleinbaumgröße in heutiger Zeit nichts Entsprechendes, aber ihr Generationswechsel ist gut mit heutigen Equisetaceen vergleichbar.

Die Gattung *Equisetites*

Funde der letzten Jahrzehnte haben gezeigt, dass sich die Gattung *Equisetites* zumindest schon zwischen Karbon-Perm zur endgültigen Ausprägung entwickelt haben muss. Erste bis jetzt bekannte fossile Reste stammen aus dem Westphal von England mit *Equisetites hemingwayi*, aber auch *Equisetites vaujolyi* und *Equisetites geraschi* (Perner & Wachtler, 2015) aus Niederhausen können

in diese Familie eingereiht werden. Dass es sich bedingt durch den Zusammenschluss aller Kontinente um einen Kosmopoliten handelte, der sich in den nächsten Jahrmillionen fast weltweit ausbreiten konnte, zeigen frühpermische Funde aus vielen Teilen der Welt (DiMichele, W.A., et al., 2005). Weitere gesicherte Überreste liegen mit *Equisetites siberi* aus dem Oberperm der Dolomiten mit arttypischen Fruchtständen und Stämmen vor (Wachtler, 2015). Es kann davon ausgegangen werden, dass diese Gattung fähig war ohne größere Schwierigkeiten ökologische Veränderungen und Klimakrisen zu überstehen, was von den anderen Pflanzenfamilien nicht immer behauptet werden kann. Letzte Vertreter der Calamiten mit den arttypisch schlanken brakteenartigen Klammerblättern finden sich noch im Oberperm mit *Neocalamites behnkeae* (Wachtler, 2015).

Der Charakter-Schachtelhalm der Mittleren

Trias *Equisetites arenaceus*

In der frühen Trias breiten sich mit *Equisetites mougeotii* Verwandte der am besten erforschten mesozoischen Schachtelhalme der hauptsächlich von der Mitteltrias bekannte Art *Equisetites arenaceus* aus (Kelber 2015). Mit ihren teilweise bis zu 20 cm dicken Markhohlstämmen bilden sie ein charakteristisches und dominierendes Florenelement. Ihr Habitus wurde in den letzten Jahrzehnten sukzessive immer besser erfasst.

Ausgewählte Erforschungshinweise von

Equisetites arenaceus

Genus *Equisetites* STERNBERG, 1838
Equisetites arenaceus (JAEGER 1827)
SCHENK 1864 Fig. 2A-F

1827 *Calamites arenaceus* major JAEGER, p. 37, pl. 1, figs. 1-6; pl. 2, figs. 1-7

1827 *Calamites arenaceus* minor JAEGER, p. 37, pl. 3 figs. 1-7; pl. 4, figs. 7, 9; pl. 5 figs. 1-3; pl. 6 figs. 1-7

1864 *Equisetites arenaceus* SCHENK, p. 9, pl. 7, fig. 2

1922a *Equisetites arenaceus* FRENTZEN, pp. 8-16 pl. 1 Fig. 1-6, 8-11 Mit Synonymnamen

1995 *Equisetites arenaceus* KELBER & HANSCH, pp. 31-44, 91, 106-107 fig. 33, 36, 40-44 46-66, 72-82, 186-188, 191, 193, 234, 250

1995 *Equisetites arenaceus* KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, pp. 3-24-pls. 1-7.

1998 *Equisetites arenaceus* KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1-26 Text und Fig.

Die Häufigkeit der Schachtelhalme im deutschen Keuper ermöglichte eine sehr frühe



1



2



3



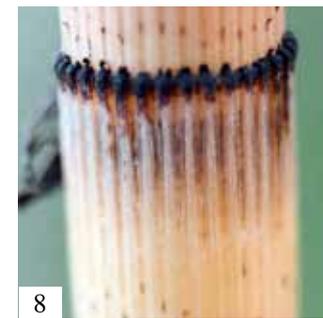
5



6



7



8



4

Haupt- und Seitensproße heutiger Schachtelhalme

1. *Equisetum giganteum*. Hauptstrang und Verzweigungen erster Ordnung; 2-3. *Equisetum bogotense*. Sprossachse und Detail der Seitenverzweigungen; 4. *Equisetum telmateia*, größte europäische Schachtelhalmart mit Verzweigungen; 5-8. *Equisetum hyemale*. Sprosse mit teleskopartig ineinander steckenden Internodien, Detail eines Nodus mit Seitenverzweigungen.

Primary and secondary branching of today's horsetails

1. *Equisetum giganteum*. Main stem and branching of first order; 2-3. *Equisetum bogotense*. Stem axis and detail of lateral branching; 4. *Equisetum telmateia*, biggest European horsetail with lateral branchlets; 5-8. *Equisetum hyemale*. Shoots with telescope-like inserted internodes. Detail of a node with lateral branches.



2



3



4



5



1



6

Aufbau heutiger Schachtelhalme - Die Sporangienstände

1. *Equisetum schaffneri*, basale Sprosse. 2. *Equisetum giganteum*. Unverzweigte Sprossachsen. 3. *Equisetum hyemale*. Sproßgipfel mit teleskopartig ineinander steckenden Internodien. 4-6. Geschlossene und geöffnete Sporenähren des Acker-Schachtelhalmes (*Equisetum arvense*). Die sporangientragenden Triebe erscheinen vor den sterilen und sterben nach dem Ausstäuben ab.

Structure of extant horsetails and fertile parts

1. *Equisetum schaffneri*, basal shoot. 2. *Equisetum giganteum*. Unbranched shoots. 3. *Equisetum hyemale*. Apical part with telescope-like internodes. 4-6. Closed and opened sporangiophores of the field horsetail (*Equisetum arvense*). The fertile parts flourish slightly earlier than the sterile and decay after their pollination.

Erkennung und Beschreibung. Zwar erfolgte durch den Stuttgarter Arzt Georg Friedrich von Jäger (1785 - 1866) noch eine erste Einordnung unter die Calamiten, doch bedingt durch die Kenntnis der Sporophyllstände wurden bald Verwandtschaftsverhältnisse mit den heutigen Schachtelhalmen aufgezeigt und eine Einordnung in die neu geschaffene Gattung *Equisetites (arenaceus)* als zielführend erkannt. Charakteristisch für *Equisetites arenaceus* sind neben seinen wichtigen Stämmen, unterteilt arttypisch in verschiedene Knoten mit dazwischen liegenden Internodien, sowie Quirlen, Scheideblättern und Abzweigungen erster bis dritter Ordnung, vor allem seine kugeligen bis lang gezogenen Sporophyllstände. Sie saßen einzeln, aber auch zu mehreren an den Verzweigungen letzter und vorletzter Ordnung, wobei Beispiele aus Ilsfeld zeigen, dass sich durchaus bis zu zwanzig Fruchtstände entlang der Seitenachsen gruppieren konnten. Sie entsprangen dort den Manschetten kurzer Seitenverzweigungen. Sechseckige Schildchen, mittig mit einem zarten Umbo versehen, enthielten an ihrer Unterseite gruppiert, rund um eine mit der Haupttrachis verbundene Achse eine Anzahl von schlauchförmigen Sporangiensäckchen. Diese Art von Bauplan und einen eindeutigen, um diese Familie von anderen paleozoisch-mesozoischen Schachtelhalmgewächsen - wie den länglichen durch krallende Blättchen sich auszeichnenden *Calamites*-Sporangiophoren - zu unterscheiden, lassen sich bis in die Jetztzeit verfolgen.

Durch systematische Aufsammlungen im BMK-Steinbruchbetrieb Werk, Ilsfeld, Heilbronn, Baden-Württemberg konnte festgestellt werden, dass neben hunderten runderlicher bis fünf Zentimeter Größe messenden Sporophyllständen, eine beträchtliche Anzahl von länglichen, zumindest doppelt so langen zutage treten. Deutungen sie als terminale, am äußersten Apex aufsitzende Fruktifikationen zu betrachten könnte genauso zielführend sein, als sie in die Bandbreite des Wachstums von *Equisetites arenaceus* einzuordnen. Dass möglicherweise aus einer sich reduzierenden, nur mehr endständig Fruchtstände tragenden Art viele der heutigen Schachtelhalmgewächse herausgebildet haben könnten, wäre eine mögliche Hypothese.

Beschreibung von *Equisetites arenaceus*

Gesamtpflanze: Riesenschachtelhalm mit bis zu 20 cm dicken monopodialen Hohl-

markstämmen, diese in symmetrischen Abständen segmentiert. Im oberen Teil, von den teleskopartig ineinander steckenden Internodien eine Vielzahl von filigranen Zweitstämmen abzweigend.

Blattstrukturen: An den gerieften Knotenscheidewänden eine Manschette aus spitz zulaufenden miteinander verbundenen Blättern aufweisend. Seitenverzweigungen wirtelig unterhalb der Manschette abgehend, unterteilt in sterile und fertile Sprosse.

Sporophyllstände (*Equisetostachys*): Zum größten Teil ovoid bis rundlich und bis 5 cm Länge bei 2 bis 3 cm Breite, aggregiert einzeln bis mehreren an den wirteligen Seitenverzweigungen vorletzter bis letzter Ordnung. Dort an einem kurzen Stil mit Manschette aufsitzend. Einzelne längliche Fruchtstände auch bis 10 cm Länge erreichend (*Equisetostachys oblongus*). Die einzelnen Sporophylle mit sechseckigen Deckblatt und leichtem Umbo. An der Unterseite rund um eine mit der zentralen Achse verbundene tischchenförmige Halterung mehrere (10 - 14) herabhängende Sporenbehälter.

Stellung in der heutigen Pflanzenwelt

Equisetites arenaceus lässt sich abgesehen von seiner imposanten Größe, welche heute bei keiner anderen Schachtelhalmart erreicht wird am ehesten im Aufbau mit dem allerdings nur bis zu einem Meter lang werdenden Sumpf-Schachtelhalm (*Equisetum palustre*) vergleichen. Auch deren Seitenverzweigungen sind quirlig und reichlich, und unterteilen sich in fertile wie sterile Seitensprosse. Der große Unterschied und bei rezenten Schachtelhalmgewächsen unbekannt sind deren wahrscheinlich bis zu zwanzig Stück, endständig und lateral in zweiter und dritter Ordnung auswachsenden Fruchtstände, während heutige nur mehr einen einzigen Sporophyllzapfen zumeist in erster oder zweiter Ordnung aufweisen.

Allerdings wurden überall und am meisten im deutschen Keuper anhand kleinster Stamm- oder Blattvariationen weitere Unterarten wie *Equisetites conicus*, *E. macrocoleon*, *E. platyodonton*, *E. foveolatus* oder andere Arten geschaffen, aber schon die Tatsache, dass niemals fertile Elemente dazu gefunden wurden, zeigt eine gewisse Problematik auf während durch Zusammenhangsfunde von Sporophyllständen, Blatt- und Stammsegmenten die Charakterart *Equisetites arenaceus* mittlerweile relativ gut abgesichert werden kann.



Der Sphenophyt *Equisetites arenaceus*. Mittlere Trias - Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze (ILS 556); b. Hauptsproßachse mit Blattscheiden (ILS 202, 453, 305); c. Sproßgipfel Seitenansicht der teleskopartig ineinander steckenden Internodien (ILS 113, 47); d. Seitenast steril (ILS 486); e. Seitenast letzter Ordnung mit Sporophyllständen (ILS 118); f. Sporophyllstand *Equisetostachys* rundliche Ausprägung (ILS 568); g. Länglicher Sporophyllstand (*Equisetostachys oblongus*) (ILS 116, 461); h. Reifer Sporophyllstand mit Innenansicht der Sporangien (ILS 277); i. Detail der Sporenbehälter Lateralansicht und Unteransicht (ILS 265, 414).

The Sphenophyta *Equisetites arenaceus*. Middle Triassic - Reconstructions

a. Whole plant (ILS 556); b. Main stem with leaf-sheath (ILS 202, 453, 305); c. Apical part, lateral view of the telescope-like inserted internodes (ILS 113, 47); d. Sterile secondary branch (ILS 486); e. Last order shoot with strobili (ILS 118); f. *Equisetostachys*-cone rounded (ILS 568); g. Elongated *Equisetostachys oblongus*-cone (ILS 116, 461); h. Mature strobilus with inner view on the sporangia (ILS 277); i. Detail of the sporangiophores lateral and seen from below (ILS 265, 414).



***Equisetites arenaceus*. Hauptspresse**

1. Basaler Stamm mit typischer Auswuchsrundung 60 cm Länge (ILS 892); 2. Hauptstamm, 50 cm Länge, mit diversen Internodien (ILS 893 beide Coll. Pohl); 3. Basaler Stamm in Steinkernerhaltung, breiteste Ausbuchtung 20 cm (ILS 530); 4. Sprossgipfel mit teleskopartig ineinander steckenden Internodien (ILS 531); 5. Verschiedene zusammen geschwemmte wuchtige Stämme (ILS 735, alle Coll. Nißler).

***Equisetites arenaceus*. Main stems**

1. Basal part of a stem 60 cm length (ILS 892); 2. Main stem with several internodes, 50 cm length, (ILS 893 both Coll. Pohl); 3. Basal part of a main stem, maximal wide 20 cm (ILS 530); 4. Apical part with internodes growing within one another (ILS 531); 5. Several massive stems deposited together (ILS 735, all Coll. Nißler).

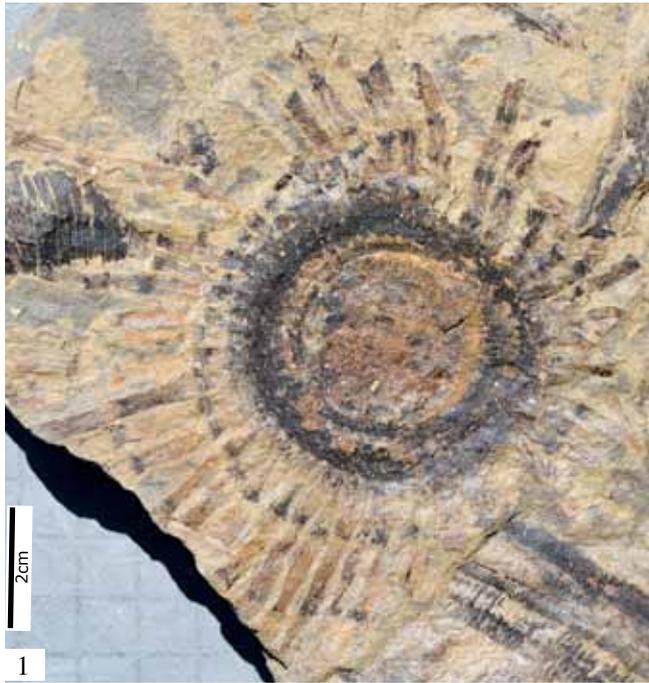


***Equisetites arenaceus*. Haupt- und Seitensprossen**

1-2. Stammstück (10 cm Breite) mit Abbruchstelle an den Internodien und der Blattscheide. Nach Abheben wird die Knotenscheidewand (Diaphragma) für den Blick frei (ILS 200, Coll. Nißler); 3. Sprossachsen mit Verzweigungsnodien (ILS 763, Coll. Frieß); 4. Eng anstehende Sproßachsen und Verzweigungsnodien eines apikalen Teiles (ILS 824, Coll. Silberhorn)

***Equisetites arenaceus*. Main and lateral shoots**

1-2. Main stem (10 cm wide) with abscission-point on the nodes and the sheath. Removing the diaphragma the inner parts are visible (ILS 200, Coll. Nißler); 3. Shoot axes with lateral branching impressions of the nodes (ILS 763, Coll. Frieß); 4. Shoot axes with close growing lateral branching impressions of the nodes (ILS 824, Coll. Silberhorn)

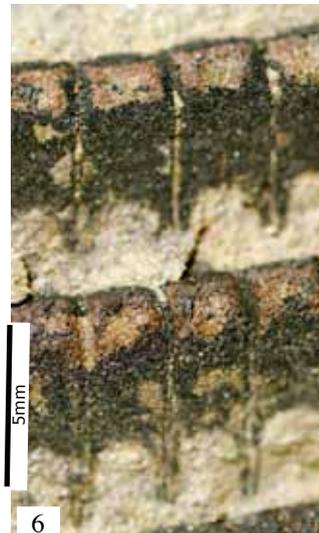


***Equisetites arenaceus*. Seitensprossen**

1. Hauptstamm mit sich verzweigenden Ästen erster Ordnung, Aufsicht (ILS 894, Coll. Pohl), 2. Hauptstamm mit Verzweigungen, Lateralansicht (ILS 787 Coll. Frieß); 3. Hauptstamm mit Verzweigungen (ILS 827, Coll. Silberhorn); 4. Sprossgipfel (ILS 895, Coll. Pohl)

***Equisetites arenaceus*. Lateral shoots**

1. Main stem with first order branching, overview (ILS 894, Coll. Pohl); 2. Main stem with first order branching, lateral view (ILS 787 Coll. Frieß); 3. Main stem with lateral branchlets (ILS 827, Coll. Silberhorn); 4. Apical part of a main stem (ILS 895, Coll. Pohl)



***Equisetites arenaceus*. Stamm- und Endbasis**

1. Sprossgipfel Aufsicht (ILS 47) und 2. Detail der Blattspitzen (ILS 798, Coll. Frieß); 3. Sprossgipfel. Seitenansicht der teleskopartig ineinander steckenden Internodien (ILS 113); 4. Abdruck der Knotenscheidewand und dem mit Sediment gefülltem Hohlkern (ILS 125); 5. Abdruck der Blattscheiden und 6-7. Detail der Blattspitzen (ILS 516, 133 all Coll. Nißler)

***Equisetites arenaceus*. Stem and apical parts**

1. Apical part of the main stem seen from the upper side (ILS 47) and 2. Detail of the leaf-segments (ILS 434); 3. Stem end with the circle-internodes nested each inside other (ILS 113); 4. Diaphragma with the sediment filled hollow core (ILS 125); 5. Impression of the diaphragma and 6-7. Detail of the leaf-tips (ILS 516, 133 all Coll. Nißler)



***Equisetites arenaceus*. Seitenverzweigungen**

1. Apikaler Teil eines Seitentriebes (ILS 777); 2. Manschetten an Seitentrieben (ILS 811 beide Coll. Frieß); 3. Verzweigung mit Manschetten (ILS 106); 4-5. Zweige erster Ordnung mit Internodien (ILS 486, 611); 6-7. Verzweigungen (ILS 616, 621, alle Coll. Nißler)

***Equisetites arenaceus*. Lateral shoots**

1. Apical part of a shoot (ILS 777); 2. Leave-collar with lateral shoots (ILS 811 both Coll. Frieß); 3. Forking branches with sheath (ILS 106); 4-5. Branchlets of the first order with internodes (ILS 486, 611); 6-7. Forking shoots (ILS 616, 621, all Coll. Nißler)

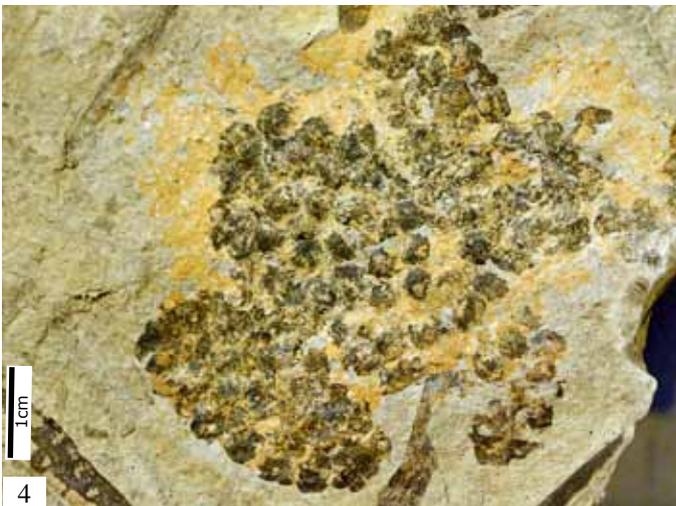
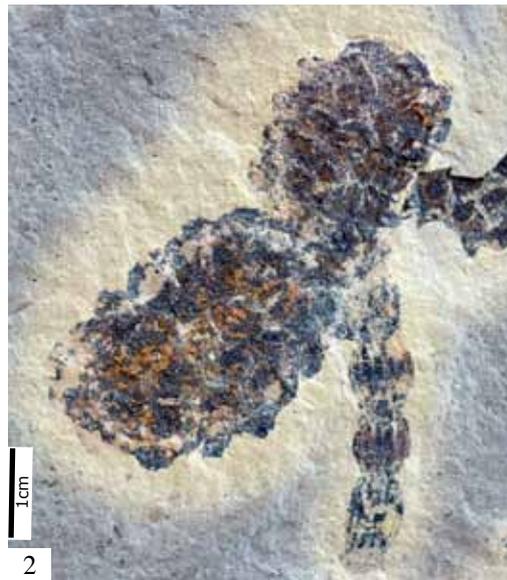


***Equisetites arenaceus*. Sporophyllstände**

1. Dutzende Sporophyllstände haben sich auf einer Gesteinsplatte abgelagert (ILS 31); 2. Seitenverzweigungen mit Sporophyllständen (ILS 32); 3. Endständiger Sporophyllstand (ILS 308); 4. Zwischenständiger Sporophyllstand mit weiterer lateraler Abzweigung (ILS 397); 5. Außenansicht mit mosaikförmiger Hüllblättchen (ILS 442, alle Coll. Nißler)

***Equisetites arenaceus*. Strobili**

1. A fair amount of strobili deposited on a slab (ILS 31); 2. Lateral branching with strobili (ILS 32); 3. Apical strobilus (ILS 308); 4. Intermediate strobilus (ILS 397); 5. Exterior view on mosaic-like sporangiophores (ILS 442, all Coll. Nißler)



***Equisetites arenaceus*. Sporophyllstände**

1. Einzelner Sporophyllstand mit basaler Manschette (ILS 801); 2. Zwei anhaftenden Sporangienstände (ILS 809); 3. Detail eines "Schachtelhalmzapfens" mit Aufsicht der basalen Manschette (ILS 769, alle Coll. Frieß); 4. Zumindest fünf Sporophyllstände haften diesem Seitenzweig an (ILS 452); 5. Seitensproße mit mehreren anhaftenden Sporophyllständen (ILS 118); 6. Draufsicht eines Zapfens (ILS 396, alle Coll. Nißler).

***Equisetites arenaceus*. Strobili**

1. Single strobilus with basal collar (ILS 801); 2. Two connected cones (ILS 809); 3. Detail of a "horsetail cone" with top view of the basal collar (ILS 769, all Coll. Frieß); 4. At least five strobili aggregated on a branchlet (ILS 452); 5. Lateral shoots with several connected strobili (ILS 118); 6. Top view on a cone (ILS 396, all Coll. Nißler).



1



2



3



4



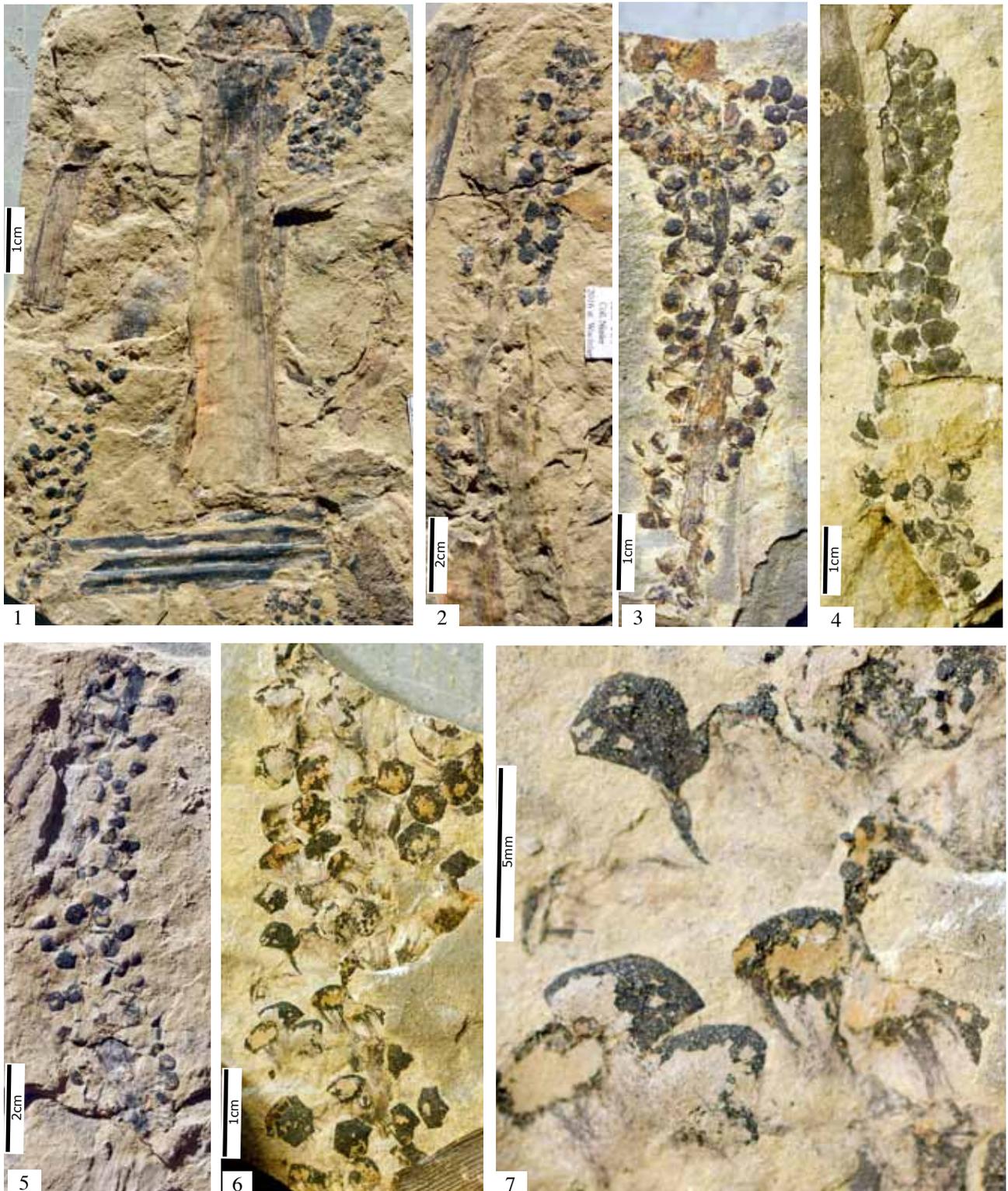
5

***Equisetites arenaceus*. Sporophyllstände**

1. Durchsicht eines aufgebrochenen Zapfens (ILS 606); 2-3. Detail der Sporangioophoren von Außen mit Umbo in der Mitte und lateral hängenden Sporensäcken (ILS 414, 107); 4-5. Lateralansicht von Sporophyllen mit an der Unterseite herabhängenden Sporenschläuchen (ILS 277, 568 alle Coll. Nißler)

***Equisetites arenaceus*. Sporangioophores**

1. Inside view on an open cone (ILS 606); 2-3. Detail of the sporangiophores from the outside with the umbo in the middle and lateral hanging spore-sacs (ILS 414, 107); 4-5. Lateral-view of the sporophylls with hanging sporangia-tubes (ILS 277, 568 all Coll. Nißler)



***Equisetostachys oblongus*. Eigenheiten der Sporophyllstände**

1-4. Mehrere längliche Sporophyllstände (ILS 116, 109, 461, 290); 5. Länglicher sich in Auflösung befindlicher Sporophyllstand (ILS 193); 6-7. Sporophyllstand mit Detail der Sporangioophoren und der herabhängenden Pollenschläuche (ILS 265, alle Coll. Nißler)

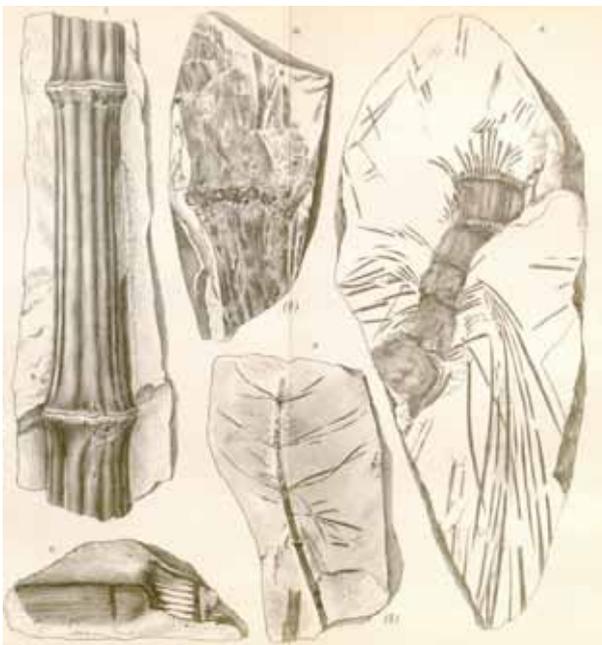
***Equisetostachys oblongus*. Details of the sporangiophores**

1-4. Several elongated strobili (ILS 116, 109, 461, 290); 5. Elongated semi-decayed strobilus (ILS 193); 6-7. Cone with detail of the sporangiophores and the hanging spore-sacs (ILS 265, all Coll. Nißler).

Der *Neocalamites-Schizoneura*-Komplex

Über die gesamte europäische Trias treten weitere Schachtelhalmgewächse auf, deren Einordnung schwieriger und mit vielfältigen Spekulationen verbunden ist. Einer davon beinhaltet *Neocalamites-Schizoneura*.

Offen tritt hier wie in anderen fossilen Floren das Dilemma einer Vielzahl von Blatt- und Stammbeschreibungen auf, denen wenige bis keine Sporophyllfunde gegenüberstehen. Ursache ist einmal die Tatsache, dass „ästhetische“ Blattverzweigungen bei Sammlern mehr Akzeptanz finden, als manch kleiner oder unansehnlicher Fruchtstand. Zudem gab es einfach nicht so viele Arten in zeitgleichen Schichten wie dies aus den „Blattbeschreibungen“ hervorgehen sollte. Subtile Veränderungen von Floren in durch beträchtliche Zeiträume getrennte Schichten sollten allerdings wiederum besonders untersucht und dadurch bedingten Zäsuren mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden. Zwischen Buntsandstein (Olenekian) und Keuper (Ladin) besteht ein Zeitfenster von zehn Millionen Jahren, in denen es sehr wohl Umentwicklungen gab. Wohltuend hebt sich in diesem Kontext die Gattung *Equisetites* ab, mit *Equisetites mougeotii* als Schachtelhalmelement der Unteren Trias und *Equisetites arenaceus* aus der Mitteltrias ab. Die Unterschiede beider



Aus Gustav Compter, 1894: „Die fossile Flora des unteren Keupers von Ostthüringen“. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Auf Tafel 3 Figuren 8 bis 10 wird zum ersten Mal eine Kombination *Schizoneura merianii* in Betracht gezogen.

Arten dürfte klein gewesen sein, aber zumindest wurde Klarheit geschaffen.

Weit weniger trifft dies für andere Schachtelhalmfamilien und hier besonders die Gattungen *Neocalamites* und *Schizoneura* zu. Aufgrund glücklicher Zusammenhangsfunde aus Ilsfeld besonders einer Stammbasis mit drei anhaftenden Zapfen (ILS 750) durch Gerald Frieß und einem Zapfen-Compound durch Manfred Fuchs (ILS 874) konnte mittlerweile zweifelsfrei festgestellt werden, dass viele der im deutschen Hauptsandstein (Mittlere Trias) gefundenen Schachtelhalmelemente, welche nicht unter *Equisetites* eingereiht werden zur neuen Kombination *Schizoneura merianii* vereint werden können und damit viele andere Namensgebungen hinfällig werden.

Schizoneura merianii nov. comb. (Wachtler, 2016)

Genus *Neocalamites* HALLE 1908
Neocalamites merianii (BRONGNIART, 1828)
HALLE 1908 FIG. 3B-C,E

1828 *Equisetum merianii* BRONGNIART, p. 115, pl. 12, fig. 3

1894 *Schizoneura merianii* COMPTER pp. 216-217 pl. 3, figs. 8-10

1908 *Neocalamites merianii* HALLE, p. 6

1922 *Neocalamites merianii* FRENTZEN, pp. 18-21, pl. 1, fig. 12; pl. 2 fig. 2

1995 *Neocalamites merianii* KELBER & HANSCH, pp. 48-50, fig. 94, 96 - 107, 194 - 196

Genus *Schizoneura* SCHIMPER & MOUGEOT, 1844

1828 *Convallarites erecta* BRONGNIART, p. 454, Pl. 19

1844 *Schizoneura paradoxa* SCHIMPER & MOUGEOT, p. 50, pl. 25, 26

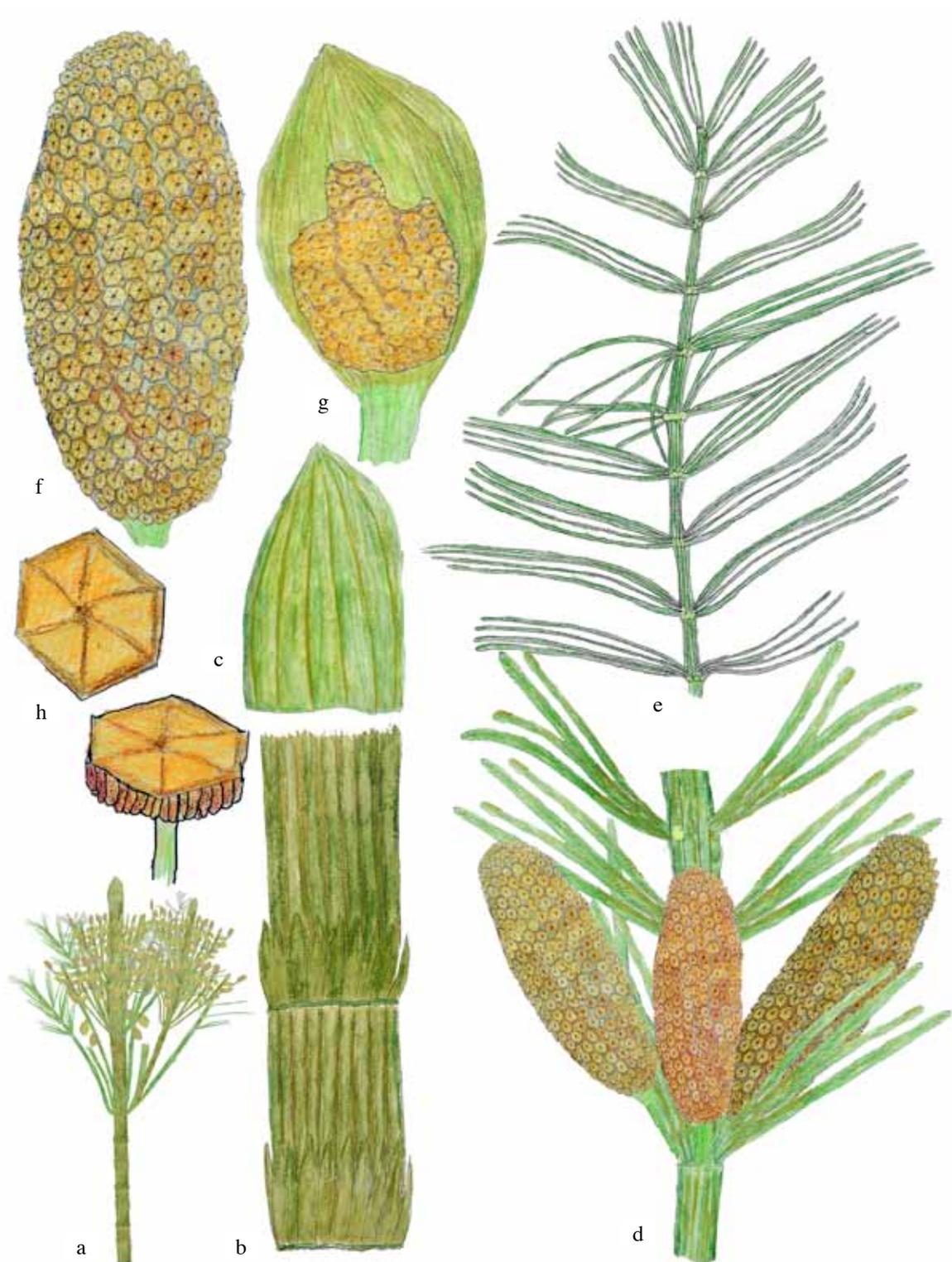
1920 *Schizoneura paradoxa* WILLS, p. 272, pl. 12, 15, Fig. 1 pl. 16, Fig. 2 pl 17, fig. 7

1978 *Schizoneura-Echinostachys paradoxa* GRAUVOGEL-STAMM, p. 51-71, pl. 6, Fig. 1,2, 4-61 pl. 7, Fig. 1-8, pl. 8, Fig. 1-8, pl. 9 fig. 1-3, pl. 10 fig. 1-1c

1983 *Schizoneura paradoxa* KELBER, p. 19-33, pl. 1, Fig. 11-3, 1-2, fig. 1-6

1995 *Schizoneura paradoxa* KELBER & HANSCH, pp. 44-45 fig. 86-87, p. 67, fig. 5.17f

1828 führte Adolphe Brongniart zwei Schachtelhalmmarten aus dem französischen Grès à Voltzia in die Nomenklatur ein: *Equisetum merianii* und *Convallarites erecta*. Bei der zweiten kristallisierte sich bald ein Dilemma der Erforschungsgeschichte vieler Pflanzen heraus. Anstelle von *Convallarites*



Der Sphenophyt *Schizoneura merianii*. Mittlere Trias - Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Hauptsprossachse mit Blattscheiden (ILS 405 484); c. Sprossgipfel mit Hüllblättern (ILS 360, 47); d. Fertiler Seitenast mit Strobili (ILS 750); e. Apikaler Seitenast mit typisch in schopfartigen Blättern zu viert (ILS 35, 292); f. Terminaler Sporophyllstand *Echinostachys oblonga* (ILS 124, 121); g. Juveniler Sporophyllstand teils hinter Hüllblättern verborgen (*Echinostachys - Bernettia*-Typ) (ILS 152, 349), h. Sporangiphore von oben und lateral

The Sphenophyta *Schizoneura merianii*. Middle Triassic - Reconstructions

a. Whole plant; b. Main shoot with leaf-sheath (ILS 405 484); c. Apical shoot with cover-leaves (ILS 360, 47); d. Fertile shoot with strobili (ILS 750); e. Apical part of a branchlet with typical tuft-like leaves aggregated to four (ILS 35, 292); f. Terminal strobilus *Echinostachys oblonga* (ILS 124, 121); g. juvenile cone partially hidden by cover-leaves (*Echinostachys - Bernettia*-Typ) (ILS 152, 349), h. Sporangiphore upper side and laterally.

erecta ersetzen Schimper und Mougeot im Jahr 1844 diesen Namen durch *Schizoneura paradoxa*. Obwohl ersterer laut Nomenklaturregeln Vorrang hätte, wurde gerechtfertigt durch den zwischenzeitlich eingetretenen breiten Usus der Name *Schizoneura paradoxa* als legitim erachtet (Zijlstra et al., 2007). Um die Verwirrung zu steigern bezeichnete 1894 Gustav Compter Schachtelhalmfossilien aus dem Keuper Ostthüringens als *Schizoneura merianii*, während 1908 Thore Gustaf Halle zusätzlich noch den Namen *Neocalamites* einführte. So wurden als *Neocalamites merianii* allgemein Stammelemente mit breiten Blattscheiden und von den Nodien herauspringenden grasartigen Blättern, welche bis zu 15 cm lang werden konnten (Kelber & Hansch, 1995) bezeichnet. Da aber die Gattung *Neocalamites* rein aufgrund vegetativer Merkmale eingeführt wurde, taucht sofort die erste vernachlässigte Problemstellung auf: Welche Fruktifikationen wies *Neocalamites merianii* aus der Trias auf? Eigentlich müsste man *Neocalamites*, dem Namen nach ausgehen, dass es sich um einen Nachfolger der *Calamites*-Gewächse aus dem Karbon handelt und ihre Sporophyllstände in etwa denen entsprechen sollten.

Im Keuper wurden immer wieder schlanke bis rundliche Schachtelhalmzapfen mit kleinen Deckschildchen gefunden, welche nicht *Equisetites arenaceus* angehören, aber auch nicht mit den die Sporangien krallenartig umhüllenden Blättchen der *Calamites*-Fruchtstände in Verbindung gebracht werden können. Einen wichtigen Schritt setzte Lea Grauvogel-Stamm (1978), indem sie *Schizoneura paradoxa* aus dem Buntsandstein der Vogesen eingehendere Untersuchungen unterzog und deren fertilen Elemente besonderes Augenmerk schenkte. Dabei stellte sich heraus, dass zwei etwas differenzierte Sporangienstände auf der gleichen Pflanze vorkamen. Jene als *Echinostachys oblonga* bezeichneten kleineren, etwas rundlicheren, und als *Echinostachys cylindrica* angeführten länglicheren. Die Sporenschläuche gruppieren sich interessanterweise rund um die mit der Hauptzapfenrhachis verbundenen Stiele und hingen nicht von den kleinen sechseckigen Schutzschildchen wie für die Schachtelhalme typisch (Grauvogel, 1978 Pl. 11, Fig. 4-6).

Diagnose

Schachtelhalm mit monopodialen Stämmen umringt von breiten Blattscheiden. Von

den Lateralverzweigungen zweimal pro Node sterile schlanke lang gezogene Blätter in Viererbündeln abzweigend. Sporangienstände zapfenartig, Sporangiphoren klein, sechseckig mit an der Unterseite der Deckschildchen hängenden Sporenschläuchen.

Beschreibung von *Schizoneura merianii*

Gesamtpflanze: Stämme bis 12 cm Dicke, umhüllt von bis zu 1 cm breiten glatten Blattscheiden (ILS 104, 484). Diese bis zum Ansatz der Knoten freistehend und nicht mit der Blattscheide verwachsen. Hauptspornspitze nicht wie bei *Equisetites arenaceus* teleskopartig auslaufend sondern von spitz auslaufenden Hüllblättern ummantelt (ILS 360). Sekundärstämmchen mit ähnlichen breitrandig gerieftem Muster wie die Hauptachse (ILS 325, 222, 105),

Blattstrukturen: Unterhalb der Blattscheiden zwei in Viererbündeln vereinte Blattschöpfe abzweigend. Diese bis zu 30 cm lang, 0,5 cm breit (ILS 292, 279). Im juvenilen Stadium geschlossen, sich erst in der Wachstumsphase öffnend, um ihre jeweils zu viert im Verbund stehenden Blätter zu zeigen (ILS 35).

Sporophyllstände (*Echinostachys*): Sporangienstände zapfenartig, entweder rundlich elliptisch oder lang gezogen (ILS 750, 874), entspringend zu mehreren auf gleicher Höhe den Internodien. Im juvenilen Stadium von Hüllblättern umgeben, diese mit der Reife verlierend (ILS 152). Sporangiphoren, sechseckig, aber kleiner (0.3 cm) als bei *Equisetites arenaceus* und mit höherer Anzahl an von der Unterseite herunterhängenden 0.1 cm langen Sporangiensäckchen (ILS 609, 615, 543, 550).

Bemerkungen

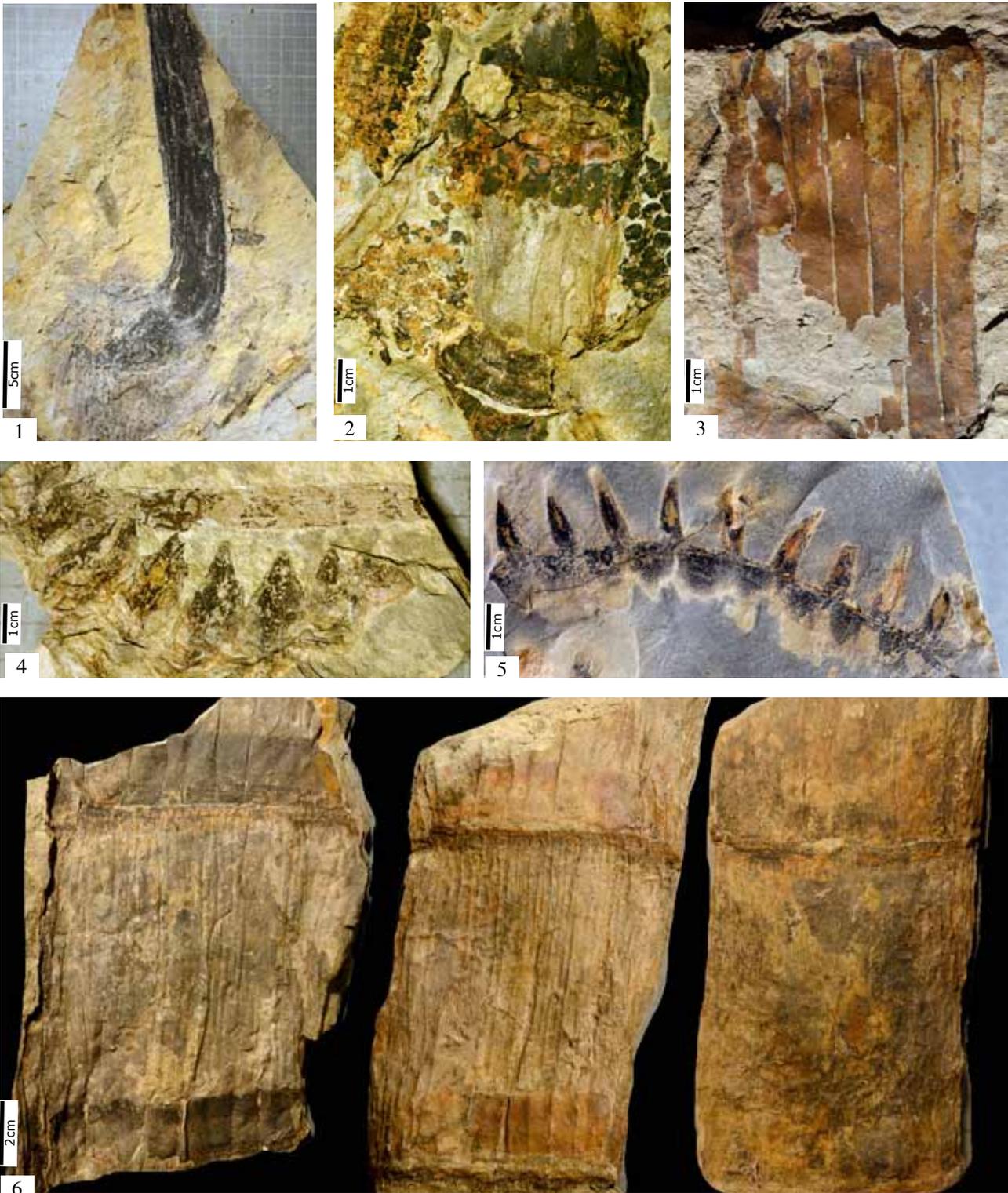
Im deutschen Keuper wurden eine Vielzahl vegetativer Elemente unter dem Namen *Neocalamites merianii* zusammengefasst. Sie zählen dort zu den dominierenden Pflanzenteilen. Zudem kommen überall in den gleichen Schichten weitere Schachtelhalmteile vor, welche als *Schizoneura paradoxa* Eingang in die Literatur gefunden haben. Durch systematische Aufsammlungen wurde festgestellt, dass es sich bei *Schizoneura paradoxa* und *Neocalamites merianii* um Teile ein und derselben Pflanze handelt. Allerdings stellt sich die Frage der Namensgebung und Einordnung. Da die Fruchtstän-

de von *Schizoneura* aus dem Keuper keine Parallelen mit der Gattung *Neocalamites* aufweisen, sollten die Unterschiede beziehungsweise Gemeinsamkeiten mit der früh-triassischen *Schizoneura paradoxa* herausgearbeitet werden. Deren juvenile Triebe werden oft als miteinander verbunden dargestellt, was eher ein frühes Wachstumsstadium darstellt, das im Zuge der Entwicklung auch zur vierfachen Blattaufgliederung führt und von dem als wesensgleich mit *Schizoneura* aus dem mitteltriassischen Hauptsandstein erachtet werden kann. Der Aufbau der vegetativen Elemente, besonders des monopodialen Hauptstammes mit den Unterverzweigungen weist zudem keine größeren Unterschiede auf. Selbst die unterschiedlichen sechseckigen tischchenförmigen Sporangienstände, entsprechen der mitteltriassischen *Schizoneura*. Der nicht zu verleugnende Unterschied liegt allerdings in den Anordnung der Sporenbehälter, welche bei *Schizoneura paradoxa* mehrheitlich rund um den Sporangiphoren-Stiel angeheftet sind (Grauvogel, 1978), während sie bei der mitteltriassischen *Schizoneura*, ähnlich den heutigen Schachtelhalmen von der Unterseite der Sporangiphoren-Deckschildchen hängen. Ein Warum dieses Unterschieds kann selbst unter dem Gesichtspunkt evolutiver Überlegungen nicht überzeugend dargelegt werden. Für beide *Schizoneura*-Arten kann aber eine Einordnung unter die Equisetaceen als sinnvoll erachtet werden. Hiermit würde sich eine erstmals 1894 von Gustav Compter aufgebrachte Kombination als sinnvoll erweisen: *Schizoneura merianii*. Mit dieser Einordnung, aufgebaut auf Zusammenhangsfunde von Ilsfeld würden beträchtliche paläobotanische Lücken der Trias geschlossen. Wir kennen auch bei den Koniferen der Trias eine ähnliche Situation mit den Gattungen *Voltzia* und *Albertia*: Bei *Voltzia* hängen die männlichen Pollensäcke genauso von der Unterseite der Deckblätter, bei *Albertia* gruppieren sie sich rund um den Stiel, welcher mit der Hauptrachis des Zapfens verbunden ist. Manchmal werden junge *Schizoneura merianii*-Fruchtstände von Hüllblättern umschlossen, welche erst in einem reiferen Stadium aufreißen, was anhand von zwei am gleichen Ästchen hängenden Zapfen (ILS 152) in unterschiedlicher Umhüllungsphase bewiesen wird. Ähnliche Hüllblätter finden sich endständig auf den apikalen Teilen der Hauptstämme. In diesem Zusammenhang müssten selbst die

enigmatischen *Bernettia opinata* Fruchtstände aus den Rhät-Lias-Schichten von Bayreuth neu gewertet werden. Hier ergibt sich mit *Neocalamites lehmannianus* (Göppert), sowie *Schizoneura carcinoides* (Harris) und dem unter Hüllblättern versteckten Fruchtstand *Bernettia opinata* eine ähnliche Situation. Ohne Zusammenführung dieser Elemente ergäbe sich hier eine ähnliche Ausgangslage: Zu viele Blattelemente konkurrieren mit zu wenig Fruchtständen. Selbst hier würde sich der Name *Schizoneura carcinoides* für den gesamten Florenkomplex als sinnvoll erweisen.

Literatur

- Compter, G. (1894): Die fossile Flora des untern Keupers von Ostthüringen. Zeitschrift für Naturwissenschaften, 67, 205 – 230, Taf. II – IV, Leipzig
- Dörken M. V., (2014): Equisetophytina –Schachtelhalmgewächse: <http://cms.uni-konstanz.de/fileadmin/biologie/ag-doerken>
- DiMichele, W.A., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., Looy, C.V. and Chaney, D.S., (2005): Equisetites from the Early Permian of North-Central Texas. In: Lucas, S.G., Zeigler, K.E. (eds.), New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 30, 56-59.
- Grauvogel-Stamm, L. (1978): La flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléo-géographique. Mémoires Sciences géologique Strasbourg, Band 50, 225 S., Strasbourg
- Kelber, K.-P. (1988): Was ist Equisetites foveolatus? In: Hagdorn, H. (ed.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim.- Sonderbände d. Ges. f. Naturk. in Württemberg, 1: 166-184, 42 fig.; Stuttgart.
- Kelber, K.-P. (1999): Neue Befunde über die Schachtelhalme des Keupers.- In: Hauschke, N. & Wilde, V. (eds.): Trias - Eine ganz andere Welt, III.14: 355-370; (Verl. Dr. F. Pfeil), München.
- Kelber, K.-P., & van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. (1998): Equisetites arenaceus from the Upper Triassic of Germany with evidence for reproductive strategies. – Review of Palaeobotany and Palynology, 100: 1-26.
- Perner T., 2013: Sphenophyta from the Carboniferous-Permian (Kasimovian/Gzhelian) Niederhausen Flora (Rheinland-Pfalz, Germany). In Perner & Wachtler: Permian fossil plants in Europe and their evolution, Dolomythos and Oregon Institute of Geological Research, Portland
- Wachtler M., (2013): The latest Artinskian/Kungurian (Early Permian) Flora from Tregiovo-Le Fraine in the Val di Non (Trentino, Northern Italy) - Additional and revised edition
- Wachtler M., (2015): Two new species of sphenophyta from the Wuchiapingian (Lopingian, Permian) of the Dolomites, Northern Italy in Wachtler M., Perner T., Fossil Permian plants from Europe and their evolution. Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites. Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA)
- Zijlstra, G.; Kustatscher, E.; van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. (2007): Proposals to conserve the name Schizoneura against Convallarites and S. Paradoxa against C. erecta (fossil Sphenopsida). Taxon, volume 56, issue 3, pp. 965 - 966



***Schizoneura merianii*. Stammelemente**

1. Mögliches Wurzelement und basaler Stammteil (ILS 477); 2. Hauptstamm Aufsicht (ILS 484) 3. Stammteil mit Blattscheiden (ILS 104); 4. Aufsicht der Blattscheiden am Internodium (ILS 362, alle Coll. Nißler); 5. Blattscheidenblätter (ILS 807, Coll. Friß); 6. Die Variationsbreite. der Stämme. Alle drei Teile bilden eine Einheit. Innen- und Aussenansicht. Der Stamm links allerdings könnte mit einem *Equisetites*-Stamm verwechselt werden (ILS 682, Coll. Nißler)

***Schizoneura merianii*. Stems**

1. Suggested root and basal stem (ILS 477); 2. Main stem (ILS 484) 3. Stem with leaf-sheath (ILS 104); 4. Detail of the sheath (ILS 362, all Coll. Nißler); 5. Leaf-sheath (ILS 807, Coll. Friß); 6. The range of variation of the stems. All parts came from the same plant. Inner and exterior view. Some parts resemble *Equisetites* (ILS 682, Coll. Nißler)



1



2



3



4



5



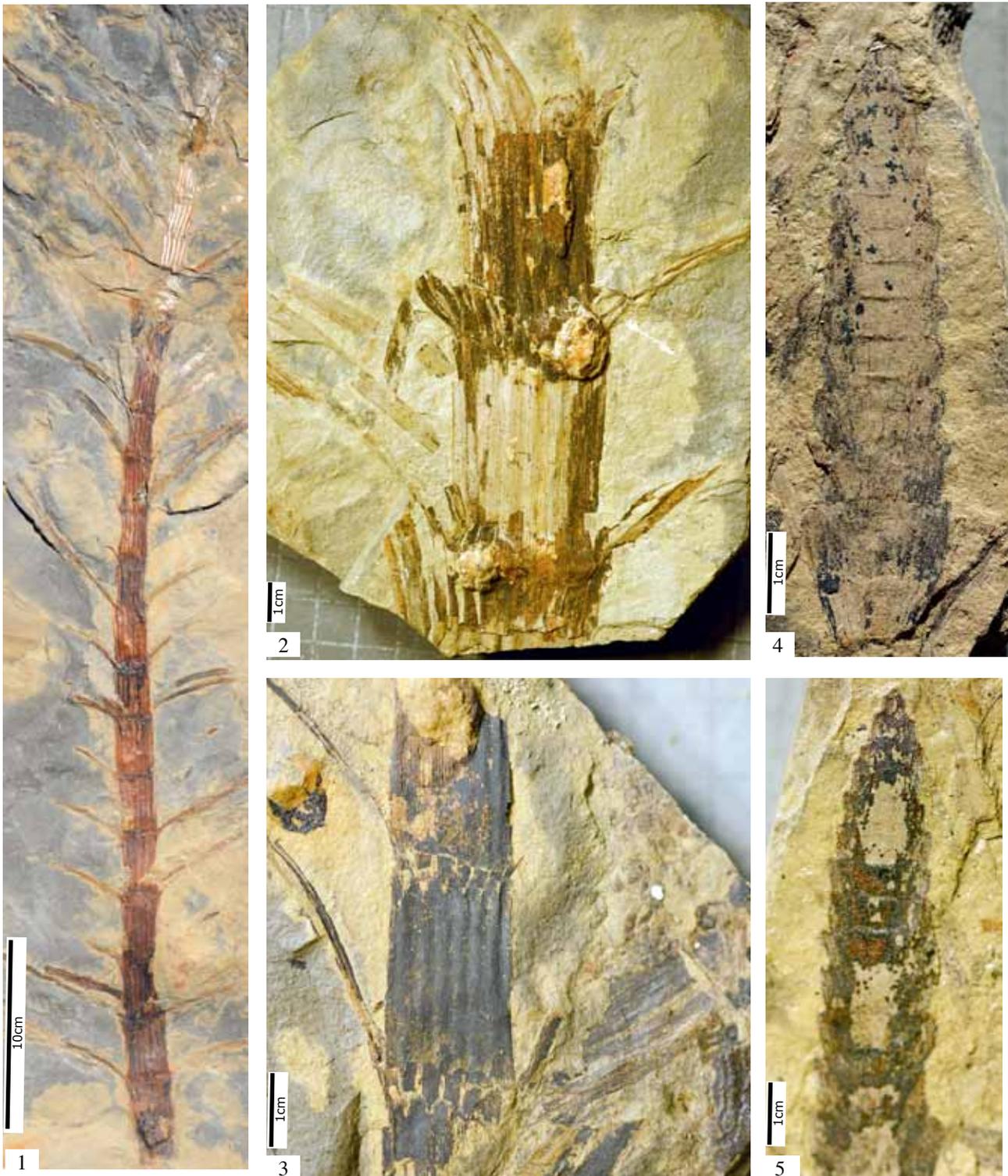
6

***Schizoneura merianii*. Stämmelemente**

1. Basaler Teil eines Stamms (ILS 872); 2. Apikaler Teil mit Hüllblättern (ILS 873, beide Coll. Pohl); 3. Apikale Hüllblättern am Hauptstamm (ILS 360); 4. Stammteil mit Internodien (ILS 405); 5. Lateralabzweigungen am Hauptstamm (ILS 376); 6. Stammteil mit Abzweigungen (ILS 494, alle Coll. Nißler).

***Schizoneura merianii*. Stems**

1. Basal part of a stem (ILS 872); 2. Apical part with cover leaves (ILS 873, both Coll. Pohl); 3. Apical cover leaves (ILS 360); 4. Main stem with internodes (ILS 405); 5. Lateral branchlets from the main stem (ILS 376); 6. Stem with diverging branchlets (ILS 494, all Coll. Nißler).



***Schizoneura merianii*. Verzweigungen**

1. 60 cm langes Stammteil mit Verzweigungen (ILS 865, Coll. Pohl); 2. Abdrücke der zwei Gefäßbündel mit den wirreng angeordneten Austrittsstellen der Blätter; (ILS 375); 3. Haupt- und Lateralverzweigungen (ILS 222); 4-5. Apikale Teile Zweige letzter Ordnung (ILS 123, 561, alle Coll. Nißler)

***Schizoneura merianii*. Branches**

1. 60 cm long part of a stem with lateral branchlets (ILS 865, Coll. Pohl); 2. Apical cover leaves (ILS 360); 3. Main stem with internodes (ILS 405); 4. Lateral branchlets from the main stem (ILS 376); 5. Stem with diverging branchlets (ILS 494, all Coll. Nißler).



***Schizoneura merianii*. Haupt- und Nebenverzweigungen**

1. Stammteil mit Seitenverzweigungen (60 cm lang ILS 869); 2. Stammteil mit Seitenverzweigungen, 80 cm Länge (ILS 868); 3-4. Stamm mit Lateralverzweigungen (ILS 870, 866, alle Coll. Pohl); 5. Stamm mit Lateralverzweigungen (ILS 691); 6. Drei zusammen geschwemmte juvenile Zweigelemente (ILS 737, Coll. Nißler)

***Schizoneura merianii*. Main and Secondary branchlets**

1. Stem with lateral branchlets (60 cm length, ILS 869); 2. Stem with secondary branchlets, 80 cm length (ILS 868); 3-4. Stem with lateral branching (ILS 870, 866, all Coll. Pohl); 5. Stem with lateral branchlets (ILS 691); 6. Three deposited juvenile shoots (ILS 737, Coll. Nißler)



***Schizoneura merianii*. Seitenverzweigungen**

1. Juveniler apikaler Zweig mit typisch vierfach gegabelten Blattschöpfen (ILS 35); 2. Zweig letzter Ordnung mit langen Blättern (ILS 292, alle Coll. Nißler); 3. Lateralverzweigung mit zweimal vier Seitenblättern (ILS 825 Coll. Silberhorn); 4. Detail der vier Seitenblätter einer Stammverzweigung erster Ordnung (ILS 774, Coll. Frieß)

***Schizoneura merianii*. Lateral branchlets**

1. Juvenile apical branchlet with four times forking foliage-tufts (ILS 35); 2. Last order shoot with long leaves (ILS 292, all Coll. Nißler); 3. Laterally branching, each holding on the same level two times four leaves (ILS 825 Coll. Silberhorn); 4. Detail of the four lateral leaves on a first order shoot (ILS 774, Coll. Frieß)

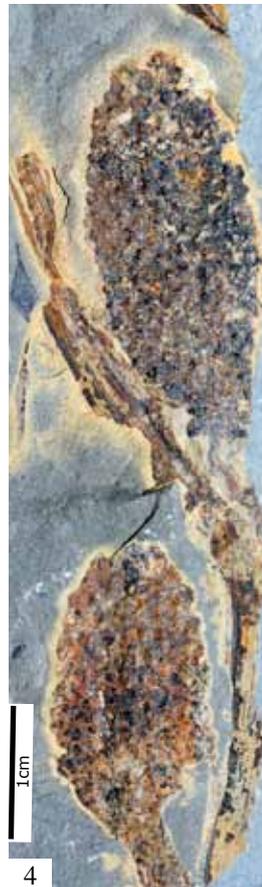
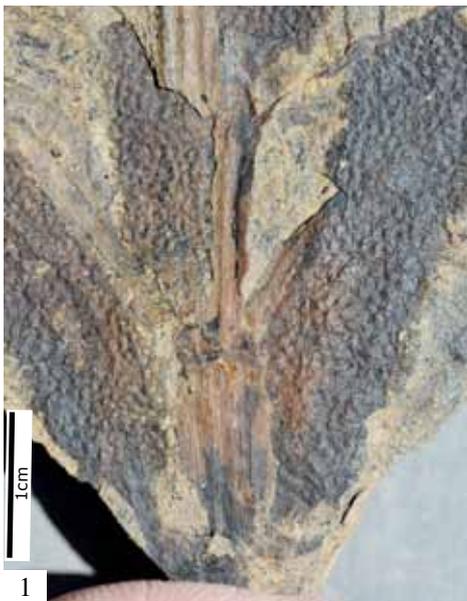


***Schizoneura merianii*. Sporophyllstände**

1. Verschiedene Sporophyllstände entspringen den Internodien (ILS 874, Coll. Pohl); 2-4. Drei Sporophyllstände entspringen einem Zweig. Gerade solche Funde gehören zu den eindruckvollsten der Paläobotanik und lösen viele Problemfälle (ILS 750, Coll. Frieb)

***Schizoneura merianii*. Strobili**

1. Several strobili connected grow directly from the branchlet (ILS 874, Coll. Pohl); 2-4. Three strobili connected on a shoot. This impressive discovery resolves a paleobotanical enigma (ILS 750, Coll. Frieb);

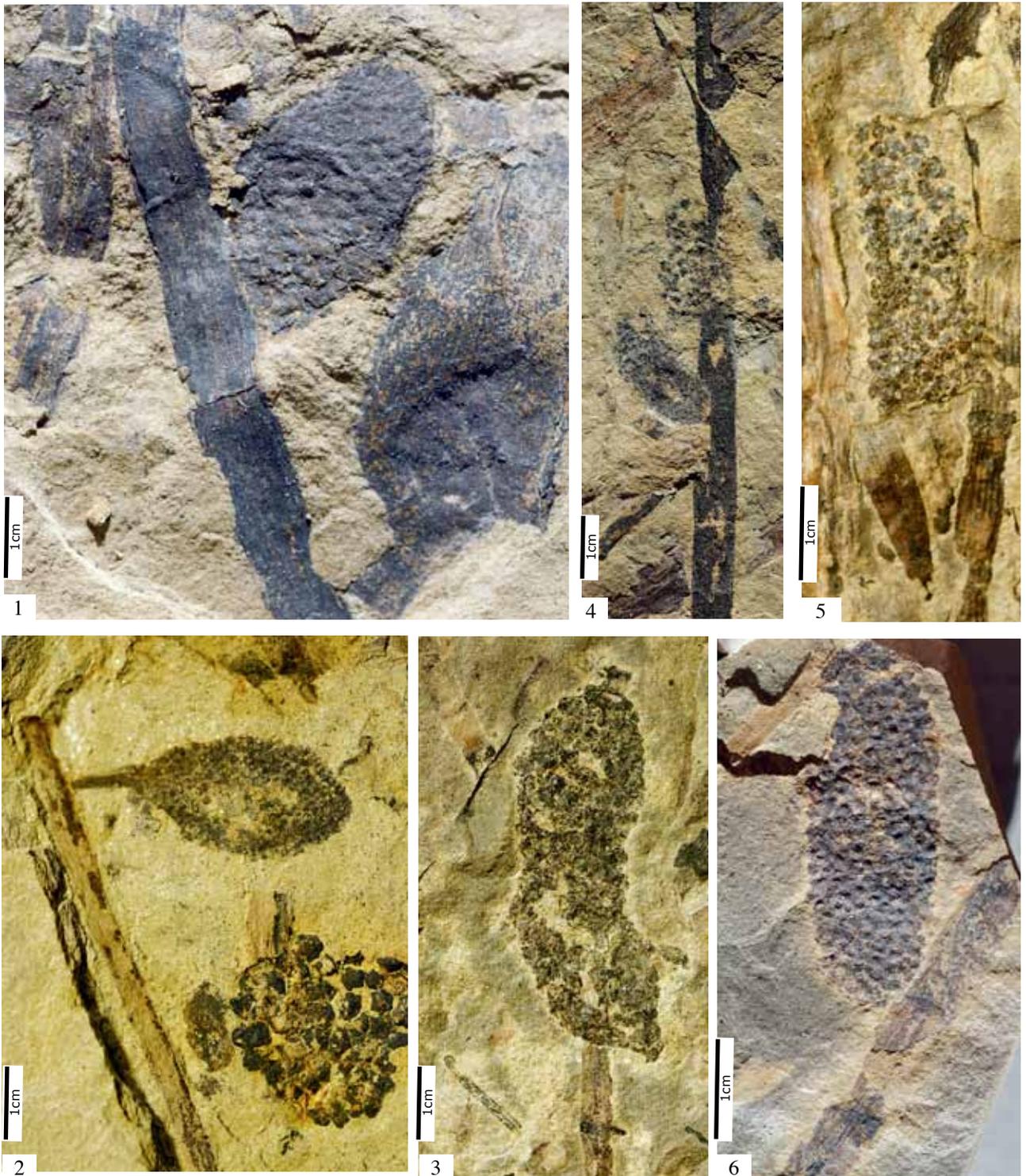


***Schizoneura merianii*. Sporophyllstände**

1. Detail der anhaftenden Fruchtsände (ILS 874); 2-3. Teilweise anhaftende Sporophyllstände (ILS 875); 4. Zwei anhaftende Sporophyllstände (ILS 864, alle Coll. Pohl); 5-6. Die Variationsbreite der fertilen Organe, einmal gedrun- gen, der zweite länglich, zeigen diese zwei Fruchtsände (ILS 788, Coll. Frieß)

***Schizoneura merianii*. Strobili**

1. Detail of the connected strobili (ILS 874); 2-3. Partially attached strobili (ILS 875); 4. Two connected strobili (ILS 864, all Coll. Pohl); 5-6. Variegated fertile organs from elongated till stocky bulbous deposited on the same slab (ILS 788, Coll. Frieß)

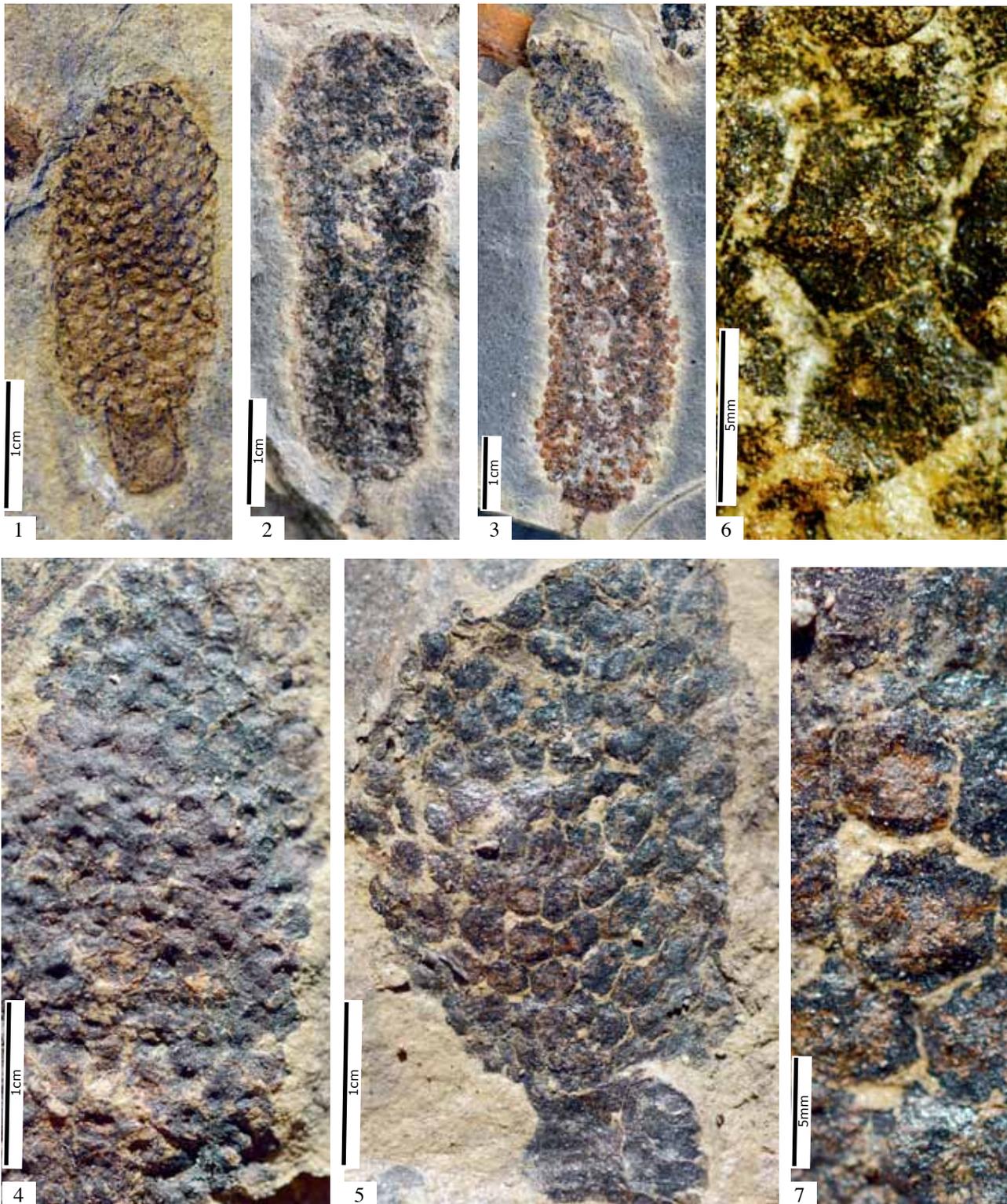


***Schizoneura merianii*. Sporophyllstände**

1. Zwei Sporophyllstände, einer davon von Hüllblättern ummantelt, der andere schon frei (ILS 152); 2. Sporophyllstand von *Schizoneura* und darunter von *Equisetites* (ILS 257); 3. Detail eines hängenden Sporophyllstandes (ILS 551), 4-6. Äste mit Sporophyllständen (ILS 122, 428, 121, alle Coll. Nißler)

***Schizoneura merianii*. Strobili**

1. Two strobili, one hidden by cover-leaves, the second just free (ILS 152); 2. Strobilus from *Schizoneura* and on the lower part *Equisetites* (ILS 257); 3. Detail of a hanging cone (ILS 551), 4-6. Shoots with attached strobili (ILS 122, 428, 121, all Coll. Nißler)



***Schizoneura merianii*. Sporophyllstände und Sporangiphoren**

1-3. Variationsbreite der Sporophyllstände (ILS 828 Coll. Silberhorn, ILS 759, 810 Coll. Frieß); 4-5. Sporophyllstände, Detail der Sporophylle (ILS 121, 274); 6-7. Detail der sechseckigen terminalen Schildchen, welche die Sporangien auf der Unterseite tragen (ILS 274, 543, alle Coll. Nißler)

***Schizoneura merianii*. Strobili and sporangiophores**

1-3. The diversity of the strobili (ILS 828 Coll. Silberhorn, ILS 759, 810 Coll. Frieß); 4-5. Cones a (ILS 121, 274); 6-8. Detail of the hexagonal terminal shields, which hold the sporangia on the lower side (ILS 274, 543, all Coll. Nißler)



***Schizoneura merianii*. Sporophyllstände**

1 - 2. Lateralansicht der Sporangio-phoren mit den herabhängenden Sporenbehältern, 0,4mm (ILS 609, 615); 3. Lateralansicht der Sporangio-phoren mit den herabhängenden Sporenbehältern (ILS 550); 4. Vollkommen von Sporenschläuchen bedeckte Deckschilder (ILS 604, alle Coll. Nißler); 5. Deckschilder mit hängenden Pollenschläuchen (ILS 788, Coll. Frieß)

***Schizoneura merianii*. Strobili and sporangiophores**

1 - 2. Lateral view of the sporangiophores with hanging pollen sacs (ILS 609, 615); 3. Lateral view of the sporangiophores with hanging spore sacs (ILS 550); 4. Totally from pollen tubes covered sporangiophore-shields (ILS 604, all Coll. Nißler); 5. Cover shields with hanging pollen tubes (ILS 788, Coll. Frieß)

Ferns of the German Lower Keuper (Upper Ladinian, Middle Triassic) from Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

In the Middle Triassic flora of Ilsfeld at least five species of fern compete for their right to life amid the considerable dominance of the horsetails. Some of these are eusporangiate ferns but they also include some leptosporangiate ferns. *Danaeopsis marantacea* can be seen as a characteristic fern which, due to its large double row of sori, can be classified as a forerunner of today's *Danaea* ferns. Others include *Asterotheca merianii*, a primitive eusporangiate fern generally with four-segmented synangial clusters which can be classified as a forerunner of Marattiales. The position of the fern *Symopteris rumpfii*, which is distinguished by the sporangia covering the whole underside of the pinnae, is still unclear, but probably also suggests the Marattiaceae. *Todites gaillardotii* can be considered close to today's *Todea* ferns, while *Chiropteris lacerata*, characterised by umbrella-shaped fronds with reticulated leaf venation, could indicate the Dipteridaceae. Overall, this is a rich fern kingdom with various families, mostly with large fronds and indications of a mild damp climate.

Key words: Triassic, Keuper, Pteridophyta, *Danaeopsis*, *Symopteris*, *Asterotheca*, *Todites*, *Chiropteris*

Despite the relative wealth of genera in a small area, as far as the fossil collection is concerned, the pteridophytes play an insignificant role in Ilsfeld. Reasons for this could be that the growth areas are some distance away, behind the horsetails.

The fern *Danaeopsis marantacea*

Whole plant: More than 1 metre in size, pinnate, single-branching entire fronds. Sterile larger than fertile.

Sterile leaves: Venation with at least one branch at the base but generally forking in a net-like pattern numerous times towards the pinnate edge. Blade touching the stem, no petiole visible, than going straight from base to frond.

Fertile leaves: Similar to sterile, but generally smaller and with a short petiole (about 1 cm) attached to the main stem. Sporangia on the underside nestled between the venation in two rows reaching almost to the edge.

Position of *Danaeopsis* in the plant kingdom

Although disputed by some authors (Christenhusz, 2007), the elongated, compact double row of synangia from the mid-rib to the leaf edge set between the veins has obvious parallels to the extant fern genus *Danaea*. Moreover, the extant

Danaea genus is the only plant among the Marattiales whose fertile and sterile fronds are different.

The fern *Asterotheca merianii*

Whole plant: Bipinnate fronds probably well over 1 metre long, strong main stem (up to 2.5 cm) and powerful secondary axes (up to 0.5 cm thick). Lateral fronds with opposite or alternate attachment.

Sterile leaves: Rounded and tapering, slightly elongated leaflets up to 1 cm long and 0.8 cm wide. On the upper side of the sterile leaf there is a main venation coming in at the base and splitting into 4-6 pairs of lateral veins which fork only once, if at all, towards the end of the leaflet (ILS 37).

Fertile leaves: Similar to the sterile ones in size, venation not visible, or only very faintly. 5- 7 isolated synangia situated on the underside of the leaflets. These are under 1 mm in size, rounded. Synangia made up of 3-5, usually 4, sporangia.

Position of *Asterotheca* in the plant kingdom

A striking fern thanks to the aesthetics of its fertile fronds, which can be classified within the large group of Marattiales on the basis of its large eusporangia which fuse individually to sori or synangia. Similar fertile and sterile leaflets are already

known from the Carboniferous and described under *Scolecopteris*. Effectively, the similarities between *Asterotheca merianii* and fertile *Scolecopteris* leaflets are undeniable.

The fern *Symopteris rumpfii*

Whole plant: Bipinnate fronds (ILS 151) with 1–1.5 cm thick main rachis, sometimes with additional apical branching.

Sterile leaves: Leathery, entire leaves (up to 10 cm long), rounded to slightly tapering. Venation faintly discernible. Rachis thin to hardly present.

Fertile leaves: Smaller than the sterile ones, up to 5 cm long, 1.5 cm wide, elliptically elongated, entire outer edges curved downwards to mask the sporangia. Underside dense with sporangia in several rows, which hang down below the leaves when mature.

Position of *Symopteris* in the plant kingdom

In 1864 August Schenk described the new genus *Cycadites rumpfii* from the Lettenkohle. In 1877 Oswald Heer introduced the name *Bernouillia (helvetica)* for a Carnian fern. In 1979, however, Chinese researchers (Xu et al., 1979) established that this name had already been allocated to a plant from the Bombacaceae family (Oliver, 1873). Consequently the name *Symopteris* was used, although strictly speaking the name *Cycadites* – apart from its incompatibility with the name cycads – would have been equally if not more justified. This fern genus was widespread in the Northern hemisphere from the Middle to Late Triassic. A botanic classification of this fern into one of today's plant families is difficult since relatively similar forms no longer exist. However, efforts have been made at delimitation (Kustatscher et al., 2011), which were concentrated mainly on the Marattiales and Osmundales.

The fern *Todites gaillardotii*

Whole plant: Bipinnate large fronds (ILS 38) with relatively uniform sterile and fertile leaves arranged opposite or alternate. First order fronds slightly rising.

Sterile leaves: Rounded to slightly pointed leaflets 1.5 cm long and 1 cm wide. Strongly neuropterid, delicate venation with multiple branching and no obvious mid-rib (ILS 11, 38, 306).

Fertile leaves: Similar to the sterile ones, but slightly rolled inwards at the outer edges. Underside completely covered with fine spores (ILS 38, 383, 835).

Position of *Todites* in the plant kingdom

This fern genus from Ilsfeld is distinguishable from others by its larger leaflets. On account of various characteristics, such as sporangia covering almost the whole underside or the lack of dominating mid-veins, this variety of fern is classified under the Osmundaceae.

The fern *Chiropteris lacerata*

Whole plant: Fern with narrow, long-stemmed (up to more than 25 cm long and 0.5 cm wide) bag-shaped fronds with typically reticulated venation.

Sterile leaves: Fronds with irregular characteristically mesh-like venation fanning out from the base of the leaf, comparatively well-defined basal venation, the rest thin with further branching to form small, elongated, chain-like areas. Appearance resembling a hand. Mid-lobes are the longest. Edges strongly defined, some irregular, wavy, at the base all running together into a funnel.

Fertile leaves: Similar to the sterile leaves, several isolated sporangia clinging to the underside near the veins.

Position of *Chiropteris* in the plant kingdom

In the course of research history, efforts were made to classify this fern within one of the existing families. Classifications were made to the ginkgo plants, but also to the seed ferns such as *Sagenopteris* due to its mesh-like venation. The sporangia attached to the underside and the long slim frond stems suggested Matoniaceae or Dipteridaceae. Particularly *Dipteris* with its umbrella-like leaves on long stems shows the most similarities, so that classification as a predecessor of Dipteridaceae seems the most plausible solution.

Farn-Gewächse aus dem deutschen Unteren Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Zumindest fünf Farngattungen konkurrieren in der Mitteltriasischen Flora von Ilsfeld um ihr Dasein inmitten der zahlenmäßigen Übermacht an Schachtelhalmen. Zu einem Teil gehören sie den eusporangiaten Farnen an, doch auch leptosporangiate Filicopsida mischen sich darunter. Als Charakterfarn kann *Danaeopsis marantacea* gelten, dem aufgrund seiner flächig zweireihigen Sporangienanordnungen ein Vorläuferstatus zu den heutigen *Danaea*-Farnen zugesprochen werden kann. Weiters kommen vor *Asterotheca merianii*, ein primitiver eusporangiaten Farn mit meist vierfächrigen Synangienanhäufungen, welcher Marattiales-Vorläufern zuzurechnen ist. Die Stellung des Farns *Symopteris rumpfii*, der sich durch seine, die ganze Blattunterseite einnehmenden Sporangien auszeichnet, ist noch nicht geklärt, dürfte aber auch in Richtung Marattiaceen hindeuten. *Todites gaillardotii* kann in eine Nähe heutiger *Todea*-Farne gestellt werden, *Chiropteris lacerata*, der sich durch schirmförmige Wedel mit netzartiger Blattnervatur auszeichnet könnte in Richtung der Dipteridaceae weisen. Insgesamt handelt es sich um eine reichhaltige Farnwelt, mit unterschiedlichen Familien, zum größten Teil mit großen Wedelblättern und Hinweisen auf ein feuchtmildes Klima.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, Pteridophyta, *Danaeopsis*, *Symopteris*, *Asterotheca*, *Todites*, *Chiropteris*

Trotz einer relativen Gattungshäufigkeit auf engem Raum spielen die Pteridophyta in Ilsfeld (Erfurt-Formation) - was die Fossilauflösungen betrifft - eine untergeordnete Rolle, wenn man den überall präsenten Farn *Danaeopsis marantacea* ausnimmt. Gründe hierfür könnten die etwas weiter entfernt, hinter den Schachtelhalmbeständen gelegenen Wachstumsorte sein.

Schwierigkeiten, mit Ausnahme eindeutig zuordenbarer Farne wie *Danaeopsis*, *Chiropteris* und *Symopteris* bereiten zudem die Erkennung und das Auseinanderhalten der zumeist sehr ähnlichen Kleinfiederchen oder fertilen Elemente mit ihren mikroskopisch kleinen Sporangien-Häufchen. Zudem muss bedacht werden, dass verschieden gestaltete Blattober- oder unterseiten der Fiederchen eine nicht vorhandene Artenvielfalt suggerieren. Einen nicht zu unterschätzenden Vorteil weist die Lokalität von Ilsfeld dagegen auf, dass das gesamte Material aus einem einzigen altersgleichen Schichthorizont stammt. So konnte das relevante Material im Zusammenhang untersucht werden, was gegenüber anderen oft aus verschiedenen Horizonten gesammelten, einen bedeutsamen Vorteil darstellt. Ein größerer Teil der Farngewächse kann unter die Großgruppe der Marattiales eingereiht werden. Dazu gehören besonders *Danaeopsis marantacea* sowie *Asterotheca merianii*, eventuell auch *Symopteris rumpfii*.

Die heutigen Marattiaceen gelten als typische Farngewächse tropischer Wälder, wobei die Gattung *Marattia* pantropisch, *Danaea* in Südamerika heimisch ist, und *Angiopteris* und *Christensenia* ihre Verbreitung in Ost- und Südost-Asien finden. Der Beginn der Marattiaceen lässt sich bis in den Karbon-Perm verfolgen, wo ihre großen Wedelblätter - meist eines *Pecopteris*-Typs - mit ganzrandigen sowie nur einer einzigen in die Fiederchen eintretenden Mittelader auffallen. Verkieselte Baumfarn-Stämme, als *Psaronius* klassifiziert, prägten besonders im Perm das Landschaftsbild. Verbreitet wurden charakteristische Synangien an der Unterseite der Blättchen, welche als *Asterotheca* oder *Scolecopteris* beschrieben wurden gefunden. Im Gegensatz zu den Osmundaceen weisen sie keine Trennung in verschieden gestaltete sterile oder fertile Wedel auf, es handelt sich um Sporotrophophylle. Die Sporangien können entweder zu Synangien verwachsen, was bei *Asterotheca merianii* zutrifft, welche kapselartig gefächert waren und bei der Reife aufsprangen, oder in Sporangienhäufchen, so genannten Sori zusammengefasst sein. Die Sporangienwand bestand aus mehr als einer Zellschicht und hatte keinen Anulus, was sie unter die heute kleine Gruppe der eusporangiaten Farne einordnet mit den einzigen beiden überlebenden Familien den Ophioglossales (Natternzungenfarne) und Marattiales.

Die Osmundaceae (Königsfarne) nehmen eine Zwischenstellung zwischen eusporangiaten und leptosporangiaten Farnen ein, da ihre Sporangien Merkmale beider Familien beinhalten. Heutzutage setzt sich diese Familie noch aus drei Gattungen zusammen: *Osmunda*, *Todea* und *Letopteris*. Die Sporangien sind nicht in Sori vereint und auch kein Indusium ist präsent. Unter diese Gruppe könnte *Todites gaillardotii* eingereiht wer-

den. Im Gegensatz dazu stehen die heute alles dominierenden leptosporangiaten Farne. Dazu gehören auch die Dipteridaceae, welche heute im indo-malaischen Raum beheimatet sind. Die fächerartigen Blätter von *Chiropteris lacerata* entfalten sich gleich den rezenten auf einem langen schlanken Blattstiel, wobei die Fächer auf fortgesetzte, sehr nahe beieinander liegende Gabelungen aufbauen.



Heutige Farne mit Millionen Jahre alten Fossilüberlieferungen

a. Heutige *Danaea alata*. Fertiler Teil mit den versenkten von der Spreite bis zum Blattende reichenden Synangien. b-c. Der Farn *Marattia laevis*. Man beachte die unterschiedlichen Nervaturen bei sterilen und fertilen Fiederchen. d-e. Rezente *Todea barbara*-Farne. Es handelt sich um niedrig wachsende Farne. Die Sporangien bedecken die Unterseite der Fiederchen.

Today's ferns with an old fossil record

a. Today's *Danaea alata*. Fertile parts with the sunken synangia covering all the plant-width. b-c. The fern *Marattia laevis*. Note the different venation on fertile and sterile leaflets. d-e. Extant *Todea barbara*-ferns. The sporangia cover the lower side of the leaflets.

Der Farn *Danaeopsis marantacea*

In der Paläobotanik vollziehen manche Pflanzengattungen, was die Namensgebung betrifft wahre Odysseen, wobei Nomenklaturregeln öfters außer Kraft gesetzt, gedehnt oder im Sinne von Bekanntheitsgrad und Entwicklungslinien interpretiert werden. Ein Musterbeispiel bilden der Farn *Danaeopsis marantacea* sowie der Cycadophyt *Taeniopteris angustifolia*, wohl auch bedingt durch ihre relativ ähnlichen Blattstrukturen.

Ausgewählte Erforschungshinweise

Klasse: Filicopsida

Order: Marattiales Prantl, 1874

Familie: Danaeaceae Agardh, 1822

Genus *Danaeopsis* Heer 1864

1820 *Taeniopteris marantacea* PRESL IN STERNBERG, Versuch einer geognost. botan. Darstellung der Vorwelt, pag. 139

1827 *Marantoidea arenacea* JÄGER, S. 28, Pl V, Fig. 5 in „Über die Pflanzenversteinerungen welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen“

1828 *Taeniopteris bertrandi* BONGNIART, Pl. 82, Fig. 5

1864 *Danaeopsis marantacea* SCHENK, p. 84

1865 *Taeniopteris marantacea*, HEER, Tafel 2, Fig. 5

1865 *Danaeopsis marantacea* in SCHÖNLEIN & SCHENK, p. 16, pl. 7, fig. 2,3,4

1820 beschrieb K. B. Presl in Sternbergs Werk „Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Vorwelt“ auf Seite 139 eine Pflanzenart mit *Taeniopteris marantacea*. Dem folgte im Jahr 1827 der Stuttgarter Arzt Georg Friedrich Jaeger in seinen „Über die Pflanzenversteinerungen welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen“, wo er einen Pteridophyten, den er in eine Entwicklungslinie heutiger Adiantum- oder Maranta-Farne stellte, mit *Marantoidea arenacea* benannte.

Die Verwirrung steigerte im Jahr 1864 August Schenk im dem er in seinen „Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation“ ohne Bildtafel, aber mit lateinischer Diagnose-Beschreibung die Kombination *Danaeopsis marantacea* einführte und sich dabei auf den vermeintlichen Erstbeschreiber Oswald Heer berief, welcher aber in seinem erst ein Jahr später erschienenen (sic!) Werk „Die Urwelt der Schweiz“ weder

eine Beschreibung noch eine Diagnose, und selbst in seiner Bildtafel den Farn als *Taeniopteris marantacea* und *Danaeopsis* nur als Möglichkeit einer eventuell anderen Klassifizierung anregte. August Schenk machte allerdings dann ein Jahr später wieder einen etwas konfusen Rückzieher in dem er im gemeinsam mit Schönlein herausgegebenen Werk „Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens“ (1865) feststellte: „Schönlein selbst fasste die Pflanze richtiger, als die späteren Autoren auf; er erkannte in ihr eine *Taeniopteris*, schuf aus seinem vollständigsten Exemplar eine eigene Art, *Taeniopteris fruticosa*, vereinigte aber die Fragmente derselben richtig mit Jaeger's *Marantoidea arenacea*“.

In der Folge wurde immer wieder auf die Widersprüche hingewiesen, so durch Thore Gustaf Halle im Jahr 1921, wo er anführte, dass *Marantoidea* gegenüber *Danaeopsis* der Vorrang gebührte, da Heer seinen Gattungsnamen anhand eines fertilen Blattes einführte, im Gegensatz zu Jaeger, der ein steriles Blatt beschrieb, was nicht ausreichend sei, um dessen Erstbeschreibungsrecht außer Acht zu lassen. Selbst laut gültigen Nomenklaturregeln hätte der von Jaeger gewählte Gattungsname *Marantoidea* und Karel Bořivoj Presl's Artname *marantacea* Vorrang gehabt. Durchgesetzt hat sich für diesen typischen Keuperfarn schlussendlich der Name *Danaeopsis marantacea*, wobei als Grund eine zwischenzeitlich stattgefunden tiefere Verankerung angeführt wurde (Zijlstra et. al., 2010). Wichtiger als über das Für und Wider der Gerechtigkeit einer Namensgebung zu argumentieren sollte auf die Stellung dieses Farns in der Pflanzenwelt eingegangen werden.

Beschreibung von *Danaeopsis marantacea*

Gesamtpflanze: Mehr als einen Meter große, pinnate, einfach verzweigte ganzrandige Blattwedel (ILS 855). Sterile größer als fertile.

Sterile Blätter: Einer zentralen massiven Rhachis entspringende Einzelwedel in gegenständiger bis leicht versetzter Anordnung (ILS 855). Nervaturen sich mindestens einmal an der Basis verzweigend, meist jedoch gegen Fiederrand noch mehrmals netzartig aufgabelnd. Einzelwedel bis 7 cm breit (ILS



Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Einzelwedel steril (ILS 203); c. Einzelblatt (ILS 36); d. Apikaler Teil eines Einzelblattes (ILS 241); e. Einzelwedel fertil (ILS 444); f. Teil eines fertilen Wedels (ILS 334); g. Detail der Synangien.

Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Whole plant; b. Sterile frond (ILS 203); c. Single leaf (ILS 36); d. Apical part of a single leaflet (ILS 241); e. Single fertile frond (ILS 444); f. Part of a fertile leaflet (ILS 334); g. Detail of the synangia



Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Sterile Wedel

1. Fast kompletter 85 cm hoher, 70 cm breiter Gesamtwedel (ILS 855 Coll. Pohl); 2. Modellhaft ausgeprägter Einzelwedel (ILS 773, Coll. Frieß)

The fern *Danaeopsis marantacea*. Sterile fronds

1. Mainly complete, 85 cm long, 70 cm wider frond (ILS 855 Coll. Pohl); 2. Exemplary conserved single leaflet (ILS 773, Coll. Frieß)



Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Sterile Wedel

1. 40 cm langer, 7 cm breiter Einzelwedel (ILS 218); 2. Isoliertes Einzelblatt mit 7 cm Breite (ILS 36); 3-4. Habitus der *Danaeopsis marantaceae*-Farne: spitz-zulaufende Blätter (ILS 743); Apikal gerundet (ILS 729); 5. Sich am Rande der Wedel maschenartig aufgabelnden Venen (ILS 241); 6. Detail sich verzweigender basaler und apikaler Nervaturen (ILS 272, alle Coll. Nißler)

The fern *Danaeopsis marantacea*. Sterile fronds

1. 40 cm long, 7 cm wide single leaflets (ILS 218); 2. Isolated leaflet with 7 cm width (ILS 36); 3-4. Blueprint of the *Danaeopsis marantaceae*-ferns: Leaflets ending tapered (ILS 743); ending apically rounded (ILS 729); 5. Reticulate veins on the end of a leaflet (ILS 241); 6. Detail of basal and apical netlike branching venations (ILS 272, all Coll. Nißler)

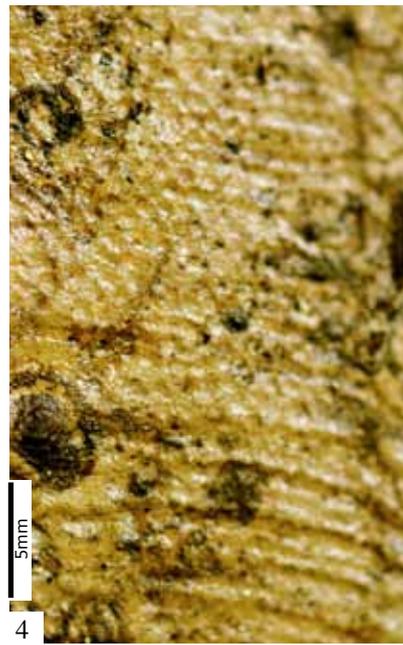


Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Fertile Wedel

1-2. Fertiler Wedel mit den zwischen den Adern inserierten Sporangien, sowie Detail der leicht gestielten Blätter (ILS 203); 3-4. Zwischen den Adern befanden sich bei den fertilen in zwei Reihen die Sporangien (ILS 702, 721 Alle Coll. Nibler)

The fern *Danaeopsis marantacea*. Fertile fronds

1-2. Fertile frond with the sporangia inserted between the veins, and detail of the slightly stalked leaves (ILS 203); 3-4. The fertile fronds hold between the veins their synangia (ILS 702, 721, all Coll. Nibler)



Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Fertile Wedel

1. Detail eines fertilen Wedels (ILS 334); 2. Apikaler Teil eines fertilen Wedels (ILS 421); 3-5. Fertile Wedel mit Details der zwischen den Nervaturen versenkten von der Spreite bis zum Blattende reichenden zweireihigen Synangien (ILS 599, alle Coll. Nißler)

Der Farn *Danaeopsis marantacea*. Fertile Wedel

1. Detail of a fertile leaflet (ILS 334); 2. Apical part of a fertile frond (ILS 421); 3-5. Fertile frond with details of the sunken and till the end of the leaf reaching synangia arranged in two rows (ILS 599, all Coll. Nißler)

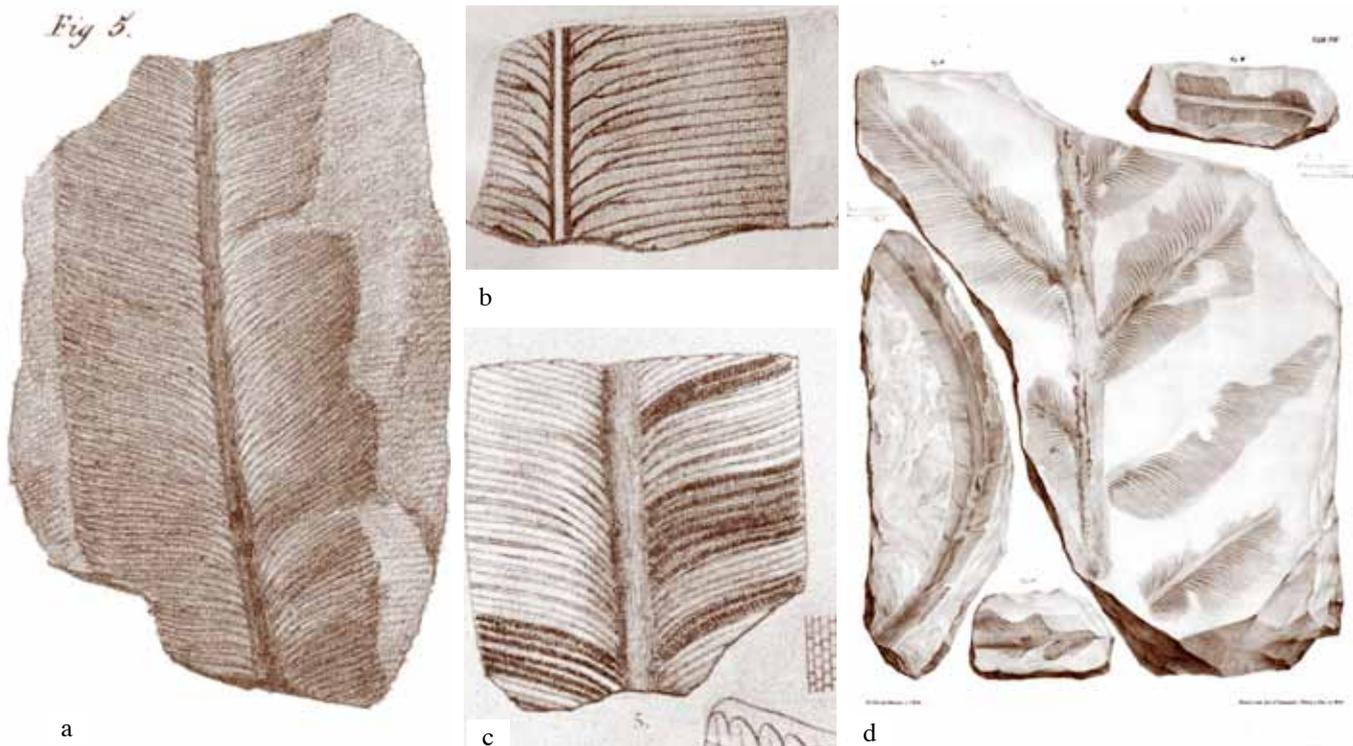
36), 50 und mehr Zentimeter lang, am Ende abrupt leicht abgerundet (ILS 444, 729) bis spitz zulaufend (ILS 743). Rand glatt. Stiel nur ansatzweise bis gar nicht vorhanden, und sofort von der Basis in den Wedel übergehend.

Fertile Blätter: Den sterilen ähnlich, aber grundsätzlich kleiner und mit leichtem Stielansatz ausgestattet. An der Unterseite zwischen den Nervaturen eingesenkt in Doppelreihen Sporangien welche bis fast an den Rand reichen.

Stellung von *Danaeopsis* in der Pflanzenwelt

Im Laufe der Zeit wurden an die fünfzehn triasisch-jurassische *Danaeopsis*-Unterarten aus der nördlichen Hemisphäre beschrieben. Der Name *Danaeopsis* würde eigentlich engere Verwandtschaftsverhältnisse zur heutigen ausschließlich auf dem

amerikanischen Kontinent von Kuba bis nach Brasilien reichenden Farngattung *Danaea* bedingen. Obwohl sich einige Autoren (Christenhusz, 2007) dagegen aussprechen, weisen die lang gestreckten, kompakten, von der Mittelrippe bis zum Blattrand reichenden zweireihigen Synangien, welche zwischen den Adern angesiedelt sind, trotzdem Parallelen mit der rezenten Farngattung *Danaea* auf. Zudem ist die heutige Gattung *Danaea* die einzige unter den Marattiales in der fertile und sterile Wedel verschieden gestaltet sind. Erstere sind kleiner und etwas länger gestielt (ILS 203), sterile Blätter dagegen größer, länger, während ihre Blattbasen bis zur Spreite reichen (ILS 444, 245). Aus all diesen Gründen kann ein Vorläuferstatus zu den heutigen *Danaea*-Farnen stark in Erwägung gezogen werden.



a. 1827 führt Georg Friedrich Jaeger erstmals den Farn *Marantoidea arenacea* in „Über die Pflanzenversteinerungen welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen“ in die Literatur ein (Folium oblongum intergerrim costatum costis ascendentibus), Fig. 28. Tab. V Fig. 5; **b.** 1828 beschreibt Adolphe Brongniart *Taeniopteris bertrandi* (Histoire des Végétaux Fossiles“, Pl 82, Fig. 5, **c.** Als „*Taeniopteris marantacea*“ von Oswald Heer im Jahr 1865 abgebildeter fertiler Wedel von *Danaeopsis* (Die Urwelt der Schweiz, Tafel 2, Fig. 5) **d.** *Danaeopsis marantacea* (Pl. 7, Fig. 2,3,4) und *Taeniopteris angustifolia* (Fig. 1) im 1865 von Schönlein und Schenk erschienenen Werk „Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens“.

Der Farn *Asterotheca merianii*

Ein anderer vor allem durch die Ästhetik seiner fertilen Fiederchen auffallender Farn stellt *Asterotheca merianii* dar, welcher unter die Großgruppe der Marattiales aufgrund seiner großen Eusporangien, die einzeln in Sori oder zu Synangien verwachsen sind, eingeordnet werden kann. Interessant bei diesem Farn die manchmal zu Irritationen führende Andersartigkeit der Nervaturen an der Ober- und Unterseite der Fiederchen. Sie zeigen sich filigran an der Basis eintretend und mehrmals bis zum Ende gabelnd an der Oberseite, während die Unterseite diese Gabelungen nicht oder kaum widerspiegelt. Charakteristisch auch die wuchtigen zentralen Achsen, welche sich selbst an den Nebenachsen fortsetzen und andeuten, welche beträchtliche Größen die Wedel erreichen konnten.

Ausgewählte Erforschungshinweise

Klasse: Filicopsida

Order: Marattiales Prantl, 1874

Genus *Asterotheca* PRESL ex CORDA, 1845
Asterotheca merianii (BRONGNIART) STUR
1885 Figs. IA-I, 12A

1834 BRONGNIART p. 289-290, pl. 91, fig. 5

1864 Alethopteris meriani SCHENK, p. 89- 90, pl. 8, fig. 2

1865 Pecopteris meriani HEER, p. 48, pl. 2, figs. 2-3

1885 Asterotheca meriani STUR, p. 97

1904 Asterotheca meriani LEUTHARDT, p. 31-32, pl. 21, figs. 4-5

1908 Asterotheca meriani NATHORST, p. 7-8, pl. 1, figs. 9-12

2011 *Asterotheca merianii* KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, p. 210-214, fig. 1 A-I

Beschreibung von *Asterotheca merianii*

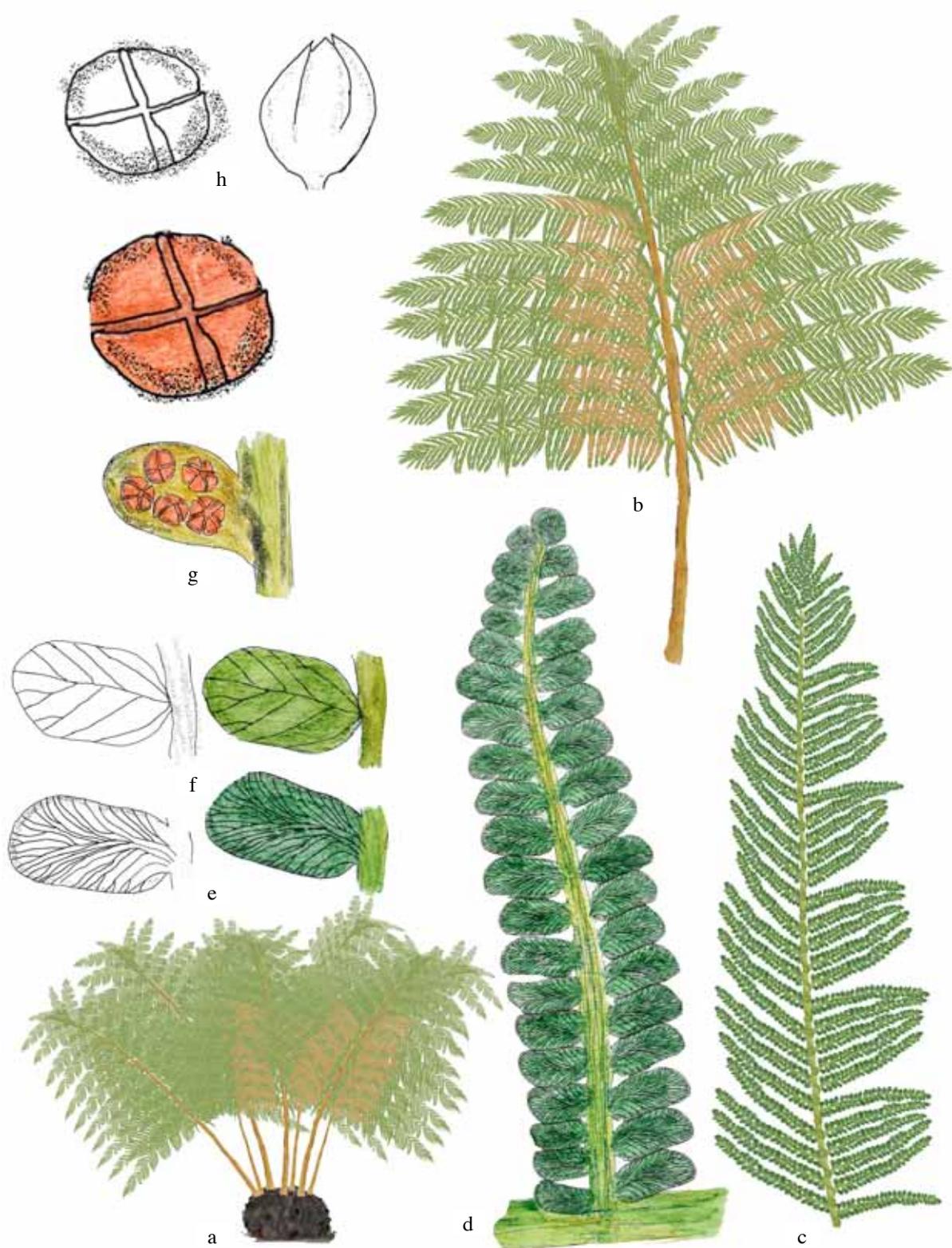
Gesamtpflanze: Bipinnate Blattwedel mit wahrscheinlich weit über einen Meter Länge (ILS 214, 215), mit starker Hauptachse (bis zu 2,5 cm) und kräftigen Nebenachsen (bis zu 0,5 cm Dicke). Seitenwedel gegenständig bis subgegenständig angeheftet.

Sterile Blätter: Rundlich zulaufende, leicht längliche Fiederchen bis 1 cm Länge und 0.8 cm Breite. Eng aneinander stehend aber sich nicht überlappend. An der Oberseite der sterilen Blättchen eine Hauptnervatur an der Basis eintretend, die abzweigenden 4-6 paarweisen Seitennerven nie oder sich einmal gegen Ende des Fiederchens aufgabelnd (ILS 37). Nervatur an der Unterseite an der Basis gedrungen.

Fertile Blätter: Ähnlich den sterilen in Größe, Nervaturen nicht oder nur undeutlich ersichtlich. 5- 7 isolierte Synangien auf der Unterseite der Fiederchen aufsitzend (ILS 623, 536). Diese unter einem Millimeter groß, rundlich. Synangien sich aus 3-5, zu meist 4 Sporangien zusammensetzend.

Stellung von *Asterotheca* in der Pflanzenwelt

1834 beschrieb Adolphe Brongniart einen Farn unter dem Namen *Pecopteris meriani*, doch eine Einordnung unter diese Formgattung erwies sich als nicht zielführend, sodaß ab 1885 durch Dionýz Štúr und nochmals später durch Alfred Gabriel Nathorst der Name *Asterotheca meriani* zur Anwendung gelangte (Kustatscher & Van Konijnenburg-Van Cittert, 2011). Charakteristisch für diesen Farn sind die wuchtigen zentralen Achsen, welche sich auch an den Nebenachsen fortsetzen. Da Wedel (in diesem Fall bipinnate) und deren Blattgestalten nicht immer genügend aussagekräftig sind, sollte vorrangig auf die fertilen Elemente eingegangen werden. Ähnliche sowohl fertile, wie sterile Fiedern sind schon aus dem Karbon bekannt und wurden unter *Pecopteris* (*Scolecopteris*) *arborescens* beschrieben. Sie ziehen sich aufgeteilt auf verschiedene *Scolecopteris*-Arten den ganzen Unterperm hindurch. Effektiv sind bei *Asterotheca merianii* Ähnlichkeiten mit fertilen *Scolecopteris*-Fiedern nicht zu verleugnen. Auch dort handelt es sich um drei bis fünf, wiederum zumeist zu viert zusammengesetzte Sporangien, welche so jeweils ein Synangium bilden. Sie sitzen basal oder mittels eines kurzen Stiels verbunden auf dem Fiederblättchen auf. Die gute Sichtbarkeit der Sporangien sowohl bei *Scolecopteris* aus dem Unterperm (Döhlener Becken), als auch bei *Asterotheca merianii* von Ilsfeld sind wahrscheinlich durch die höhere Resistenz der harten und trockenen Sporangienwände begründet (ILS 262, 536, 623, 739). Die Fiederchen sind für gewöhnlich klein und gabeln sich wenig. Deshalb auch der Name *Scolecopteris*, was Madenfarn bedeutet, ein Hinweis auf die eigenartigen Verkieselungsformen, welche schon früh auffielen. Obwohl in Erwägung gezogen könnte *Asterotheca* aufgrund der Synonymität mit *Scolecopteris* zu verschmelzen, wurde es trotzdem als sinnvoll erachtet, diese triasischen Farne als *Asterotheca merianii* weiterlaufen zu lassen. Und sie als interessante Bindeglieder zwischen den primitiven Psilotopsida (Gabelblattgewächse) mit ihren jeweils zu dritt zu einem Synangium verwachsenen Sporangien und den Marattiales zu betrachten.

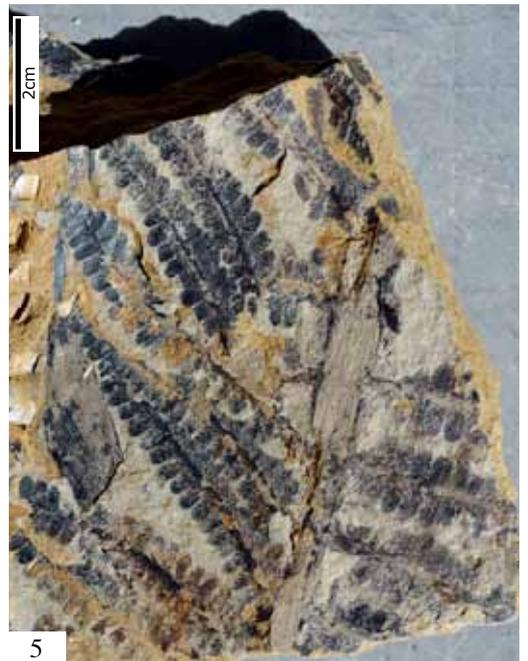
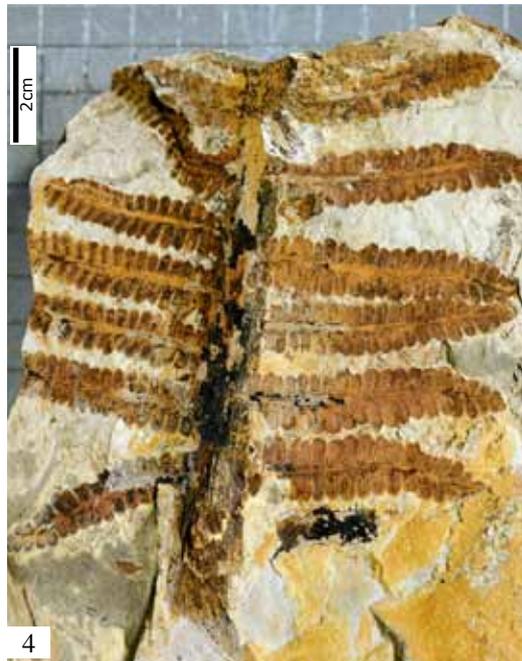


Der Farn *Asterotheca merianii*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Fertiler Gesamtwedel; c. Steriler Wedel zweiter Ordnung; d. Steriler Wedel dritter Ordnung - Aufsicht; e. Fiederchen steril Aufsicht; f. Steriles Fiederchen Unterseite; g. Fertiles Fiederchen mit an der Unterseite sitzenden Sporangien welche zu Sori zusammengefasst sind. h. Einzelne Sporangien Aufsicht und Lateransicht.

Der Farn *Asterotheca merianii*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Whole plant; b. Fertile frond; c. Sterile frond of second order; d. Sterile frond of third order - Upper side view; e. Sterile leaflets upper view; f. Sterile leaflet, lower side; g. Fertile leaflet with sporangia on the lower side aggregated to sori. h. Single sporangia upper and lateral side



Der Farn *Asterotheca merianii*. Wedel

1 - 2. Teile von großen, durch Transport zerstörte Wedel. Man beachte die dicke Rhachis (ILS 214, ILS 746); 3 . Wedel zweiter Ordnung (ILS 37); 4-5. Wedelteile (ILS 157, 712, alle Coll. Nißler); 6. Zwei mit dem Hauptstamm verbundene sterile Wedel (ILS 851, Coll. Silberhorn)

The fern *Asterotheca merianii*. Fronds

1 - 2. Parts of huge frond destroyed in the sedimentation process. Observe the thick rachis (ILS 214, ILS 746); 3 . Frond of second order (ILS 37); 4-5. Parts of the fronds (ILS 157, 712, all Coll. Nißler); 6. Two fronds connected with the main rachis (ILS 851, Coll. Silberhorn)

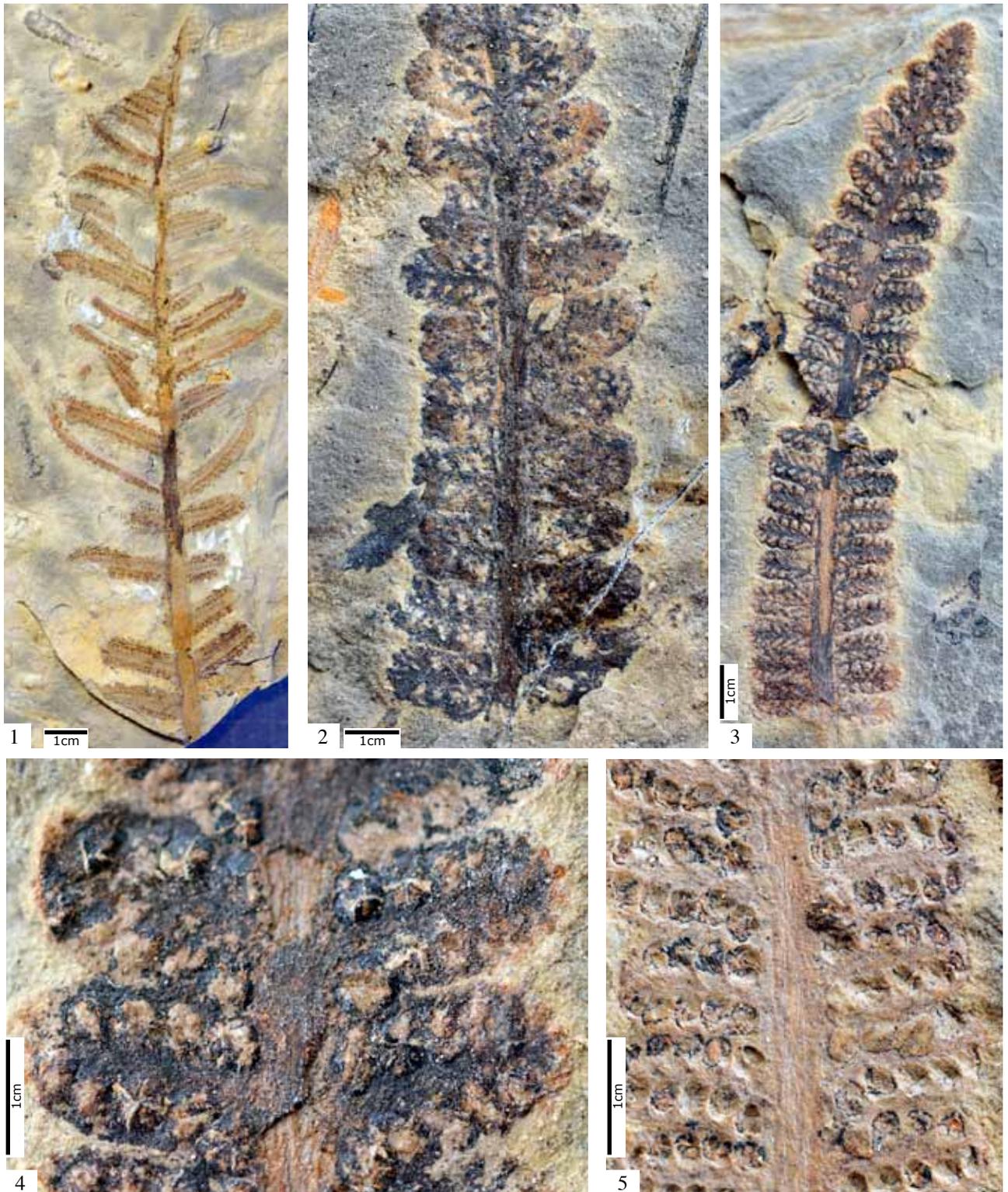


***Asterotheca merianii*. Einzelfiederchen**

1. Sich gabelnde Stammbasis mit sterilen Fiederchen, Oberseite (ILS 851, Coll. Silberhorn); 2. Teil eines sterilen Wedels von der Oberseite (ILS 157); 3-4. Teil eines teilweise fertilen Wedels, Unterseite. Man beobachte die Verschiedenheit der Ausprägung auf dem gleichen Wedel (ILS 745); 5. Teil eines Wedels und Detail der Fiederchen - Unterseite (ILS 324); 6. Fiederchen-Unterseite (ILS 149, alle Coll. Nißler)

***Asterotheca merianii*. Single leaflets**

1. Forking base with sterile leaflets. Upper side (ILS 851, Coll. Silberhorn); 2. Part of a sterile frond, upper side view (ILS 157); 3-4. Part of a partially fertile frond, lower side. Note the differences of the leaflets on the same frond (ILS 745); 5. Part of a frond and detail of the leaflets, lower side. (ILS 324); 6. Leaflets lower side (ILS 149, all Coll. Nißler)

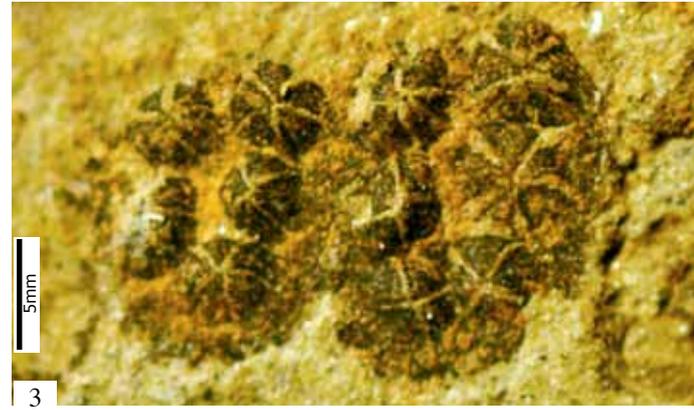
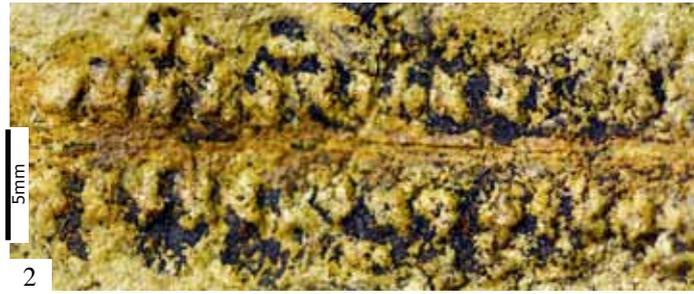


***Asterotheca merianii*. Fertile Wedel**

1. Fertiler Wedel (ILS 850, Coll. Silberhorn; 2. Fertiler Wedel Oberseite (ILS 766); 3-5. Äußerst gut erhaltenes fertiles Fiederchen, die Synangien als Platte und Gegenplatte zeigend (ILS 747, alle Coll. Frieß)

***Asterotheca merianii*. Fertile fronds**

1. Fertile frond (ILS 850, Coll. Silberhorn; 2. Fertile frond upper side view (ILS 766); 3-5. Especially well-preserved fertile leaflet; the synangia on the plate and counter-plate showing (ILS 747, all Coll. Frieß)



***Asterotheca merianii*. Fertile Wedel**

1 -2. Teil eines fertilen Wedels mit überreifen Synangien (ILS 262); 3. Detail der fertilen Fiederchen mit den charakteristischen kreuzförmig segmentierten Sorihäufchen, welche zu 5-7 auf einem Fiederblatt aufsitzen (ILS 623); 4. Synangien, teilweise in lateraler Stellung (ILS 739); 5. Teil eines fertilen Wedelteiles (ILS 536, alle Coll. Nißler)

***Asterotheca merianii*. Fertile fronds**

1 -2. Part of a fertile frond with mature synangia (ILS 262); 3. Detail of the fertile leaflets with the characteristic cross-shaped sori-accumulation. From 5 till 7 sit on one single leaflet (ILS 623); 4. Synangia, partially in lateral position (ILS 739); 5. Part of a fertile frond (ILS 536, all Coll. Nißler)

Der Farn *Symopteris rumpfii*

Eine weitere durch seine turbulente Erforschungsgeschichte auffallende Farngattung stellt *Symopteris rumpfii* dar. Es handelt sich um bipinnate Wedel, wobei dessen schlank lang gezogene Blätter, welche die Sporangien fest umhüllen, ihnen ein unverkennbares Aussehen verleihen.

Ausgewählte Erforschungshinweise

Familie Mariattaceae? Osmundaceae?
Genus *Symopteris* Xu in Xu et al., 1979
Cycadites rumpfii (Schenk 1864) Taf. VI, Fig. 1

1877 *Bernoullia helvetica*, HEER, Flora foss. helvet., p. 88; pl. 38, 1-6.

1995 *Bernoullia franconica*, KELBER & HANSCH, p. 58; Fig. 124

2011 *Symopteris rumpfii* KUSTATSCHER ET AL., pp. 48-52, Pl. IV Fig. 1-3; V Fig. 1-4; VI Fig. 5-8.

August Schenk beschrieb im Jahr 1864 die neue Gattung *Cycadites rumpfii* aus dem Lettenkohlsandstein von Estenfeld bei Würzburg. Er fasste die Eigenschaften der Blätter als dick und ledrig mit einem Mittelnerve, dem die Seitennerven fehlen, zusammen und stellte die Pflanze unter die Cycadeen (Schenk, 1864). 1877 führte Oswald Heer den Namen *Bernoullia (helvetica)* für einen Farn aus dem Karn der Neuwelt in der Schweiz ein. 1979 stellten allerdings chinesische Forscher (Xu et al. 1979) fest, dass dieser Name schon an eine Pflanze aus der Familie der Bombacaceen vergeben worden war (Oliver, 1873) und deshalb die rezente *Bernoullia* aus der Gruppe der Malvengewächse Priorität hätte. Somit kam der Name *Symopteris* zum Zug, obwohl streng genommen der Name *Cycadites* - mit Ausnahme seiner Namenswidersprüchlichkeit zu den Cycadeen - gleich viel oder noch mehr Anrecht gehabt hätte. Es handelte sich um eine in der Mittel-Ober-Trias auf der nördlichen Hemisphäre weit verbreitete Farngattung.

Der Farn *Symopteris rumpfii*

Gesamtpflanze: Bipinnate Blattwedel (ILS 151) mit 1 bis 1.5 cm dicker manchmal apikal noch verzweigender Hauptrhachis.

Sterile Blätter: Ledrige, ganzrandige Blätter (bis 10 cm lang), rundlich bis leicht zugespitzt zulaufend. Manchmal den Anschein einer Segmentierung erweckend (ILS 497). Nervaturen

schwach erkennbar. Rhachis dünn bis kaum vorhanden.

Fertile Blätter: Kleiner als die sterilen, bis 5 cm lang, 1.5 cm breit, lang gezogen elliptisch, ganzrandig, Außenkanten nach unten gebogen um die Sporangien zu verhüllen. Unterseite dicht mit Sporangien in mehreren Reihen besetzt, diese bei der Reife über die Blätter hinaus herunterhängend.

Stellung von *Symopteris* in der Pflanzenwelt

Eine botanische Einordnung dieser Farngattung in eine der heutigen Pflanzenfamilien ist problematisch, da relativ idente Formen nicht mehr anzutreffen sind. Es wurden aber Eingrenzungen versucht (Kustatscher et al., 2011), welche sich hauptsächlich auf die Marattiales und Osmundales konzentrieren. Die relative Größengleichheit der Blätter steht allerdings im Kontrast zu den klar unterscheidbaren fertilen und sterilen Wedeln der Osmundaceen. Auch eine Klassifikation unter eine der Untergruppen der Marattiales wie *Danaea* verläuft unbefriedigend. Die Sporangien scheinen allerdings in Sori gruppiert oder zu Synangien verschmolzen, was für die Marattiaceae sprechen würde. Deshalb können noch keine eindeutigen Hinweise auf eine Stellung von *Symopteris* innerhalb der Farngewächse gegeben werden.



Cycadites rumpfii aus August Schenk, 1864, Tafel 6, Fig. 1. „Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation“

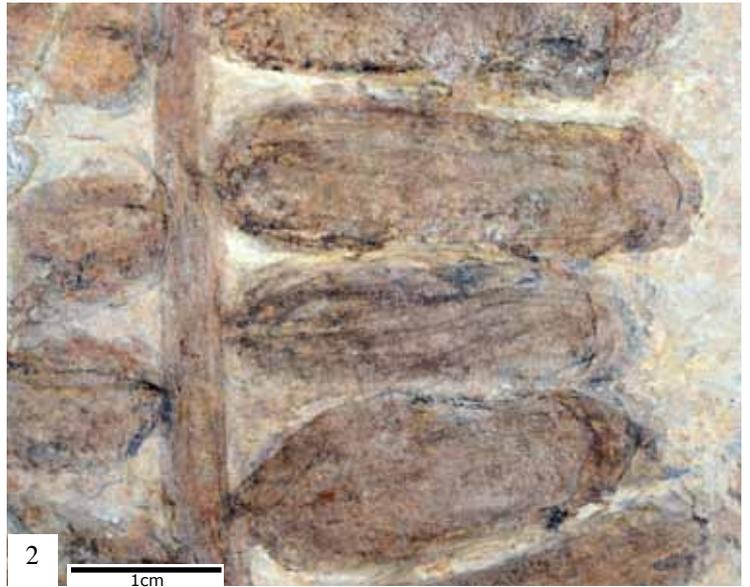


Der Farn *Symopteris rumpfii*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Fertiler Wedel (Holotype ILS P24165); b. Sterile Blätter; c. Fertiles Fiederchen Unterseite; d. Fertile Wedelteile mit hängenden Sporangien (ILS 30); e. einzelne Sporangien mit Öffnungsstellen.

The fern *Symopteris rumpfii*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Fertile frond (Holotype ILS P24165); b. Sterile leaves; c. Fertile leaflet, lower side; d. Fertile fronds with hanging sporangia (ILS 30); e. Single sporangia semi-opened.



Der Farn *Symopteris rumpfii*

1. Teil eines fertilen Wedels. Neotyp (ILS P24165); 2. Steriles Blatt Oberseite (ILS P24165); 3. Fertiles Blatt. Beide Gegenabdruck des Neotyps; 4-5. Fertile Blätter mit an der Unterseite herabhängenden Sporangien (ILS 30); 5. Fast kompletter fertiler Wedel. Alle Ilsfeld, Coll. Donà, Teilweise jetzt Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart)

The fern *Symopteris rumpfii*

1. Mainly complete fertile frond. Neotype (ILS P24165); 2. Sterile leaf upper side (ILS P24165); 3. Fertile pinna. Both counterplate of the neotype; 4-5. Fertile leaves with from the lower side hanging sporangia (ILS 30); Coll. Donà, partially now deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart)



Der Farn *Symopteris rumpfii*

1-4. Teile eines fertilen Wedels (ILS 151 alle Coll. Nißler); 5-6. Teile eines fertilen Wedels. Alle Ilsfeld, Coll. Donà

The fern *Symopteris rumpfii*

1-4. Parts of fertile fronds (ILS 151 all Coll. Nißler); 5-6. Fertile fronds evidencing the position of the sporangia. All Ilsfeld, Coll. Donà

Der Farn *Todites gaillardotii*

Eine weitere sich durch größere Fiederblättchen auszeichnende FarnGattung aus Ilsfeld stellt *Todites gaillardotii* dar. Aufgrund verschiedener Charakteristiken wie Sporangien welche fast die gesamte Unterseite bedecken oder dem Fehlen dominierender Mittelnerven wird diese FarnGattung unter die Osmundaceen eingereiht.

Ausgewählte Erforschungshinweise

Familie Osmundaceae
Genus *Todites* SEWARD1900

1828 *Neuropteris gaillardotii* BRONGNIART, p. 245, pl. 74, fig. 3a.

1922 *Neuropteris distans* PRESL - COMPTER, p. 25, pl. 1, fig. 7.

1995 *Cladophlebis distans*, KELBER & HANSCH, figs. 136, 139, 284.

2011 *Todites gaillardotii* KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, p. 222-224, fig. 4 c,d, fig. 5a-d

Als Adolphe Brongniart 1828 diese Art zum ersten Mal als *Neuropteris gaillardotii* aus dem Muschelkalk von Luneville in Frankreich beschrieb, bildete er zwei Exemplare ab. Eines mit gerundeten Fiederchen, sich mehrmals aufgabelnder Nervatur und ohne erkennbare Mittelrippe (Pl. 74, fig. 3a) und eines mit Mittelrippe, (pl 74, fig. 3) wie es von *Cladophlebis remota* (Presl in Sternberg) bekannt ist (Kustatscher & Van Konijnenburg-Van Cittert, 2011). In der Folgezeit wurden Farnblätter ähnlichen Aufbaus aus der Mitteltrias unter verschiedenen Namen wie *Sphenopteris* oder auch *Cladophlebis distans* beschrieben (Kelber, 1995, 2015), wobei einige wahrscheinlich *Todites gaillardotii* zuzuordnen sind. Allerdings ist ohne Kenntnis der fertilen Organe eine Zuordnung unsicher.

Beschreibung von *Todites gaillardotii*

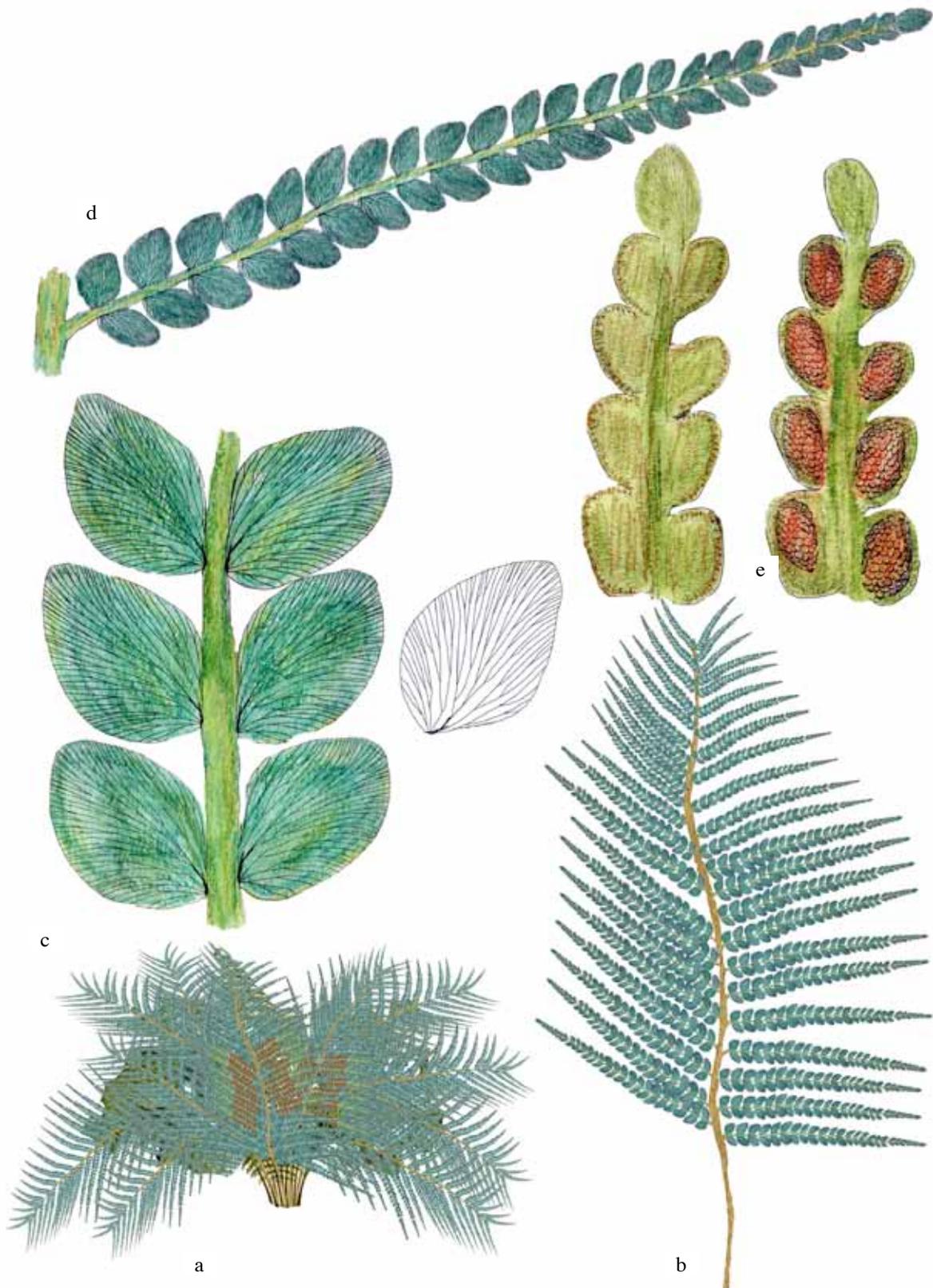
Gesamtpflanze: Bipinnate große Blattwedel (ILS 38), mit relativ uniformen sterilen und fertilen Blättern in gegenständiger bis leicht versetzter Anordnung. Wedel erster Ordnung leicht aufsteigend.

Sterile Blätter: Rundliche bis leicht spitz zulaufende Fiederchen mit 1.5 cm Länge und 1 cm Breite. Stark neuropteride, zarte sich mehrmals aufgabelnde Nervaturen ohne auffallende Mittelrippe (ILS 11, 38, 306).

Fertile Blätter: Möglicherweise *Rhacophyllum crispatum*. Es ist nicht ganz geklärt ob leicht an den Rändern eingerollte Fiederchen die fertilen Elemente von *Todites* darstellen (ILS 38, 383, 835), oder doch jene als *Rhacophyllum crispatum* bezeichneten und in diesen Schichten häufig vorkommenden fertilen Wedel zu *Todites* gehören. Für diese Theorie würde eine Einordnung in die Osmundaceae sprechen, welche sich auch heute durch ihre verschiedenen gestalteten sterilen und fertilen Wedeln auszeichnen. Bis zu einer endgültigen Klärung werden diese dazu gestellt.

Stellung von *Todites* in der Pflanzenwelt

Erste Vertreter der Osmundaceae treten an der Grenze Karbon-Perm mit *Todites muelleri* (Perner & Wachtler, 2013, 2015), oder dem russischen Pechora-Basin (Ufimian) auf (*Todites lobulatus*, Naugolnykh, 2002). Im Mesozoikum erreichten sie dann eine erste Hochblüte. Eine Grundcharakteristik aller fossiler *Todites*-Arten sind die relativ großen Fiederchen, durchzogen von sich mehrmals aufgabelnden feinen Nervaturen ohne auffallende Mittelrhachis. Dies kann als Unterscheidungsmerkmal zu anderen FarnGattungen genommen werden. Die fertilen Wedel ähnelten den sterilen, nur an den Rändern zeigen sie sich leicht eingerollt, um Platz für die an der Unterseite anhaftenden Sporen zu schaffen. Alles Eigenheiten welche schon charakteristisch im frühen Perm wie auch bei der mitteltriasischen Art *Todites gaillardotii* sind und im wesentlichen keine größeren Veränderungen erfuhren. Die Fiederwedel erster Ordnung lassen sich aufgrund ihrer Größe und Ausformung relativ leicht von den anderen in Ilsfeld vorkommenden Farnen wie *Asterotheca merianii* abgrenzen. Zu *Symopteris rumpfii* als auch *Danaeopsis marantacea* bestehen ohnehin keine Unterscheidungsschwierigkeiten.



Der Farn *Todites gaillardotii*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Gesamtwedel; c. Einzelne Fiederblättchen; d. Wedel erster Ordnung. e. Fertile Fiederchen, Vorder- und Rückseite.

The fern *Todites gaillardotii*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Whole plant; b. Single frond; c. Single leaflets; d. First order frond. e. Fertile leaflets, Upper and lower side.

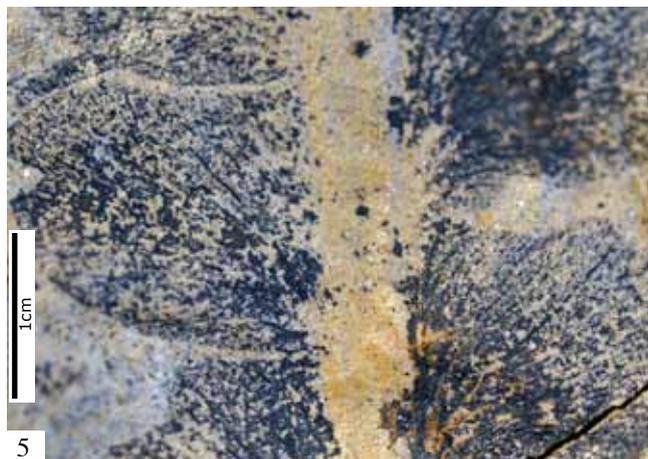
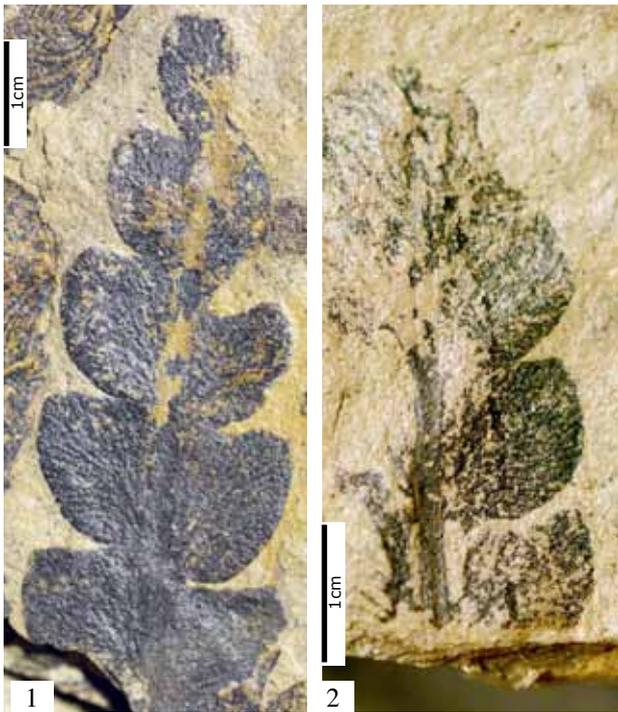


Der Farn *Todites gaillardotii*. Sterile Wedel

1. Fast kompletter Wedel (ILS 878, Coll. Pohl); 2-3. Teile eines gesamten Wedels, während der Einbettung zum Teil zerbrochen, mit fertilen und sterilen Elementen (ILS 38); 4. Details eines sterilen Wedels (ILS 11, alle Coll. Nißler)

The fern *Todites gaillardotii*. Sterile fronds

1. Mainly complete frond (ILS 878, Coll. Pohl); 2-3. Part of a whole frond, destroyed during the sedimentation with fertile and sterile pinnula (ILS 38); 4. Details of a sterile frond (ILS 11 all Coll. Nißler)



2

Der Farn *Todites gaillardotii*. Wedelteile

1. Teile eines fertilen Wedels mit leicht gekrümmten Außenkanten (ILS 38); 2. Fertiler Wedel (ILS 383, alle Coll. Nißler); 3-4. Fertiler Wedel mit Detailansicht der Sporen (ILS 848); 5. Fertiler Wedel (ILS 835, alle Coll. Silberhorn)

The fern *Todites gaillardotii*. Pinnae

1. Part of a fertile frond with slightly incurved edges (ILS 38); 2. Fertile frond (ILS 383, all Coll. Nißler); 3-4. Fertile frond with detail of the spores (ILS 848); 5. Fertile frond (ILS 835, all Coll. Silberhorn)



Rhacophyllum crispatum*. Möglicher fertiler Teil des Farns *Todites gaillardotii

1-2. Fertiler Wedelteil mit *Todites*-ähnlichen Fiederchen an der basalen Seite (ILS 879); 3-4. Fertile Wedelteile (ILS 882, 883, alle Coll. Pohl); 5-6. Wedelteil und Detail der Sporangien-tragenden Fiederchen (ILS 353, Coll. Nißler)

Rhacophyllum crispatum*. Probably fertile parts of *Todites gaillardotii

1-2. Fertile frond with *Todites*-resembling leaflets on the basal part (ILS 879); 3-4. Fertile pinnules (ILS 882, 883, all Coll. Pohl); 5-6. Frond and details of the sporangia bearing pinnules (ILS 353, Coll. Nißler)

Der Farn *Chiropteris lacerata*

In Ilsfeld, aber auch an anderen Orten der mitteltriasischen (Langobard) Erfurt-Formation von Baden-Württemberg werden immer wieder lang gestielte Wedel deren trichterförmig ausgebreitete Blätter eine netzartige Nervatur aufweisen, gefunden. Sporangien an der Unterseite weisen in Richtung der Farngewächse.

Ausgewählte Erforschungshinweise

Klasse: Filicopsida

Familie: Dipteridaceae, Seward & Dale 1901

Genus *Chiropteris* Kurr ex Bronn 1858

1931 *Chiropteris lacerata* (Quenstedt) Rühle von Lilienstern 1931, Figs. 8G, 12J

1852 *Cyclopteris lacerata* QUENSTEDT, p. 710.

1858 *Chiropteris digitata* KURR ex BRONN, p. 61-63, pI. 10, figs. 1-4.

1864 *Chiropteris digitata* SCHENK, p. 86-88, pI. 2, fig. 4.

1865 *Chiropteris digitata* SCHOENLEIN & SCHENK, p. 16, pl. 11, fig. la, b; pI. 13, fig. 6.

1867 *Cyclopteris lacerata* QUENSTEDT, p. 853, fig. 171.

1869 *Chiropteris kurriana* SCHIMPER, p. 643, pl. 43, figs. 1-2.

1910 *Chiropteris digitata* WILLS, p. 313

1922c *Chiropteris digitata* - FRENTZEN, p. 3, 6, 32-33, pI. 3, figs. 5, 8.

1931 *Chiropteris lacerata* RÜHLE VON LILIENSTERN, p. 255-262, text-figs. 1-4, pIs. 7-9.

1995 *Chiropteris digitata* KELBER & HANSCH, p. 58, 62, text-figs. 15, 127-130.

1852 benannte der deutsche Paläontologe Friedrich August Quenstedt ein Lettenkohle-pflanzenfossil aus Bibersfeld bei Hall als *Cyclopteris lacerata*. 1858 veröffentlichte Heinrich Georg Bronn in seinem „Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde“ einen Beitrag über ein neues Farngewächs aus den Keuperschichten von Sinsheim welches vom Stuttgarter Arzt Johann Gottlob Kurr (1798-1870) als *Chiropteris digitata* bezeichnet wurde und bildete die Pflanze auch ab. Da sich bald herausstellte, dass die Gattung *Cyclopteris* schon an eine Farnart aus der Familie der Cystopteridaceae vergeben war, ergab sich die Notwendigkeit den Namen dieses Gewächses auf *Chiropteris lacerata* umzuändern, welche in einer profunden Arbeit von Hugo Rühle von Lilienstern im Jahr 1931 vorgenommen wurde. Im Laufe der Jahrzehnte stellte sich heraus, dass es sich um einen mesozoischen Kosmopoliten mit Artbeschreibungen aus fast allen Teilen der Welt handelte, welcher nicht so recht in das Schema der langsa-

men Farnentwicklung passte, da er relativ fortschrittliche leptosporangiate Organe aufwies.

Beschreibung von *Chiropteris lacerata*

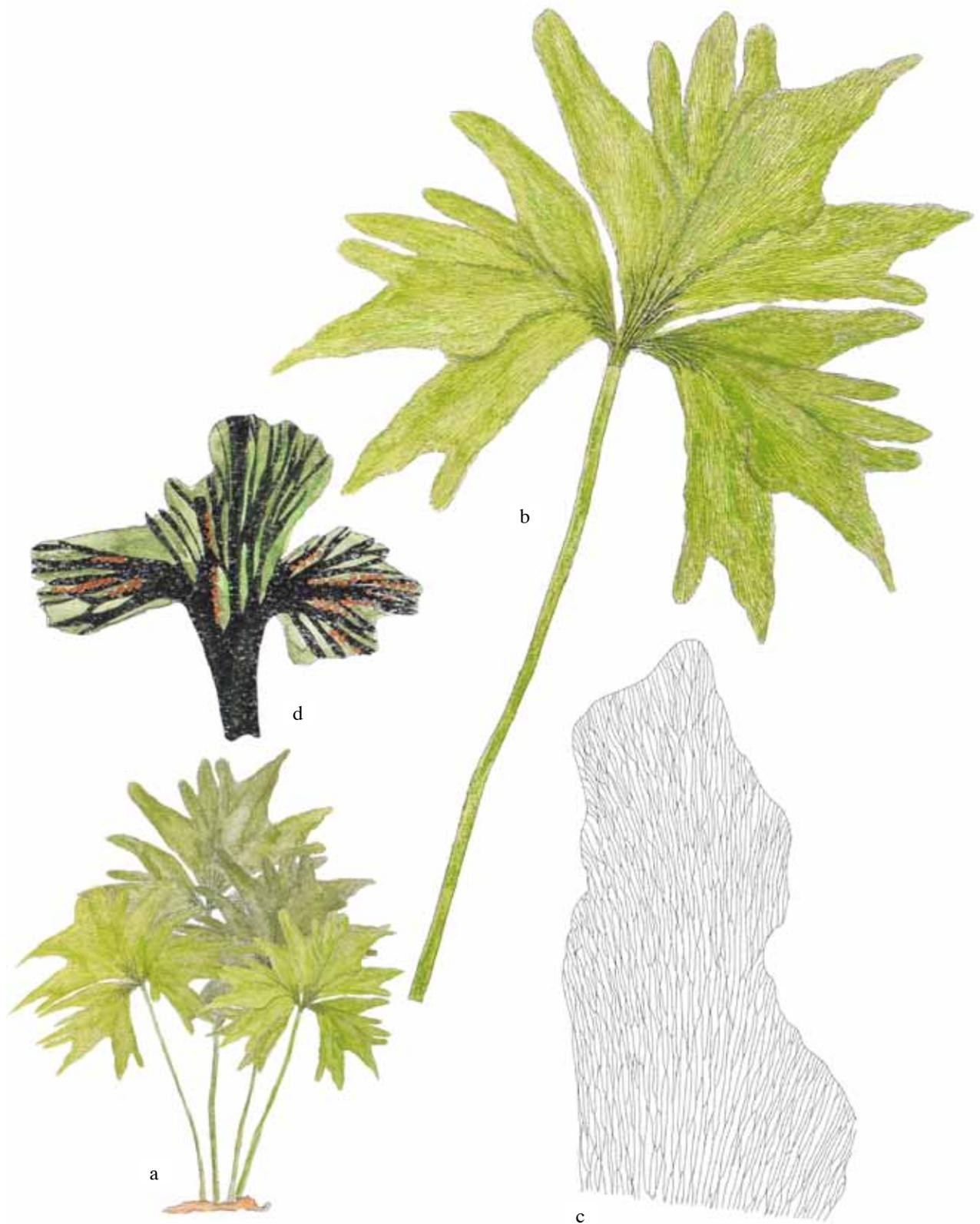
Gesamtpflanze: Farn mit schlanken, langgestielten (bis über 25 cm Länge bei 0.5 cm Breite) tütenförmigen Wedeln mit typisch netzartiger Nervatur.

Sterile Blätter: Wedel unregelmäßig mit bis zu 20 cm großen Fächern. Charakteristisch maschenartige Nervaturen vom Blattgrund auseinandergehend, die Basisnerven relativ stark, die übrigen dünn mit fortwährenden Abzweigungen. Längliche, kettenartige schmale Flächen bildend. In der Art ein handförmiges Aussehen ergebend, deshalb der Anfangsartname „digitata“ (ILS 720). Mittlerer Lappen am längsten. Ränder scharf markiert, manch-



Chiropteris lacerata. Fast komplett erhaltene Pflanze mit 35 cm Länge, Stiel 25 cm. Fundort Illingen bei Vaihinger an der Enz, Coll. Donà, 2012

Chiropteris lacerata. Mainly complete plant with a length of 35 cm Länge, stipe 25 cm. Illingen, Coll. Donà, 2012



Der Farn *Chiropteris lacerata*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Einzelwedel (Exemplar Illingen Coll. Donà; ; c. Detail der Blattnervaturen (ILS 720); d. Fertiler Teil eines Wedels

The fern *Chiropteris lacerata*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Whole plant; b. Single frond (Specimen Illingen Coll. Donà; ; c. Detail of the venation (ILS 720); d. Fertile part of a frond

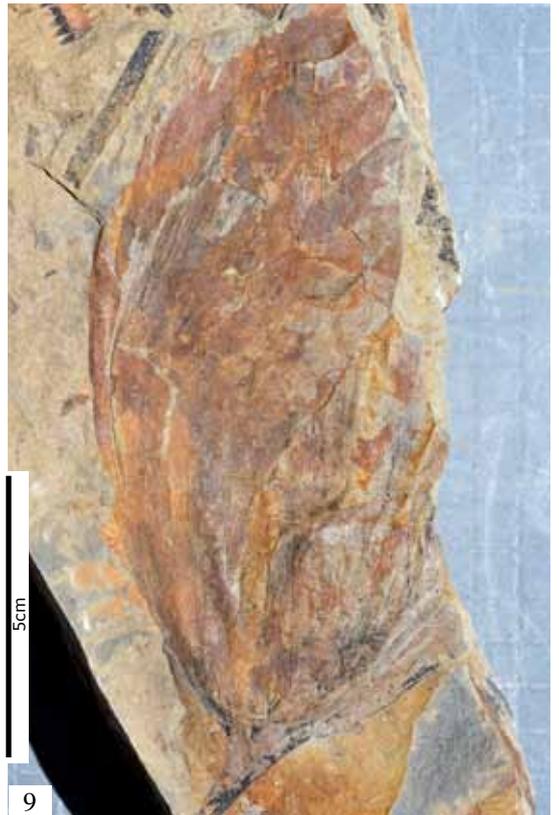
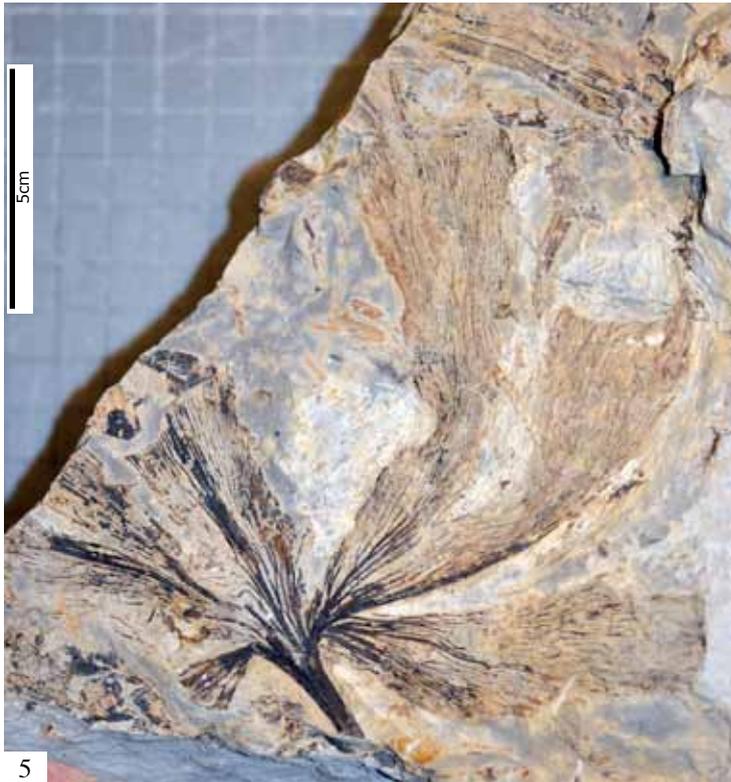


Der Farn *Chiropteris lacerata*

1-3. Wedel, Platte und Gegenplatte sowie Detail der markanten Blattbasisnervaturen, (ILS 720 Ilsfeld, Coll. Nißler); 4. Schönes Detail der Blattnerven, Fundort Schönbühlhof, Coll. Donà

The fern *Chiropteris lacerata*

1-3. Frond, plate and counterplate and detail of the distinct leaf-venations (ILS 720 (Ilsfeld Coll. Nißler); 4. Especially well preserved detail of the venation, Schönbühlhof, Coll. Donà



Der Farn *Chiropteris lacerata*

5-6. Wedel mit Details der an den Nervaturen anhaftenden Sporangien, Fundort Rielingshausen, Coll. Donà; 7. Blattoberseite (ILS 542) Coll. Nißler, Ilsfeld; 8-9. Wedel und Detail des Stiels (ILS 876, Coll. Pohl)

The fern *Chiropteris lacerata*

5-6. Frond with details of the sporangia located on the nerves, Rielingshausen, Coll. Donà; 7. Upper side of the leaf (ILS 542, Coll. Nißler); 8-9. Frond and detail of the petiole (ILS 876, Coll. Pohl)

mal unregelmäßig, gewellt. Im basalen Bereich alle zusammen in einen Trichter laufend. **Fertile Blätter:** Ähnlich den sterilen, an der Unterseite in der Nähe der Nervaturen immer wieder einzelne Sporangien haltend (ILS 751).

Stellung von *Chiropteris* in der Pflanzenwelt

Im Laufe der Forschungsgeschichte wurde verschiedentlich versucht diesen Farn in eine der bestehenden Familien einzuordnen. Klassifikationen wurden in Richtung Ginkgogewächse, aber auch in die Kategorie der Samenfarne und hier besonders der Caytonales (*Sagenopteris*) aufgrund seiner maschenartigen Nervaturen unternommen. Da schon Hugo Rühle von Lilienstern (1931) auf der Unterseite angesiedelte Sporangien auffielen, bot sich die Familie der Farne als wahrscheinlichste Lösung an. Neben den Ophioglossales führte der Weg aufgrund ihrer langen schlanken Wedelstiele in Richtung der Matoniaceae oder Dipteridaceae. Besonders die rezente *Dipteris conjugata* mit ihren schirmförmigen Blättern auf langen Stielen und die Unterseite bedeckenden Sporangienhäufchen zeigt am meisten Ähnlichkeiten, sodass Einordnungen als Vorfahren der Dipteridaceae als plausibelste Lösung gelten.

Interessant auch die weltweite fossile Verbreitung dieses Farns zwischen Mitteltrias und Frühem Jura. Bekannt wurden *Chiropteris waitakiensis* (Obere Trias), *Chiropteris arberi* (Rhät) beide aus Neuseeland, der gleichaltrige *Chiropteris copiapensis* aus Chile, *Chiropteris barreaensis* aus Argentinien, *Chiropteris zeilleri* (Rhät Südafrika), *Chiropteris taizhoensis* und *C. yu-anii* (Obere Trias, China), *Chiropteris kawasaki* (Obere Trias, Malaysia), *Chiropteris monteagnellii* (Ladin, Dolomiten). Allesamt weichen sie in Nuancen von *Chiropteris lacerata* ab (Lilienstern, 1931, Kustatscher, & Van Konijnenburg-Van Cittert, 2011, Kustatscher et al. 2014). Zu bedenken ist allerdings, dass einige Südhemisphäre-Arten wiederum in die neu etablierte Gattung *Rochipteris* (*Chiropteris cuneata* C. *arberi*, *C. copiapensis*) aufgrund vermeintlicher auf Gymnospermen hinweisende Merkmale integriert wurden. Die rezente Familie der Dipteridaceae beinhaltet nur acht Arten in der einzigen Gattung *Dipteris*, welche sich heute auf Indo-Malaysische Regionen, sowie Süd-China beschränken.

Literatur

- Bronn, H. G. (1858) – Anhang über die Farnen-Sippe *Chiropteris* KURR aus dem Lettenkohlen-Sandstein. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, Jahrgang 1858, 143 – 144, Tafel XII, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, Stuttgart
- Christenhusz, M. J. M., (2007): Evolutionary History and

Taxonomy of Neotropical Marattioid Ferns: Studies of an Ancient Lineage of Plants. Turun Yliopiston Julkaisuja Annales Universitatis Turkuensis, Turku Göppert, H. R., (1836). Die fossilen Farrenkräuter (*Systema filicum fossilium*). Nova Acta Leopoldina 1-486

Heer O. (1865): Die Urwelt der Schweiz. - 622 pp.; Zürich (Schulthess).

Heer, O., (1877). Flora fossilis helvetiae. Verlag von J. Wurstler and Comp, Zürich.

Jaeger, G. F. (1827): Über die Pflanzenversteinerungen welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen. Stuttgart (Metzler)

Kustatscher E., Pott C., Van Konijnenburg-van Cittert JHA., (2011). A contribution to the knowledge of the Triassic fern genus *Symopteris*. Review of Palaeobotany and Palynology 165:41-60

Kustatscher E. & Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. (2011): The ferns of the Middle Triassic flora from Thale (Germany). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 261: 209–248.

Kustatscher, E., Kelber, K.-P., & van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A. (2012): *Danaeopsis* Heer ex Schimper 1869 and its European Triassic species.- Review of Palaeobotany and Palynology, 183: 32-49.

Naugolnykh, S. V. (2002). A new species of *Todites* (Pteridophyta) with in situ spores from the Upper Permian of Pechora Cis-Urals (Russia). Acta Palaeontologica Polonica 47: 469-478 (http://www.paleo.pan.pl/acta/app_info.htm)

Oliver, D., (1873). In: Hooker, W.J. (Ed.), *Icones Plantarum* 2, London. 550 pp.

Perner T., Wachtler M. (2013). Pteridophyta and Cycadophyta from the Carboniferous-Permian (Kasimovian/Gzhelian) Niederhausen Flora (Rheinland-Pfalz, Germany) in Perner & Wachtler: Permian fossil plants in Europe and their evolution, Dolomythos and Oregon Institute of Geological Research, Portland.

Perner T., Wachtler M. 2015. Additional facts on the fern *Todites muelleri* from the Carboniferous-Permian (Kasimovian/Gzhelian) Niederhausen Flora (Rheinland-Pfalz, Germany) in Fossil Permian Plants from Europe and their evolution. Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites, Dolomythos, Innichen.

Presl, C. (1845): Supplementum Tentaminis Pteridographiae.- 39 pp.; Prag (Haase).

Quenstedt, F. A. (1852) – Handbuch der Petrefaktenkunde. Tübingen, Verlag H. Laupp

Rühle Von Lilienstern H., (1931a): Über *Chiropteris* KURR. - Paläontologische Zeitschrift, 13: 254-274.

Rühle Von Lilienstern H., 1931b): Nachtrag zu meiner Arbeit über *Chiropteris* KURR. - Paläontologische Zeitschrift, 13: 230-232.

Schenk, A. (1864): Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation. – Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Bamberg, 7: 51-142.

Schenk, A. (1867): Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. – 232 pp.; Wiesbaden (C.W. Kreidel)

Schönlein, J. T. & Schenk, A. (1865): Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens. – 22 pp., Wiesbaden (Kreidel)

Wachtler, M., (01/2011): Ferns and seed ferns from the Early-Middle Triassic (Anisian) Piz da Peres (Dolomites - Northern Italy), Dolomythos, Innichen, pp. 57-79.

Xu, R., Zhu, J., Chen, Y., Duan, S.-Y., Hu, Y.-F., Wei, Q., (1979). Chinese Late Triassic Plants from Baodin. Scientific Press, Beijing. [in Chinese]

Cycads of the Lower Keuper (Upper Ladinian, Middle Triassic) from Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

There is probably no other plant family for which the problems of description and classification are as obvious as with the cycad plants of the Triassic. However, new collections were able to fill in some of the gaps surrounding the small cycadophyte *Taeniopteris angustifolia*, with its female seed cones *Dioonites pennaeformis* and male cones *Androstrobus donai* n. sp.

Key words: Triassic, Keuper, Cycadophyta, *Taeniopteris*

For almost 200 years, efforts have been made to shed light on the development of the cycads but, unlike other plants, where related finds of fructifications, cones and foliage led to improved knowledge, the Palaeozoic and Mesozoic predecessors of cycadales rigorously refuse to give up their secrets. Fronds, fertile parts or root organs are almost never found in combination. And the situation is made still more difficult by the fact that the two large cycad lines that are still dominant today, the *Cycas* plants with their seeds fused into numerous clusters on a megasporophyll with apical sterile pinnate foliage, and the *Zamia* family with their megasporophylls carrying just two seeds, have been in existence worldwide since at least the Permian–Carboniferous, thereby making it almost impossible to follow informative lines of development.

A short history of the Keuper cycads

Small, entire, non-pinnate, band or tongue-shaped leaves, with venation unbranched from the rachis in the right corner to sporadically branching, are generally classified under the genus *Taeniopteris*. Certainly not all of them are forerunners of the cycads, but it can still be assumed that some of the almost 50 species of *Taeniopteris* known worldwide do fulfil the preconditions for this. Also, between the Carboniferous and Permian, large-scale leaves appeared which were described as *Bjuvia*, predecessors of the cycads with entire leaves probably 1 metre in length. It was August Schenk who in 1867 first established a connection between fertile elements of living and fossilised genera and

named one infructescence *Dioonites pennaeformis*. In 1928, however, Hugo Rühle von Lilienstern changed the name to *Dioonitocarpidium pennaeformae* in order to distinguish feathery plant parts with more or less adhesive seeds from similar seemingly sterile elements, which in retrospect does not seem justified. The mere distinction of whether a plant part of the same kind has more or less seeds does not justify the introduction of a new genus. Precedence was given to August Schenk with his *Dioonites pennaeformis*. The fertile fronds of *Dioonites* consist in the upper section of alternately arranged entire sterile leaflets, and in the lower section of sheathing bracts which carry the seeds abaxially in two rows. In the juvenile stage they remain almost completely enclosed by these. It is only in the course of maturity that the megasporophyll is pushed apart and opened to enable release of the seeds. Particularly in youth, the entire sterile leaves of *Taeniopteris* greatly resemble the megasporophylls of the *Dioonites* due to their tightly closed aspect, and only isolated tips protrude slightly (ILS 804), which open distinctively in the further ripening process and spread out like a feather. *Dioonites* megasporophylls from Ilsfeld contain up to 25 seeds (ILS 796) in two rows on their underside, which distinguishes them from *Taeniopteris (Ladinia) simplex* of the Anisian from the Dolomites, which usually has only up to 10 seeds per row. Moreover, in the case of the Early Triassic *Taeniopteris simplex* there are often complete compound finds, whereas in Middle Triassic *Dioonites pen-*

naeformis the number of isolated individual megasporophylls is striking. Probably the former were more tightly fused with the main stem, a characteristic that was then lost. Strangely enough, isolated seeds found in Ilsfeld which can be classified as cycads are up to 1.5 cm in size, corresponding only vaguely to the ones wrapped in the megasporophylls. It can be assumed that the *Dioonites* megasporophylls which were found whole were not mature forms. Thanks to the multiple finds in Ilsfeld, it was possible to recover male cones of the *Androstrobus* type (Schimper, 1870) in the same *Taeniopteris* and *Dioonites* strata. The name *Androstrobus (balduini)* was established in 1870 by Wilhelm Philipp Schimper for Middle Jurassic (Bathonian) male cones and was shifted to relatives of the cycads due to the vaguely rhombic and slightly tapered sporophylls. *Androstrobus* is a cone-shaped pollen organ with tightly packed microsporophylls arranged in spirals around an axis. On their underside they carry the pollen sacs with the micro-sporangia. The microsporophylls are scaly or shield-shaped in the apical area, whilst at the base they are attached to the central cone rachis by a pedicle. They can form a closed cone when tightly packed or –in a more mature stage– when partly open show the pollen sacs on the underside.

***Androstrobus donai* n. sp. (Wachtler, 2016)**

Holotype

ILS 287 (Museum für Naturkunde Stuttgart, Coll. Nißler)

Etymology

In honour of the collector Hubert Donà and in recompense for dissolution of the cycad megasporophyll *Schozachia donae*.

Diagnosis

Rounded cones consisting of microsporophylls grouped around a rachis. Pollen sacs on the underside.

Description

In Ilsfeld this is a generally bulky cone, maximal 10 cm high, 6 cm thick (ILS 287).

Alternate square microsporophylls (ILS 111), up to 2.5 cm wide and high. Pollen sacs on the underside of the sporophylls (ILS 111, 610).

Remarks

Similar male cycad cones of the Early–Middle Triassic (Anisian) originate from the Dolomites (Wachtler, 2010, 2013) and they can be related to the prevalent *Bjuvia* or low-growing *Taeniopteris* leaves. One peculiarity of some juvenile cones from Ilsfeld, however, is the many terminally arranged pointed leaflets (ILS 797, 723). The whole structure of the cones suggests a male *Cycas* organ, but the dense foliage is unknown even in extant plants. It has also been proved that when the plants reached maturity (ILS 723) this special feature was lost and the leaves broke off or were discarded.

Following a consistent development line after a long research history culminating in hundreds upon hundreds of more or less complete plant parts, it must be considered most appropriate to name this plant *Taeniopteris angustifolia*, the associated megasporophylls *Dioonites pennaeformis*, and the pollen cones *Androstrobus donai*.

Description of *Taeniopteris angustifolia*

Whole plant: Rosette-like cluster of small, elongated lanceolate leaves on a tuber stem. Pollen and seed cones on different plants.

Leaves: Up to 40 cm long and 2–3 cm wide, the tips pointed to rounded, unbranched parallel veins running from the blade at a slightly offset 90 degree angle. Hardly any stalk, immediately slightly widening to continue in the same width until almost the end of the leaf. Rachis wide with numerous vascular bundles.

Pollen organ (*Androstrobus donai*): Solid ovoid cluster of cones made up of microsporophylls connected to the central axis. Pollen sacs on the underside.

Seed cones (*Dioonites pennaeformis*): Cluster of numerous megasporophylls carrying up to 25 seeds each in two rows on the underside. Cotyledon apical, sterile and pinnate.

Cycadophyten aus dem Unteren Keuper, (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Wohl bei keiner anderen Pflanzenfamilie tritt die Beschreibungs- und Einordnungsproblematik so zutage wie bei den Cycadeengewächsen der Trias. Aufgrund neuer Aufsammlungen konnten aber einige Lücken rund um den kleinen Cycadophyten *Taeniopteris angustifolia*, dessen weibliche Samenanlage *Dioonites pennaeformis* und dem männlichen Zapfen *Androstrombus donai* n. sp. geschlossen werden.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, Cycadophyta, *Taeniopteris*

Seit fast zweihundert Jahren wird versucht Licht in die Entwicklung der Cycadeen zu bringen, doch im Gegensatz zu Farnen, Schachtelhalmen, Lycopoden oder Koniferen, wo es durch Zusammenhangsfunde von Fruktifikationen, Zapfen und Belaubung fortzu gelang verbesserte Erkenntnisse zu erhalten, sperren sich die paläozoischen und mesozoischen Palmfarn-Vorläufer dem konsequent. Wedel, fertile Teile oder Wurzelorgane im Verbund treten fast nie auf. So



Portrait von Johann Lukas Schönlein (1793-1864). Er prägte den Begriff Tuberkulose. Teilweise erhalten ist seine Sammlung im Berliner Naturkundemuseum. Genial die Zeichnungen die er über seine Funde anfertigen ließ. Dank an Naturkundemuseum Berlin

war man - wo vorhanden, aber selten genug - auf Kutikelanalysen oder statistische Folgerungen innerhalb gleicher Schichten angewiesen. Erschwert wird dies, dass die zwei großen und heute noch dominierenden Cycadeenlinien, die *Cycas*-Gewächse, mit ihren zu mehreren auf einem Fruchtblatt mit endständiger steriler fiederartiger Belaubung vereinten Samen, und die *Zamia*-Artigen, mit ihren nur zwei Samen tragenden Megasporophyllen, schon zumindest seit dem Perm-Karbon weltweit präsent waren und dadurch die Folgerung aussagekräftiger Entwicklungslinien schwierig wurden. Beide scheinen zwar äußerlich betrachtet relativ ähnlich zu sein, doch Evolutionsgedanken von wenigen Samen zu vielen oder umgekehrt verlaufen im Sand, weil sie schon seit mehr als 300 Millionen Jahren zeitgleich auftreten und der gemeinsame Ahne womöglich im Devon an der Schwelle zur gleichzeitigen Entstehung vieler Familien zu suchen ist. Um alles zu komplizieren unterscheiden sich die über Jahrzehnte Forschungsgeschichte vernachlässigten fossilen männlichen Zapfen kaum voneinander und wurden zudem aufgrund ihrer Unscheinbarkeit oder die Ästhetik reduzierenden Auflösungserscheinungen selten aufgesammelt. Klar und deutlich tritt diese Cycadophyten-Problematik bei allen Permo-Triasischen zutage und harret zukünftiger detaillierter Analysen.

Eine kurze Geschichte der Keuper-Cycadeen

Zumeist werden kleine ganzrandige, ungeteilte, band- oder zungenförmige Blätter mit von der Rhachis im rechten Winkel unverzweigt bis sporadisch verzweigt abgehenden Nervaturen unter der Formgattung *Taeniopteris* geführt, welche 1828 vom französö-

sischen Paläobotaniker Adolphe Brongniart aufgestellt wurde. Sicher gehören nicht alle zu den Cycadeen-Vorläufern, doch ist anzunehmen, dass trotzdem einige der fast fünfzig weltweit bekannten *Taeniopteris*-Arten die Voraussetzungen hierfür erfüllen.

Zwischen Karbon und Perm traten zudem noch großblättrige Blätter auf, welche anfänglich anhand einer rhäto-liassischen Flora in Franken unter dem Namen *Macrotaeniopteris* (SCHIMPER, 1869) *gigantea* (SCHENK, 1867) beschrieben wurden. Aufbauend auf relativ guten Fundsituationen aus dem Rhät der schwedischen Lokalität Bjuv, etablierte im Jahr 1933 der schwedische Paläobotaniker Rudolf Florin die Blattgattung *Bjuvia*. Es handelt sich um Cycadeenvorläufer mit wohl meterlangen ganzrandigen Blättern, heutigen Bananenwedeln nicht unähnlich. Sie zeigen sich durch Umwelteinflüsse willkürlich vielfach zerschlissen, oft sind die Wedelteile zusammengeklappt. Der Stiel ist massiv, die basale Beblätterung weitet sich relativ rasch, um am Apex gerundet bis leicht gekerbt auszulaufen. Die Blätter sind von parallelen, nicht oder nur vereinzelt an der Basis dichotomisierenden Sekundäradern (besonders im Perm) durchzogen.

Ausgewählte Erforschungshinweise in der Beschreibung von *Taeniopteris angustifolia*

Genus *Taeniopteris* BRONGNIART 1828
1864 *Taeniopteris angustifolia* SCHENK, p. 103-104, pl. 2, fig. 5.

1865 *Taeniopteris angustifolia* SCHÖNLEIN & SCHENK, p. 16, pl. 7, fig. 1; pl. 8, fig. 9.

1877 *Taeniopteris angustifolia* HEER, p. 72, pl. 24, figs. 2, 3, 3c; pl. 30, fig. 3c.

1894 *Taeniopteris angustifolia* COMPTER, p. 208-209, pl. 2, fig. 2.

1904 *Taeniopteris angustifolia* (var. *siliquosa*) LEUTHARDT, p. 28, pl. 12, fig. 1; pl. 21, fig. 3.

1911 *Taeniopteris angustifolia* COMPTER, p. 82-84.

1990 *Taeniopteris angustifolia* KELBER, p. 44, textfig. 77a, b.

1995 *Taeniopteris angustifolia* KELBER & HANSCH, p. 70, text-figs. 145-149, 287, 296.

2005 *Taeniopteris angustifolia* KELBER & NITSCH, textfig. 8e

2010 *Taeniopteris kelberi*. KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, text-fig. 6 A-C

Was den mitteltriasischen Keuper betrifft, der an verschiedenen Orten Frankens, Baden-Württembergs oder Thüringens zutage tritt, bestand von Anfang an die Schwierig-

keit, die zumeist isoliert oder bruchstückhaft gefundenen Blätter der Cycadeengattung *Taeniopteris* und jene der Farnattung *Danaeopsis*, welche sich durch mehrfach verzweigende Nerven auszeichnet, abzugrenzen. Hier tat sich vor vorerst der Würzburger Professor Joseph August Schenk hervor, welcher in seiner 1864 erschienenen Veröffentlichung „*Beiträge zur Flora des Keuper und der rhaetischen Formation*“, und noch mehr im Jahr 1865 in den „*Abbildungen von Fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens von Johann Lukas Schönlein, mit erläuternden Texten nach dessen Tode herausgegeben von August Schenk*“ verschiedene Keuperpflanzen abbildet. Hervorragend sind die vom Bamberger Arzt Schönlein in Auftrag gegebenen Zeichnungen, manchmal etwas missverständlich die Interpretationen von Schenk. Insgesamt kann aber ausgegangen werden, dass es gelang die unterschiedlichen Verschiedenheiten zwischen *Taeniopteris angustifolia* und *Danaeopsis marantacea* aufzuzeigen.

„Im Keuper Frankens kommt neben *Danaeopsis marantacea* Heer noch ein mit *Taeniopteris* in der Nervatur und im Habitus verwandter Farn vor, dessen Fruktifikationen noch nicht bekannt sind, weshalb ich sie in meinen Beiträgen zu *Taeniopteris* gezogen und wegen ihrer Segmente *T. angustifolia* genannt habe.“ Und weiter um sie abzugrenzen: „Von *Danaeopsis marantacea* Heer ist sie durch geringere Größe, durch schmälere Segmente, durch die fast immer gekerbte Endfieder und dichter stehende zartere Seitennerven verschieden.“ Dabei wird auf Tabelle VII Fig. 1 *Taeniopteris angustifolia* abgebildet und auf der gleichen Seite Abbildungen von *Marantoidea arenacea* gegenübergestellt (Schenk 1865).

Die Blattgestalt der Cycadophyten

In den darauf folgenden Jahren beschäftigten sich Gustav Compter in „*Die fossile Flora des Unteren Keupers von Ostthüringen*“ (1894) und 1904 Franz Leuthardt in „*Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel*“, Band 2 mit der Einordnungsproblematik des Charaktercycadophyten *Taeniopteris angustifolia* von anderen Farnartigen. Besonders Leuthardt versuchte nichts außer Acht zu lassen. „*Wedel einfach, ganzrandig, bandförmigmit breiter fein gefurchter Mittelrippe, Blattspitze abgerundet Seiten-*

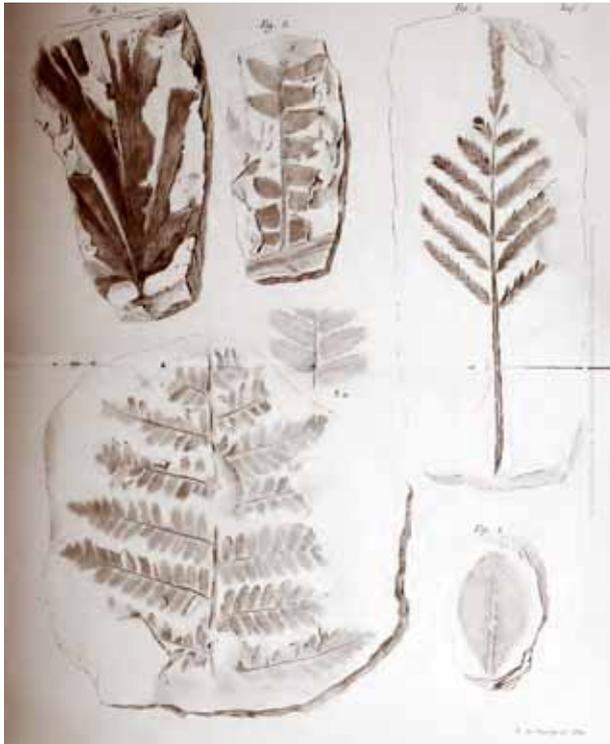


Abbildung aus "Beiträge zur Flora des Keuper und der rhaetischen Formation" von August Schenk aus dem Jahr 1864. Tafel 2, Fig. 1 wird als *Taeniopteris angustifolia* klassifiziert, was nicht ganz glücklich gewählt ist. Dafür aber wird in „Abbildungen von Fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens“ von J. L. Schoenlein herausgegeben nach dessen Tode von August Schenk“ auf Tafel VII Figur 1 *Taeniopteris angustifolia* dargestellt und auf der gleichen Tafel der Fangattung *Danaeopsis marantacea* gegenübergestellt.

nerven sehr fein unter spitzem Winkel vom Mittelnerv abspringend dann plötzlich unter rechtem Winkel zur Rhachis abbiegend, oft gabelig verzweigt. ... Art sehr ähnlich wie *Taeniopteris multinervis*, Weiss aus dem Karbon. Brongniart stellt die von Peter Merian gesammelten Exemplare von Neuwelt zu *Taeniopteris vittata*." Gegen Ende seiner Beschreibungen peilt Franz Leuthardt eine erweiterte sichere Lösung an: „Sollten sich unsere Exemplare bei noch weiterer Beobachtung und reicherem Materials als von *Taeniopteris angustifolia* verschieden herausstellen so mag die Art als *Taeniopteris siliquosa* bezeichnet werden.“

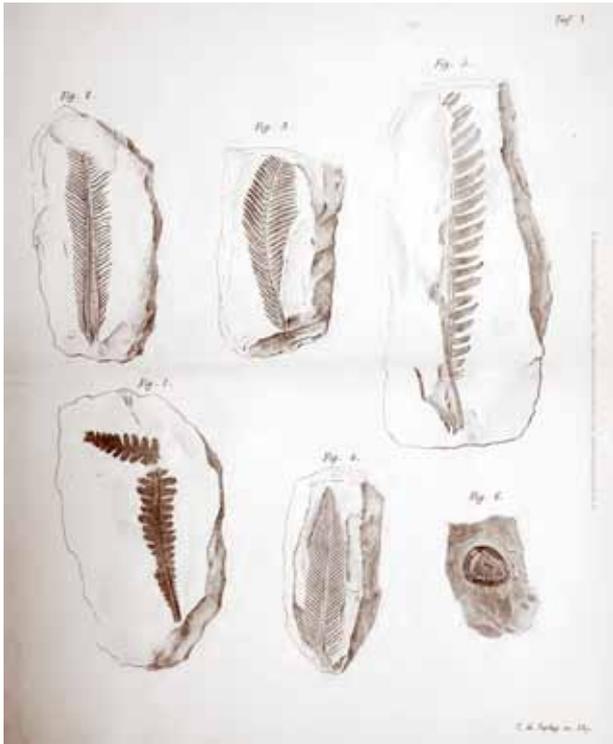
Deshalb erscheint es überraschend, wenn mehr als 150 Jahre später nochmals der Versuch in „Seed ferns and Cycadophyts from Triassic Flora of Thale (Germany)“ (Kustatscher & van Konijnenburg-van Cittert, 2010) unternommen wird, diese Art auf *Taeniopteris kelberi* umzuändern. Anhand historischer Forschungsschritte beziehungsweise der auch bei anderen Pflanzenarten dieser Formationen herangezogenen Namensetablierung wäre diese Blattart als *Taeniopteris angustifolia* zu belassen, oder im anderen Fall würde

Leuthards Vorschlag (1904) von *Taeniopteris siliquosa* Vorrang gebühren.

Eine 200jährige Forschungsgeschichte bedeutet immer auch ein Ringen um Nomenklatur, besonders wenn sehr oft isolierte Klein- und Kleinstteile benannt werden, meist ohne Rücksicht auf größere Zusammenhänge zu nehmen. Ob festgesetzte Regeln darin immer zur Anwendung kommen, ob jedem Gerechtigkeit widerfährt sei dahingestellt. Wie schon bei in diesen Schichten häufig vorkommenden Farn *Danaeopsis marantacea* motiviert (Zijlstra et. al., 2010), zählt eine zwischenzeitlich stattgefundene breitere Verankerung in der Literatur oft als Hauptargument und dies sollte deshalb besonders bei *Taeniopteris angustifolia* so gehandhabt werden.

Die weibliche Samenanlage der Trias-Cycadeen

Ähnliches gilt auch für die zu *Taeniopteris angustifolia* zu stellende weibliche Fruktifikation. Als Erster stellte August Schenk im Jahr 1867 einen Zusammenhang zwischen fertilen Elementen rezenter und fossiler Gattungen (aus dem Karn) her: „Vergleicht man den weiblichen Blütenstand von *Cycas revoluta* L. mit *Dioonites pennaefomis*, ... so



Auf Tafel VI bildet August Schenk in "Beiträge zur Flora des Keuper und der rhaetischen Formation" Fig. 2,3,4 weibliche Fruktifikation von *Taeniopteris angustifolia* unter dem Namen *Dioonites pennaeformis* ab. Fig. 6 stellt einen isolierten Samen dar.

ergibt sich eine überraschende Ähnlichkeit beider." (Bemerkungen über einige Pflanzen der Lettenkohle und des Schilfsandsteines S. 54-55). Im Jahr 1928 änderte allerdings Hugo Rühle von Lilienstern den Namen in *Dioonitocarpidium pennaeformae*, um fiederchenartigen Pflanzenteile mit mehr oder weniger anhaftenden Samen von ähnlichen scheinbar sterilen Elementen abzugrenzen (*Dioonites pennaeformis*, eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle, S. 91 ff.), was im Nachhinein nicht gerechtfertigt erscheint. Nur ob ein Pflanzenteil der gleichen Art mehr oder weniger Samen trägt eröffnet nicht die Möglichkeit zur Einführung einer neuen Gattung. Hier gebührt August Schenk mit seinem *Dioonites pennaeformis* Priorität. Das gleiche gilt auch für *Schozachia donaea* (ROZYNEK, 2008), eine *Dioonites pennaeformis* synonyme weibliche Samenanlage aus Ilsfeld. Ganz abgesehen, dass der Arname den Finder Hubert Donà zu Ehren *Schozachia donai* zu benennen gewesen wäre und nicht verweiblicht, handelt es sich auch in diesem Fall nur um die schon seit Jahrzehnten bekannte Cycadeen-Samenanlage. Die ins Feld geführten mit Härchen besetzte Seite stellt nichts ande-

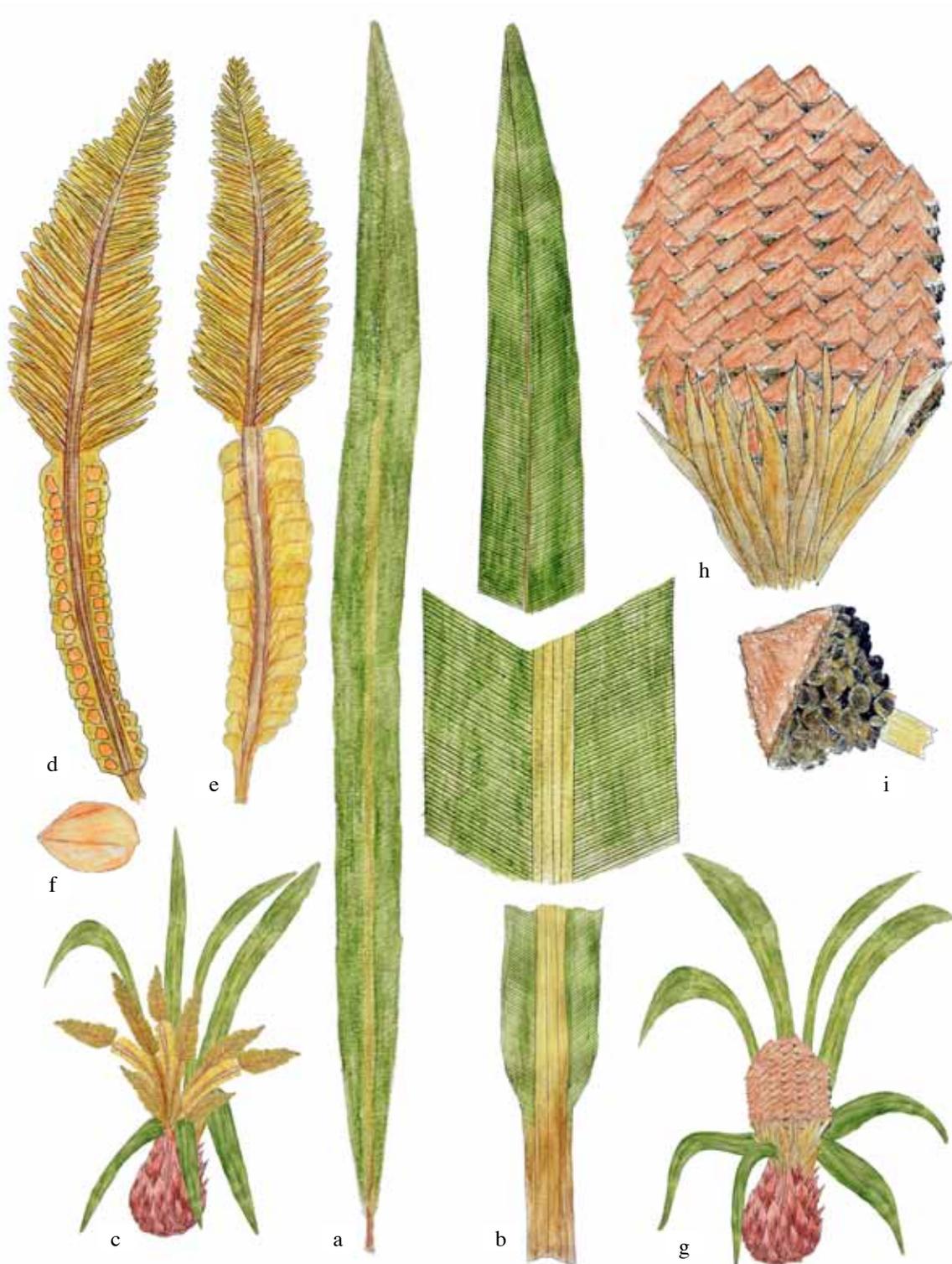


Dioonitocarpidium pennaeformis. Originalbeschreibungsexemplar aus dem Jahr 1928 von Hugo Rühle von Lilienstern. Die Umänderung des Namens von August Schenk nur aufgrund fehlender oder vorhandener anhaftender Samen ist problematisch.

res als die Oberseite dar unter der sich die in zwei Reihen angeordneten Samen verbargen.

Marksteine in der Erforschung der Cycadeen-Samenanlage *Dioonites pennaeformis*:

- 1864 *Dioonites pennaeformis* SCHENK, p. 114, pl. 5, figs. 2-4
- 1866b *Dioonites pennaeformis* SCHENK, p. 53-54
- 1885 *Dioonites pennaeformis* STUR, p. 6
- 1894 *Dioonites pennaeformis* COMPTEUR, p. 220
- 1911 *Dioonites pennaeformis* COMPTEUR, p. 115
- 1918 *Dioonites pennaeformis* COMPTEUR, p. 443-445, text-figs. 8-9
- 1922 *Dioonites pennaeformis* COMPTEUR, p. 44, pl. 3, fig. 40
- 1922b *Dioonites pennaeformis* FRENTZEN, p. 57-8
- 1928 *Dioonitocarpidium pennaeformis* RÜHLE VON LILIENSTERN, p. 103-104, pls. 5-6
- 1933 *Dioonitocarpidium pennaeformis* (SCHENK) RÜHLE VON LILIENSTERN, FLORIN, p. 121-122.
- 1990 *Dioonitocarpidium pennaeformis* KELBER, p. 51-52, text-fig. 91
- 1995 *Dioonitocarpidium pennaeformis* KELBER & HANSCH, p. 70-71, text-fig. 153
- 2010 *Dioonitocarpidium pennaeformis* KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, text-fig. 7 A-C
- 2015 *Dioonitocarpidium pennaeformis* KELBER, p. 81 text-fig 5.24 F-H



Der Cycadophyt *Taeniopteris angustifolia*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Gesamter Blattwedel (ILS 556); b. Spreite, Detail der Aderung, apikaler Teil eines Blattes (ILS 304, 266, 266, 235, 358); c. Weibliche Pflanze; d. Weibliche Samenanlage (*Dioonites pennaeformis*) Unterseite (ILS 211, 188); e) Weibliche Samenanlage Oberseite (ILS 209, 250); f. Same (ILS 440); g. Männliche Pflanze; h. Männliche Samenanlage (*Androstrobus donai*) (ILS 287); i. Mikrosporophyll (ILS 111).

The Cycadophyta *Taeniopteris angustifolia*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Whole single frond (ILS 556); b. Basal part of the leaf, detail of the veins and apical part (ILS 304, 266, 266, 235, 358); c. Female plant; d. Megasporophyll (*Dioonites pennaeformis*) lower side (ILS 211, 188); e) Megasporophyll upper side (ILS 209, 250); f. Seed (ILS 440); g. Male plant; h. Pollen cone (*Androstrobus donai*) (ILS 287); i. Microsporophyll (ILS 111).

Eine konsequente Entwicklungslinie nachvollziehend dürfte nach langer Forschungsgeschichte mit am Ende aberhunderterten von mehr oder weniger kompletten Pflanzenteilen die Nomenklatur der Blattgestalt *Taeniopteris angustifolia* und der damit zusammenhängenden Samenanlage *Dioonites pennaeformis* als Entsprechendste erachtet werden.

Die fertilen Wedel von *Dioonites* setzten sich im oberen Teil aus wechselständig angeordneten ganzrandigen sterilen Fiederchen zusammen, deren Größe an der Spitze ausgeprägt abnahm, an der Basis hingegen weniger. Die bis zu 2 cm lang werdenden Einzelfiederchen waren teilweise mit feinen Härchen besetzt, liefen spitz bis dumpf zu, und waren mittels eines an der Basis leicht zurückgebogenen Mittelnervs an den beiden äußeren Venen des vierteiligen zentralen Hauptstranges befestigt. Die Samen bildeten sich auf der basalen Unterseite der Fruchtblätter. Sie blieben im juvenilen Stadium fast vollkommen von diesen umhüllt. Erst während der Reife wurde das Fruchtblatt auseinander gedrückt und öffnete sich um ein Entlassen der Samen zu ermöglichen. Besonders im Jugendstadium ähnelten sich die ganzrandigen sterilen *Taeniopteris*-Blätter und die *Dioonites*-Fruchtblätter aufgrund ihrer eng zusammengedrückten Art äußerst, nur einzelne Spitzen ragten leicht heraus (ILS 804), um sich in weiterer Reifephase markant zu öffnen und wie eine Feder auszubreiten. *Dioonites*-Fruchtblätter von Ilsfeld enthielten an der Unterseite in zwei Reihen bis zu 25 Samen (ILS 796), was sie von *Taeniopteris (Ladinia) simplex* aus dem Anis der Dolomiten abgrenzte, welche gewöhnlich nur bis zu 10 Samen pro Reihe trug. Zudem werden bei der frühtriasischen *Taeniopteris simplex* öfters komplette Compound-Funde, während die mitteltriasische *Dioonites pennaeformis* durch ihre Anzahl an isolierten Einzelmegasporophyllen auffällt. Wahrscheinlich waren erstere noch fester mit der Hauptspindel verwachsen, ein Charaktermerkmal, das dann verloren ging. Eigenartigerweise haben isoliert in Ilsfeld geborgene, und zu den Cycadeen zu stellende Samen Größen bis zu 1,5 cm, was jenen in die Fruchtblätter eingehüllten, nur annähernd entspricht. Es ist davon auszugehen, dass es sich bei den im Gesamten gefundenen *Dioonites*-Samenblättern nicht immer

um ausgereifte Formen handelt. Im Laufe der Zeit wurden weltweit vom Unterperm an (*Dioonitocarpidium (Dioonites) sp.*, Dimichele, 2001), vor allem aber aus triassischen Schichten verschiedene *Dioonites*-Arten so *D. cycadea* und *D. loretzi* aus der Untertrias der Südostalpen (Wachtler, 2010), *D. moroderi* (Leonardi) Kustatscher Et. Al., 2004) aus den Dolomiten, *D. keuperianum* (Kräusel, 1949) oder *D. liliensterni* (Kräusel, 1949) aus der karnischen Fundstelle Lunz in Österreich beschrieben.

Der Pollenzapfen der Cycasartigen

Trotzdem bleiben noch zwei weitere Fragen offen: Welches männliche Organ gehörte dieser cycadophytischen Pflanze an und welcher Gattungsname ist zu wählen wenn *Taeniopteris* nur eine Formgattung darstellt „wo isolierte Blätter ohne sicheren Bezug zu einer Pflanzenfamilie“ vereint werden?

Aufgrund vielfacher Funde aus Ilsfeld konnten in den gleichen *Taeniopteris*- und *Dioonites*-Schichten männliche Zapfen des *Androstrombus*-Typs (SCHIMPER, 1870) geborgen werden. Der Organnamen *Androstrombus (balduini)* wurde 1870 durch Wilhelm Philipp SCHIMPER für mitteljurassische (Bathonian) männliche Zapfen begründet und aufgrund der schwach rhombischen, oben etwas zugespitzten Sporophylle in die Verwandtschaft der Cycadeen gerückt.

Bei *Androstrombus* handelt es sich um zapfenförmige Pollenorgane mit schraubig um eine Achse angeordnete, dicht stehende Staubblätter, welche an der Unterseite die Pollensäcke mit den Mikrosporangien tragen. Die Mikrosporphylle sind im apikalen Bereich schuppen- bis schildförmig, während sie im basalen Teil mit einem Pedicel an der zentralen Zapfen-Rhachis befestigt sind. Sie können dicht gedrängt einen geschlossenen Zapfen bilden, oder - im reiferen Stadium - teilweise geöffnet die an der Unterseite sich befindlichen Pollensäcke zeigen.

Allerdings zeigen die männlichen Zapfen aller heutigen Cycadeen - im Gegensatz zu den weiblichen in denen es eine eindeutige Zweiteilung zwischen *Cycas*- und *Zamia*-Artigen gibt - einen ähnlichen Aufbau. Da aus diesen Ilsfelder Schichten bisher auch nicht ansatzweise andere cycadophytische Pflanzenteile wie *Nilssonia*, *Pseudoctenis* mit ihren Wedelsegmenten, selbst nicht die durch

ihre großen taeniopteriden Ganzblätter auffallende *Bjuvia*-Blätter gefunden wurden, können diese *Androstrobus*-Zapfen in die Nähe von *Taeniopteris angustifolia* gerückt werden.

***Androstrobus donai* n. sp. (Wachtler, 2016)**

Holotyp: ILS 287 (Museum für Naturkunde Stuttgart, Sammlung Nißler)

Etymologie: Zu Ehren des Sammlers Hubert Donà und als Ausgleich der Auflösung der weiblichen Samenanlage *Schozachia donae*.

Diagnose: Rundliche Zapfen bestehend aus rund um eine Rhachis verbundenen Mikrosporophyllen. Pollensäcke an der Unterseite.

Beschreibung: In Ilsfeld handelt es sich um zumeist bauchige, etwa 10 cm große, 6 cm dicke Zapfen (ILS 287). Mikrosporophylle verschoben viereckig (ILS 111), bis 2.5 cm Größe und Höhe. Pollensäcke an der Unterseite der Sporophylle (ILS 111, 610).

Bemerkungen: Ähnliche männliche Cycadeen-Zapfen stammen aus dem Anis der Dolomiten (Wachtler, 2010, 2013) und können dort den reichlich vorhandenen *Bjuvia* oder schmalwüchsigen *Taeniopteris*-Blättern zugeordnet werden. Im Gegensatz dazu hat sich herausgestellt, dass lange schlanke Pollenzapfen effektiv mehr *Nilssonia*- oder *Pseudoctenis*-Wedeln angehören, also Cycadophyten mit *Zamia*-artiger Ausprägung. Deshalb dürfte ein ca. 17 cm langer, bei 4 bis 4,5 cm Breite, fast vollständig erhaltenen schlanker Zapfen, dicht mit spiralig angeordneten Sporophyllen beschrieben unter *Androstrobus cycadiformis* (Roselt, 1960) aus der Mittleren Trias (Langobardium, Ladin) Thüringens eher *Nilssonia*- oder *Pseudoctenis*-Cycadeen zuzurechnen sein.

Eine Besonderheit einiger juveniler Zapfen aus Ilsfeld stellen allerdings eine Vielzahl von endständig angeordneten spitzen Blättchen dar (ILS 797,723). Der ganze Zapfenaufbau weist auf ein männliches Cycas-Organ hin, die vielfache Beblätterung ist allerdings bei den heutigen Arten unbekannt. Es zeigt sich auch, dass bei der Reife (ILS 723) diese Eigenart verloren ging und sie abbrechen oder abgeworfen wurden. Zwar zeigen isoliert gefundene Mikrosporophylle aus dem Anis der Dolomiten (*Pizperesia*) auch sehr oft einen Aufbau als Zusammensetzung aus vielen auf der Un-

terseite Pollen tragende Blättchen, welche zu einer Einheit aggregiert sind, aber eindeutige Deutungsversuche verlaufen diesbezüglich noch ins Leere.

Relativ gut erhaltene triassische bis jurassische Pollenorgane, welche heutigen männlichen Cycadeenzapfen entsprechen, stellen *Androstrobus prisma*-Zapfen (Harris, 1941) dar. Sie wurden Cycadeenwedeln der Art *Pseudoctenis lanei* zugeordnet. *Androstrobus manis* aus dem Jura von Yorkshire weist auf einen ähnlichen Aufbau hin (Van Konijnenburg-Van Cittert & Morgans, 1999); er ist oval bei 5 cm Länge, mit spiralig um eine Achse angeordneten Mikrosporophyllen mit apikaler rhombischer Schildausprägung.

Beschreibung von *Taeniopteris angustifolia*

Gesamtpflanze: Schopffartige Anhäufung von schmalen, länglich spitz zulaufenden Blättern auf einem Knollenstamm. Pollen- und Fruchtzapfen auf verschiedenen Pflanzen.

Blätter: Bis 40 cm Länge, bei 2 bis 3 cm Breite, spitz bis stumpf auslaufend, durchzogen von der Spreite im leicht versetzten 90 Grad-Winkel parallel sich hinziehenden, unverzweigten Adern. Kaum vorhandener Stiel, sofort sich leicht verbreiternd, um dann bis fast zum Ende des Blattes in gleicher Breite sich fortzusetzen Rhachis breit, durchzogen von mehreren Leitbündeln.

Pollenorgan (*Androstrobus donai*): Ovoid-massige Zapfengebilde zusammengesetzt aus mit der zentralen Axis verbundenen Mikrosporophyllen. Pollensäcke an der Unterseite.

Samenanlagen (*Dioonites pennaeformis*): Ansammlung einer Anzahl von Fruchtblättern, welche an der Unterseite in zwei Reihen bis zu 25 Samen jeweils tragen (ILS 796). Samenblätter apikal steril und fiederartig.

Eine schwierige Einordnung

Obwohl nun etwa die gesamte Pflanze bekannt sein dürfte bleibt immer noch die Frage der Nomenklatur offen. Dass *Taeniopteris* eine Formgattung für längliche, isolierte Blätter mit durchwegs breite Spreite und davon abzweigenden parallelen Nervaturen darstellt, wurde in der Forschungsgeschichte der Paläobotanik hinreichend aufgezeigt. Dass derartige Blätter nicht unbedingt zu cycadophytischen Vorfahren zu zählen sind zeigt das Beispiel *Wachtleropteris* (*Taeni-*

opteris) valentinii aus dem Unterperm der Südalpen (Perner, 2013). Zwar sind die Blätter taeniopterid, die Pflanze selbst aber dürfte sich weitgehend entfernt von den Cycadeales entwickelt haben. Zu den Palmfarn-Vorläufern gestellt werden kann *Taeniopteris eckardtii* (Kurtze, 1839) aus dem Oberen Perm (Wuchiapingium) des deutschen Zechstein. Wenn auch nie anhaftende Blütenorgane oder Knollenstämme gefunden wurden, weisen Compoundfunde auf einen Cycadeen-ähnlichen Charakter hin. Bei anderen taeniopteriden Beblätterungen wie *Lesleya* oder *Phasmatocycas* ist eine Einordnung noch ungewiss.

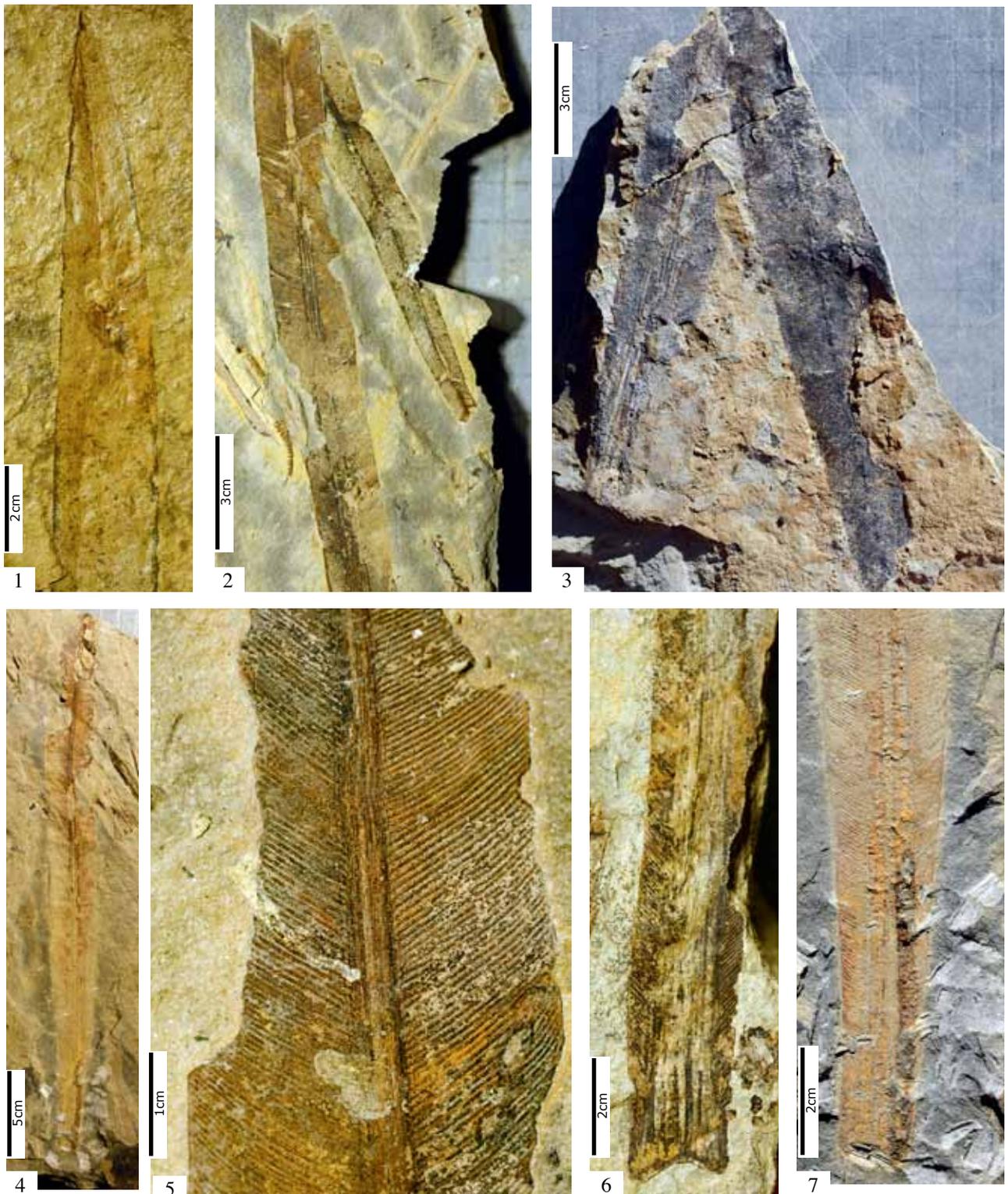
Aus der frühen Trias der Dolomiten (Anis) wurden taeniopteride Blätter, welche im Zusammenhang mit Wurzelstämmen und weiblichen *Dioonites*-Samenanlagen aus der Formgattung *Taeniopteris* herausgelöst und in die Gattung *Ladinia simplex* eingereiht (Wachtler, 2010). Eine Möglichkeit bestünde *Taeniopteris angustifolia* aus der Formgattung zu entfernen und als *Ladinia angustifolia* zu klassifizieren oder doch einem praktischerem und einfacherem System zu folgen und die Formgattung *Taeniopteris* auf eine natürliche Gattungsebene für schmale, längliche Cycadophyten-Blätter, gewöhnlich mit breiter Spreite und davon abgehenden parallelen Adern zu bringen. Als weibliche Samenanlagen wären hierzu *Dioonites*-Fruchtblätter zu stellen, als Pollenorgane *Androstrobus*-Zapfen. Dies würde dem in der Literatur verankerten Gebrauch am meisten entsprechen. Sollte es sich zeigen, dass ähnliche Blätter nicht diesem Bauplan entsprechen, so würden sie ohnehin einen eigenen neuen Gattungsnamen erhalten. Sollte dies nicht konform sein, sollte der Gattungsname *Ladinia* weiter verwendet werden. Durch Funde aus den Dolomiten konnte auch bewiesen werden, dass *Taeniopteris* Knollen- oder Rübenstämme aufwies und sich nicht baumartig in die Höhe rankte wie heute gewisse *Cycas*-, *Dioon*-, *Microcycas*- oder *Ceratozamia*-Arten.

Bibliographie

Kelber, K.-P. & Hansch, W. (1995): Keuperpflanzen – Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. – *Museo*, 11: 1–157

Kelber, K.-P. (2015): 5. Die Makroflora des Lettenkeupers. – p. 51–100. In: Hagdorn, H., Schoch, R. & Schweigert, G. (eds.): *Der Lettenkeuper – Ein Fenster in die Zeit vor den Dinosauriern*. – *Palaeodiversity Sup-*

- plement (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart)
- Kräusel, R. (1953): Ein neues *Dioonitocarpidium* aus der Trias von Lunz. – *Senckenbergiana*, 34: 105–108
- Kustatscher, E., Wachtler, M. & Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. (2004): A number of additional and revised taxa from the Ladinian Flora of the Dolomites, Northern Italy. – *Geo.Alp*, 1: 57–69
- Kustatscher, E., Van Konijnenburg-van Cittert, H., (2010): Seed ferns and Cycadophytes from the Triassic Flora of Thale (Germany), *N. Jb. Geol. Paläont. Abh. Stuttgart*
- Leuthardt, F. (1904): Die Keuperflora Neuwelt bei Basel. II Teil. Kryptogamen. – *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 31: 25–46.
- Rühle von Lilienstern, H. (1928): "Dioonites pennaeformis Schenk", eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle. – *Paläontologische Zeitschrift*, 10: 91–107
- Perner T. (2013): Some Enigmatic Plant Fossil From The Artinskian/Kungurian (Early Permian) Flora At Tregiovo (Trentino, Northern Italy) in Perner & Wachtler: Permian fossil plants in Europe and their evolution, *Dolomythos and Oregon Institute of Geological Research, Portland*
- Wachtler, M. & Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. (2000): The fossil flora of the Wengen Formation (Ladinian) in the Dolomites (Italy). – *Beiträge zur Paläontologie*, 25: 105–141
- Rozynek, B. (2009): *Schozachia donaea* n. gen., n. sp., a new cycad megasporophyll from the Middle Triassic (Ladinian) of Southern Germany. – *Palaeodiversity*, 1: 1–17.
- Schenk, A. (1864): Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation. – *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Bamberg*, 7: 51–142.
- Schenk, A. (1866a): Über die Flora der schwarzen Schiefer von Raibl. – *Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift*, 6: 10–20.
- Schenk, A. (1866b): Bemerkungen über einige Pflanzen der Lettekohle und des Schilfsandsteins. – *Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift*, 6: 49–63.
- Schenk, A. (1867): Die fossile Flora der Grenzsichten des Keupers und Lias Frankens. – 232 pp.; Wiesbaden (C.W. Kreidel).
- Schimper, W. P. (1869–1874): *Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel*. – 966 pp.; Paris (Baillièrre et Fils).
- Schimper, W. P. & Mougéot A. (1844): *Monographie des Plants fossiles du gres bigarre de la chaîne des Vosges*. – 83 pp.; Leipzig.
- Schönlein, J. T. & Schenk, A. (1865): *Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens*. – 22 pp., Wiesbaden (Kreidel)
- Wachtler M. (2013): The latest Artinskian/Kungurian (Early Permian) Flora from Tregiovo-Le Fraine in the Val di Non (Trentino, Northern Italy) - Additional and revised edition. In Perner & Wachtler: Permian fossil plants in Europe and their evolution, *Dolomythos and Oregon Institute of Geological Research, Portland*
- Zijlstra G., Kustatscher E., Van Konijnenburg-Van Cittert, H.A., (2010): Proposal to conserve the name *Danaeopsis* Heer ex Schimp. 1869 (fossil Pteridophyta) against *Marantaceae* Jaeger 1827 (fossil Pteridophyta) and *Danaeopsis* C. Presl (recent Pteridophyta). *Taxon* 59(6): 1987–1988



***Taeniopteris angustifolia*. Blattstrukturen**

1. Spitz auslaufender Endteil (ILS 358); 2. Gesamtes Blatt in der Mitte abgebrochen, erhaltener Teil 27 cm Länge (ILS 235); 3. Blatt mit breiter Basis-Petiole und arttypischer Bruch-Zurückkrümmung eines Blattes (ILS 266); 4. Blatt, erhaltener Teil 25 cm bei 3 cm Maximalbreite (ILS 601); 5. Blatt mit Fraßspuren (ILS 251); 6-7. Basisteil mit Abbruchstellen der Blätter (ILS 304, 601) (Alle Coll. Nißler).

***Taeniopteris angustifolia*. Leaves**

1. Tapered final part of the leaf (ILS 358); 2. Whole leaf, broken in the middle with a length of 27 cm (ILS 235); 3. Leaf with broad base-petiole (ILS 266); 4. Leaf, 25 cm and 3 cm maximum width (ILS 601); 5. Leaf with feeding scars (ILS 251); 6-7. Base with concave breaking points (ILS 304, 601) (All Coll. Nißler).



1

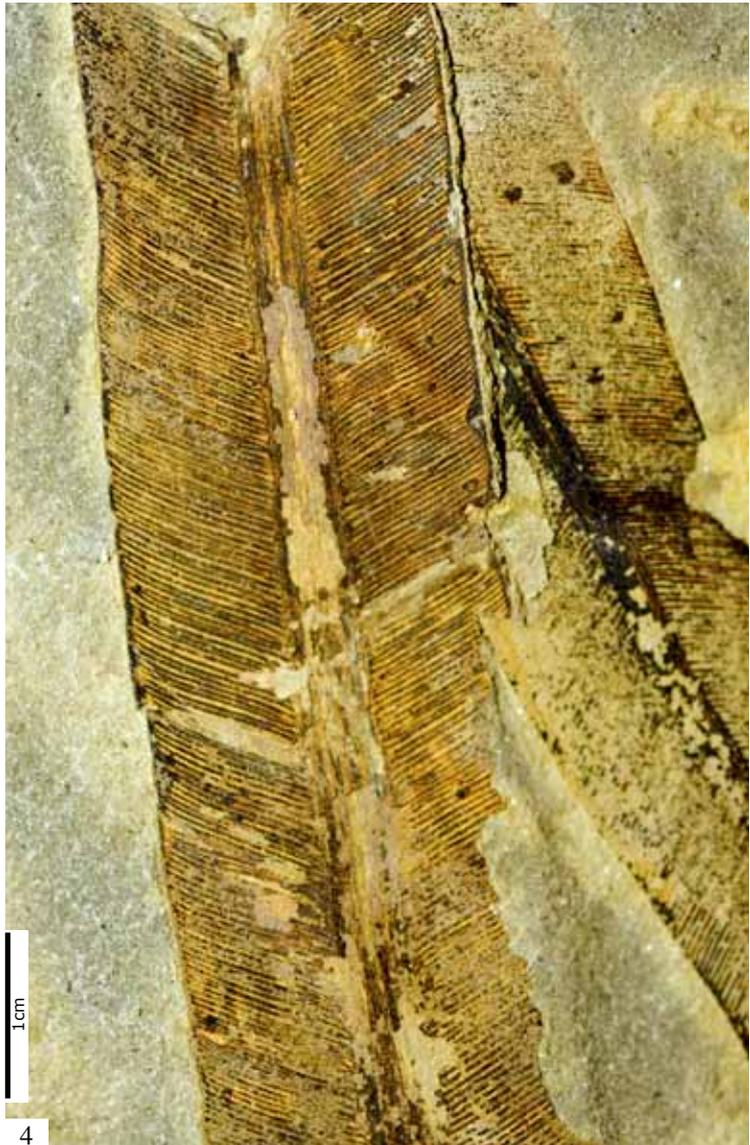


2

1cm



3



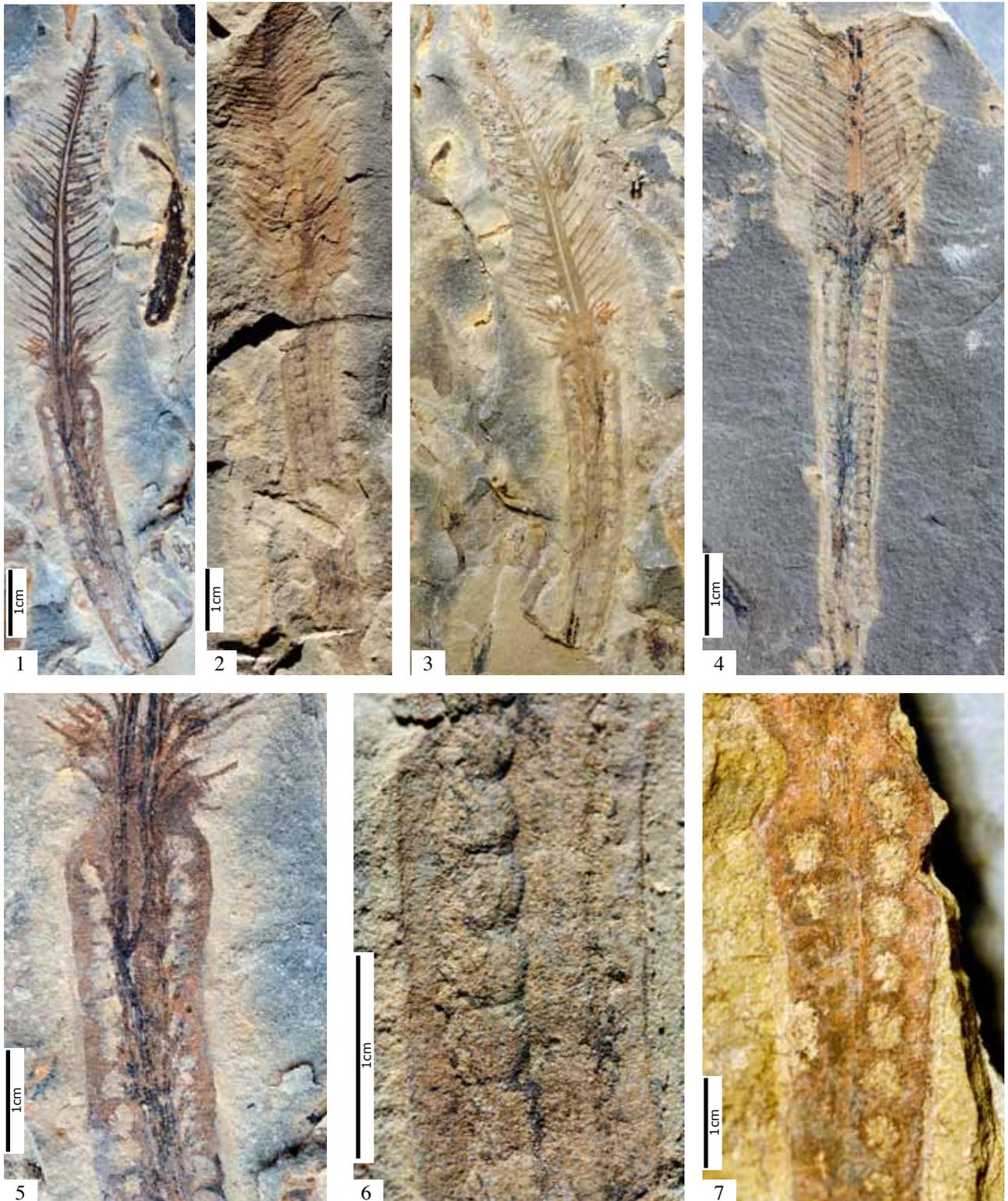
4

***Taeniopteris angustifolia*. Blattstrukturen**

1. Detail eines Blattes mit breiter Rhachis (ILS 159); 2. Detail der Spindel mit den Leitbündeln. Die gleichen Stränge wiederholen sich auch auf den Samenblättern (ILS 266); 3. Endteil eines Blattes (ILS 153); 4. Detail der parallel verlaufenden Aderungen (ILS 235, alle Coll. Nißler).

***Taeniopteris angustifolia*. Leaves**

1. Detail of a leaf with a broad Rachis (ILS 159); 2. Detail of the spindle with the vascular bundles. The same will be repeated on the megasporophylls (ILS 266); 3. Final part of a leaf ILS (153); 4. Detail of the parallel running venation (ILS 235, all Coll. Nißler).

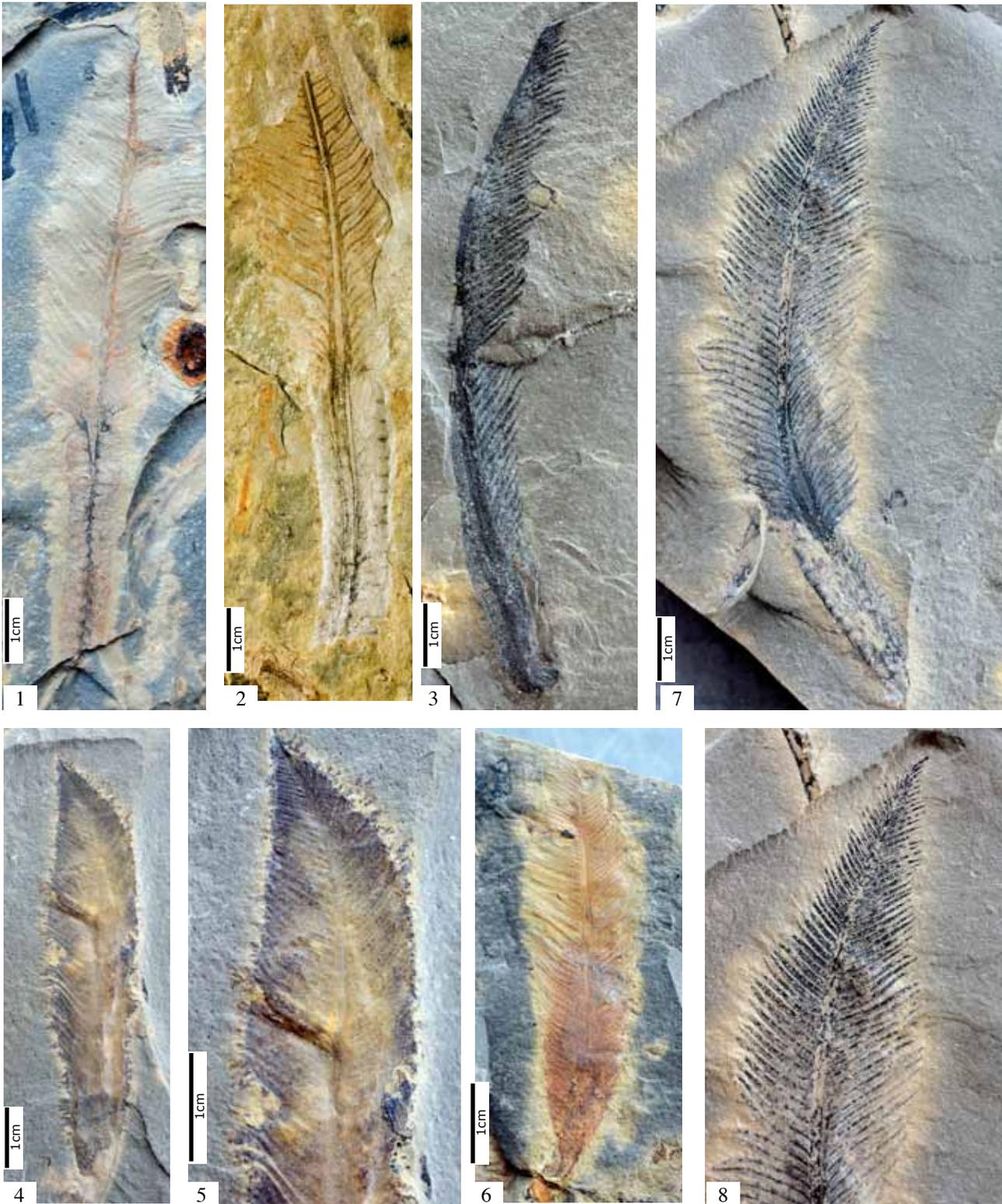


Samenanlagen (*Dioonites pennaeformis*) von *Taeniopteris angustifolia*

1-3. Fruchtblätter (*Dioonites pennaeformis*) Unteransicht mit den hängenden Samen, welche teilweise noch vom Fruchtblatt umschlossen werden und der sterilen Endfieder (ILS 211, 188, 314, alle Coll. Nißler); 4. Exemplar mit bis zu 25 Samen pro Reihe (ILS 796, Coll. Frieß); 5-7. Detail der Samen und Fruchtblätter (211, 188, 280 Alle Coll. Nißler)

Female organs (*Dioonites pennaeformis*) of *Taeniopteris angustifolia*

1-3. Fertile leaves (*Dioonites pennaeformis*) Lower view with the hanging seeds which are covered partially from the fruit-blade. Feather like-appendix sterile (ILS 211, 188, 314, all Coll. Nißler); 4. Specimen with about 25 seeds on each row (ILS 796, Coll. Frieß); 5-7. Detail of the seeds and fruit-blades(211, 188, 280 All Coll. Nißler)

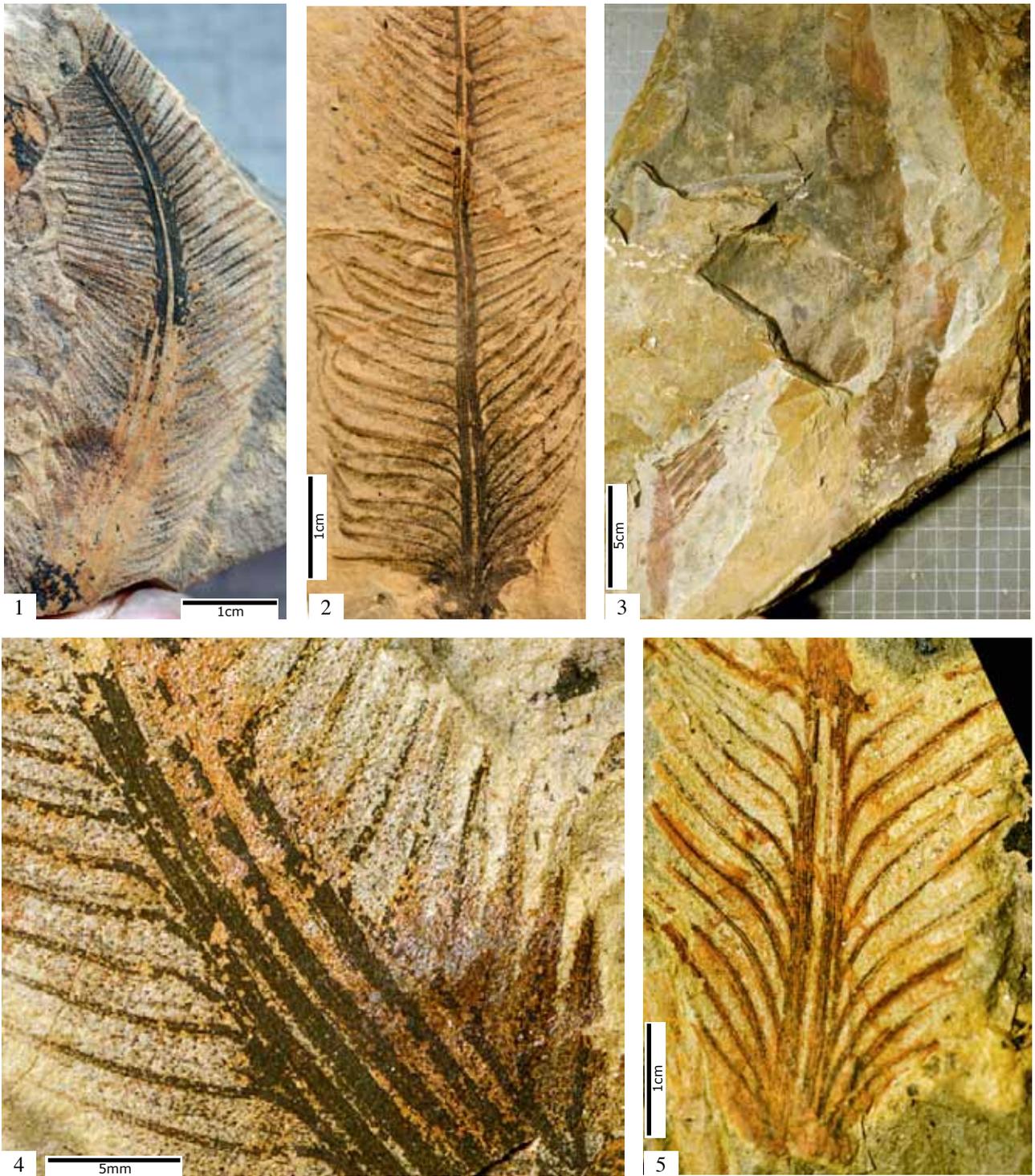


Samenanlagen (*Dioonites pennaeformis*) von *Taeniopteris angustifolia*

1-2. Aufsicht mit Abdrücken der sich unter dem Fruchtblatt befindlichen Samen (ILS 209, 250, Coll. Nißler); 3. Lateralansicht einer Samenanlage (ILS 800); 4-5. Ganz junges Fruchtblatt mit noch zusammenhängenden Einzelblättchen (ILS 804); 6. Leicht geöffnetes junges Fruchtblatt (ILS 778); 7-8. Detail des geöffneten Fiederchens (ILS 803, alle Coll. Frieß)

Female organs (*Dioonites pennaeformis*) of *Taeniopteris angustifolia*

1-2. Impressions of the under the fruit-blade located seeds (ILS 209, 250, Coll. Nißler); 3. Lateral view of the megasporophyll (ILS 800); 4-5. Very young fertile leaf with densely connected single leaflets (ILS 804); 6. slightly open megasporophyll (ILS 778); 7-8. Detail of the open leaflets (ILS 803, all Coll. Frieß)

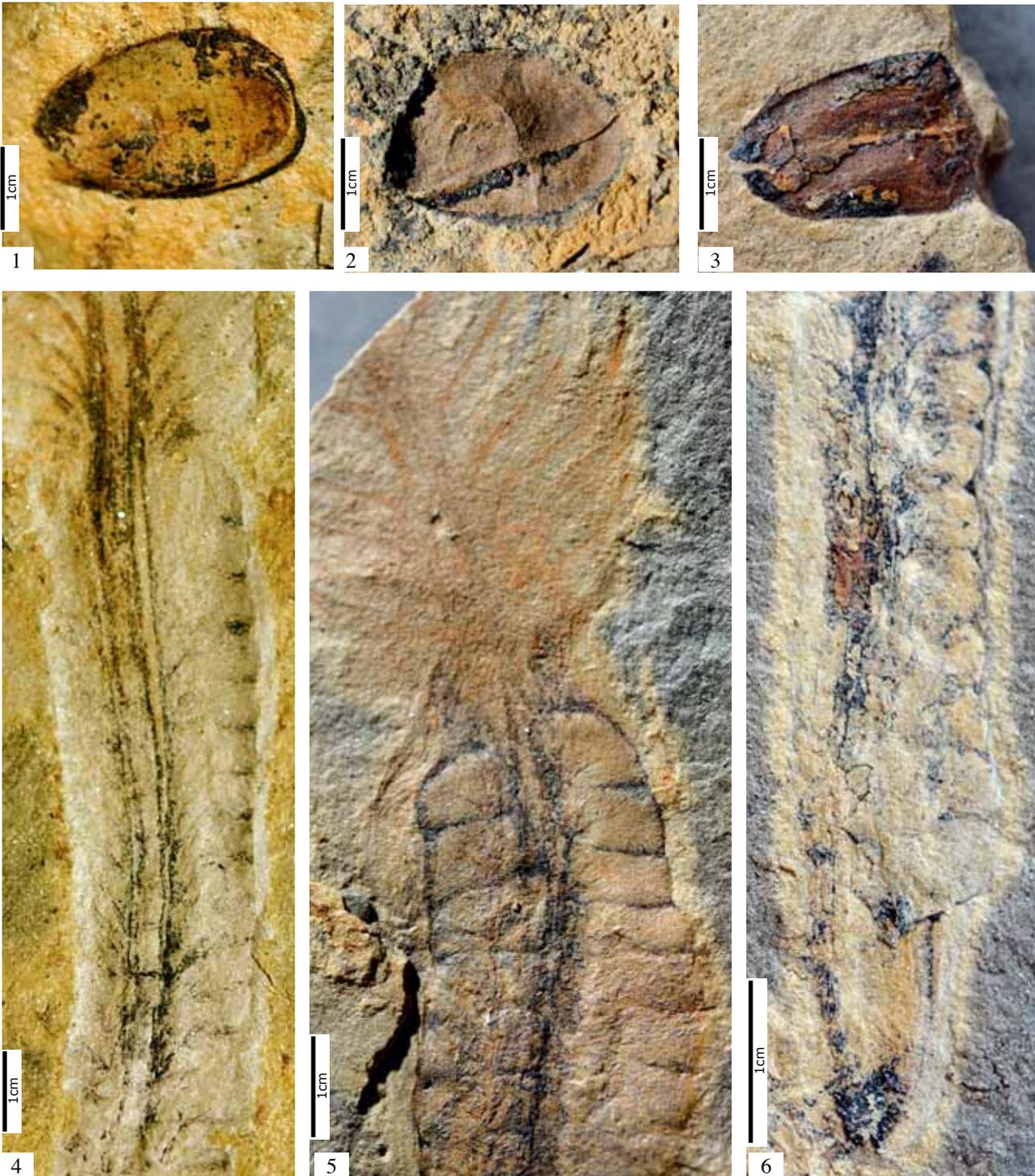


Samenanlagen (*Dioonites pennaeformis*) von *Taeniopteris angustifolia*

1-2. Obere Teile des Fiederblattes (ILS 190, 832); 3. Blätter von *Taeniopteris angustifolia* und Samenblätter des *Dioonites pennaeformis*-Typs (ILS 246); 4. Detail des Fiederchens mit den vier Leitbündeln (ILS 350); 5. Detail eines mit feinsten Härchen besetzten Fiederblättchens (ILS 408, alle Coll. Nißler)

Female organs (*Dioonites pennaeformis*) of *Taeniopteris angustifolia*

1-2. Upper part of the fertile fronds (ILS 190, 832); 3. Leaves of *Taeniopteris angustifolia* and megasporophylls of *Dioonites pennaeformis* on the same slab (ILS 246); 4. Detail of a fertile frond with the typical four vascular bundles (ILS 350); 5. Detail of the fine hairs on the fertile leaves (ILS 408, all Coll. Nißler)



Samenanlagen (*Dioonites pennaeformis*) von *Taeniopteris angustifolia*

1-3. Einzelne Samen wahrscheinlich zu *Taeniopteris angustifolia* und *Dioonites* gehörig (ILS 440, 187, 806 (Coll. Frieß)); 4-5. Detail der Samenblätter mit den versteckten Samen. Härchenartige Bedeckungen (Trichome) befanden sich an der Oberseite der Fruchtblätter (ILS 250, 233, alle Coll. Nißler); 6. Anhaftstiel des Makrosporophylls mit der Pflanze (ILS 796, Coll. Frieß)

Female organs (*Dioonites pennaeformis*) of *Taeniopteris angustifolia*

1-3. Isolated seed probably belonging to *Taeniopteris angustifolia* and *Dioonites* (ILS 440, 187, 806); 4-5. Detail of the fruit-leaves with the hidden seeds. Minute hairs (Trichomes) grew on the upper side (ILS 250, 233, all Coll. Nißler); 6. Detail of the stalk connecting the macrosporophyll with the plant (ILS 796, Coll. Frieß)

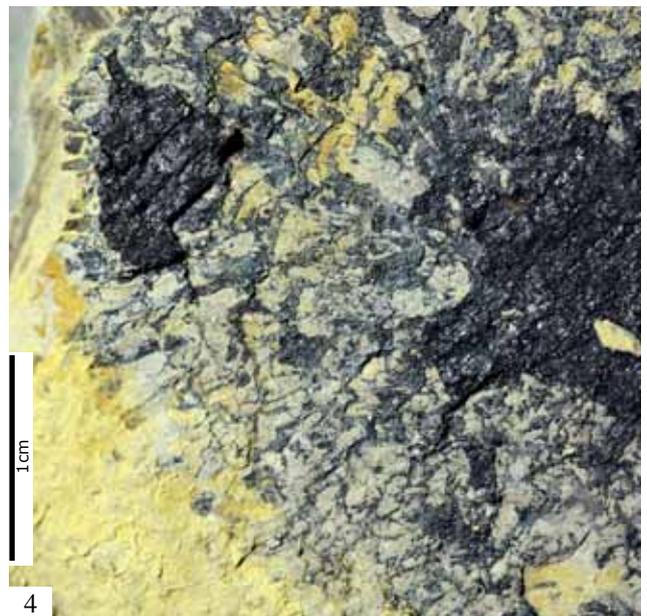
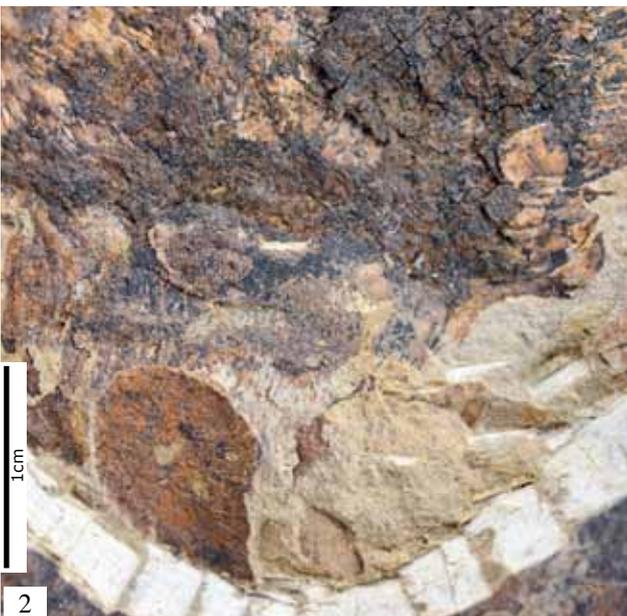
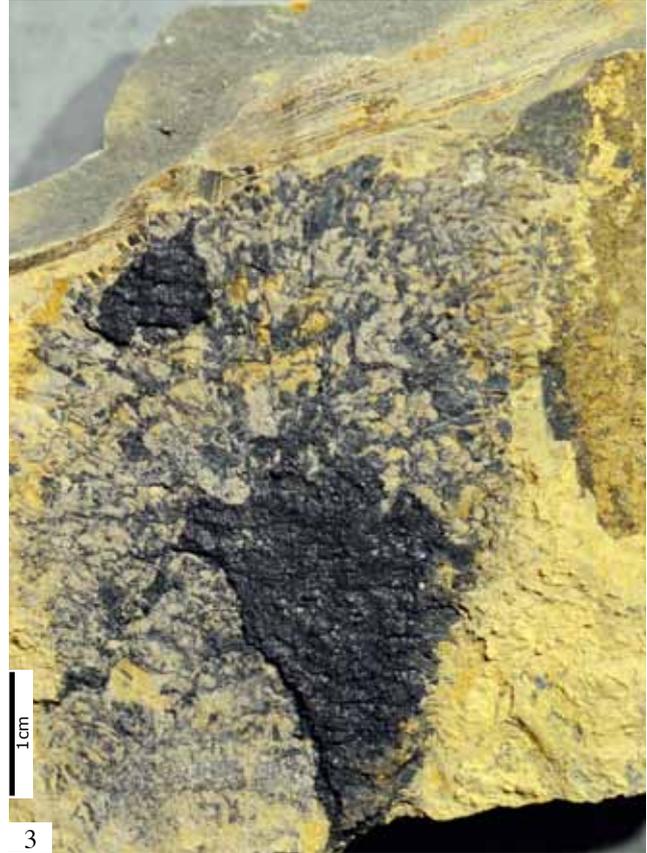


***Androstrobus donai* n. sp. Männliche *Taeniopteris angustifolia*-Cycadophyten-Zapfen**

1. Holotyp. Vollkommen erhaltener Zapfen mit anhaftenden spitz zulaufenden sterilen Blattelementen (ILS 287); 2. Detail der Blattelemente und der heraus perlenden Mikrosporangien (ILS 287); 3. Verrottender Pollenzapfen (ILS 722); 4. Detail eines Mikrosporophyll mit an der Unterseite geöffneten Mikrosporangien (ILS 111, alle Coll. Nißler)

***Androstrobus donai* n. sp. Male *Taeniopteris angustifolia* cycad-cones**

1. Holotype. Complete cone with sterile tapered basal leaves (ILS 287); 2. Detail of the cover-leaves and the pollen sacs (ILS 287); 3. Decaying pollen cone (ILS 722); 4. Detail of a microsporophyll with the open pollen sacs on the lower edge (ILS 111, all Coll. Nißler)



***Androstrobos donai* n. sp. Mögliche männliche *Taeniopteris angustifolia* Cycadophyten-Zapfen**

1 -2. Wahrscheinlich juveniler männlichen Cycadophyten-Zapfen mit Detail der Abbruchstelle. Seltsam die vielen herausragenden Blättchen bei den Mikrosporophyllen (ILS 797, Coll. Frieß); 3-4. Zapfen mit Mikroblättchen im oberen Teil und zum Teil sichtbaren Pollensäcken an den unteren Sporophyllen (ILS 723, Coll. Nißler)

***Androstrobos donai* n. sp. Putative male *Taeniopteris angustifolia* cycad cones**

1 -2. Probably juvenile male cycad-cone with detail of the fracture point. Strange the great number of small leaves forming the microsporophylles (ILS 797, Coll. Frieß); 3-4. Cone with micro-leaves on the upper side and partially visible pollen sacs on the lower sporophylls (ILS 723, Coll. Nißler)

Swedenborgia nissleri, characteristic conifers of the German Lower Keuper (Upper Ladinian, Middle Triassic) from Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

In the Hauptsandstein of Ilsfeld, the number of conifer species is small in comparison to the all-dominating horsetail plants and ferns. However, meticulous collection meant that it was still possible to reconstruct the details of a probably bush-like dioecious conifer of the Voltziales order. It is classified as *Swedenborgia nissleri* n. sp. Curiously, there is a large number of large male araucarian *Willsiostrobus silberhorni* n. sp. cones and female *Swedenborgia* seed scales and cones, compared to just a few isolated branch and leaf elements. And if branches are found, then they are characterised by many broken narrow needles.

Key words: Triassic, Keuper, Coniferophyta, Voltziales

The genus *Swedenborgia*, mostly associated with its female cones or five-lobed seed scales, stretched from the Middle Triassic to Rhaetian–Liassic and must have died out thereafter, just like the conifer *Voltzia*, without any identifiable direct descendants today. Besides the first described genus *Swedenborgia cryptomerioides* (Nathorst, 1876), from the Liassic of Sweden but spreading as far as Greenland and Asia, other subspecies were also described, such as *Swedenborgia minor* and *S. major* from the Liassic, *S. benkertii* from Bayreuth, *S. megasperma*, *tyttosperma*, *S. longiloba* from the Russian Donezbecken (Stanislavsky, 1971), and *Swedenborgia lata*, *rigida*, *coreanica*, *onoyamai*, *attenuata* (Kon'no, 1944) from the Liassic of Japan, China and Korea.

Division CONIFEROPHYTA
Order Voltziales
Family Aethophyllaceae (Grauvogel-Stamm, 1978)
Genus *Swedenborgia*, Nathorst, 1876

Swedenborgia nissleri n. sp. (Wachtler, 2016)

Diagnosis

Conifers with female cones consisting of five-lobed seed scales which each contained five seeds hanging upside-down from the top edge. Pollen cones large, araucarian-like with pollen tubes hanging from the tip. Branches with slightly crooked narrow pointed needles.

Stratigraphic horizon

Erfurt Formation (Lower-Keuper), Upper Ladinian, Longobardian.

Etymology

In honour of Christoph Nißler from Echterdingen, who collected systematically in Ilsfeld and uncovered many valuable missing links.

Holotype

ILS 29, Coll. Nißler, Stuttgart Museum of Natural History (D)

Description

Plant: Probably shrub-like low-growing conifer with male and female cones on the same tree.

Branches: Irregular branching with sometimes crooked pointed needles of 1 cm in length (Holotype ILS 29, 252), but also showing heterophyllous foliage with narrow needles up to 3 cm long (ILS 315, 191, 226). Easily decomposing branches and needles.

Pollen organs (*Willsiostrobus silberhorni* type): Narrow elongated cones up to 25 cm long.

Seed organs: 10–15 cm long, 3 cm wide cones, attached to the branches with narrow stems of up to 5 cm length. Seed scales with five lobes, tapering to a point and without bracts. On each of the five lobes an elliptical elongated seed, approx. 0.5 cm long hanging dorsiventrally at the top end.

***Willsiostrobus silberhorni* n. sp. (Wachtler, 2016)**

Diagnosis

Pollen cones, large, araucarian character. Microsporophylls with short pointed to lightly rounded bract attachments. Pollen tubes hanging down dorsiventrally from the upper section towards cone shaft.

Etymology

In honour of Peter Silberhorn from Langenbrettach for his contribution to the palaeobotanic research of the Lower Keuper.

Holotype

ILS 833, Coll. Silberhorn, Stuttgart Museum of Natural History (D)

Description

Weighty pollen cones up to 20–25 cm long and 3 cm thick. Situated on the ends of the branches attached by a solid 2 cm long and 0.5 cm thick stalk (ILS 572, 208, 51). Microsporophylls araucarian with slightly pointed to rounded tips. On the apical undersides pollen tubes hanging down towards the cone shaft.

Remarks

Although conifers – particularly those of the Voltziaceae family – characterised many Triassic landscapes, in the Lower Keuper of Ilsfeld they play a subordinate role; indeed it seems they did not exist at all in the form of trees. In the midst of the horsetail swamps the only common conifer, *Swedenborgia*, with its large female and especially male cones, otherwise apparently low-growing, was probably only able to become widely established in the hinterland areas, so that the branches dried out and were destroyed during the sedimentation journey, whilst the more robust cones suffered less. Five-lobed seed scales are commonly found in Europe from the beginning of the Triassic. In general, they were classified as *Aethophyllum* and supported by fossil results classed as low-growing bushy conifers with dioecious character, i.e. having pollen and

seed cones on the same plant, a characteristic to be found in extant Araucaria only in the Australian *Wollemia*, which was not discovered until the 20th century. *Aethophyllum* conifers are also characterised by their narrow elongated leaves which can reach lengths of 5 to 30 cm (Grauvogel-Stamm, 1978). Particularly *Aethophyllum stipulare* from the Buntsandstein (Olenekian-Anisian) is deemed one of the characteristic conifers of Central Europe and spread across a wide area as far as Spain (Juàrez & Wachtler, 2015), whilst in the southern Alpine areas near Tethys it is rare or entirely absent (Wachtler, 2011). There are also major differences in the male cones, which in the case of *Aethophyllum stipulare* (described as *Willsiostrobus acuminatus*) were much smaller and narrower and characterised by 1–2 cm long bracteal appendages. These, on the other hand, are completely absent in *Swedenborgia nissleri* (*Willsiostrobus silberhorni*).

In contrast to the tree-like *Voltzia* widespread in the Early Triassic epoch and still in the Middle Upper Triassic, where no clusters of female cones were found, for both *Aethophyllum* and *Swedenborgia* there are numerous apically clustered female cones. Isolated *Swedenborgia* seed scales are found only rarely, whereas with *Voltzia* this is the norm and only occasionally are juvenile female cones found complete, torn off by storms. It can therefore be assumed that the female cones of *Swedenborgia* generally decayed on the ground, if at all, only after maturity, whereas *Voltzia* cones decomposed on the tree, similar to many extant *Araucaria*.

For isolated male cones of the Voltziales order, the name *Willsiostrobus* has become established (Grauvogel-Stamm, 1978). Thus it is assumed that *Willsiostrobus acuminatus* belonged to *Aethophyllum stipulare*, *Willsiostrobus rhomboidales* represented the male cone of the Agathis-like conifer *Pelourdea vogesiaca*, and that *Willsiostrobus willsii* is a contender for the pollen organ of the Early Triassic *Voltzia heterophylla*. For the purposes of nomenclature, this system was retained and the name *Willsiostrobus silberhorni* is used for pollen cones belonging to the conifer *Swedenborgia nissleri*.

Swedenborgia nissleri, die Charakter-Konifere aus dem deutschen Unter-Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Die Koniferen stehen an Artenanzahl im Hauptsandstein von Ilsfeld, neben den alles dominierenden Schachtelhalmgewächsen und den Farnen im Hintergrund. Durch akribische Aufsammlungen gelang es trotzdem eine vermutlich strauchförmige, diözische Konifere aus der Familie der Voltziales in ihren Einzelheiten zu rekonstruieren. Sie wird als *Swedenborgia nissleri* n. sp. eingeordnet. Eigenartigerweise stehen einer Vielzahl von großen männlichen aurakaroiden *Willsiostrobus silberhorni* n. sp. Zapfen und weiblichen *Swedenborgia*-Samenschuppen und -zapfen nur wenige isolierte Zweig- und Blattelemente gegenüber. Und wenn Zweige gefunden werden, dann zeichnen sie sich durch vielfach zerbrochene länglich-schlankte Nadeln aus.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, Coniferophyta, Voltziales

Prägten die Nadelbäume - vor allem aus der Familie der Voltziaceae - viele triasische Landschaften, so spielen sie im Lettenkeuper von Ilsfeld eine untergeordnete Rolle, es scheint sogar als fehlten sie als Baumgestalten vollkommen. Während in den Alpen, besonders den Dolomiten, an den damaligen meeresnahen Tethys-Gebieten die Nadelbäume dominierend auftraten und alle anderen Pflanzen in den Hintergrund drängten, dürften verschiedene Gründe ausschlaggebend gewesen sein, dass die Koniferen in etwas nördlicher gelegenen Breitengraden nicht ihr ideales Habitat fanden. Der einzige häufige Nadelbaum, *Swedenborgia*, in seiner Ausprägung mit großen weiblichen und besonders männlichen Zapfen, sonst wahrscheinlich kleinwüchsig, dürfte inmitten der Schachtelhalmstümpfe eventuell nur im Hinterland breitere Ausbreitungsräume gefunden haben, sodass die Zweige durch längere Transportwege ausgetrocknet und zerstört wurden, während die robusteren Zapfen darunter weniger litten. Weiters könnte er besser als andere großwüchsige Koniferen an die weiten immer wieder überfluteten Überschwemmungsebenen und darauf folgenden Dürreperioden angepasst gewesen sein.

Doch welche Entwicklungsstellung unter den Koniferen nimmt überhaupt *Swedenborgia* ein? Kann sich in heutiger Zeit noch eine Gattung in Verbindung bringen lassen? Die Gattung *Swedenborgia*, zumeist mit ihren weiblichen Zapfen oder fünfzipfeligen Samenschuppen in Verbindung gebracht, reicht

von der Mittleren Trias bis in den Rhät-Lias und dürfte hernach gleich wie die Voltzien ausgestorben sein, ohne dass sich heute irgendwelche geradlinige Nachkommen feststellen lassen.

Zwar weisen die mächtigen männlichen Zapfen mit ihren dorsiventral von der Braktee zurückhängenden Pollenschläuchen in Richtung aurakaroide Voltziales, die heutigen diözischen Araukarien mit ihren lobenlosen Schuppen, nur einen einzigen Samen tragend, können sich allerdings von diesen nicht ableiten lassen. Wegweiser hierfür können wohl mehr die ebenfalls einsamigen *Ortiseia*-Koniferen aus dem Perm sein, deren Baupläne durchwegs als Araukarien-Vorläufer verstanden werden können.

Da die Samenschuppen allerdings frappierende Ähnlichkeiten mit den kleinwüchsigen *Aethophyllum*-Koniferen der Trias aufweisen und der Bauplan beider Pollenzapfen relativ ähnlich ist, wurde verschiedentlich eine Einordnung in die Aethophyllaceae angedacht (Grauvogel-Stamm, 1978) was nicht von der Hand zu weisen ist. Zwar waren die überlang-schlanken Blätter grundlegend verschieden von *Swedenborgia*. Wenn man die heutigen Araukarien mit ihren weit voneinander abweichenden Belaubungen als Maßstab nimmt, wäre dies kein Hindernisgrund. Da die mehrteiligen Loben, sowie die aurakaroiden Zapfen eine Eigenheit aller mesozoischer Voltziales ist, wäre eine solche Übergruppe, mit der Unterordnung Aethophyllumgewächse aufgrund sehr vieler ähnlicher Merkmale gerechtfertigt.

Division CONIFEROPHYTA
Order Voltziales
Familie Aethophyllaceae (Grauvogel-Stamm,
1978
Genus *Swedenborgia*, Nathorst, 1876

***Swedenborgia nissleri* n. sp. (Wachtler, 2016)**

Diagnose

Konifere mit weiblichen Zapfen bestehend aus fünflobigen Samenschuppen, welche jeweils fünf vom oberen Rand invers hängende Samen enthielten. Pollenzapfen mächtig, araukaroid, mit von der Spitze zurückhängenden Pollenschläuchen. Zweige mit leicht gekrümmten bis spitz-länglichen Nadeln.

Stratigraphischer Horizont

Erfurt Formation (Unter-Keuper), Oberes Ladin, Mittlere Trias.

Namensgebung

Zu Ehren von Christoph Nißler aus Echterdingen, welcher systematisch in Ilsfeld sammelte und viele wertvolle Missing links barg.

Holotyp

ILS 29, Coll. Nißler, Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart (D)

Material

Zweige und Benadelungen: ILS 185, 191, 226, 252, 315, 720, Weibliche Zapfen: ILS 01, 05, 10, 14, 22, 23, 24, 26, 28, 29, 108, 116, 144, 154, 158, 181, 183, 185, 191, 197, 204, 207, 208, 227, 247, 252, 258, 297, 315, 351, 392, 420, 436, 448, 471, 472, 473, 475, 476, 479, 480, 481, 488, 533, 544, 547, 570 707, 740, 741, 742.

Typlokalität

Ilsfeld (Baden Württemberg - Deutschland)

Beschreibung

Pflanze: Wahrscheinlich strauchartige, niedrig wachsende Konifere mit männlichen und weiblichen Zapfen auf dem gleichen Baum.

Zweige: Unregelmäßige Aufgabelungen mit manchmal gekrümmten, spitz zulaufenden, 1 cm langen Nadeln (Holotyp ILS 29, ILS 252), aber genauso eine heterophylle Belaubung mit bis zu 3 cm langen, schlanken Na-

deln aufweisend (ILS 315, 191, 226). Zweige und Nadeln leicht zerfallend.

Pollenorgane (*Willsiostrobus silberhorni*-Typus): Schlank-langgezogene, bis 25 cm lange mächtige Zapfen. Mikrosporophylle spiralg angeordnet, sich dachziegelartig überlappend mit leicht spitzem Ende. Pollenschläuche an der oberen Unterseite der Braktee entspringend und von dort in Richtung Zentralrachis gebogen.

Samenorgane: Bis 10-15 cm große, 3 cm breite Zapfen, diese mit bis zu 5 cm langen am Ast verbundenen schlanken Stielen. Samenschuppen fünflobig, spitz zulaufend und brakteenlos. An jeder der fünf Loben ein elliptisch länglicher, ca. 0,5 cm langer Same am oberen Ende dorsiventral hängend.

***Willsiostrobus silberhorni* n. sp. (Wachtler, 2016)**

Diagnose

Pollenzapfen, mächtig, in araukaroider Ausprägung. Mikrosporophylle mit kurzem spitzem bis leicht gerundeten Brakteenansatz. Pollenschläuche dorsiventral vom oberen Teil Richtung Zapfenspinde hängend.

Namensgebung

Zu Ehren von Peter Silberhorn aus Langenbrettach für seinen Einsatz um die paläobotanische Erforschung des Keupers.

Holotyp

ILS 833, Coll. Silberhorn, Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart (D)

Material

ILS 04, 14, 25, 26, 28, 45, 51, 108, 116, 131, 145, 147, 148, 150, 192, 207, 208, 244, 254, 256, 261, 293, 307, 319, 364, 365, 367, 369, 370, 371, 406, 412, 454, 491, 502, 503, 511, 512, 513, 517, 518, 706.

Typlokalität

Ilsfeld (Baden Württemberg - Deutschland)

Beschreibung

Wichtige bis zu 20-25 cm lange, 3 cm dicke Pollenzapfen. Diese endständig auf die Äste mittels eines massiven 2 cm langen, 0.5 cm dicken Stiels aufsitzend (ILS 572, 208, 51). Mikrosporophylle araukaroid mit leicht



Die Konifere *Swedenborgia nissleri*. Mittlere Trias. Rekonstruktionen

a. Gesamtpflanze; b. Steriler Zweig ILS 315; ILS 191); c. Zweig mit sechs weiblichen Zapfen und zwei männlichen (ILS 29); d. Mikrosporophylle der männlichen Zapfen (ILS 454, 45); e. Weiblicher Zapfen (ILS 2, 204) f. Samenschuppen von außen und von innen mit den fünf Samen (ILS 10), isolierter Samen (ILS 479)

The conifer *Swedenborgia nissleri*. Middle Triassic. Reconstructions

a. Whole plant; b. Sterile twig ILS 315; ILS 191); c. Branchlet with six female and two male cones (ILS 29); d. Microsporophylls from the male cone (ILS 454, 45); e. Female cone (ILS 2, 204) f. Seed scale from the outside and the inner side with five seeds (ILS 10), isolated seed (ILS 479)

spitzen bis abgestumpften Endflächen. An deren apikalen Unterseiten Pollenschläuche in Richtung Zapfenspindele hängend.

Bemerkungen

Fünfzipfelige Samenschuppen finden sich von der beginnenden Trias Europas an häufig. Allgemein wurden sie als *Aethophyllum* klassifiziert und durch Fossilsergebnisse gestützt, als niedrig wachsende buschige Konifere diözischer Natur, also mit Pollen- und Samenzapfen auf der gleichen Pflanze eingeordnet. Diese Eigenart kommt bei den heutigen Araukarien nur bei der erst im 20. Jahrhundert entdeckten australischen *Wollemia* vor. *Aethophyllum*-Koniferen zeichneten sich zudem durch teilweise 5 bis 30 cm lange schlanke Blätter aus (Grauvogel-Stamm, 1978). Besonders *Aethophyllum stipulare* aus dem Buntsandstein (Olenekian-Anis) gilt als eine der Charakterkoniferen Mitteleuropas und erreichte starke Ausdehnungsgebiete bis nach Spanien (Juárez & Wachtler, 2015), während sie in den Tethys nahen Gebieten der Südalpen fehlt oder selten ist (Wachtler, 2011). Auch liegen starke Unterschiede in den männlichen Zapfen vor, welche bei *Aethophyllum stipulare* durchwegs kleiner und schlanker waren und sich durch ein bis zwei Zentimeter lange Brakteen-Applikate auszeichneten. Diese wiederum fehlen bei *Swedenborgia nissleri* zur Gänze (ILS 412,454).

Im Gegensatz zu den ab der frühen Trias und noch in der Mittleren-Oberen Trias weit verbreiteten baumartigen Voltzien, wo im Verbund wachsende weibliche Zapfen nicht gefunden wurden, zeigen sowohl *Aethophyllum* als auch *Swedenborgia* eine Vielzahl von endständig gebündelten weiblichen Zapfen. Nur vereinzelt werden isolierte *Swedenborgia*-Samenschuppen gefunden, während dies bei *Voltzia* die Regel ist und nur manchmal juvenile durch Sturmereignisse abgerissene komplette weibliche Zapfen gefunden werden. Somit kann ausgegangen werden, dass die weiblichen Zapfen von *Swedenborgia* - wenn überhaupt - erst nach der Reife und am Boden zerfielen, während sich *Voltzia*-Zapfen schon am Baum, ähnlich vielen heutigen Araukarien auflösten.

Neben der Erstbeschreibungsart *Swedenborgia cryptomerioides* (Nathorst, 1876) aus dem Lias Schwedens, aber mit Ausdehnungs-

gebieten bis nach Grönland und Asien wurden noch andere Unterarten wie *Swedenborgia minor* und *S. major* aus dem Lias, *S. benkertii* aus Bayreuth, *S. megasperma*, *tyttosperma*, *S. longiloba* aus dem russischen Donezbecken (Stanislavsky, 1971), *Swedenborgia lata*, *rigida*, *coreanica*, *onoyamai*, *attenuata* (Kon'no, 1944) aus dem Lias von Japan, China und Korea beschrieben. Größtenteils allerdings fehlen Zweige, sodass dies effektiv eine Charaktereigenheit dieser Konifere sein könnte, das heißt ihr Bauplan umfasste relativ wenige ausgedörrte Zweige. Auch bei *Aethophyllum* sind Blattzuordnungen nicht immer einfach, in diesem Fall wegen ihrer typisch langen schlanken Nadeln, welche mit isolierten und abgefallenen Blättern, zum Beispiel von Schachtelhalmen oder anderen Pflanzen verwechselt werden können.

Für männliche isolierte Zapfen der Voltziales hat sich der Name *Willsiostrobus* eingebürgert (Grauvogel-Stamm, 1978). So wird angenommen, dass *Willsiostrobus acuminatus* zu *Aethophyllum stipulare* gehörte, *Willsiostrobus rhomboidales* der männliche Zapfen der Agathis-ähnlichen Konifere *Pelourdea vogesiaca* darstellte, oder *Willsiostrobus wilsii* als Pollenorgan der frühtriasischen *Voltzia heterophylla* in Frage kommt. Aus nomenklaturtechnischen Überlegungen wurde dieses System beibehalten und der Name *Willsiostrobus silberhorni* für zur Konifere *Swedenborgia nissleri* zugehörige Pollenzapfen in Anwendung gebracht.

Bibliographie

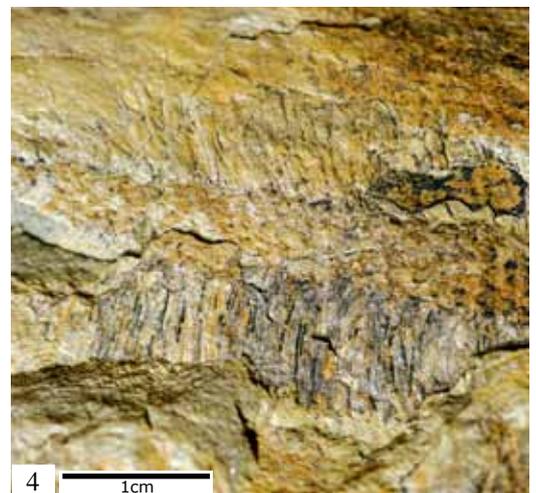
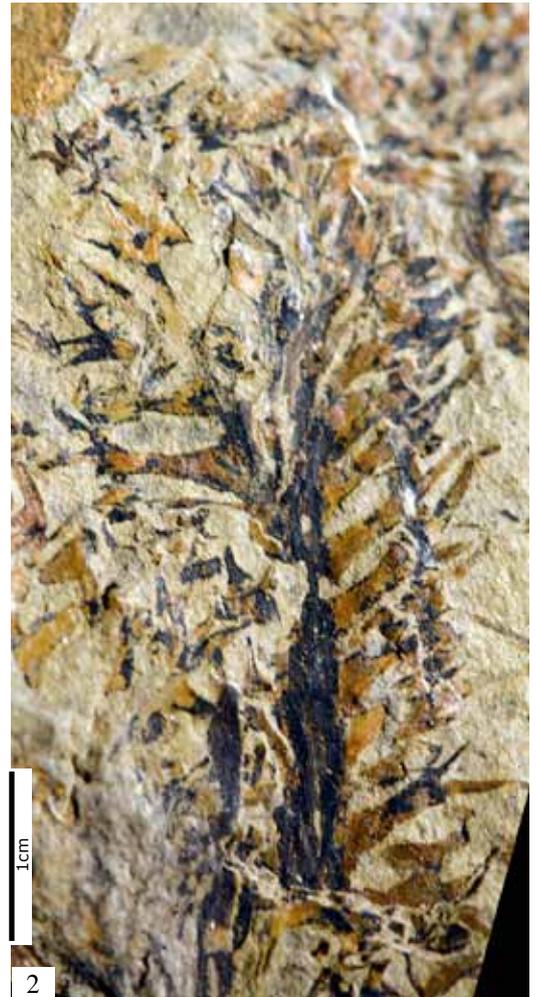
Grauvogel-Stamm, L., 1978. La flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. Sciences Géologiques, Mémoire 50, 1–225.

Juárez, J., Wachtler M. (2015): Early-Middle Triassic (Anisian) Fossil Floras from Majorca (Spain), Dolomythos, Innichen, p. 1- 40.

Kon'no, E. 1944: Contribution to our knowledge of *Swedenborgia*. Japan. J. Geol. Geogr., 19, p. 27 - 66, 14 fig. 5 pl. Tokyo.

Stanislavsky, F. A., 1971: Flore fossile et stratigraphie des dépôts du Trias supérieur du Bassin du Donetz (en russe) Acad. Sci. Kiev, 140 p., 36 pl.

Wachtler, M., (06/2011): Evolutionary lines of conifers from the Early-Middle Triassic (Anisian) Piz da Peres (Dolomites - Northern Italy), Dolomythos, Innichen. p. 95 - 164

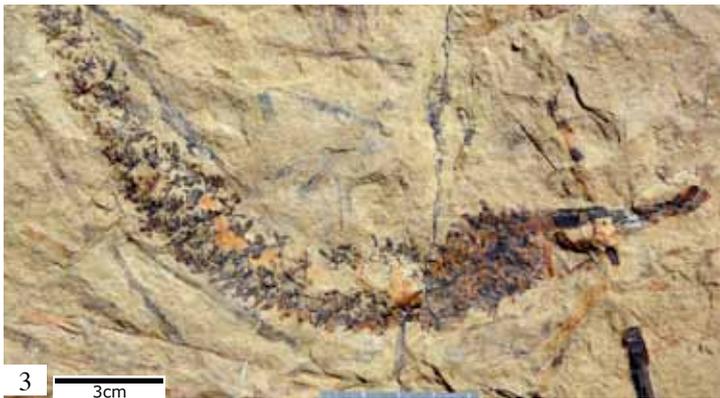
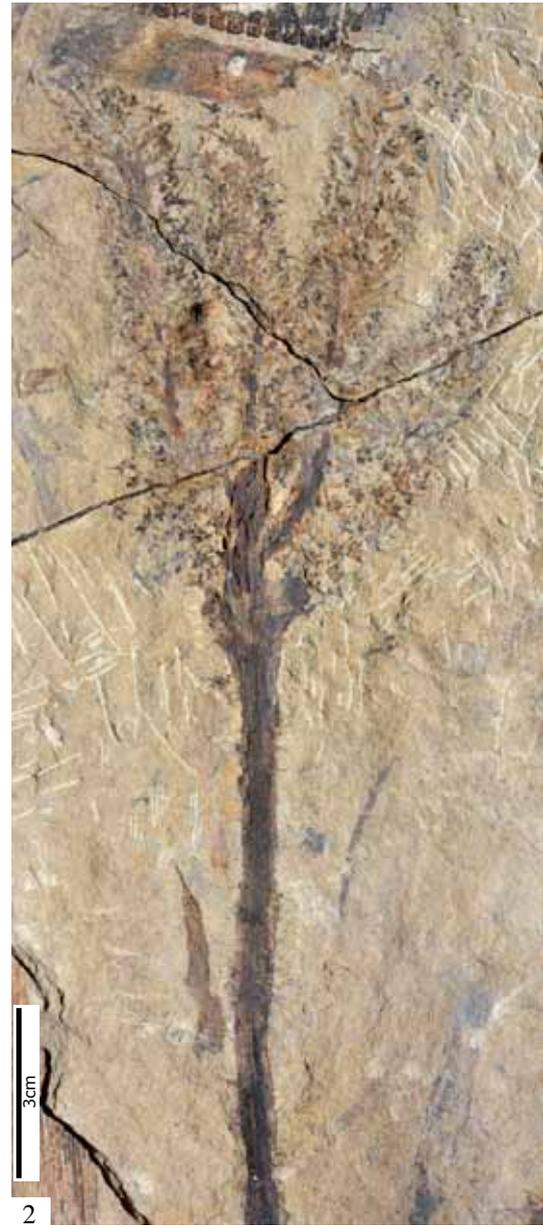


***Swedenborgia nissleri n. sp.* Zapfen, Zweige und Nadeln**

1-4. Holotyp (ILS 29) 1. Zweig mit ca. zehn weiblichen Zapfen und einem männlichen; 2. Detail eines weiblichen Zapfens. 3. Detail eines Zweiges mit der Benadelung; 4. Detail des männlichen Zapfens (Coll. Nißler, Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart)

***Swedenborgia nissleri n. sp.* Cones, twigs and leaves**

1-4. Holotype (ILS 29) 1. Shoot with ten female cones and one male; 2. Detail of a female cone. 3. Part of a twig and the leaves; 4. Detail of a male cone (Coll. Nißler, Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart)



***Swedenborgia nissleri* n. sp. Weibliche Zapfen**

1. Zweig mit sieben weiblichen Zapfen (ILS 859); 2. Vier weibliche Zapfen. Man beachte den langen Zweigstiel (ILS 858); 3-4. Weiblicher Zapfen sowie einzelne fünfzipfelige Samenschuppe mit mehreren ansitzenden bzw. ausgefallenen Samen (ILS 857) Alle Ilsfeld, Coll. Pohl.

***Swedenborgia nissleri* n. sp. Female cones**

1. Twig with seven female cones (ILS 859); 2. Four female cones. Interesting is the especially long stipe (ILS 858); 3-4. Female cone with a single five-lobed scale and several attached or released seeds (ILS 857) All Ilsfeld, Coll. Pohl.



***Swedenborgia nissleri* n. sp. Zweige und Nadeln**

1. Zweigbruchstücke mit verschiedenen langen Nadeln (ILS 315); 2. Compound von teilweise erhaltenen Zweigen mit gekrümmter Benadelung, teilweise abgefallenen Nadeln (ILS 252); 3-5. Detail der heterophyllen Benadelung (ILS 720, 226, 191, Coll. Nißler); 6. Astteil (ILS 792, Coll. Frieß)

***Swedenborgia nissleri* n. sp. Twigs and needles**

1. Twig fragments with different long needles (ILS 315); 2. Compound of a partially conserved twig (ILS 252); 3-5. Detail of the heterophyllous leaves (ILS 720, 226, 191, Coll. Nißler); 6. Twig (ILS 792, Coll. Frieß)



***Swedenborgia nissleri* n. sp. Junge weibliche Zapfen**

1. Juveniler Zapfen am Zweig (ILS 2); 2. Detail der juvenilen fünflobigen Samenschuppen (ILS 204); 3. Querschnitt durch einen juvenilen Zapfen (ILS 475, alle Coll. Nißler); 4. Juveniler Zapfen am Ast (ILS 836 Coll. Silberhorn)

***Swedenborgia nissleri* n. sp. Young female cones**

1. Juvenile cone on a twig (ILS 2); 2. Detail of the juvenile five-lobed seed scales (ILS 204); 3. Cross-section through a juvenile cone (ILS 475, all Coll. Nißler); 4. Young seed cone attached on a twig (ILS 836 Coll. Silberhorn)



1



2



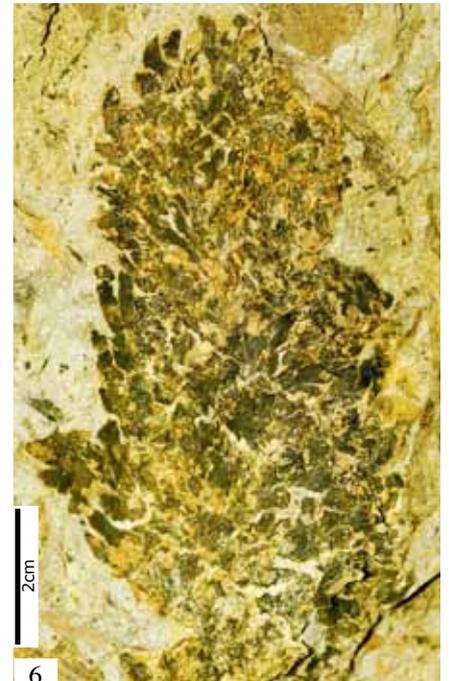
3



4



5



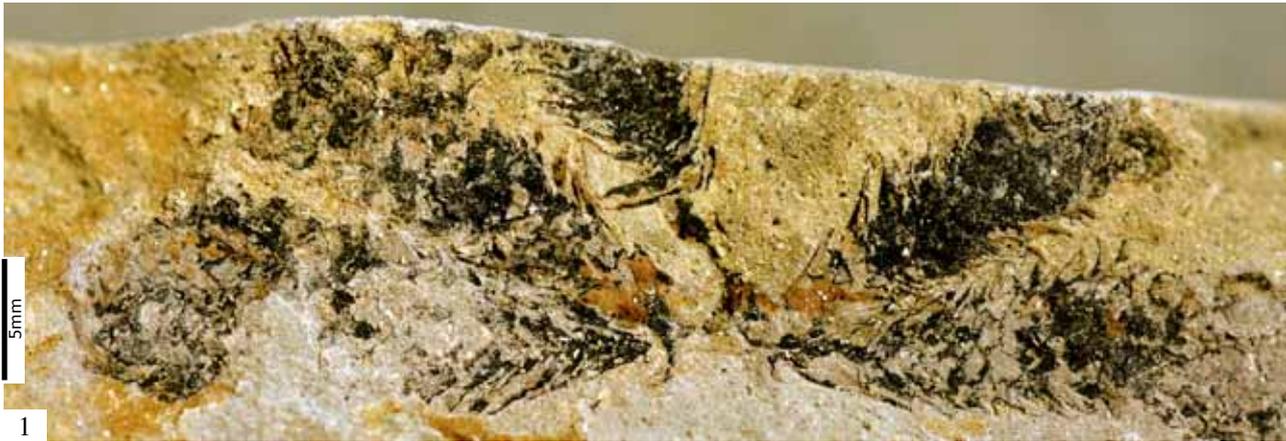
6

***Swedenborgia nissleri* n. sp. Weibliche Zapfen**

1. Reifer Zapfen am Zweig (ILS 144); 2. Erwachsener Zapfen Querschnitt (ILS 101); 3. Gekrümmter Zapfen (ILS 762, Coll. Frieß); 4-5 Zapfen und Detail der fünfzipfeligen Samenschuppen mit anhaftenden herabhängenden kleinen Samen (ILS 479); 6. Reifer, zerfallender Zapfen (ILS 247, alle Coll. Nißler)

***Swedenborgia nissleri* n. sp. Female cones**

1. Mature cone attached on a twig (ILS 144); 2. Adult cone, cross-section (ILS 101); 3. Female cone with stipe (ILS 762, Coll. Frieß); 4-5. Cone and detail of the five-lobed seed scales with attached seeds (ILS 479); 6. Mature decaying cone (ILS 247, all Coll. Nißler)

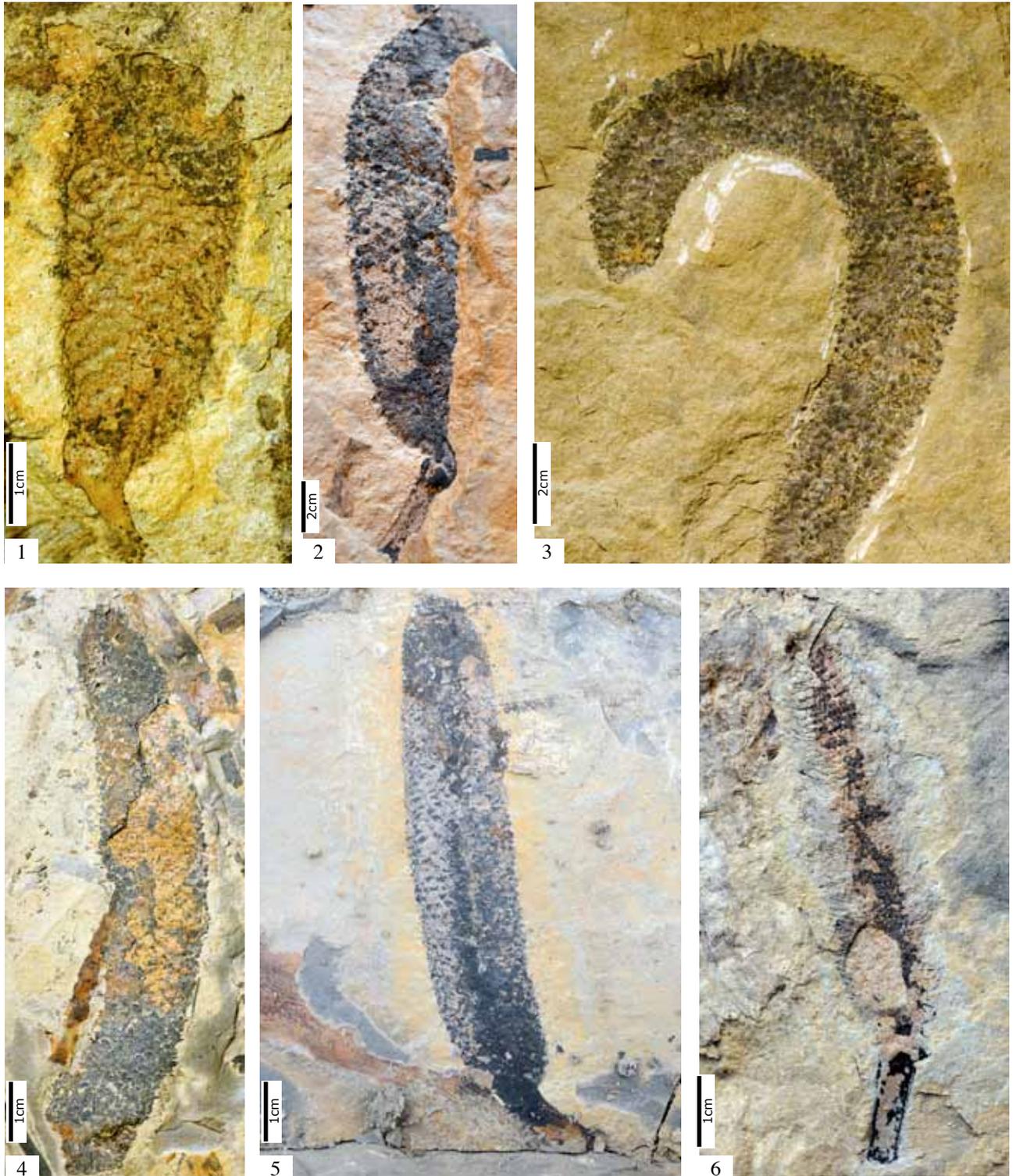


***Swedenborgia nissleri* n. sp. Zapfen und Schuppen**

1. Fünf miteinander verbundene weibliche Jugend-Zapfen von *Swedenborgia nissleri*. Dieser Zusammenwuchs vieler Zapfen scheint typisch für diese Konifere gewesen zu sein (ILS 544), 2-3. Ansammlung von isolierten fünfzipfeligen Samenschuppen (ILS 707, ILS 790 (Coll. Frieb)); 4. Schuppen an einem alten Zapfen (ILS 740 Alle Coll. Nißler); 5. Detail der Schuppen am Zapfen (ILS 762, Coll. Frieb); 6. Detail des langen Stiels am Zapfen (ILS 742 Coll. Nißler)

***Swedenborgia nissleri* n. sp. Cones and seed scales**

1. Five young female cones connected on the same twig. This compound of several cones was typically for *Swedenborgia* (ILS 544), 2-3. Accumulation of several five-lobed seed scales (ILS 707, ILS 790 (Coll. Frieb)); 4. Scales on an old cone (ILS 740, all Coll. Nißler); 5. Detail of the scales and seeds (ILS 762, Coll. Frieb); 6. Detail of a long stem on a cone (ILS 742 Coll. Nißler)

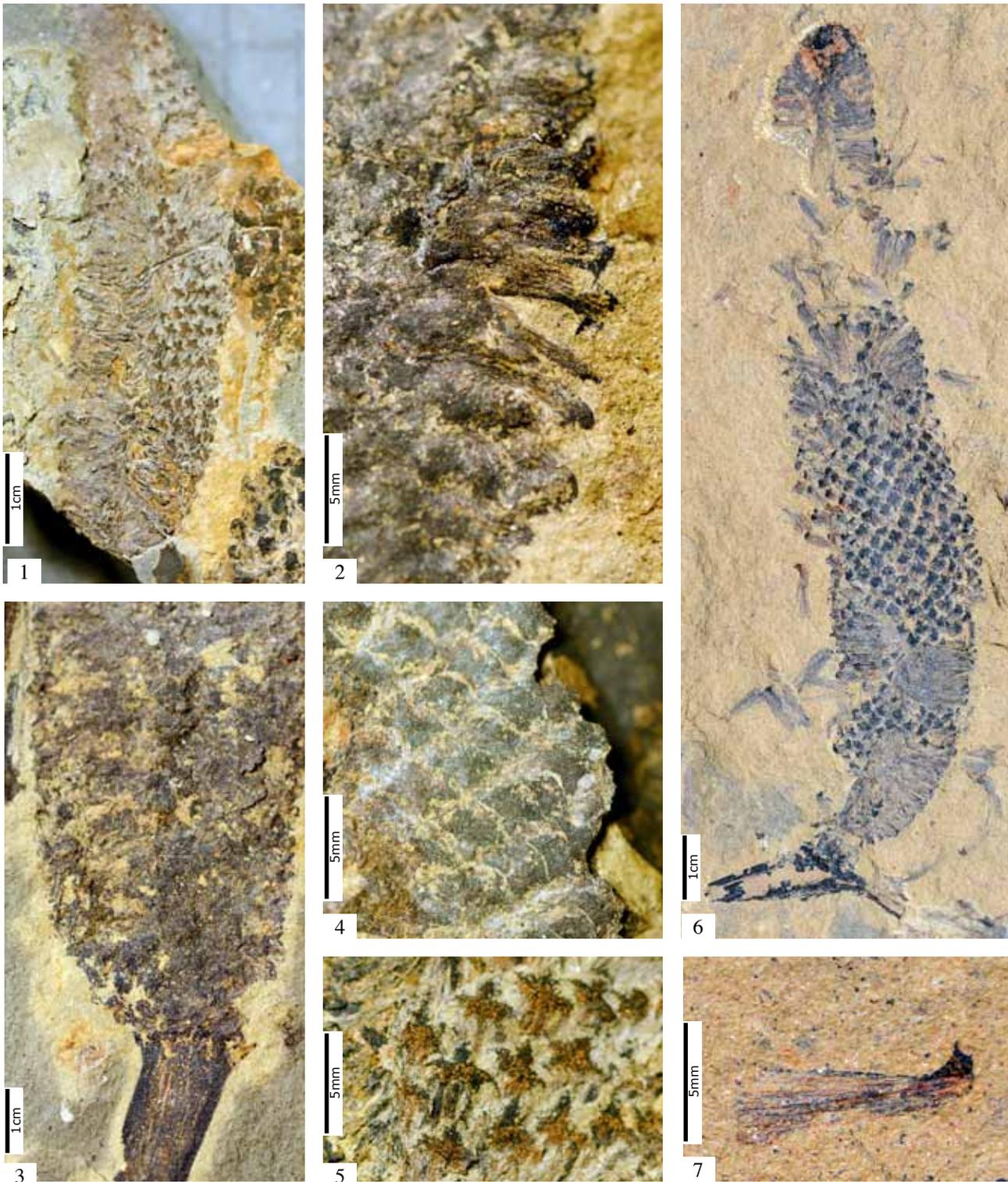


***Swedenborgia nissleri* n. sp., *Willsiostrobus silberhorni* n. sp. Männliche Zapfen**

1. Juveniler männlicher Zapfen (ILS 406); 2. Fast ausgewachsener Pollenzapfen mit Stielansatz (ILS 244); 3. Ausgewachsener 20 cm großer Zapfen (ILS 45); 4. Ausgewachsener Zapfen (ILS 51); 5. Zapfen am nackten Zweig (ILS 572); 6. Zerfallender adulter Zapfen (ILS 208, alle Coll. Nißler)

***Swedenborgia nissleri* n. sp., *Willsiostrobus silberhorni* n. sp. Pollen cones**

1. Juvenile male cone (ILS 406); 2. Mainly mature pollen cone with stalk (ILS 244); 3. Mature 20 cm long cone (ILS 45); 4. Mature pollen cone (ILS 51); 5. Cone on a naked twig (ILS 572); 6. Decaying adult cone (ILS 208, all Coll. Nißler)

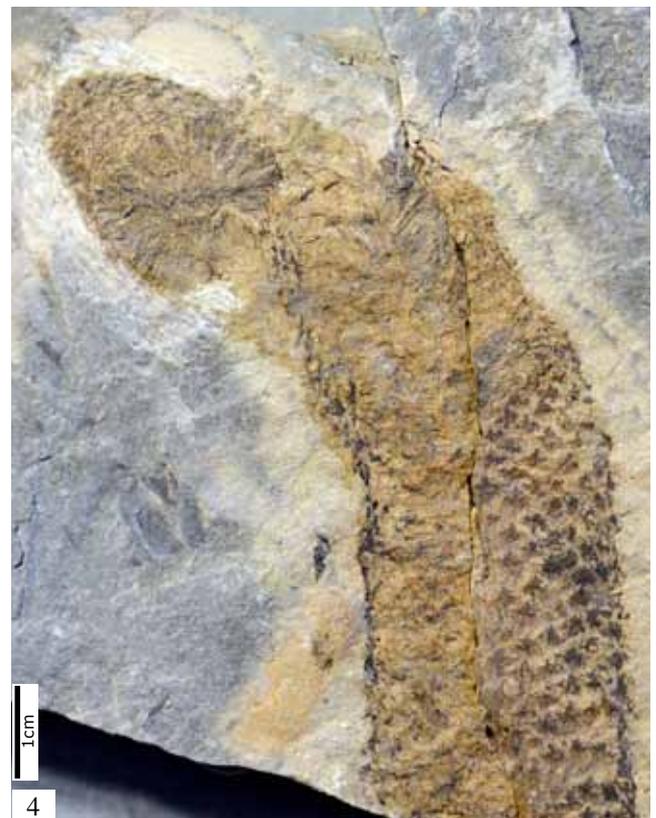


Swedenborgia nissleri n. sp., Willsiostrobus silberhorni. n. sp. Männliche Zapfen

1. Reifer für den Pollenausstoss bereiter Zapfen (ILS 454); 2. Lateralansicht der Mikrosporophylle (ILS 261); 3. Detail des Stiels (ILS 51); 4. Geschlossene Mikrosporophylle (ILS 412); 5. Offene Mikrosporophylle mit frei hängenden araukaroiden Pollenschläuchen (ILS 454, alle Coll. Nißler); 6-7. Männlicher Zapfen und isoliertes Mikrosporophyll (ILS 860, Coll. Pohl)

Swedenborgia nissleri n. sp., Willsiostrobus silberhorni. n. sp. Pollen cones

1. Mature cone ready for shed the pollen (ILS 454); 2. Lateral view of the microsporophylls (ILS 261); 3. Detail of the massive stem (ILS 51); 4. Closed microsporophylls (ILS 412); 5. Open microsporophylls with free hanging araucaroid pollen-tubes (ILS 454, all Coll. Nißler); 6-7. Male cone and isolated microsporophyll (ILS 860, Coll. Pohl)



Swedenborgia nissleri n. sp., Willsiostrobus silberhorni. n. sp. Männliche Zapfen

1. Ansammlung von vier teilweise bis zu 15 cm langer, 2.5 cm breiter männlichen Zapfen (ILS 237, Coll. Nißler), 2. Ansammlung von acht Pollen-Zapfen (ILS 863, Coll. Pohl); 3-4. Natürlich zerbrochener Zapfen mit schönen Details der Pollenschläuche (ILS 833, Coll. Silberhorn)

Swedenborgia nissleri n. sp., Willsiostrobus silberhorni. n. sp. Pollen cones

1. Accumulation of four till 15 cm long and 2.5 cm broad male cones (ILS 237, Coll. Nißler), 2. Accumulation of eight male cones (ILS 863, Coll. Pohl); ; 3-4. Naturally broken pollen cone with nice detail of the pollen tubes (ILS 833, Coll. Silberhorn)

Nissleria ilsfeldi, eine fossile Pilzgattung aus dem deutschen Unter-Keuper (Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Pilze (Fungi) sind eukaryotische Lebewesen, deren Zellen Mitochondrien und ein Zellskelett enthalten. Im deutschen Hauptsandstein (Oberes Ladin, Langobard) werden immer wieder fast kreisrunde Abdrücke zwischen fossilen Pflanzen gefunden, welche als parasitäre Pilze gedeutet werden und unter der neuen Gattung und Art *Nissleria ilsfeldi* nov. gen. n. sp. eingeordnet werden.

Schlüsselworte: Trias, Keuper, Fungi

Die Pilze bilden neben den Tieren und den Pflanzen ein eigenständiges Reich, zu dem sowohl Einzeller wie die Backhefe als auch Vielzeller wie die Schimmelpilze und die Ständerpilze gehören. Man kennt heute etwa 100.000 Pilzarten doch dürfte ihre Anzahl weitaus höher sein. Fungi entstanden schon sehr früh in der Erdgeschichte, wobei die ersten weitgehend unumstrittenen Funde sich bis zumindest ins Ordovizium erstrecken. Der erfolgreiche Landgang der Pflanzen wäre ohne Pilzsymbiosen vermutlich nicht möglich gewesen.

Division Fungi
Order ?

Genus *Nissleria*, nov. gen. (Wachtler, 2016)

Diagnose

Runde Abdrücke, an den Rändern mikroskopisch gesägte Einschnitte erkennbar.

Namensgebung

Nach Christoph Nißler aus Echterdingen, der viele Jahre die Fundstelle von Ilsfeld bearbeitete.



Parasitäre rezente Pilze auf vermoderten Ästen

***Nissleria ilsfeldi* n. sp. (Wachtler, 2016)**

Diagnose

Kreisrunde bis manchmal an verschiedenen Stellen eingebuchtete leicht bis nicht inkohlte Impressionen. Verschiedentlich leichte Inkohlungen erkennbar.

Stratigraphischer Horizont

Erfurt Formation (Unter-Keuper), Oberes Ladin, Mittlere Trias.

Namensgebung

Nach der Typlokalität Ilsfeld im Schozachtal (Landkreis Heilbronn, Baden-Württemberg, Deutschland).

Holotyp

ILS 700, Coll. Nißler, Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart (D)

Material

ILS 658, 594, 699

Beschreibung

Kreisrunde, 5-8 cm Durchmesser umfassende Abdrücke, welche an den Rändern leicht eingesägt sind. Oft auch mit Dellen und Einbuchtungen. Auf den Körper immer wieder inkohlte mikroskopisch kleine Rückstände, eventuell von Fortpflanzungsorganen erkennbar.

Bemerkungen

In Ilsfeld finden sich zwischen fossilen Pflanzenteilen oder selbst auf ihnen (ILS 658 auf einem Equisetites-Stamm) immer wieder enigmatische Objekte, welche weder einer der bestehenden Pflanzenfamilien noch als

tierische Reste gedeutet werden können. Deshalb wurde versucht sie unter die Pilze, welche sich im Moder oder auf zersetzenden Pflanzen als Parasiten bevorzugt ansiedelten, einzuordnen. Das typische Muster parenchymatischer Zellen höherer Pflanzen ist nicht erkennbar, dafür ein myzelartiges Gewirr fädiger Elemente, welche eine hyphenartige Feinstruktur aufweisen. Ob sie heute ausgestorben sind, ist schwer zu sagen, da gerade im Reich der rezenten Pilze noch sehr viele Neuentdeckungen gemacht werden. Diese Pilze können entweder eine parasitische oder eine saprophytische Lebensweise geführt haben, d.h. sie können das Holz be-

fallen haben, als der betreffende Baum noch wuchs, oder als er bereits abgestorben war und vielleicht modern am überschwemmten Boden lag. Die strukturbietende Erhaltung cytologischer Details ermöglicht keine sichere Einordnung. Auf den ersten Blick finden sich scheinbar inkohlte Blattkutikeln, zumeist kleine dunkelbraune bis schwarze Körper auf den Objekten, welche aber geometrische Gewebestrukturen erkennen lassen, die nicht unbedingt in ein Pflanzenreich gestellt werden können. Ob es sich um Fortpflanzungsorgane (Sporidien, Conidien) dieser Pilze handelt, oder die jene umschließenden Hüllen (Asci, Perithezien) ist schwer zu deuten.

Nissleria ilsfeldi, a fossil fungus genus of the German Lower Keuper (Upper Ladinian, Middle Triassic) from Ilsfeld

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

In the German Hauptsandstein (Upper Ladinian, Langobard) there are frequent finds of almost perfectly round impressions between fossil plants which are thought to be parasitic fungi and classified under the new genus and variety *Nissleria ilsfeldi* nov. gen. n. sp.

Key words: Triassic, Keuper, Fungi

Division Fungi
Order ?

Genus *Nissleria*, nov. gen. (Wachtler, 2016)

Diagnosis: Round impressions visible on the edges of microscopically sawn sections.

Nomenclature: After Christoph Nißler from Echterdingen, who worked on the Ilsfeld site for many years.

Nissleria ilsfeldi n. sp. (Wachtler, 2016)

Diagnosis: Perfectly round to sometimes pitted at various points, slightly to non-coalised impressions. Occasionally slight coalifications discernible.

Stratigraphic horizon: Erfurt Formation, Upper Ladinian, Middle Triassic.

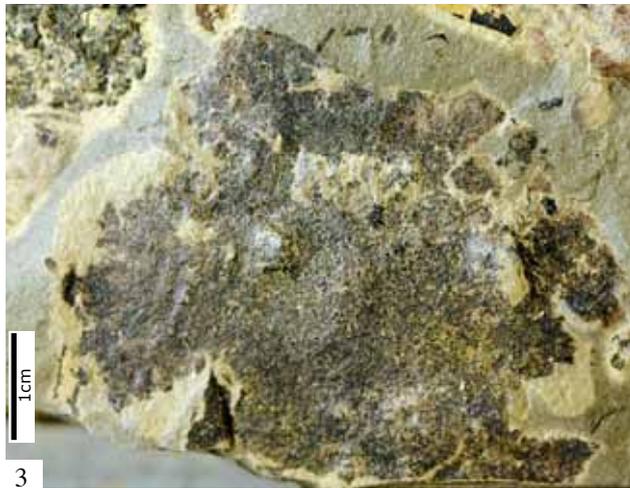
Etymology: After the type locality Ilsfeld in the Schozach valley (administrative district of Heilbronn, Baden-Württemberg, Germany).

Holotype: ILS 700, Coll. Nißler, Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS), Stuttgart (D)

Material: ILS 658, 594, 699

Description: Circular impressions 5–8 cm in diameter slightly sawn at the edges. Often also dented and pitted. On the body many microscopically small coalified residues discernible, possibly from reproductive organs.

Remarks: In Ilsfeld there are repeated instances of enigmatic objects found between or even on top of fossilised plant parts (ILS 658 on an *Equisetites* stem) which cannot be identified either as part of an existing plant family or as animal remains. Therefore efforts have been made to classify them as fungi, which tend to grow on mould or decaying plants as parasites. The typical pattern of parenchymatic cells in higher plants is not recognisable, but there is instead a myriad of stringy elements resembling a mycelium with a delicate hyphae-like structure. Whether they are extinct today is difficult to say, since in this very field of living fungi a great many new discoveries are currently being made. The structure-forming preservation of cytological details does not enable reliable classification. At first sight there appear to be non-coalised leaf cuticles, usually small dark brown to black bodies on these objects, but which are recognisable as geometric tissue structures which are not necessarily part of the plant kingdom. It is difficult to say whether these are reproductive organs (basidiospores, conidia) of these fungi or their enveloping husks (asci, perithecia).



***Nissleria ilsfeldi* nov. gen. n. sp.**

1. An einen *Equisetites*-Stamm parasitär gewachsenes Exemplar (ILS 658); 2-3. Neben einer *Lepacyclotes*-Rosette fossilisiert ILS 594); 4. Holotyp. Fast kreisrundes Objekt mit leichten Seitenriefen an den Rändern (ILS 700); 5-6. Zusammen mit *Equisetites*- und *Neocalamites*-Stämmen erhaltenes Exemplar mit Details von möglichen Fortpflanzungsorganen (ILS 699).

***Nissleria ilsfeldi* nov. gen. n. sp.**

1. Specimen attached parasitically on an *Equisetites*-stem (ILS 658); 2-3. Fossilised near a *Lepacyclotes*-rosette ILS 594); 4. Holotype. Nearly perfectly circular object with slightly furrowed margins (ILS 700); 5-6. Specimen deposited together with *Equisetites*- and *Neocalamites*-stems with details of suggested reproductive organs (ILS 699).

