

# Die Cycadeen im Unterjura

Michael Wachtler

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

Mitarbeit: Nicolas Wachtler; E-mail: nicolas@wachtler.com

Cycadeen spielten im Unterjura Mitteleuropas eine bedeutende Rolle. Allerdings wurde bisher kaum versucht, die reichlich vorkommenden Wedel in einen Zusammenhang mit den Fruktifikationen zu bringen um damit Verwandtschaftsverhältnisse mit heutigen Palmfarnen aufzuzeigen. Am meisten verbreitet war *Nilssonia acuminata*. Wie Neufunde aus dem Pechgraben (Bayern) mit männlichen und weiblichen Zapfen, sowie ihren zweisamigen Fruchtschuppen belegen, können sie mit heutigen *Encephalartos*-Cycadeen verglichen werden. Auch *Nilssonia polymorpha* weist in eine ähnliche Richtung. Vorhanden, aber nicht häufig waren *Macrotaeniopteris gigantea* und *Taeniopteris tenuinervis* mit ihren vielsamigen Fruchtwedeln, welche sie in Richtung der *Cycas*-Palmfarne bringen. Vereinzelt aufgefunden und mit bis jetzt noch unbekanntem fertilen Organen waren *Pseudoctenis prossii* und *Ctenis inconstans*. Sie weisen wohl in Richtung zweisamiger Cycadeenvorläufer. Andere Blattgestalten dürften wohl eher den Farnen zuzurechnen sein. Die Vielzahl an Cycadeen unterstützt die Theorie, dass im Unterjura Süddeutschlands ein subtropisches Klima vorherrschte.

März 2024

Schlüsselworte: Unterjura, Cycadeen, *Nilssonia*, *Macrotaeniopteris*, *Ctenis*



**Cycadeen im Unterjura.** Links findet sich die am weitesten verbreitete Art *Nilssonia acuminata*, mit männlichen und weiblichen Zapfen, sowie einem zweisamigen Makrosporophyll; in der Mitte *Nilssonia polymorpha* mit weibliche Zapfen; rechts *Macrotaeniopteris gigantea* mit einem weiblichen Zapfen, sowie einem typischen vielsamigen Makrosporophyll.

Obwohl die Cycadeen zu den häufigen Flo-raelementen im Unterjura Europas gehörten, herrscht über deren tatsächliche Gattungs- und Artenanzahl Unklarheit. Zurückzuführen ist dies, dass Teile oder komplette Wedel einigermaßen häufig gefunden werden, die fertilen Organe zum Großteil nicht erkannt oder als nicht genügend ästhetisch zum Hal-denmaterial kamen. So finden sich in der älteren Literatur kaum aussagekräftige Hin-weise über das Gesamtaussehen der Palm-farne oder deren Einordnung.

Die Cycadeen erscheinen gesichert im Un-terperm und zwar zeitgleich mit jenen zwei heute unterschiedliche Merkmale aufwei-senden Familien (Wachtler, 2021, Wachtler, 2015, Perner, 2015): Palmfarne deren Spo-rophyll nur zwei Samen aufweisen (heute *Zamia*, *Lepidozamia*, *Macrozamia*, *Cerato-zamia*, *Encephalartos*, *Dioon*, *Microcycas*, *Bowenia*, *Stangeria*) und jene mit einer Mehrzahl von Samen (*Cycas*). Es ist zu ver-muten, dass sich die Trennung zwischen bei-den Stämmen schon im Devon vollzog und sie von da an getrennte Wege gingen. Denn ab dem Unterperm lassen sich keine Über-gänge von zwei auf mehrere Samen oder als Reduktion von mehreren auf zwei auf jedem Makrosporophyll ableiten.

Wahrscheinlich spielte *Weylandia* mit ihren zungenartigen Blättern, sowie einem Schopf an Sporophyllen und einer Vielzahl an beid-seitig aufgereihten Samen, und *Kraeuselia* mit ihren ebenfalls zungenförmigen Blät-tern aber nur zwei an einem Sporophyll verankerten Samen, beide im Mitteldevon Deutschlands vorkommend, eine Vorläufer-rolle bei der Evolution der Cycadeen. Ihre Pollenzapfen dagegen ähnelten sich von An-fang an (Wachtler, 2023).

Mit *Wachtleropteris* (Perner, 2015) gefunden in Schichten des Unterperms (Kungurium) der Dolomiten überlebte einer der primi-tivsten Cycadeen-Vorläufer, mit Evolutions-merkmalen welche Übergänge bis in den De-von belegen: Er entwickelte zungenförmige Blätter, welche sich an einer Achse empor-rankten. Gleichzeitig finden sich im Unter-perm schon hoch ausgebildete Cycadeen mit zwei (*Nilssonia*) oder mehreren Samen auf jedem Makrosporophyll (*Macrotaeniopteris*, *Taeniopteris*), welche sich dann über den Oberperm und die gesamte Trias in reicher Anzahl verfolgen lassen (Wachtler, 2021). Somit konkurrierten, die beiden Großfami-

lien ab dem Unterperm, in immer wieder wechselndem Prozentanteil, und dies bis in die Jetztzeit. Eine weitere Hochblüte erleb-ten die Cycadeen in der Unteren und Mittle-ren Trias, wo sie besonders in den Dolomi-ten zu den dominierenden Pflanzen gehörten (Wachtler, 2016 a,b,c). In großer Anzahl und hervorragender Qualität fanden sich nicht nur Wedel, sondern genauso weibliche und männliche Zapfengebilde.

Eine Eigenheit der vielsamigen Cycadeen bis in die Mitteltrias (*Macrotaeniopteris*, *Tae-niopteris*) waren neben ihren teilweise Ba-nanenwedel ähnelnden Blättern, ihre - im Gegensatz zur späteren Trias oder der Ge-genwart - einer gestreckten Achse spiral-förmig entspringenden Makrosporophylle. Die Anzahl der Samen auf jedem Fruchtblatt konnte wie bei *Macrotaeniopteris olangensis*, fast hundert erreichen (Wachtler, 2015). Bei *Taeniopteris* waren es beträchtlich we-niger. Eine erste Annäherung an die heuti-ge Gattung *Cycas* erleben wir im Mittelladin Deutschlands (hauptsächlich Ilsfeld), wo *Taeniopteris angustifolia* zu den dominieren-ten Nacktsamern gehörte und ihre immer einzeln gefundenen Makrosporophylle auf einen zerfallenden Schopf, ähnlich der heu-tigen Art *Cycas revoluta* hinweisen (Wacht-ler, 2016). Nichts änderte sich allerdings am zungenförmigen Einzelblattwedel. Bei den Pollenorganen handelte es sich um rundliche bis leicht lang gezogene Zapfengebilde, wel-che aber aufgrund ihres durch Pollenstaub verunstalteten Aussehens kaum gesammelt wurden.

Im Unterjura finden wir dann an vielen Fundlokalitäten (Schweden, Deutschland, Ungarn) - zwar in geringerer Anzahl die zun-genförmigen oft zerschlissenen Blätter von *Macrotaeniopteris* und *Taeniopteris*, welche auf mehrsamige Cycadeen hinweisen, und in weit größerer Anzahl zweisamige Megas-porophylle, ähnlich heutigen *Encephalartos*, *Zamia* oder *Stangeria*-Cycadeen. Diese er-hielten Gattungsnamen wie *Nilssonia*, *Ctenis*, *Pseudoctenis*, *Anomozamites*. Zudem wurden auch den Cycadeen ähnliche Wedel enigma-tische Pflanzen beschrieben welche als Ben-nettiteen Eingang in die Nomenklatur fanden. Durchaus berechtigt ist die Frage: Wie vie-le Cycadeen mit zweisamigen Sporophyllen kamen im Unterjura Mitteleuropas vor und wie viele mehrsamige? Eine Lösung bietet hierfür die Analyse der spärlich bekannten

Megasporophylle. Im Hettangium Frankens kommen, wenn auch selten *Macrotaeniopteris gigantea* (Schenk, 1867) und *Taeniopteris tenuinervis* (Brauns 1864) aus der Gruppe der vielsamigen Cycas-Vorläufer vor.

Gleich schwierig stellt sich die Frage nach der Anzahl der Cycadeen mit zweisamigen Fruchtblättern in den Unterjura-Linsen. Es kann ausgegangen werden, dass es mit *Nilssonia acuminata* (Braun, 1843) eine dominierende Art gab, die mittlerweile gut bekannt ist. Auch *Nilssonia polymorpha* dürfte relativ gut abgesichert sein. Zudem dürfte es noch ein oder zwei *Ctenis*-Art gegeben haben, welche sich genauso schon vom Unterperm an verfolgen lassen, wobei aber eindeutig zuordenbare fertile Teile fehlen. Damit erschöpft sich die Anzahl der Palmfarn-Arten und -Gattungen im Unterjura Süddeutschlands.

Nun soll näher auf die Eigenschaften der verschiedenen Cycadeen und ihre Rolle in der Evolution im Unterjura eingegangen werden.

## Vielsamige Cycadeen-Vorläufer

### *Macrotaeniopteris gigantea*

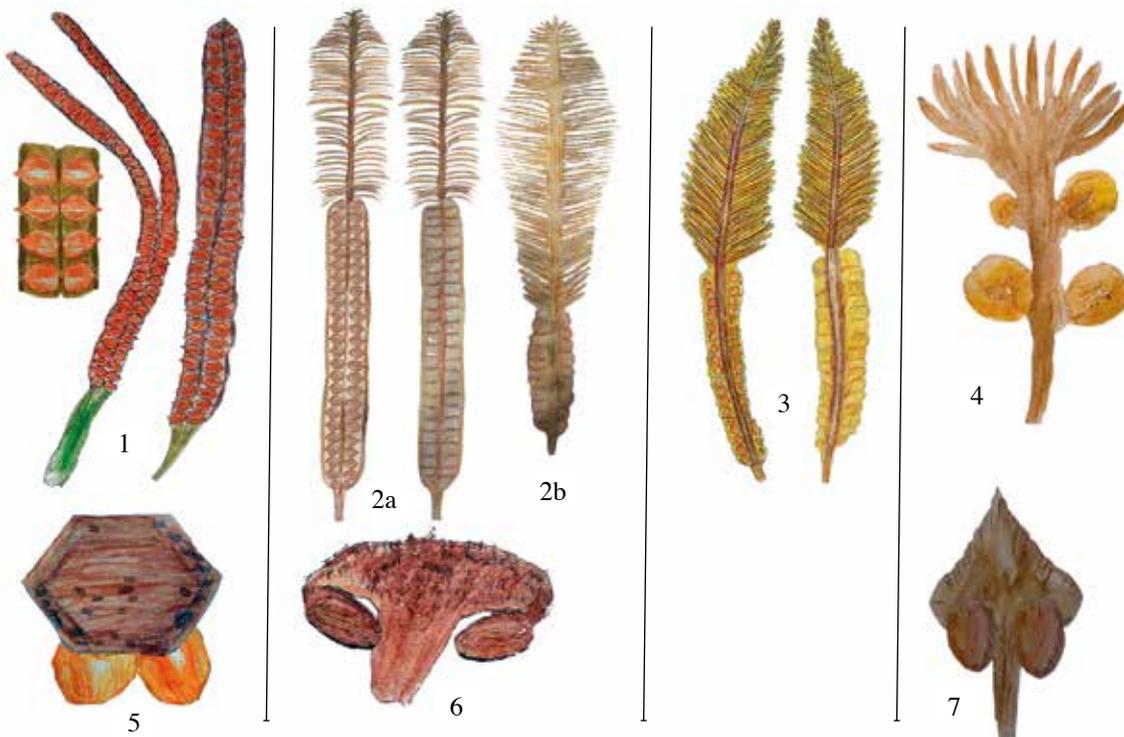
1843 *Taeniopteris magnifolia* Rogers, p. 306, pl Xiv

1867 *Taeniopteris gigantea*, Pl 28, Fig 12

1869 *Macrotaeniopteris magnifolia* Schimper *Traité de Pal. vég*, vol 1, page 610

1933 *Bjuvia simplex* Florin, Taf. 1 Fig. 3, Tafel 2 Fig. 4-7, Taf. 3, Fig. 3-8, Studien über die Cycadales

**Gesamtpflanze:** Große Wedel, ähnlich heutigen Bananenblättern. Diese immer wieder durch die Unbilden der Natur zerschlissen. Spitze von U- bis V-förmig variierend. Die Seitenvenen entsprangen in einem Winkel von 80–90° an einer zentralen, massiven Rhachis und verliefen gerade und parallel, sowie unverzweigt bis zum Blattrand. Die Blätter erreichten Längen von 30 bis 70 cm, bei einer gesamten Breite von 20 bis 40 cm.



### Makrosporophyllentwicklung der Cycadeen vom Perm bis in den Unterjura

Im Oberperm findet sich mit *Macrotaeniopteris wachtleri* (1) ein Vorfahre mehrsamiger Cycadeen, und mit *Nilssonia brandtii* (5) einer mit zwei Samen pro Makrosporophyll. In der reichhaltigen Cycadeenflora der Dolomiten (Untertrias, Anis, vor 245 Mio. Jahren), kommen mit *Macrotaeniopteris olangensis* (2a) und *Taeniopteris simplex* (2b) zwei Vertreter vielsamiger Palmfarne, sowie mit *Nilssonia primitiva* (6) eine mit zweisamigen Makrosporophyllen vor. In der Mitteltrias überwiegt mit *Taeniopteris angustifolia* (3) ein Vertreter mehrsamiger Makrosporophylle. Im Unterjura gleichen sich die Makrosporophylle der mehrsamigen den heutigen an (*Macrotaeniopteris gigantea*) (4). Die zweisamigen (*Nilssonia acuminata*) (7) führen ihre ursprüngliche Entwicklung weiter fort. Die Abspaltung zwischen den mehrsamigen und zweisamigen Palmfarn muss im Karbon und wahrscheinlicher schon im Devon erfolgt sein.

**Männliche Zapfen:** Knollig bis lang gezogen, etwa 6–8 cm lang, 4–5 cm breit und mit kurzer Spreite. Die Mikrosporophylle hatten eine Breite von etwa 1 cm, eine Länge inklusive des Stiels von 1,5 cm; wobei sich an ihrer Unterseite die Pollensäcke befanden.

**Weibliche Zapfen:** Schopffartige Gebilde zusammengesetzt aus einzelnen Makrosporophyllen mit einem pyramidenförmig zulaufernden, öfters segmentierten Deckblatt. An jeder Seite der basalen Spreite entwickelten sich zumindest zwei Samen.

### Bemerkungen

Die Gattung *Macrotaeniopteris* hat eine interessante Beschreibungsgeschichte. Sie wurde erstmals 1843 von William Barton Rogers als *Taeniopteris magnifolia* aus dem amerikanischen Bundesstaat Virginia erwähnt und in den Karbon gestellt. In der Folge gelangten einige Exemplare nach Europa, darunter auch zum elsässischen Paläobotaniker Wilhelm Philipp Schimper (1808-1880), der feststellte, dass sie dem Unterjura angehörten und Ähnlichkeiten mit jenen aus der Umgebung von Bayreuth aufwiesen. Da einige großblättrige Pflanzen darunter waren, welche nicht mit der von Brongniart (1828)



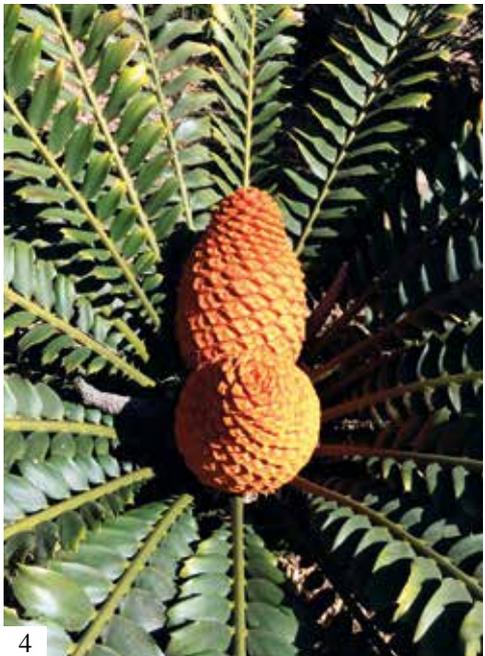
Der schwedische Naturforscher und Archäologe Sven Nilsson (1787-1883). Er entdeckte fossile Pflanzen aus dem Unterjura rund um Päljö in Schonen. Adolphe Brongniart ehrte ihn mit dem Gattungsnamen des Cycadeenvorläufers *Nilssonia*. Foto Wikipedia

erstbeschriebenen Gattung *Taeniopteris* in Einklang zu bringen waren, änderte Schimper im Jahr 1869 den Namen in *Macrotaeniopteris magnifolia*. Es waren die österreichischen Paläontologen Dionýs Štúr (1885) und noch mehr Fridolin Krasser (1909ab), welche aufbauend auf die amerikanischen Funde für die obertriassische Fundstelle Lunz in Niederösterreich eine Fülle von *Macrotaeniopteris*-Arten (*Macrotaeniopteris haidingeri*, *Macrotaeniopteris simplex*, *Macrotaeniopteris angustior*, *Macrotaeniopteris parvula*) einführten, zumeist ohne Abbildungen, wobei eigentlich nur *Macrotaeniopteris angustior*, den für diese Gattung typischen Ganzblattcharakter erfüllt. Zudem handelte es sich um pure Blattbeschreibungen, wobei die fertilen Organe außer Acht gelassen wurden.

Im Jahr 1867 beschrieb und bildete August Schenk, eine *Taeniopteris gigantea* aus der Gegend von Bayreuth ab, welche den Charakter von *Macrotaeniopteris* erfüllte. An die heutige *Cycas* erinnernde Makrosporophylle mit zumindest zwei an jeder Seite entspringende Samenkörper wurden genauso gefunden und als *Cycadospadix* beschrieben. Die Anzahl der Samen hatte sich jedoch im Gegensatz zur Trias auf nur mehr einige wenige reduziert. Ob dafür die Raibl-Katastrophe im Karn mit dazu beitrug ein geändertes Makrosporophyll zu entwickeln, muss noch geklärt werden.

Allerdings komplizierte der schwedische Paläobotaniker Rudolf Florin im Jahr 1933 die Gesamtlage, in dem er aus den Unterjura-Schichten von Bjuv im schwedischen Schonen die neue Gattung *Bjuvia simplex* für große Blattwedel einführte, und sie mit jene schon von Nathorst (1902) unter dem Namen *Cycadospadix integer* abgebildeten Makrosporophylle mit dem neuen Namen *Palaeocycas integer* in Verbindung brachte. Es war keine glückliche Entscheidung und selbst Florin's Rekonstruktionszeichnung zeigte in die falsche Richtung. Er übergang zudem sämtliche frühere Literatur, in dem er ältere Bezeichnungen für vielsamige Cycadeen-Fruchtstände wie *Dioonites* (Schenk, 1867) oder *Dioonitocarpidium (pennaeforme)* (Lilienstern, 1928) ignorierte.

Zudem wurde versucht, die Namensgültigkeit der Gattungen *Macrotaeniopteris* (Van Konijnenburg-van Cittert, 2017), und *Taeniopteris* (Zijlstra et al., 2016) in Frage zu stellen, aber ihr Auftreten im Frühen Perm

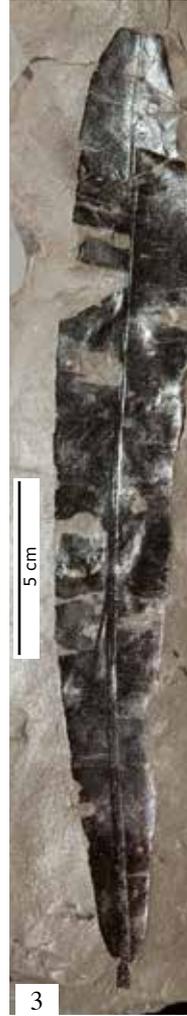


### Cycadeen heute

1. *Encephalartos natalensis*, Gesamtpflanze; 2. *Encephalartos villosus*, männliche Pflanze; 3. *Encephalartos leboensis*, weiblicher Zapfen; 4. *Encephalartos ferox*, weibliche Zapfen; 5. *Encephalartos lehmannii*, Detail eines männlichen Zapfens; 6-8. *Encephalartos horridus*, zerfallener weiblicher Zapfen, Makrosporophyll, Samen; 9. *Encephalartos lehmannii*, Mikrosporophyll; 10. *Cycas revoluta*, weibliche Samenanlage



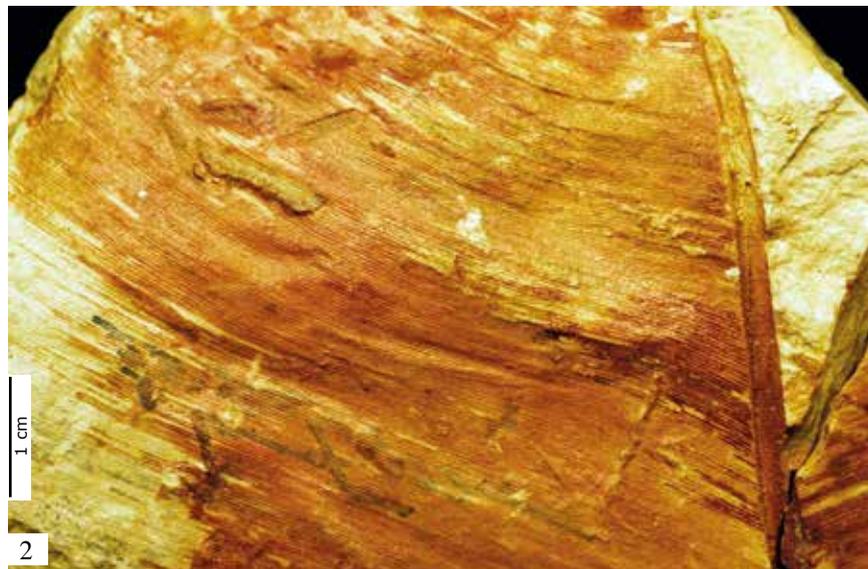
1



3



4



2



5

**Die Cycadee *Macrotaeniopteris gigantea*. Unterjura. Blätter und Makrosporophylle**

1-2. Teile eines großen Wedels, Pechgraben, Urvwelt-Museum Oberfranken, Bayreuth); 3. Juveniler Wedel oder *Taeniopteris tenuinervis*, (PECH 96, Sandgrube Küfner, Pechgraben, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum; 4. Makrosporophyll mit Ansatzstellen für mehrere Samen (*Cycadospadix*), Pechgraben, Urvwelt-Museum Oberfranken, Bayreuth; 5. Pollenzapfen, möglicherweise zu *Macrotaeniopteris* gehörig (PECH 113), Sandgrube Küfner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum

und ihre stete Präsenz zumindest bis in den Jura machte sie zu einer der wichtigsten und mittlerweile gut erforschten Pflanzenfamilien überhaupt, sodass Namensänderungen nicht gerechtfertigt erscheinen. Erstaunlicherweise behielten beide über einen Zeitraum von hundert Millionen Jahren ihre ursprüngliche kompakte Einzelblattgestalt bei, obwohl die heutige Gattung *Cycas* aus geometrisch segmentierten Wedeln besteht.

### ***Taeniopteris tenuinervis* Brauns 1864**

1828 *Taeniopteris* Brongn., Prodr. Hist. Vég. Foss. 61. Taf. XIII. Fig. 4. a Typus: Great Britain, Yorkshire, Scarborough; Jurassic (Mus. Natl. d'Hist. Nat., Paris: No. MNHN.F.522); [illustrated in] Brongniart, Hist. Vég. Foss. 1: t. 82, fig. 2. 28 Nov 1831), typ. cons. prop.

1862-1864 *Taeniopteris tenuinervis* Brauns, Palaeontogr. Bd. IX. p. 50. Tab. 13. Fig. 1-3

1867 *Taeniopteris tenuinervis* Schenk, Fossile Flora, Tafel XXV. Fig. 3. 4

**Gesamtpflanze:** Schopffartige Anhäufung von schmalen, länglichen Blättern. Im apikalen Bereich gerundet mit einer leichten Einbuchtung bis manchmal spitz zulaufend. Bis 30 cm Länge, bei 2 bis 3 cm Breite er-

reichend. Adern von der Spreite im leicht versetzten 90 Grad-Winkel abzweigend und sich bis zum Blattrand nie dichotomisierend. Kaum vorhandener Stiel, Lamina sich sofort verbreiternd, um sich dann bis fast zum Ende des Blattes in gleicher Breite fortzusetzen. Rhachis breit, durchzogen von mehreren Leitbündeln.

### **Bemerkungen**

Die Gattung *Taeniopteris* wurde erstmals im Jahr 1828 vom französischen Paläobotaniker Adolphe Brongniart für längliche, zungenförmige Blätter mit breiter Spreite und davon abzweigenden parallelen Nervaturen in die Literatur eingeführt. Er bezog sich dabei auf Blätter aus dem englischen Jura wie die Erstbeschreibungsort *Taeniopteris vittata*, aber auch *Taeniopteris latifolia* oder *Taeniopteris bertrandi*.

Im Jahr 1839 erweiterte der deutsche Botaniker Gustav Adolph Kurtze ihr zeitliches Vorkommen in den Zechstein (Oberperm, Wuchiapingium) mit *Taeniopteris eckardtii*, während 1864 August Schenk eine *Taeniopteris angustifolia* aus der Mitteltrias (Ladin) beschrieb. Durch das Fehlen fertiler Teile



### ***Macrotaeniopteris gigantea*. Unterjura. Rekonstruktionen**

a. Weibliche Pflanze; b. Blattwedel; c. Makrosporophyll; d. Samen; e. Männlicher Zapfen

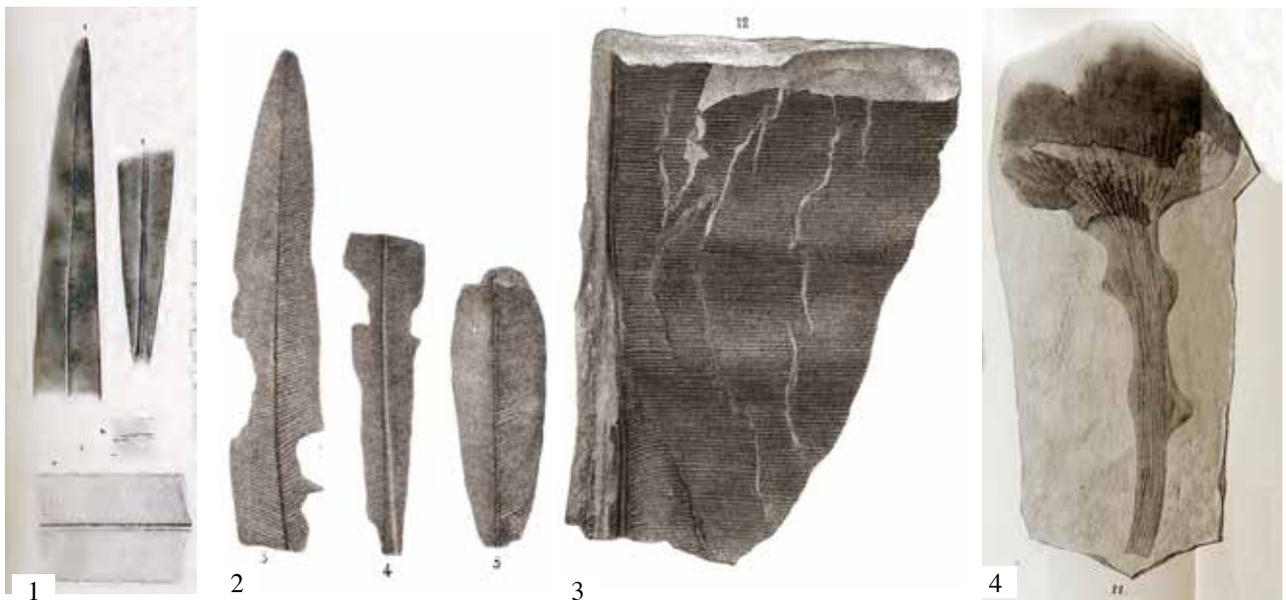
driftete *Taeniopteris* in den folgenden Jahrzehnten in den Bereich einer Formgattung für einen Bottich unterschiedlicher zungenförmiger Blätter. Im Jahr 2010 gelangen Michael Wachtler reichhaltige Funde aus der frühen Mitteltrias der Dolomiten (Anis) mit einer Vielzahl an Blättern, sowie männlichen und weiblichen Zapfengebilden. So konnte das Gesamtaussehen von *Taeniopteris* rekonstruiert und bestätigt werden, dass es sich um einen Cycadeen-Vorläufer aus der Gattung *Cycas* handeln musste.

*Taeniopteris simplex* (Wachtler, 2016) zeichnete sich durch eine Anzahl von Fruchtblättern aus, welche an der Unterseite in zwei Reihen eine Vielzahl kettenartig aneinandergereihter Samen entwickelte. Charakteristisch war ein apikaler steriler Teil mit einem federartigen Abschluss. Im Perm (*Taeniopteris nonensis*, Unterperm, Kungurium, Wachtler, 2021) und der frühen Trias entsprangen diese Makrosporophylle in versetzter Höhe einer zentralen Rhachis, gleich wie die Blattwedel im unteren Bereich. Ab dem Mittelladin änderte sich dies und sie entsprangen wie die heutige *Cycas* auf annähernd gleicher Ebene, sodass anstelle von Gesamtzapfen nur mehr Einzelsporophylle in den fossilen Linsen vorkamen.

Da in allen Schichten den Cycadeen typische Pollenzapfen gefunden wurden, erschien es

sinnvoll *Taeniopteris* von der Formgattung zu lösen und sie als Cycadeenvorläufer mit Verwandtschaftsverhältnissen zur heutigen Gattung *Cycas*, allerdings mit kleinen zungenförmigen Wedeln zu betrachten. Darüber hinaus gab es ab dem Unterperm eine weitere Gattung, *Macrotaeniopteris*, mit ähnlichen Charaktermerkmalen, aber großen, bis zu einem Meter Länge erreichenden Wedeln, ähnlich heutigen Bananenblättern.

Nach einer fast hundert Millionen Jahre andauernden Blüte spielte *Taeniopteris* im Unterjura, vor 200 Millionen Jahren, nur mehr eine Randrolle, was verwundert, gehörte doch *Taeniopteris angustifolia* zu den dominierenden Pflanzen im Mittelladin Europas und kam besonders an der Fossilagerstätte Ilsfeld (Baden-Württemberg) in einer Vielzahl hervorragend erhaltener Exemplare vor. *Taeniopteris tenuinervis* wurde zum ersten Mal vom deutschen Geowissenschaftler David August Brauns (1827-1893) für zungenförmige Blätter aus dem Lias beschrieben. August Schenk, 1867, ergänzte sie mit weiteren Abbildungsexemplaren, während seine *Taeniopteris stenoneura* wohl nur ein Synonym der vorher genannten darstellt. Allerdings kamen alle Funde aus den Unterjura-Fundstellen, dass nie dazu gehörende Makrosporophylle bekannt wurden.



1. Aus D. Brauns, 1862-1864 *Taeniopteris tenuinervis*; Erstbeschreibungsexemplar; 2. Aus Schenk, 1867. Tafel 25, fig. 3-4 *Taeniopteris tenuinervis*; fig. 5. *Taeniopteris stenoneura*; 3: Aus Schenk, 1867, Tafel 28 *Macro(Taeniopteris) gigantea*; 4. Aus Nathorst, 1902, Tafel 1. Fig. 11. *Cycadospadix integer* aus Bjuv, Schweden. Makrosporophyll eines Cycadophyten mit abgelösten Samen (Wahrscheinlich *Macrotaeniopteris*)

## Zweisamige Cycadeen-Vorläufer

### *Nilssonia* Brongniart 1825

1825 *Nilssonia brevis* p. 218 Brongniart, Observations sur les Végétaux fossiles, vol IV

Der Name für den fossilen Palmfarn *Nilssonia* wurde vom französischen Paläobotaniker Adolphe Brongniart (1825) in die Literatur eingeführt. Damit ehrte er den schwedischen Naturwissenschaftler Sven Nilsson, welcher die Blätter im schwedischen Hör (mittleres Schonen) entdeckte und die Lagerungsverhältnisse in der „Svenska Vet. Akad. Handlingar“ (1819, 1820, 1823) zusammen mit Carl Adolf Agardh und Elias Fries beschrieb. Nilsson reihte sich in eine Reihe schwedischer Naturwissenschaftler wie Emanuel Swedenborg (1772), Carl von Linné (1751) und Samuel Gustaf Hermelin (1773), welche in dieser Gegend schon vorher wissenschaftlich tätig waren. Ihnen folgten später weitere herausragende schwedische Paläo-

botaniker wie Alfred Gabriel Nathorst (1850-1921), Ernst Antevs (1888-1974) und Rudolf Florin (1894-1965), welche sich mit den Jurapflanzen Schwedens befassten.

Die Nilssoniales erschienen im Unterperm (Kungurium) der Dolomiten mit *Nilssonia perneri* (Wachtler, 2012), sowie im Oberperm mit *Nilssonia brandtii* (Wachtler, 2015). In der Unter- und Mitteltrias der Dolomiten folgten dann *Nilssonia primitiva* (Wachtler, 2016a) und *Nilssonia faustinii* (Wachtler, 2016b). Männliche und weibliche Zapfen waren länglich bis rundlich und ähnelten den heutigen.

Sie kommen als Vorläufer der zweisamigen Cycadeen wie *Lepidozamia*, *Encephalartos*, *Macrozamia*, *Bowenia*, *Dioon*, *Zamia*, *Microcycas*, *Ceratozamia* und *Stangeria*, also alle mit Ausnahme von *Cycas* in Frage. Ausgangslage bildete ein noch nicht geometrisch segmentiertes Blatt mit ausgeprägter Mittelrippe, wobei erst gegen Ende der Trias immer mehr ein heutigen Cycadeen ähnelnder Wedelcharakter zutage trat. Zwei Nilssoniales lassen sich im Unterjura Süddeutschlands nachweisen. *Nilssonia polymorpha* und *Nilssonia acuminata*, wobei erstere sich noch an den Charakter der permischen und frühtriassischen anlehnt, während zweitere schon eindeutigen Wedelcharakter zeigt und durchaus eine eigene Gattung bilden könnte.

### *Nilssonia acuminata* Presl 1838

1838 *Zamites acuminatus* Presl p. 199, Pl. XLIII, Fig. 2, Lok. Bamberg

1847 *Pterocycadites acuminatus* Braun, *Pt. stenophyllus* Braun, *Pt. rhombiphylus* Braun, Verzeichn. p. 100

1867 *Nilssonia acuminata* Schenk, pag. 131, Tafel XXXII Fig. 1-7. Tafel XXXIII Fig. 1

### Beschreibung

**Gesamtpflanze.** Wedel, einer bis zu 10 cm langen Petiole entspringend. Insgesamt 30 bis 50 cm Länge erreichend, um am Ende relativ breit, teilweise V-förmig auszulaufen. Fiedern zweireihig von der Mittelrippe ausgehend. Blattfiedern ganzrandig, bis zu 2-3 cm lang aber vielfach nur 0,5 cm Breite erreichend, mit dicker Kutikula, durchzogen von wenigen, starken bis zum Blattende unverzweigt parallel laufenden Nerven. Diese spitz bis rund zulaufend, schwächer oder



Aus Sternberg, K. M. 1838 „Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt“, Bd. II, H. 7, 8. wurden von Carl Presl Cycadeengewächse aus dem Raum Bamberg abgebildet: Tafel XLIII; Fig. 1 + 3: *Zamites münsteri*; Fig. 2: *Zamites acuminatus*; Fig. 4-5: *Zamites heterophyllus*

stärker sichelförmig gekrümmt. Breit der Rhachis aufsitzend.

**Pollenorgane.** Zapfen mit kurzem Stiel bis zu 10 cm lang werdend, bei einer Breite von 3-5 cm, mit einer Vielzahl an achteckigen Staubblättern versehen. Mikrosporangien auf der Unterseite der Mikrosporophylle in Vielzahl.

**Weibliche Zapfen.** Leicht kugelförmig, einem langen und massiven Stiel entspringend. Anzahl der Makrosporophylle geringer als bei den männlichen. Samenblätter, kurz gestielt, mit einer pyramidenförmig zulaufenden Braktee, welche an den Außenrändern gezähnt war. Länge etwa 2 cm, Breite 1.2 cm, Petiole etwa 0,5 cm. Zwei Samen an der jeweiligen Außenseite des Stiels, dicht umschlungen vom oberen Teil des Samenblattes. Samen ovoid, etwa 1 cm lang und spitz zulaufend.

### *Nilssonia polymorpha* Schenk 1867

1825 *Nilssonia brevis* Brongniart Annales des sciences. Tom. IV. p. 218

1825 *Nilssonia? aequalis* — Brongniart, Végétaux fossiles dans le grès de Hoer, p. 219; pl. 12, fig. 6

1867 *Nilssonia polymorpha* Schenk, pag. 127 pl. XXIX, fig. 1-12, XXX, 1-5, XXXI fig 1

1876 *Nilssonia polymorpha* Nathorst, pl. VIII, fig. 2-15; IX, fig. 1-6; pl. X, fig. 1-3

### Beschreibung

**Gesamtpflanze.** Blattwedel mit mehr oder weniger erkennbaren Einzelblattcharakter. In einer Mehrzahl einem kurzen Stamm schraubig entspringend. Petiole kurz, Wedel von 30 bis 50 cm Länge erreichend, bei einer gesamten Breite von bis zu 10 cm. Einzelfiedern breit der zentralen Achse ansitzend, mit unregelmäßiger Breite. Diese mit starken Seitenvenen durchzogen, welche sich unverzweigt bis zum Blattende durchziehen.

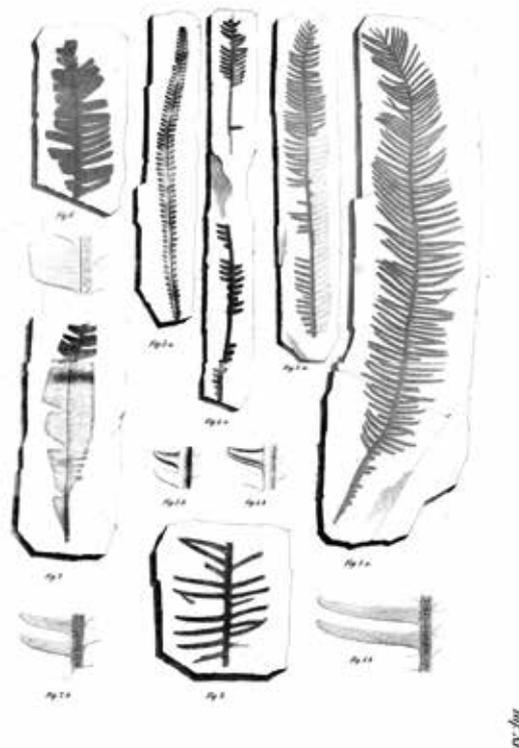
**Pollenorgane.** Zapfen, leicht kugelig, bis zu 6 cm lang werdend, bei einer Breite von 5 cm. Aus einer Vielzahl an geometrischen geformten Mikrosporophyllen bestehend. Mikrosporangien an der Unterseite in großer Vielzahl.

**Weibliche Zapfen.** Leicht länglich, etwa 10 cm Länge erreichend, aus tief segmentierten Makrosporophyllen zusammengesetzt. Diese zwei ovoide Samen unterhalb der Deckbrakteen entwickelnd.

### Bemerkungen

*Nilssonia acuminata* bildet die häufigste Cycadeenart im Hettangium Bayerns und ist mittlerweile in allen Teilen gut bekannt. Besonders im Pechgraben, Sandgrube Kufner, kommt sie in manchen Linsen monotypisch und bestandsbildend vor. Interessant sind ihre relativ kleinen Wedel im Gegensatz zur beträchtlichen Größe der weiblichen Zapfen. Die spitz zulaufenden, gezähnten und zwei Samen an ihrer Unterseite entwickelnden Makrosporophylle können leicht von den *Taeniopteris*-Cycadeen unterschieden werden.

Die männlichen Zapfen waren kleiner und setzten sich aus einer Vielzahl von Mikrosporophyllen, ähnlich heutigen zusammen. Die zwei *Nilssonia*-Arten im Unterjura Deutschlands (*Nilssonia acuminata* und *Nilssonia polymorpha*) unterscheiden sich durch einen kaum segmentierten Wedelhabitus entwickelnden Charakter der zweiten. Männliche und weibliche Zapfen ähnelten sich.



In der 1843 von Georg Graf Münster herausgegebenen Veröffentlichung „Beiträge zur Petrefactenkunde“ bildete und beschrieb Carl Friedrich Wilhelm Braun, verschiedene Cycadeenwedel. Tafel XI. Fig. 1: *Ctenis angusta*; 2: *Ctenis abbreviata*, 3. *Ctenis angusta*, varietas; 4-5. *Ctenis marginata*; 6-7. *Ctenis inconstans*

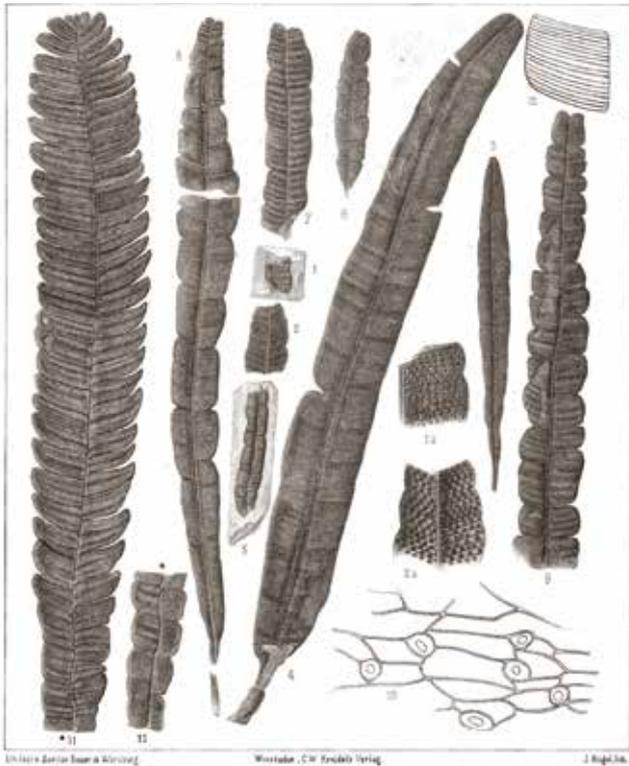


1-7. *Nilssonia acuminata* Goppert. | 8-10. *Inflorescentia Cycadearum*



1. *Nilssonia acuminata* Goppert. | 4. *Cycas squamea*.  
2, 3. *Roystonea Buchlandi* Schenk. | 5-9. *Carpolithes*.

Auf den Tafeln XXXII, fig. 1-7 und XXXIII, fig. 1 bildete August Schenk, 1867 die Cycadee *Nilssonia acuminata* ab. Die Fig. 8-10 bezeichnete er als *Inflorescentia Cycadearum*, also zu den Cycadeen gehörende Sporophylle. Auch die Samen auf Tafel XXXIII rechnete er zu den Cycadeen. Alles in allem kann diese Theorie unterstützt werden.



1-12. *Nilssonia polymorpha* Schenk.



*Nilssonia polymorpha* Schenk.

Aus August Schenk, 1867, Tafel 29. *Nilssonia polymorpha*. Nicht richtig gedeutet werden die Farnsori an den Blättern

Aus August Schenk, 1867, Tafel 30. *Nilssonia polymorpha*.



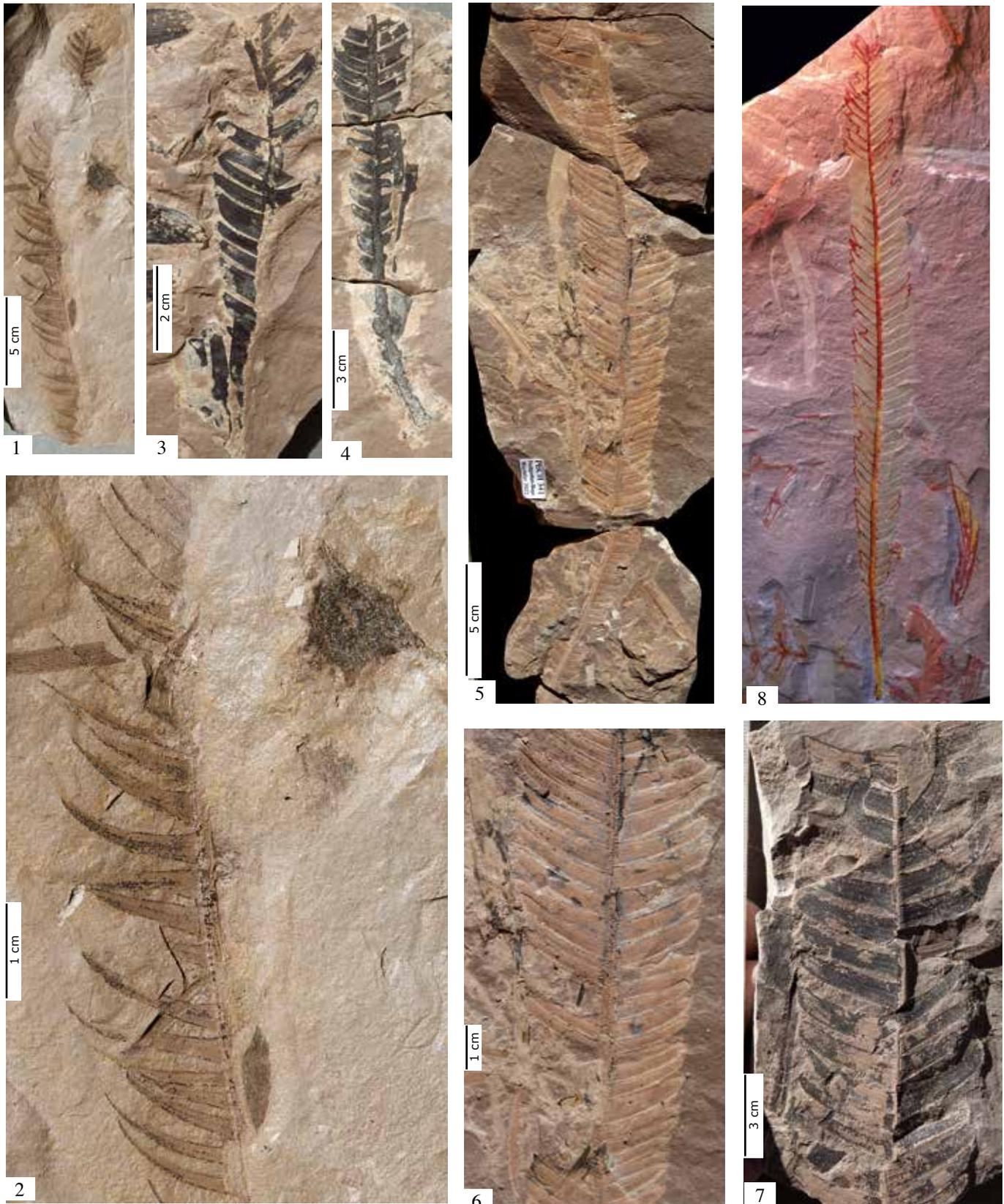
***Nilssonia acuminata*. Unterjura. Rekonstruktionen**

a. Weibliche Pflanze; b. Samenzapfen; c. Makrosporophylle, Vorderseite, Rückseite, isolierter Samen; d. Wedel; e. Einzelfieder; f. Männliche Pflanze; g. Männlicher Zapfen; h. Mikrosporophyll; i. Mikrosporophylle und Sporangien



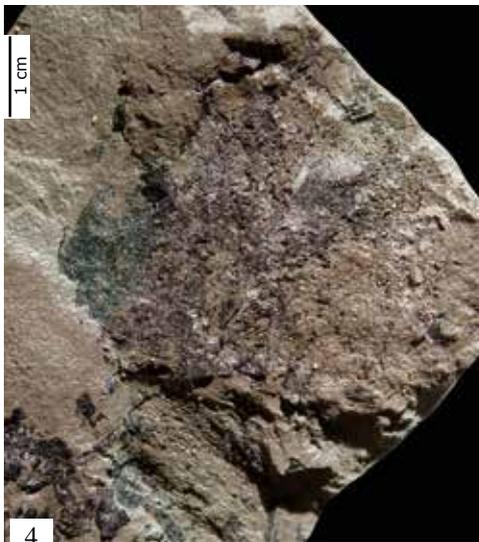
***Nilssonia acuminata*. Wedel. Unterjura (Hettangium)**

1-3. Wedel mit Zapfen sowie Detail (PECH 469); 4-5. Verschiedene Wedel (PECH 465, PECH 445); 6-7. Wedel und Detail der Blätter (PECH 362); 8. Kompletter Wedel (PECH 645); Alle Pechgraben, Sandgrube Kufner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum



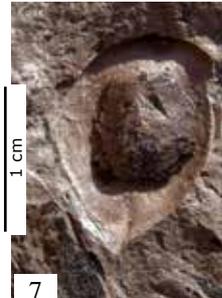
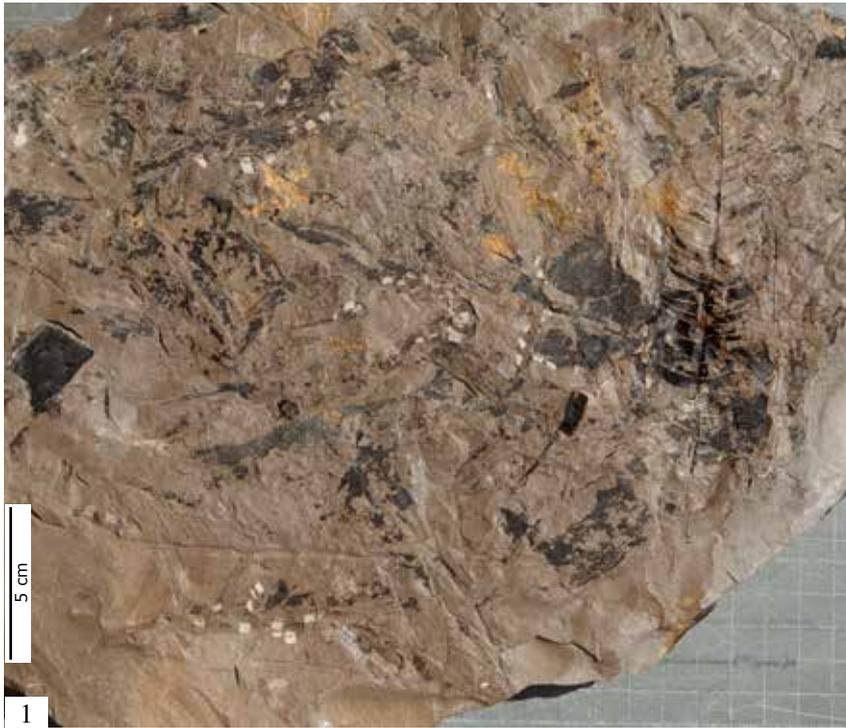
***Nilssonia acuminata*. Wedel. Unterjura (Hettangium)**

1-2. Wedel mit spitz zulaufenden Blättern, einem Mikrosporophyll, sowie Detail (PECH 449); 3-4. Verschiedene Details der Wedel (PECH 290, PECH 288); 5-7. Wedel und Detail der Blätter (PECH 341, PECH 597); Alle Pechgraben, Sandgrube Kufner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum; 8. Kompletter Wedel (Naturmuseum Nierstein)



***Nilssonia acuminata*. Männliche Zapfen. Unterjura (Hettangium)**

1-2. Pollenzapfen sowie Detail des Mikrosporophylls (PECH 602); 3-5. Pollenzapfen (PECH 26, PECH 262, 565, PECH 534, PECH 520); 6-7. Pollenzapfen und Mikrosporophyll (PECH 567); Alle Pechgraben, Sandgrube Kufner, Coll. Wachter, Dolomythos-Museum



***Nilssonia acuminata*. Weibliche Zapfen. Unterjura (Hettangium)**

1-4. Zerfallender weiblicher Zapfen mit Wedel sowie Detail der Megasporophylle (PECH 342); 5. Megasporophyll (PECH 1005, Coll. Gerasch); 6-8. Cycadeensamen (PECH 518, PECH 513, PECH 662); Pechgraben, Sandgrube Kufner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum



***Nilssonia acuminata*. Weiblicher, juveniler Zapfen. Unterjura (Hettangium)**

1-5. Juveniler weiblicher Zapfen mit Wedel, Platte und Gegenplatte des Zapfens, Makrosporophyll sowie Detail des Wedels (PECH 610); Pechgraben, Sandgrube Küfner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum

*Nilssonia polymorpha* wurde von August Schenk, 1867, aus Theta im oberfränkischen Landkreis Bayreuth gelegen, erstbeschrieben.

Schon in der Vergangenheit führte dies zu Interpretationsproblemen, was bestätigt, wie schwierig eine Zuordnung bei isolierten und nur teilweise erhaltenen Wedelteilen ist. Selbst August Schenk, 1867, mischte willkürlich beide Arten ohne jegliche Logik durcheinander, wobei Tafel XXXIII, Fig. 1. ein Musterbeispiel für *Nilssonia acuminata* darstellt. Im Gegensatz zu *Nilssonia polymorpha* handelt es sich um fiedrige Wedel, welche mit heutigen Cycadeen verglichen werden können.

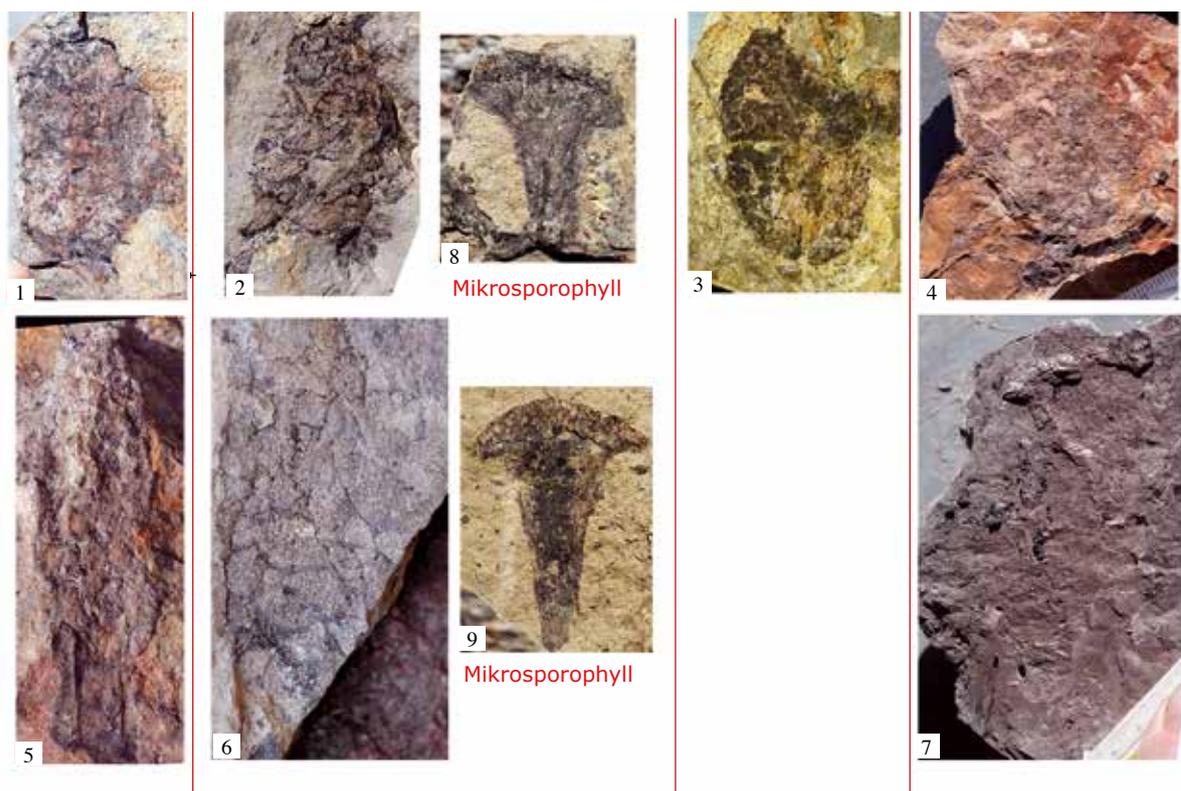
Die Nilssonien aus dem Perm und der Unteren bis Mittleren Trias zeichneten sich noch durch einen teilweise deutlich erkennbaren Ganzblattcharakter aus, wobei sie sich über die gesamte Länge kaum verbreiterten. Nur

selten waren sie geometrisch segmentiert. Abgeschlossen wurden sie von einem fast wie abgeschnitten wirkenden geraden Ende. Der Stiel war äußerst massiv. Durchzogen wurden sie von der Rhachis entspringenden nicht dichotomisierenden Parallelnerven.

Dies war ein Unterscheidungsmerkmal mit Farnen mit ähnlicher Beblätterung, wie die fast über die gesamte Trias gleichzeitig vorkommende *Danaeopsis*, ein Vorläufer heutiger *Danaea*-Farne oder den *Marattiopsis*-Farnen.

Von den enigmatischen Bennettitaleales finden sich im Lias Frankens keine belastbaren Hinweise, gehören doch alle fossilen Reste, aufgrund ihrer Fruktifikationen Cycadeen-vorläufern an.

Zwei spärlich im Lias Oberfrankens vorkommende Blattgestalten stellen *Ctenis incons-tans* und *Pseudoctenis prossii* dar. Gesicherte Hinweise auf fertile Organe gibt es nicht.



### Pollenzapfen von Cycadeen im Laufe der Jahr-millionen

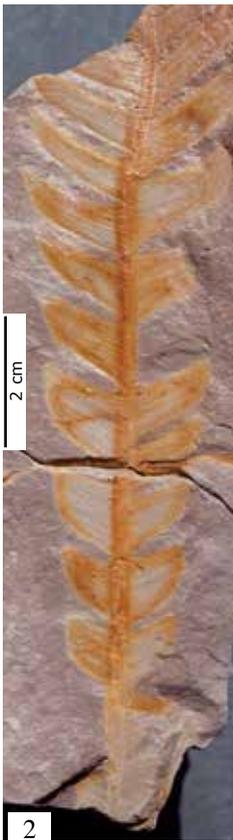
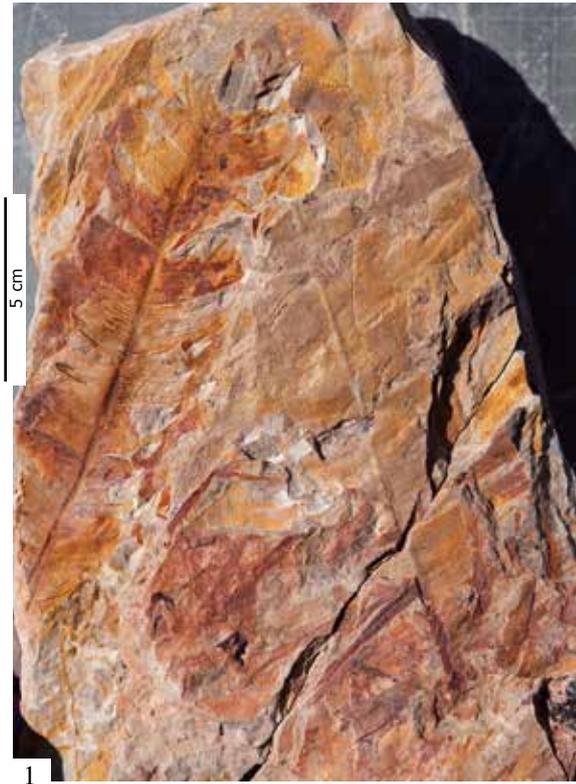
**Oberperm      Untere Mitteltrias - Anis      Mitteltrias-Ladin      Unterjura - Lias**

Die Charakteristik der männlichen Cycadeenzapfen änderte sich vom Perm bis in den Jura kaum. Zumeist zeigten die vielsamigen Cycadeen (*Taeniopteris*, *Macrotaeniopteris*) gerundete Formen (1,2,3,4), während die zweisamigen (*Nilssonia*, *Pseudoctenis*) längliche entwickelten (5,6,7). Einige Mikrosporophylle entwickelten härchenartige Trichome (8), andere nicht (9).



***Nilssonia polymorpha*. Wedel. Unterjura (Hettangium)**

1-2. Komplette Pflanze mit Wedeln; 3-5. Verschiedene Wedel; (Alle Pechgraben, Coll. Hauptmann, Urvwelt-Museum Oberfranken, Bayreuth)



***Nilssonia polymorpha*. Wedel. Unterjura (Hettangium)**

1. Ansammlung von Wedeln (PECH 47); 2-3. Wedel und Detail der Blätter (PECH 364); 4-5. Wedel (PECH 94, PECH 100, PECH); 6. Basaler Teil eines Wedels (PECH 443); Alle Pechgraben, Sandgrube Küfner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum



***Nilssonia polymorpha*. Weibliche und männliche Zapfen. Unterjura (Hettangium)**

1. Teilweise zerfallener weiblicher Zapfen (PECH 99); 2. Samenschuppe (PECH 238); 3-4. Pollenzapfen (PECH 564, PECH 59); Pechgraben, Sandgrube Kűfner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum

## *Ctenis inconstans* Braun 1843

1834 *Ctenis falcata* Lindley & Hutton Fossil Flora Great Britain, p. 63 pl. 103

1843 *Ctenis inconstans*, Braun p. 41 pl. XI Fig. 6-7

Die Gattung *Ctenis* wurde im Jahr 1834 vom englischen Botaniker John Lindley (1799-1865) sowie dem Geologen und Paläontologen William Hutton (1797-1860) für Blattwedel aus dem Jura von Yorkshire (Gristhorpe Bay) aufgestellt. Bezug nehmend auf diese Publikation beschrieb Karl Friedrich Wilhelm Braun, 1843, mehrere neue *Ctenis*-Arten (*Ctenis angusta*, *Ctenis abbreviata*, *Ctenis marginata* und *Ctenis inconstans*), aus der Umgebung von Bayreuth, wobei letztere (Tafel XI, Fig. 6-7) Ähnlichkeiten mit jenen Blattwedeln aufweist, wel-



Aus Braun in  
Münster 1843,  
Tafel. XI, Fig.  
6-7 *Ctenis in-*  
*constans*

che sporadisch in den Sandgruben am Pechgraben gefunden werden. Alle weiteren Abbildungen auf Braun's Tafel XI, weisen in Richtung von *Nilssonia acuminata*. Eindeutig zuordenbare Fruktifikationen konnten noch keine gefunden werden.

## *Pseudoctenis prossii* van Konijnenburg-van Cittert, Schmeissner, Hauptmann 1998

1998 *Pseudoctenis prossii*, van Konijnenburg-van Cittert, Schmeissner, Hauptmann, Tafel 2-6

Eine weitere selten vorkommende, den Cycadeen zuzurechnend Gattung ist *Pseudoctenis prossii*. Die Art wurde 1998 von Han van Konijnenburg-van Cittert, Stefan Schmeissner, sowie Sepp und Traute Hauptmann mit Funden aus Unternschreez, Forkendorf, Schnabelwaid und dem Pechgraben beschrieben. Dazu gehörende fertile Anlagen fehlen zur Gänze. Die Wedelachse ist breit, die ersten Fiedern waren breit der Rhachis angeheftet und verkürzter als die folgenden, die Pinnae laufen in einen fast spitzen Apex aus. Diese konnten von 1 bis 1.4 cm Breite an der Basis bis fast 20 cm Länge im Mittelteil erreichen. Die Wedellänge lag wohl bei 30-40 cm. Die eng aneinander gereihten Blattnerven, dichotomisierten nur an der Basis und liefen dann unverzweigt bis zum Ende weiter.

## Literatur

Braun, C. F. W., 1843. Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. 1. Heft. Als Programm zum Jahresbericht der Königl. Kreis - Landwirtschafts - und Gewerbeschule zu Bayreuth, F. C. Birner, Bayreuth

Braun, C. F. W. 1847. Die fossilen Gewächse aus den Gränzsichten zwischen des Lias und Keuper des neu aufgefundenen Pflanzenlagers in dem Steinbruche von Vietlahm bei Culmbach. Flora, Regensburg 30: 81-87

Sternberg, G.K., 1825-1838. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. 80 pp. Prag

Brauns, D. 1864-66. Der Sandstein bei Seinstedt unweit des Fallsteins und die in ihm vorkommenden Pflanzenreste, Bd. 9: 47-62, Herausgegeben von Wilhelm Dunker, Cassel, Verlag Theodor Fischer

Brongniart, A. T. 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. F. G. Levrault, Paris and Strasbourg

Brongniart, A., 1825. Observations sur les Végétaux fossiles renfermés dans les Grès de Hoer en Scanie. Annales des Sciences Naturelles 4, 200-224

Florin, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums (Bennettitales, pp. 12-30), Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 12: 4-134

Krasser, F., 1909a. Die Diagnosen der von Dionysius Stur in der obertriadischen Flora der Lunzerschichten als Marattiaceenarten unterschiedenen Farne. Sitz.ber.



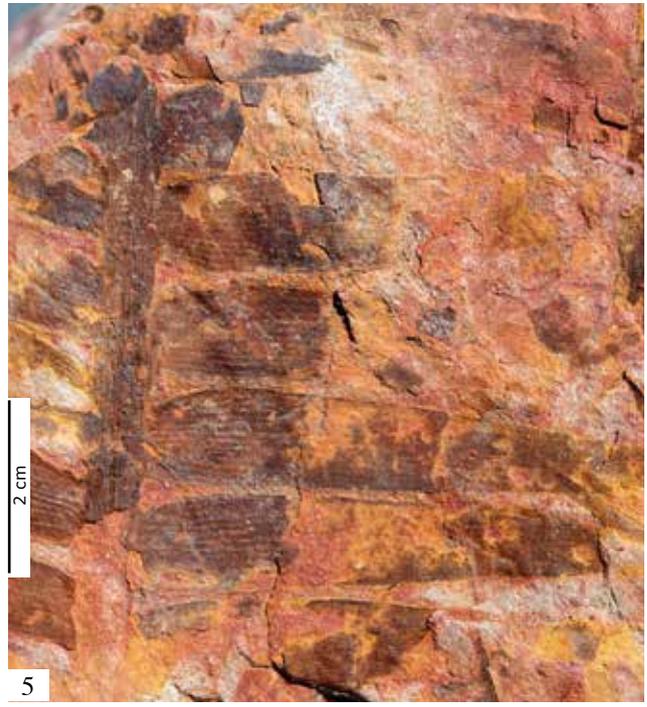
***Nilssonia polymorpha*. Unterjura. Rekonstruktionen**

a. Gesamtpflanze mit zwei weiblichen Zapfen; b. Einzelwedel; c. Einzelfieder; d. Makrosporophyll mit zwei Samen; e. Aufgebrochener Same; f. Männlicher Zapfen; g. Mikrosporophylle, Seitenansicht und Vorderansicht; h. Mikrosporophyll und Sporangien mit Sporen, Seitenansicht; i. Sporangien



***Ctenis inconstans*. Wedel. Unterjura (Hettangium)**

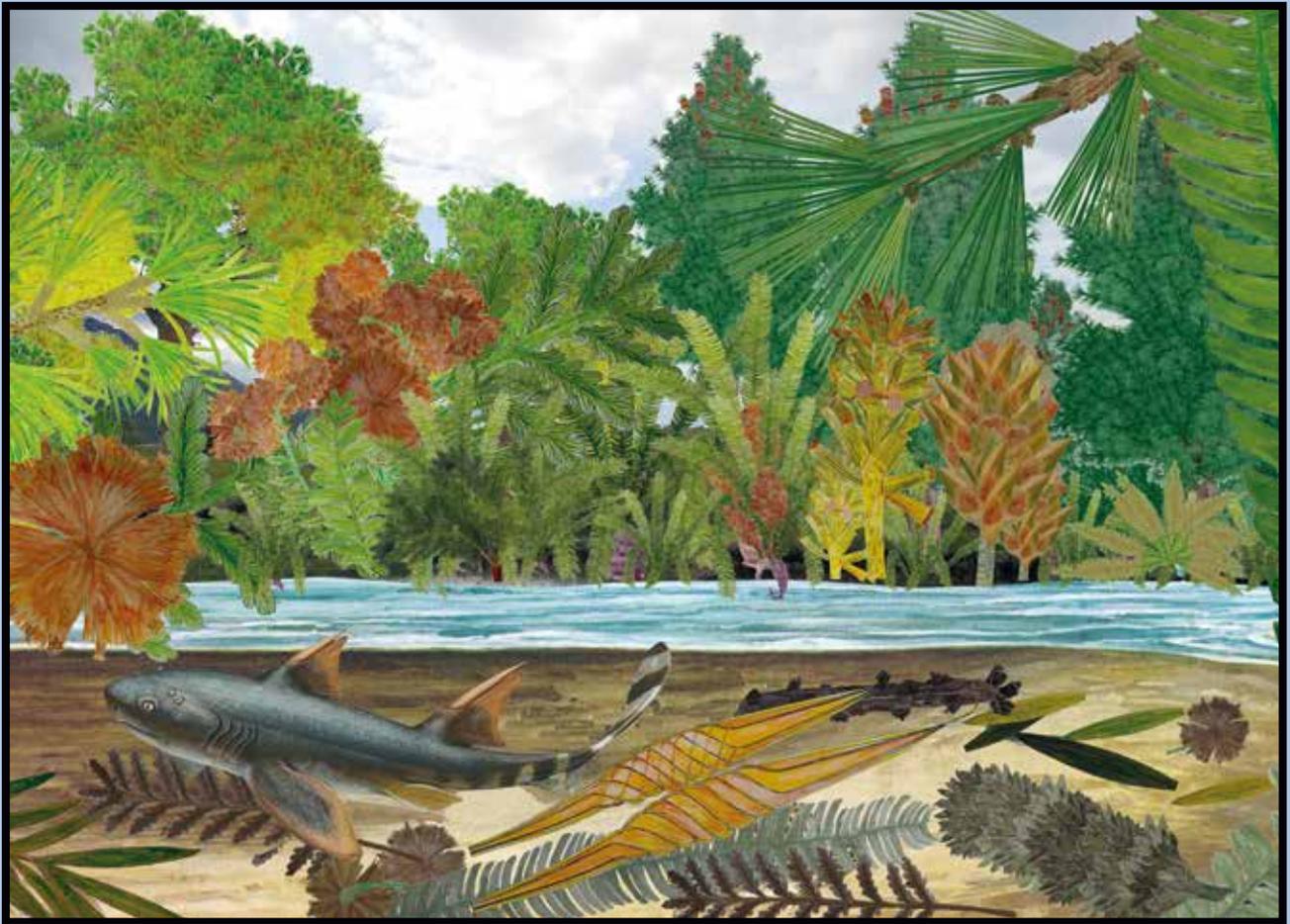
1-2. Einzelwedel (PECH 24); 3-5. Verschiedene Wedel, apikale Teile (PECH 25); 6-7. Fiedern mit Details der Seitenvenen (PECH 22, PECH 40); Alle Pechgraben, Sandgrube Küfner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum



***Pseudoctenis prossii*. Wedel. Unterjura (Hettangium)**

1-2. Fast kompletter Wedel (Coll. Meyer, Lichtentanne); (PECH 449); 3-4. Wedel; (Schnabelwaid, Coll. Hauptmann, Urwelt-Museum Oberfranken, Bayreuth); 5. Wedelteil (PECH 265, Pechgraben, Küfner, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum

- Kais. Akad. Wiss., Abt 1 (118), 13–43
- Krasser, F., 1909b. Zur Kenntnis der fossilen Flora der Lunzer Schichten. *Jahrb. Kais.-K. Geol. Reichsanst.* 59, 1–26
- Lindley, J., Hutton, W., 1834. *The Fossil Flora of Great Britain*, Vol. 2. Ridgway & Sons, London
- Nathorst, A. G. (1878b): Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Über einige rhätische Pflanzen von Pälssjö in Schonen, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch), Stuttgart, 34 pp.
- Nathorst, A. G., 1876. Bidrag till Sveriges fossila flora. Växter från rhätiska formationen vid Pälssjö i Skåne. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 14(3). 82pp.
- Nathorst, A. G., 1878b. Om floran i Skånes kolförande bildningar 1. Floran vid Bjuf, första häftet. *Sveriges Geologiska Undersökning C 27*: 1–52
- Nathorst, A. G., 1910. Les dépôts mésozoïques précéatés de la Scanie. 11th International Geological Congress in Sweden: Excursion C6. 46pp.
- Nilsson, S., 1819. Beskrifning öfver en petrikatförande sandsten vid Hör i Skåne. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*
- Nilsson, S., 1820a. Om försteningar och aftryck af tropiska trädslag och deras blad, funne i ett sandstenslager i Skåne. *Kongl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar St. II. a*: 108–122
- Nilsson, S., 1820b. Om försteningar och aftryck af tropiska trädslag, blad, ormbunkar och rörväxter m. m. samt trädkol funna i ett sandstenslager i Skåne., *Kongl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar St. II. b*: 277–285
- Nilsson, S., 1823. Underrättelse om några petrificater, fundna i den Skånska Stenkols-formationen. *Kongl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 1823*: 95–106
- Perner T., 2015. The cycad *Bjuvia wachtleri* n. sp. from the Late Permian (Lopingian) Gröden-Formation (Dolomites - Northern Italy); in Wachtler M., Perner T., 2015. Fossil Permian plants from Europe and their evolution. *Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites*. Published by Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy; Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA), ISBN 978-88-908815-4-1; pp. 138–143
- Rogers, W. B. 1843. On the age of the coal rocks of eastern Virginia. *Reports of the First, Second, and Third Meetings of the Association of American Geologists and Naturalists, at Philadelphia in 1840 and 1841, and at Boston in 1842. Embracing its Proceedings and Transactions*, 298–316
- Schenk, A., 1865–1868 ("1867"). Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. *Wiesbaden: C.W. Kreidel's Verlag*, 1–32 [22 Jul 1865], 33–96 [26 Oct 1866], 97–128 [16 Feb 1867], 129–192 [20 Sept 1867], 193–232 [14 Jan 1868]
- Schimper W. Ph, 1869. *Traité de paléontologie végétale*, Vol. 1, Paris, Bailliere et Fills
- Sternberg, K. M. 1838. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Bd. II, H. 7, 8. – G. Haase und Söhne, Prag, pp. 81–220
- Stur, D. 1885. Die obertriadische Flora der Lunzer-Schichten und des bituminösen Schiefers von Raibl. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Wien)*, 3, 93–103
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Schmeissner, S., S., Hauptmann, T., 1998. Neue Ergebnisse zu *Ctenozamites wolfiana* (Pteridospermae) und *Pseudoctenis prossii* nov. spec. (Cycadophyta) aus dem Unteren Lias (Jura, Bayern). *Documenta naturae* 117: 13–33
- Wachtler M. 2021. Upper Permian floras of the Dolomites; p. 165–240; in: Wachtler M., Wachtler N. (eds.): *Permian Fossil Floras and Faunas from the Dolomites*, ISBN 978-88-944100-6-8
- Wachtler M., 2016. Cycad-evolving stages in the past. In: Wachtler M., Perner T., *Fossil Triassic Plants from Europe and their Evolution*, Volume 1: Conifers and Cycads, Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, p. 122–146
- Wachtler M., 2016. European Early Triassic Cycads in an evolutionary context. In: Wachtler M., Perner T., *Fossil Triassic Plants from Europe and their Evolution*, Volume 1: Conifers and Cycads, Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, p. 147–177
- Wachtler M., 2016. Cycads from the European Middle Triassic. In: Wachtler M., Perner T., *Fossil Triassic Plants from Europe and their Evolution*, Volume 1: Conifers and Cycads, Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, p. 178–192
- Wachtler, M., 2016. Cycadophyten aus dem Unteren Keuper, Oberes Ladin, Mitteltrias) von Ilsfeld), S. 84–101, in Wachtler M., 2016. *The Middle Triassic Flora of Ilsfeld (Germany) Ladinian, Erfurt Formation - Die mitteltriassische Flora von Ilsfeld (Deutschland) Ladin, Erfurt-Formation*, Published by Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy
- Wachtler M., 2015. *Pernerina pasubi* nov. gen. n. sp. an enigmatic plant of unknown botanical affinity from the Late Permian Wuchiapingian (Lopingian) of the Dolomites (Northern Italy); in Wachtler M., Perner T., 2015. Fossil Permian plants from Europe and their evolution. *Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites*. Published by Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy; Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA), ISBN 978-88-908815-4-1; pp. 144–149
- Wachtler M., 2015. The cycad *Nilssonia brandtii* n. sp. from the Late Permian (Lopingian) Gröden-Formation (Dolomites - Northern Italy); in Wachtler M., Perner T., 2015. Fossil Permian plants from Europe and their evolution. *Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites*. Published by Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy; Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA), ISBN 978-88-908815-4-1; 150–158
- Wachtler M. 2021. The Early Permian (Kungurian) Floras of the Dolomites; p. 125–136; in: Wachtler M., *Angiosperm-like fructifications from the Early-Middle Triassic (Anisian) Braies Dolomites (Northern Italy)*, Dolomythos, 1: 3–55, Innichen
- Zijlstra G., Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., Cleal C.J. 2016. Proposal to conserve the names *Taeniopteris*, and *T. vittata* with a conserved type (fossil Tracheophyta: 'Taeniopterides'). *Taxon*, 65: 399–400



## Ein Aufblühen einer neuen Pflanzenwelt vor 200 Millionen Jahren

Nach einem katastrophalen Rückgang der Vegetation in der Obertrias kam es in Richtung Unterjura zu einem Aufblühen der Flora. Allerdings fehlte die heute dominierende Familie, die Blütenpflanzen, zur Gänze und selbst eventuelle Vorfahren lassen sich nicht ausmachen. Im Unterjura dominierten Koniferen wie Podozamites, Swedenborgia und Hirmeriella, allesamt heute nur in Rückzugsgebieten Ostasiens vertreten durch die Goldlärche (*Pseudolarix*), die Schirmtanne (*Sciadopitys*), sowie *Taiwania*, und Ginkgovorläufer (*Ginkgoites*). Häufig waren auch die Cycadeen mit der zweisamigen *Nilssonia* und *Ctenis*, sowie die vielsamige *Macrotaeniopteris*. Erstaunlicherweise spielten heute fast verschwundene Farne wie *Matonia*- (*Phlebopteris*, *Lacopteris*) und *Dipteris*-Vorfahren (*Thaumatopteris*, *Chlathropteris*, *Dicytophyllum*, *Sagenopteris*, *Otozamites*) eine bedeutende Rolle. Häufig war ein weiterer Farn, *Thinnfeldia*, welcher aufgrund seiner voneinander verschiedenen Tropo- und Sporophyllwedel in die Großgruppe der Schizaeales einzuordnen ist. Auch *Marattiales*-Vorläufer (*Marattiopsis*) waren zahlreich, seltener fanden sich Baumfarne (*Cyatheites*). Die Schachtelhalme waren durch *Equisetites* und *Schizoneura* vertreten. Eine nicht unbeträchtliche Rolle spielten eigenartige Bärlappe wie *Bernetia*, *Bavarostrobus* oder *Lepacyclotes*. Überzeugende Nachfahren fehlen hier. Insgesamt handelte es sich um eine reichhaltige Lebewelt inmitten eines warmen subtropischem Klimas.

**Mit über 800 Fotos und Zeichnungen**

Dolomythos-Museum  
 39038 Innichen, P. P. Rainerstr. 11 (BZ), Italy  
 Registrierung 36542 vom 24/04/2021 - ISSN 2974-7376. Herausgeber: Michael Wachtler  
 e-mail michael@wachtler.com www.dolomythos.com

### Inhalt

Wachtler M., 2024. Die Pflanzenwelt im Unterjura Europas .....	1
Wachtler M. 2024. Hai-Eier im Unterjura Nordbayerns.....	19
Wachtler M. 2024. Die Koniferen im Unterjura .....	25
Wachtler M. 2024. Ginkgos aus dem Unterjura Mitteleuropas.....	55
Wachtler M. 2024. Die Cycadeen im Unterjura .....	67
Wachtler M. 2024. Die Schachtelhalme im Unterjura Süddeutschlands .....	93
Wachtler M. 2024. Die Farne im Unterjura .....	103
Wachtler M. 2024. Enigmatische Bärlappgewächse im Unterjura .....	171

**Euro 98,00**  
**Seiten 192**