

5. Die Makroflora des Lettenkeupers

Klaus-Peter Kelber

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).

Abstract

Macroplant assemblages from the Lettenkeuper (Lower Keuper, Erfurt Formation; Middle Triassic, Ladinian, Longobardian) of southern Germany have been described from a large number of localities since the early 19th century. Although favourable outcrop situations in previous decades are nowadays reduced to a minimum, intensive sampling has yielded an additional variety of new plant fossil taxa. The Lower Keuper flora in Germany represents a mixed array of palaeophytic floral elements and of modern mesophytic components that emerged for the first time in the Anisian or Ladinian. Lycopods are represented by *Isoetites* sp. and *Lepacyclotes zeilleri*, the latter occasionally in large quantities. Sphenophytes are very prominent genera appearing ubiquitously and in abundance and diversity. *Equisetites arenaceus* and *Neocalamites merianii* being the most abundant horsetails, followed by *Equisetites conicus*, *E. macrocoleon*, *Neocalamites schoenleinii*, *Schizoneura paradoxa*, *Echinostachys* sp., and *Phyllothea* sp. The flora yields also a wide association of Filicales and Pteridosperms, e.g., *Danaeopsis marantacea*, *Symopteris rumpfii*, *Chelepteris strongylopetis*, *Rhacophyllum crispatum*, *Chiropteris lacerata*, *Sphenopteris schoenleiniana*, *Cladophlebis remota*, *Scytophyllum bergeri*, “*Sagenopteris*” sp., *Neuropteridium grandifolium*, and *Glossopteris*-like leaves. Very rare are pinnules of *Phlebopteris* sp. (Matoniaceae), pointing to a debut of leptosporangiate ferns in the Lettenkeuper. Cycads occur infrequently and include fronds of *Pterophyllum robustum*, *Sphenozamites tener* and leaves of *Taeniopteris kelberi* as well as fertile structures named *Dioonitocarpidium pennaeforme*. The salient evolutionary feature is the first appearance of the Bennettitales, testified by fronds of *Pterophyllum brevipenne*. Ginkgophytes and conifers are documented by *Sphenobaiera* sp., *Ginkgo* sp., *Swedenborgia* sp., *Willsiostrobus* sp., *Widdringtonites* sp., “*Podozamites*” sp., and *Desmiophyllum imhoffii*. Only recently, the bryophyte *Naiadita* has been discovered in the Albertibank of Franconia. A first description of this early representative of Bryophyta is included. Peat-forming plants have produced considerable quantities of biomass, proved by sporadically appearing lenticular coal seams. Thus, Lower Keuper coals (“Lettenkohle”) belonging to the first coals beyond an Early Triassic global gap in coal formation. The composition of the Lettenkeuperflora seems to be similar to the flora of the germanotype Schilfsandstein floral complex (Stuttgart-Formation, Carnian). In synonymising Lettenkeuper plant genera, a global trend towards uniformisation of Ladinian-Carnian phytocommunities can be tentatively implied. Approx. 18 Ma after the devastation of end-Permian terrestrial ecosystems and subsequent periods characterised by monotypic *Pleuromeia*- and *Voltzia*-floras, the flora of the Lettenkeuper can be deemed as a reliable touchstone to ascertain biotic recovery and long term generic transition through Early Triassic time.

1. Einführung

Wissenschaftsgeschichtlich gehören die Pflanzenreste aus dem Lettenkeuper oder Unteren Keuper (Erfurt-Formation; Mittlere Trias, Ladinium) zu den am längsten bekannten fossilen Floren Europas. Frühe Funde gelangten bereits im 18. Jahrhundert in die Naturalienkabinette. So ist schon 1760 der eigentümliche Schachtelhalm-Steinkern von *Equisetites arenaceus* in einem Fossilienkatalog der Markgräfin CAROLINE LOUISE VON BADEN abgebildet worden. Ein gleichartiger Fund aus dem Lettenkeuper von Estenfeld – damals fälschlich als „versteinertes Bambusrohr“ gedeutet – wurde 1802 aus dem BLANK’schen Naturalienkabinett zu Würzburg genannt. Aber auch in den frühen zusammenfassenden Werken über die fossilen Pflanzen von STERNBERG (1820–1838), BRONGNIART (1828–1837) und SCHIMPER (1869–1874) gehören die bereits in größerer Diversität aufgesammelten Pflanzenreste aus dem Lettenkeuper Süddeutschlands zu den herausragenden Studienobjekten der sich gerade etablierenden Paläobotanik, der wissenschaftlichen Erforschung der fossilen Pflanzenwelt.

Ihre Entdeckung und Bergung ist damals wie heute untrennbar mit der regionalen Natursteinindustrie verbunden. Der mildgrüne Hauptsandstein zählte noch im 18. und 19. Jahrhundert zu den begehrten Naturwerksteinen für Sakral- und Profanbauten, weil er im weitflächigen Ausstrich des Lettenkeupers vielerorts verfügbar war und bei geringen Abbaumächtigkeiten leicht in zahlreichen Steinbrüchen gewonnen werden konnte (Abb. 5.1). Dabei kamen – gleichsam als Sekundäreffekt – Pflanzenfossilien in größerer Anzahl ans Tageslicht. Mit dem Niedergang der Werksteingewinnung verschlechterten sich generell die Fundmöglichkeiten, jedoch wurden gelegentlich auch aus anderen stratigraphischen Partien Pflanzenfossilien gemeldet (ETZOLD & SCHWEITZER 2005). In neuerer Zeit wird der Hauptsandstein wieder, aber meist nur noch zeitweise für denkmalschützerische Erneuerungsarbeiten in einigen wenigen Steinbrüchen gebrochen (Kap. 20), auch wird in vielen Hauptmuschelkalk-Steinbrüchen Lettenkeuper angefahren, der als Abraum verkippt wird. Auch Straßenbauprojekte vermitteln kurzfristige Einblicke, zuweilen sogar in Faziesfolgen, die üblicherweise nicht in

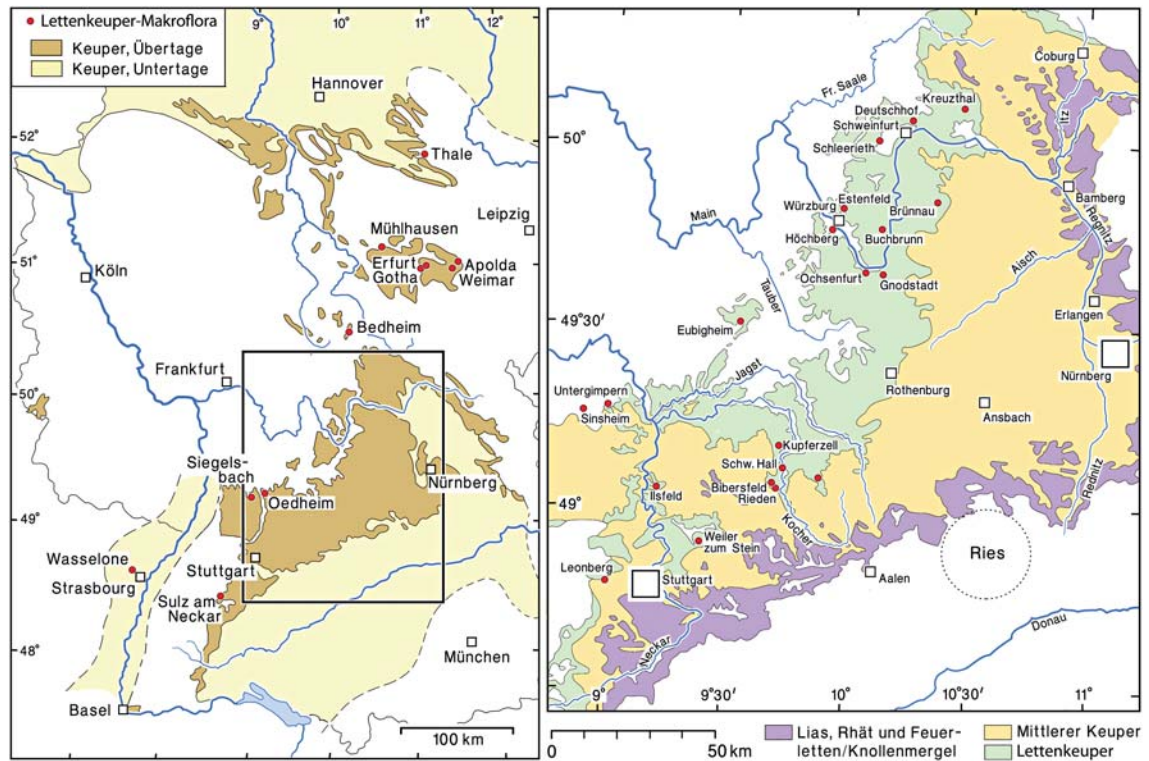


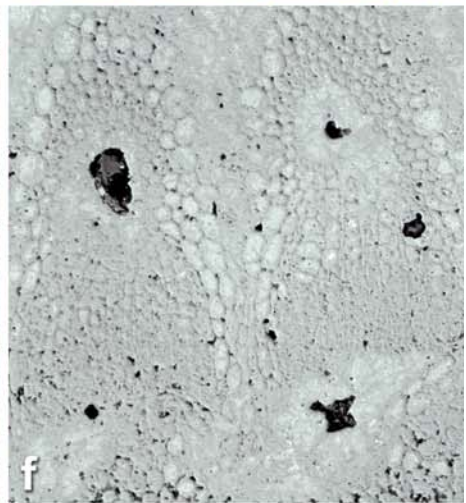
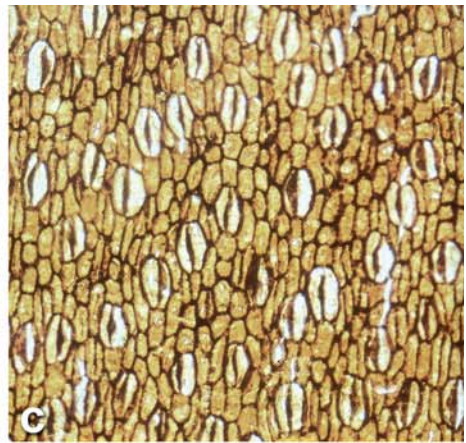
Abb. 5.1 Makroflora-Fundpunkte aus dem Lettenkeuper. Geologie teilweise nach BEUTLER (1998), verändert.

Steinbrüchen angefahren werden (Abb. 5.4a), jedoch ver-
stürzen an den Straßenböschungen wie auch in den Stein-
brüchen die pflanzenführenden tonigen Schichtpakete und
mürben Sandsteinbänke recht schnell. Angesichts der
schlechten Aufschlussituation gehören heutzutage aus-
sagekräftige Pflanzenfossilien aus dem Lettenkeuper zu
den seltensten Fossilien.

Die Fundorte der in diesem Beitrag dargestellten Pflanz-
enfossilien gehen, sofern sie nicht in der Tafelunterschrift
ausgeschrieben wurden, aus den Sammlungsnummern der
Exponate hervor. Es bedeuten: SCHL-Werksandstein-

bruch Schleierieth; GNO- Werksandsteinbruch Gnodstadt,
OCH- Straßenbaustelle B13 am Wolfgangsberg bei Och-
senfurt; KREU- Straßenbaustelle B303, Anhöhe west-
lich der Wässernach, bei Kreuzthal (alle Sammlung K.-P.
KELBER, Würzburg). Teilweise verweisen die abgekürzten
Nummern auf die Sammlungs-Institutionen. Es bedeuten:
SMNS – Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart;
Pal. Mus. Univ. Tübingen – Paläontologisches Museum
und Geologisches Institut der Universität Tübingen; PIW –
Paläontologisches Institut der Universität Würzburg (jetzt:
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie München);

Abb. 5.2 Die unterschiedliche Erhaltung der fossilen Makroflora aus dem Lettenkeuper. **a** Holz in Pyrit- und Goethit-Erhaltung. Unterschiedliche Stationen bei der Anfertigung von orientierten polierten Erzanschliffen für die Auflicht-Mikroskopie. Durchmesser des runden Präparats 4 cm. SCHL-805. **b** Durch Pyrit bzw. Goethit permineralisierte Holztracheiden im Querschnitt. Auflicht, Ölimmersion, gekreuzte Nichols, schwach entkreuzt. Mittellamelle (dunkel) durch Pilzfraß teilweise herausgelöst. SCHL-805a. **c** Mikroskopische Aufnahme im Durchlicht einer dispersen Kutikula von *Equisetites* sp., mit in Längsrichtung ausgerichteten Spaltöffnungen; Steinbruch bei Brünnau, (Slg. R. ZIEGLER, Oberschwarzach). **d** Nach Größenklasse sortierter und eingeregelter Pflanzenhäcksel. Top des Werksandsteins, Straßenbaustelle Wolfgangsberg bei Ochsenfurt. **e** *Equisetites* sp., kohlgiger Abdruck zerfallender Gefäßbündel. SCHL-2004-1. **f** Carinal- und Vallecularkanäle von *Neocalamites merianii* im Querschnitt. Brauneisenerhaltung (Goethit) nach Pyrit, mikroskopische Aufnahme, polierter Anschliff, Auflicht, Ölimmersion (siehe auch Abb. 5.16f). SCHL-803c. **g** Holz in Pseudogagat-Erhaltung, feinfilzig mit Pyrit durchsetzt. Steinbruch Eschenau bei Vellberg. Foto E. NITSCH. **h** Fiederchen von *Sphenopteris schoenleiniana*. „Waning flow mudstone drapes“, Werksandsteinbruch Gnodstadt. **i** *Equisetites* sp., Steinkernerhaltung der Gefäßbündel im Halbreif, GNO-2004-2; **j** *Equisetites arenaceus*, 60 cm langer Rindensteinkern; Durchmesser (elliptisch) 13 u. 8 cm, Werksandsteinbruch Estenfeld, PIW F863.



Naturhist. Mus. Schleusingen = Naturhistorisches Museum Schleusingen, Bertholdsburg, Schleusingen; MHL = Muschelkalkmuseum Ingelfingen.

2. Erhaltung der Lettenkeuper-Pflanzen

Die Lettenkeuper-Pflanzen sind unterschiedlich erhalten. Ihre häufigste Erhaltungsform ist der kohlige Abdruck oder die gänzlich substanzlose Abformung. Meistens zeigen die gespaltenen Gesteinsplatten einen stärker durch einen bröseligen Kohlefilm gezeichneten Abdruck (Abb. 5.2e) und einen wesentlich blasser gefärbten Gegendruck (z.B. Abb. 5.19c). Zuweilen hat zirkulierendes Porenwasser im Gestein den dünnen Kohlefilm des Fossils teilweise aufgelöst und weggeführt. In grobsandigen Sedimenten sind die Abdrücke vielfach rotbraun verfärbt. Dieser Zustand wurde durch Brauneisen erzeugt, welches durch Umwandlung aus Pyrit hervorgegangen ist. Durch die Umwandlung der pflanzlichen Substanz zu einem pulverigen Kohlefilm ist bei den Abdruckfossilien kein räumlicher Einblick in den feinatomischen Bau der Pflanzen mehr möglich, doch können unter Umständen noch kleinste Details erkannt werden. Bedingt durch den Feinheitsgrad des tonigen Sediments sind zum Beispiel die Abformungen der Epidermis bei den flächigen Blattscheiden des Schachtelhalms *Equisetites arenaceus* hervorragend erhalten geblieben (Abb. 15.7e). Selbst ehemals stärker ornamentierte Pflanzenteile, die sich nur noch als Hohlformen erhalten haben, können durch flüssigen Naturgummi künstlich abgeformt werden (Abb. 5.15d, h). Mit dieser Methode ist es möglich, identische Pflanzenorgane, die in unterschiedlichster Lage in das Sediment eingebettet wurden, seriell zu untersuchen. Der Vergleich solcher Latexabgüsse mit den nun wieder plastisch hervortretenden Merkmalen kann dann als Grundlage für eine naturgetreue räumliche Rekonstruktion dienen, z.B. für die Wiederherstellung der dreidimensionalen Architektur der Blattspitzen von *Equisetites arenaceus* (KELBER 1993, 1999; siehe Abb. 5.13a links). Je feiner die tonige oder feinsiltige Matrix, desto besser können selbst feinste Details erhalten geblieben sein.

Allerdings erweist sich die Konservierung und langfristige Aufbewahrung von zarten Abdruckfossilien in tonigen Sedimenten als ausgesprochen heikel. Einerseits verbietet sich in den meisten Fällen eine Haltbarmachung durch eine schützende Lackschicht, da fein gezeichnete Einzelheiten nach dieser Behandlung oft nicht mehr dokumentiert werden können und sich der Lacküberzug im Laufe der Zeit zudem immer mehr verdunkelt. Andererseits sind die fragilen Abdrücke außerordentlich empfindlich gegenüber Abrieb, Zerkratzen und Zerbrechen, ganz besonders aber gegenüber Feuchtigkeits- und Temperaturschwankungen und direkter Sonneneinstrahlung. Wasseraufnahme spielt

sich zunächst ganz im molekularen Bereich der Tonminerale ab und ist nicht gleich ersichtlich; erst bei wiederholtem Vorgang oder nach geraumer Zeit zerbröseln solche Fossilien und sind dann unrettbar verloren. Bei der Inspektion alter Sammlungen von Keuperpflanzen ist die Dominanz der robusteren Stücke in Sandsteinerhaltung ganz augenfällig. Durch den hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft und durch starke Temperaturschwankungen sind wahrscheinlich unzählige Abdruckfossilien in toniger Matrix im Laufe der Zeit nachträglich zerstört worden. Die detailreichen feingezeichneten Pflanzenabdrücke in Schluff- oder Tonsteinen verdienen deshalb eine besondere Sorgfalt und sachgerechte Aufbewahrung – durchaus in kleinklimatisch schützend-ausgleichenden Boxen, analog der Fürsorge eines passionierten Zigarrenrauchers für seine geschätzten Havanna-Zigarren.

Steinkernerhaltung tritt vornehmlich bei den großen Schäften von *Equisetites arenaceus* auf, deren Knotenzonen durch Querböden, so genannte Diaphragmen (Abb. 5.11d, 5.12d, j) unterteilt sind. Bei den Schachtelhalmen wird das Innere von einer Markhöhle eingenommen, um die herum sich die Leitbündel und das Rindengewebe gruppieren (Abb. 5.12a). Vielfach wurden diese zylindrischen Hohlräume mit Schlamm verstopft, wobei zwischen Rindensteinkernen (Abb. 5.2j) und Steinkernen mit Gefäßbündel-Abdrücken (Abb. 5.2i) zu unterscheiden ist. Der Hohlraum wurde nach dem Durchzugsprinzip, ähnlich der Verfüllung von Ammonitengehäusen, nach der Entkoppelung der Knotenscheidewände gefüllt, als die Pflanze schon am Boden des Gewässers lag. In seltenen Fällen wurden sogar senkrecht in Lebendstellung stehende Achsen durch einströmende Sedimente verfüllt (KELBER & HANSCH 1995: 35; TVERDOKHLEBOV 2004). Je nachdem, wie weit das Pflanzengewebe vermodert war, entstand entweder ein geriefter Steinkern, der die Gefäßbündel der Schaf-tinnenseite abformte (Abb. 5.12a), oder es kam zur Ausbildung eines Rindensteinkerns, teilweise mit anhaftenden Blattscheiden (Abb. 5.13b). Wegen der Kompaktion des Sediments und der damit verbundenen Austreibung des Porenwassers verformten sich die ehemals kreisrund gefüllten Pflanzenschäfte vielfach hin zu einem eher ovalen Achsenquerschnitt. Gelegentlich wurde das schlauchförmige Pflanzenmaterial der Schachtelhalme auch nur teilweise ausgefüllt oder es riss unter der Sedimentbelastung der Länge nach auf; dann blieben Halbrelichs erhalten (Abb. 5.2i). Ebenso überdauerten *in situ* fossilisierte Wurzeln von Schachtelhalmen und herausgefaltete Zentren von Koniferenwurzeln hin und wieder als Steinkerne (Abb. 5.19f; 15.1a, b).

Äußerst selten sind Lettenkeuper-Pflanzen mit erhaltener Kutikula (Abb. 5.2c). Diese widerstandsfähige Schutzschicht bedeckt die oberirdischen grünen Teile aller höheren Landpflanzen, um ihr Austrocknen zu verhindern und

um einen Gasaustausch mit der Atmosphäre durch regulierbare Spaltöffnungsapparate (Stomata) zu ermöglichen. Auf den fossilen Kutikeln ist das Zellmuster der darunterliegenden Oberhaut, der Epidermis, als feine Ornamentation erhalten geblieben, einschließlich der Stomata und den epidermalen Anhangsgebilden, den Drüsen- und Pflanzenhaaren (Trichomen) und den subepidermalen Drüsenkörpern. Diese Charakteristika sind bei den einzelnen Pflan-

zenarten sehr unterschiedlich ausgebildet, so dass die mikroskopische Kutikularanalyse bei der taxonomischen Zuordnung der fossilen Reste äußerst wichtig ist (KERP & KRINGS 1999). Außerdem liefert die Auswertung epidermaler Merkmale, insbesondere jene der Verteilung und Dichte der Stomata, wichtige Informationen zur Paläoökologie und zum Paläoklima. Die charakteristischen Strukturen von dispersen Kutikelresten aus dem Lettenkeuper Thüringens wurden erstmals durch BORNEMANN (1856) mikroskopisch untersucht. Er zählt zu den Pionieren der wissenschaftlichen Kutikularanalyse, weil er – herausragend für seine Zeit – durch den Vergleich mit rezenten Präparaten die fossilen Zellmuster den Cycadeen zuordnen konnte. Weitere substanzbietende Reste aus dem Lettenkeuper wurden vom schwedischen Paläobotaniker LINNELL (1933) beschrieben, in neuerer Zeit von KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2010a).

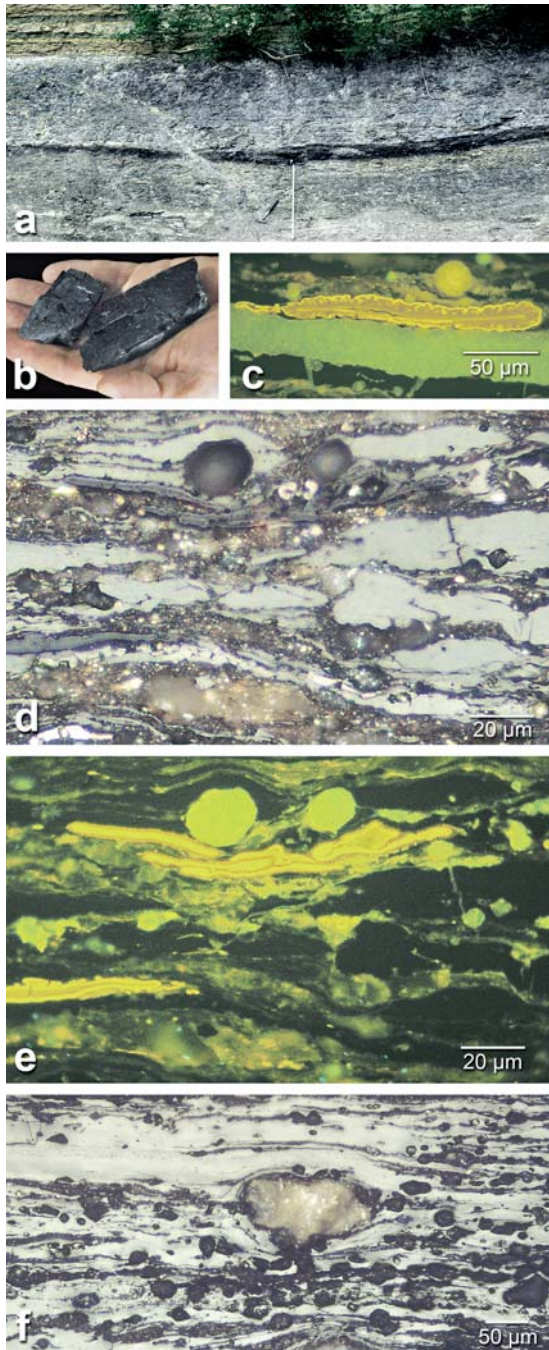


Abb. 5.3 Makro- und mikroskopische Ansicht der Lettenkohle aus dem Lettenkeuper. Präparatherstellung, Mikrofotos und Definition der Kohlenmazerale (Abb. 5.3c-f) von B. LIGOUIS, LAOP Tübingen. **a** Geringmächtige Kohlenlinse, maximal 35 cm mächtig, nach links auskeilend. Werksandsteinbruch Schleierieth. Im oberen Bildteil die beigefarbenen basalen Kalke der Albertibank. Aufnahme von 2006, Maßstab: Zollstock 1 m bzw. Geologenhämmer, Bildmitte unten. **b** Die Lettenkohle aus der Schleieriether Kohlenlinse im Handstück. Die bläulich-tiefschwarz bis stumpf-anthrazit gefärbten Kohlenproben sind aufgrund tektonischer Vorgänge durch messerscharfe Klüfflflächen gekennzeichnet. **c** Polierter Kohlenanschliff der Schleieriether Lettenkohle. Fluoreszenzmikroskopie, Öl-Immersion. Der Querschnitt durch eine gelblich-orange fluoreszierende und ornamentierte Makrospore (Sporinit) in der Bildmitte. Darüber (nicht im gleichen Schärfenbereich) eine rundliche Karbonatkonkretion. **d** Polierter Kohlenanschliff der Schleieriether Lettenkohle. Öl-Immersion. Die Vitrinit-Mazerale Collotelinit und Collodetrinit sind mittelgrau gefärbt, im oberen Bildbereich befinden sich einige Quarzkörner (nahezu in Schwarz). Am unteren Bildrand langgestreckte körnig hellbraune Karbonataggregate. Kleine hell-gelblich reflektierende Körner, oft mit überstrahlenden unscharfen Rändern, sind Pyritframboide. Die dunkleren Bildpartien bestehen vorwiegend aus Tonmineralen, unter denen sich auch Aggregate von Sporinit, Kutinit oder Liptodetrinit verborgen haben können. **e** Polierter Kohlenanschliff der Schleieriether Lettenkohle, gleicher Bildausschnitt wie Abb. 5.3d. Fluoreszenzmikroskopie, Öl-Immersion. Gelblich-orange fluoreszierende Sporinit-Aggregate, darüber (nicht im gleichen Schärfenbereich) zwei rundlich geformte Quarze. **f** Polierter Kohlenanschliff, Öl-Immersion. Zahlreiche gerundete Quarzkörner, eingebettet in den Vitrinit-Mazerale Collotelinit und Collodetrinit (grau). Im mittleren Bildteil eine größere Karbonatkonkretion, körnig, hellbraun). Die dunklen Bildteile bestehen vorwiegend aus Tonmineralen, in denen sich auch vereinzelt Aggregate von Sporinit, Kutinit und Liptodetrinit verbergen können. Diese sind jedoch nur durch Fluoreszenzbeleuchtung deutlicher erkennbar (vgl. Abb. 5.3c, e).

Mit SiO_2 durchdrungene, permineralisierte Hölzer („Kieselhölzer“) kommen zwar in größerer Anzahl in den Sandsteinen des Mittleren Keupers vor, im Unteren Keuper scheinen sie hingegen nur selten vertreten zu sein. Bei den Kieselhölzern sind die Zellhohlräume mit der ausgeschiedenen versteinernenden Substanz erfüllt und selbst die Zellwände sind sporadisch durch Mineralbildungen ersetzt worden. Als exotischer Lesefund bei der Kartierarbeit muss ein strukturbietender Rest eines Kieselholz-Stämmchens gewertet werden, das aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem Lettenkeuper stammt (HEUNISCH 1980: 23; Zellstrukturen beschrieben in KELBER 2007: 55).

Unter den verschiedenen Erhaltungszuständen der Lettenkeuperflora sind die gelegentlich durch Pyrit (FeS_2) oder nach Oxidation und Umwandlung durch Goethit (Brauneisenstein) permineralisierten Pflanzenteile hervorzuheben. Strukturzeigende Anschliffe konnten von Koniferenholz (Abb. 5.2a, b, f; siehe auch KELBER 2007: 49) und von männlichen Koniferenblüten (ROSELT 1956), ebenso von *Equisetites*-Wurzeln gewonnen werden (KELBER 1999). Auch die Sprossachsen von *Neocalamites merianii* sind partiell bei manchen Stücken durch die erhaltenden Lösungen intuskrustiert (Abb. 5.2f, 5.15i, 5.16b, e, f).

Der Vererzungsvorgang bei *Neocalamites merianii* verlief in huminsauren Gewässern ähnlich denen heutiger Sümpfe. Weil in dieser Umgebung Sauerstoff weitgehend fehlte, konnte sich das pflanzliche Gewebe mikrobiologisch nicht zersetzen. Die im Wasser driftenden Pflanzenachsen hatten noch intakte, mit Wasser gefüllte Gefäßbündel. Dort wurde durch die Tätigkeit von Schwefelbakterien Pyrit ausgefällt, der schließlich nach der Einbettung im Sediment und der damit verbundenen Kompaktion vorzugsweise das zelluläre Gewebe im Bereich der Knotenlinien imprägnierte. Erst in geologisch jüngster Zeit hat sich der Pyrit durch Oxidation in Brauneisenstein umgewandelt (BRUNNER & KELBER 1988; KELBER 1990; KELBER & HANSCH 1995; vgl. auch KENRICK 1999).

Wenig Interesse ist von paläobotanischer und kohlenpetrographischer Seite bisher den dünnen Kohleflözen des Lettenkeupers entgegengebracht worden (Abb. 5.3). Dabei sind diese lokalen Vorkommen außerordentlich bedeutsam, weil sie nach einer weltweiten Phase aussetzender Kohlebildung in der Frühen Trias zu den ersten Kohlebildungen überhaupt gehören. In den Lettenkohlen wurde unlängst Cutinit und Vitrodetrinit erkannt (PÖPPELREITER 1999), außerdem sehr häufig auch Pyritframboide. Aufgearbeitetes

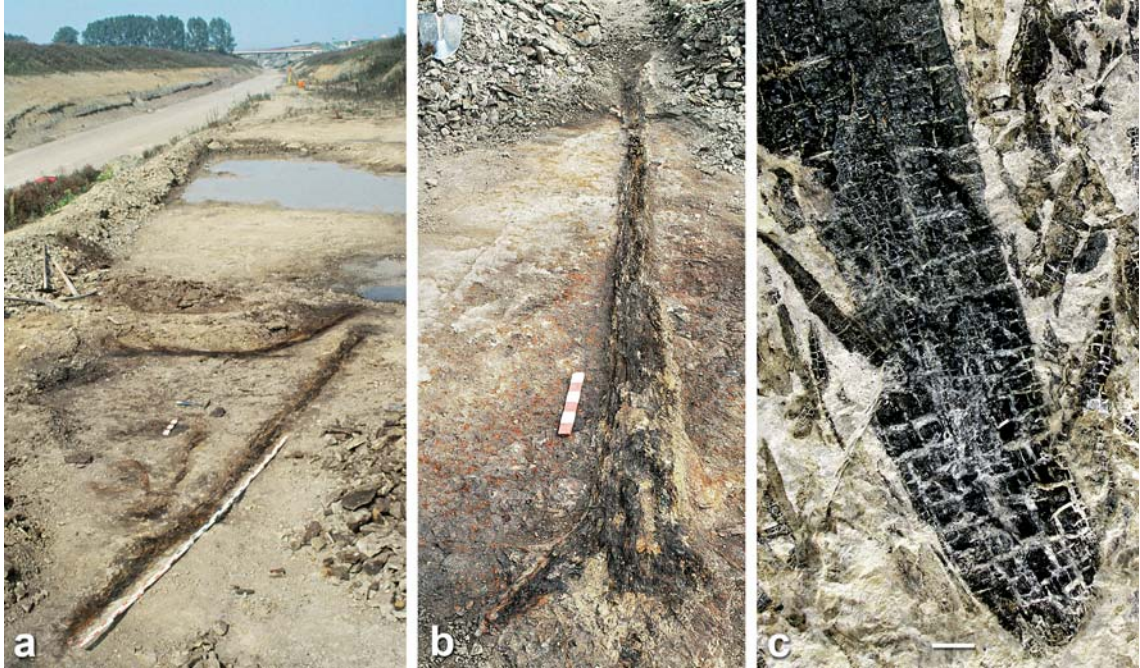


Abb. 5.4 Verdriftete Holzfossilien in Pseudogagat-Erhaltung aus dem Lettenkeuper. **a** Schichtfläche mit mehreren subparallel eingelegten Baumstämmen. Lettenkeuper, ICE-Trasse südlich der BAB 71-Ausfahrt Arnstadt-Süd. Grabung des Naturhistorischen Museums Schleusingen. Foto R. WERNEBURG, aus WERNEBURG (2004). **b** Detail aus Abb. 5.4a. Freigelegter Baumstamm von mehr als 6 m Länge, vorwiegend in Pseudogagat-Erhaltung, mit rudimentärem Wurzelteller. Foto R. WERNEBURG, aus WERNEBURG (2004). **c** Inkohltes Treibholz in Pseudogagat-Erhaltung, mit transversalen Schwundrissen. Grenz dolomit (Lettenkeuper), Prichsenstadt, Kanalbau Nähe Bahnhof. Sammlung K.-P. KELBER, Würzburg.

Pflanzenhäcksel bildet überdies die Hauptkomponente von kohligem Tonsteinen, deren Mazerale aus Cutinit, Sporonit und Vitrodetrinit bestehen. Immer wieder wurde versucht, die kleinen, oft pyritreichen Kohleschmitzen und Kohlelinsen des Lettenkeupers auszubeuten (KELBER 2000; KELBER & NITSCH 2005; GEYER et al. 2011) – allerdings so gut wie immer mit geringem Erfolg (Kap.19). In neuerer Zeit dienten isolierte inkohlte Partikel dazu, die Versenkungstiefe der südwestdeutschen Lettenkeuperschichten zu ermitteln (BACHMANN et al. 2002).

Manche Holzreste blieben als Pseudogagat erhalten (Abb. 5.4), Gut umgewandelter Pseudogagat hat ein geringes Gewicht, ist hart und spröde, zeigt einen muscheli-gen Bruch und eine tiefschwarze Farbe, genau wie echter Gagat (Abb. 5.4c; KELBER 2007: 43). Weil Bitumen bei der Fossilgenese nicht vorhanden war, wird für solche Holz-funde aus dem Keuper die Bezeichnung Pseudogagat ge-wählt. Vorherige Zwischenstufen des Pseudogagats kön-nen feinfilzig mit Pyrit verzahnt sein (Abb. 5.2g).

Erst unlängst entdeckte dreidimensional erhaltene Stückchen von fossiler Holzkohle (Fusit) zeigen ebenfalls eine tiefschwarze Farbe, haben aber einen seidigen Glanz und ein poröses Gefüge. Sie bezeugen erstmals Wildfeu-er in den Ökosystemen des Lettenkeupers (Kap. 15 –2.2; Abb. 15.04). Die fossilen Holzkohlen wurden durch den Vorgang der Pyrolyse besonders resistent gegenüber dem späteren biochemischen Abbau während der Fossilgene-se, sie zeigen deshalb unter dem Rasterelektronenmikro-skop formenreiche anatomische Details von bislang nie ge-kannter Schärfe (KELBER 2007: 44).

3. Pflanzentaphonomie

Die unterschiedliche Erhaltung von Pflanzenfossilien wurde maßgeblich durch taphonomische Prozesse ge-steuert. Der relativ junge Wissenschaftszweig der Pflan-zentaphonomie beschäftigt sich mit der Erforschung von Zerfalls- und Zersetzungs Vorgängen, den stratinomischen Prozessen (Verfrachtung, Sortierung und Einregelung der Pflanzenteile) und schließlich mit den Vorgängen bei der Fossildiagenese. Zur Pflanzentaphonomie gehören dem-zufolge alle Vorgänge und Wirkungsweisen, die sich zwis-chen dem Ableben einer Pflanze und deren Bergung als Fossil abspielen konnten (FERGUSON 1985, 2005; SPICER 1991; FERGUSON et al. 1999; BEHRENSMEYER et al. 2000; GASTALDO 2001; GEE & GASTALDO 2005; KUSTATSCHER et al. 2012a).

Überraschend ist bei Grabungen in den Pflanzenlagern des Lettenkeupers die Monotonie des fossilen Inventars. Immer wieder werden die gleichen, offensichtlich dem Zerfall widerstehenden Organe weniger Pflanzenarten aufgefunden. So entsteht im Lettenkeuper zunächst der

JOHANN LUKAS SCHÖNLEIN

* 30. 11. 1793 in Bamberg

† 23. 1. 1864 in Bamberg



JOHANN LUKAS SCHÖNLEIN
(aus KELBER & HANSCH 1995).

SCHÖNLEIN war ein bedeutender Arzt und Kliniker, wurde 1844 Mitglied der Akademie der Naturforscher Leopoldina und war zu-letzt bis zu seinem Ruhestand Direktor der Medizinischen Klinik Berlin. Er legte in sei-ner Würzburger Zeit zwischen 1813 und 1833 eine umfassende Sammlung von Pflanzenfossilien aus den Sandsteinbrüchen im Unterkeuper vom Faulenberg und von Estenfeld und aus dem Schilfsandstein vom Schwanberg an, die im Museum für Natur-kunde der Humboldt-Universität Berlin auf-bewahrt wird. Sein Fossilmaterial und da-von gefertigte Abbildungen fanden Eingang in die paläobotanischen Grundlagenwerke von Graf STERNBERG, SCHIMPER und BRONGNIART. Ergänzt durch Anmerkungen des Würzbur-ger Botanikers AUGUST SCHENK wurden seine

Funde postum in einem Tafelwerk veröffentlicht. Mehrere Keuperpflanzen wurden nach ihm benannt.

GERABEK, W. E. (2007): „SCHÖNLEIN, JOHANN LUKAS“ – In: Neue Deutsche Biographie, 23: 419–420 <http://www.deutsche-biographie.de/pnd11879535X.html>

KELBER, K.-P. (1994): J. L. SCHÖNLEIN als Förderer der paläobotanischen Wissenschaft. – In: MÄLZER, G.: JOHANN LUKAS SCHÖNLEIN (1793–1864) und die Bibliotheca Schoenleiniana. Beiblatt S. 1–4. – Begleitheft der Schönlein-Ausstellung in der Universitätsbibliothek Würzburg.

KELBER, K.-P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen – Die Enträtselung einer über 200 Milli-onen Jahre alten Flora. – Museo, **11**: 157 S.

KELBER, K.-P. & OKRUSCH, M. (2006) Die geologische Erforschung und Kartierung des Würz-burger Stadtgebiets von den Anfängen bis 1925. – Mainfränkische Hefte, **105**: 71–115.

Eindruck einer monotypischen Schachtelhalm-Flora, domi-niert durch Reste von *Equisetites arenaceus* und *Neocalami-tes merianii* und erst nach geduldigem Sammeln treten nach und nach auch weitere Pflanzentaxa in Erschei-nung. In der Tat kommen organisch verbundene Pflan-zeile, aber auch andere zu erwartende Pflanzenorgane doch sehr selten vor oder sind trotz der Fülle des Materi-als bis heute überhaupt noch nicht fossil nachgewiesen. Die Lückenhaftigkeit des Fossilberichts offenbart sich bei-spielsweise bei dem häufigen Schachtelhalm *Neocalami-tes merianii* durch das Fehlen von sicheren fossilen Be-le-gen der zugehörigen Knotenscheidewände (Diaphragmen) oder der Sporenzapfen in organischer Verbindung mit ster-ilen Achsentteilen. Ebenso gehören die *in situ*-Funde der

in Dreiergruppen angeordneten Sporophyllstände auf geraden Seitenachsen (Abb. 5.13c) bei *Equisetites arenaceus* zu den größten Seltenheiten (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1998). Nicht allzu selten sind dagegen die abgeworfenen und isoliert im Sediment eingebetteten *Equisetites*-Sporophylle (Abb. 5.11f; 5.12e). Es wird deutlich, dass ein durch den Bauplan der jeweiligen Pflanzen vorgegebener taphonomischer Mechanismus von „Sollbruchstellen“ an den Pflanzenorganen wirksam war. Teilweise zu Lebzeiten der Pflanze, spätestens während der Transportbeanspruchung der Pflanzenteile lösten sich diese bevorzugt an den gleichen, biologisch vorgegebenen Schwächezo-

nen (THOMAS & CLEAL 1999; KELBER 1999, 2009). Deshalb dominieren bei den Schachtelhalmen disartikulierte Achsen, Gefäßbündel, Diaphragmen, Blattscheiden und Rindenhäute, bei *Lepacyclotes* in Einzelsegmente zerfallene Sporophyllstände und bei den Cycadeen isolierte Tropophylle. Das Fehlen fragiler Pflanzenorgane im Fossilbericht des Lettenkeupers erklärt sich durch die unterschiedliche Resistenz gegenüber den Vorgängen des komplexen pflanzlichen Zerfalls. Empfindliche Pflanzenteile waren wegen ihrer frühzeitigen Zersetzung wenig prädestiniert, fossil überliefert zu werden. Allerdings hatten die augenscheinlich so zart und empfindlich aussehenden Fiederchen von *Cladophlebis remota* kurioserweise gute Erhaltungschancen, wie durch die Aufsiedlung von Epiphyten bezeugt (Abb. 5.21e).

Schon vor der Einbettung entstanden an verschiedenen Pflanzenteilen durch Austrocknung charakteristische Muster wie wellblechartige Verformungen (Abb. 5.5a, 15.7f, 15.8d), aber auch typische Zerreibungsmuster an den Austrittsstellen der schmal langgezogenen Blätter an den Rinden des Schachtelhalmes *Neocalamites merianii* (Abb. 5.5). Der Vorgang, der zu den „terminalen Nodialläppchen“ (ROSELT 1954) führt, lässt sich mit dem Herausreißen einer Seite aus einem Spiralblock vergleichen (Abb. 5.5b). Wenn man diese pflanzen-taphonomischen Indizien richtig deutet, kann man jetzt selbst kleine Pflanzenfragmente anhand solcher Zerreibungsmuster dem Schachtelhalm *Neocalamites merianii* zuordnen (Abb. 5.5d).

Willkürliche Muster unterschiedlicher Substanzerhaltung haben bei den zu einer Blattscheide verwachsenen Blattsegmenten von *Equisetites arenaceus* in der Vergangenheit verschiedentlich zu Fehlinterpretationen geführt (Abb. 5.6a). Erst die taphonomische Analyse ergab, dass die angeblich durch eine Mittelnäht zerteilte Einzelblattspitze fälschlicherweise verkehrt herum interpretiert worden ist. Die zarten basalen Partien der dünnen Schachtelhalm-

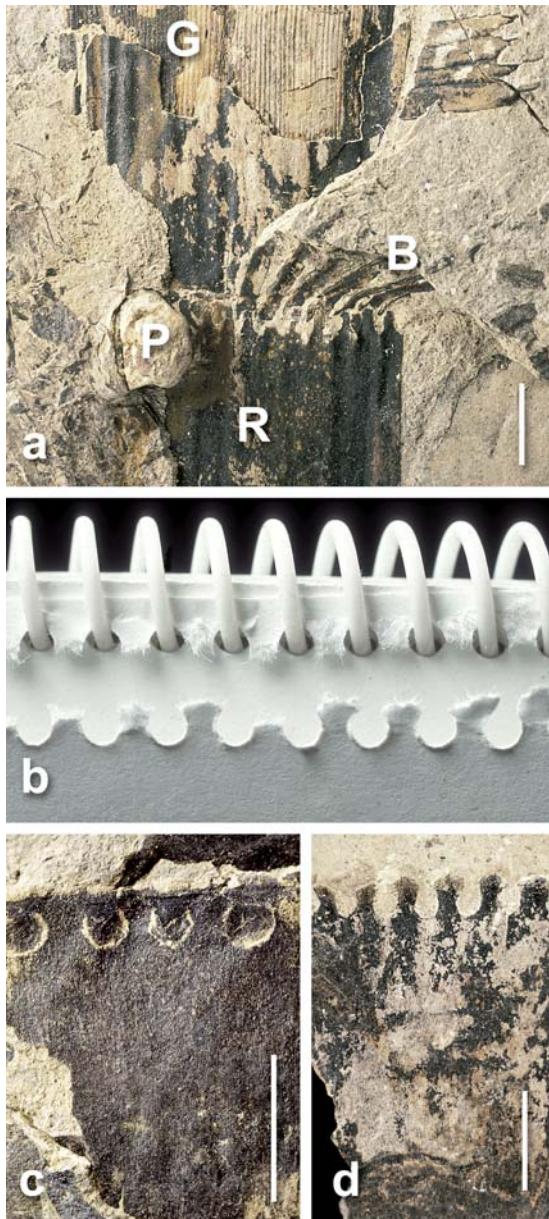


Abb. 5.5 Die Bildung der pflanzen-taphonomischen Zerreibungsmuster an der Rinde des Schachtelhalmes *Neocalamites merianii*, die sogenannten „terminalen Nodialläppchen“ (*sensu* ROSELT 1954). **a** Beblättertes Achsenfragment. Der flach ellipsoide Steinkern zeigt die Abdrücke der Gefäßbündel (G) und die flachgewellte Rinde (R) mit den wirtelig angeordneten Austrittsstellen der schmal ausgezogenen Blätter (B) in organischer Verbindung. Links: eine ehemalige Pyritkonkretion (P), jetzt in Goethit umgewandelt. SCHL-1067. **b** Die Ausreißkanten an einem Spiralblock, zum Verständnis des pflanzen-taphonomischen Vorgangs. **c** Isolierte Rindenhaut mit noch nahezu unverletzten Blatt-Austrittsstellen. SCHL-2004-2. **d** Rindenfragment mit den kennzeichnenden terminalen Nodialläppchen. Kleinste Rindenfragmente können durch dieses Merkmal der *N. merianii*-Pflanze zugeordnet werden. SCHL-2004-3.

blattscheiden (Abb. 5.13b). sind nicht immer fossil überliefert worden, ganz im Gegensatz zu den leicht verdickten und damit robusteren Randbereichen der dünnen Kommissuralfurchen, den Begrenzungszonen der miteinander verwachsenen Einzelblätter (Abb. 5.6b, c). Durch die partielle Zerstörung der zarten Blattscheidenpartien entstanden arkadenartige Bögen, die gar nicht zum Bauplan der Pflanze

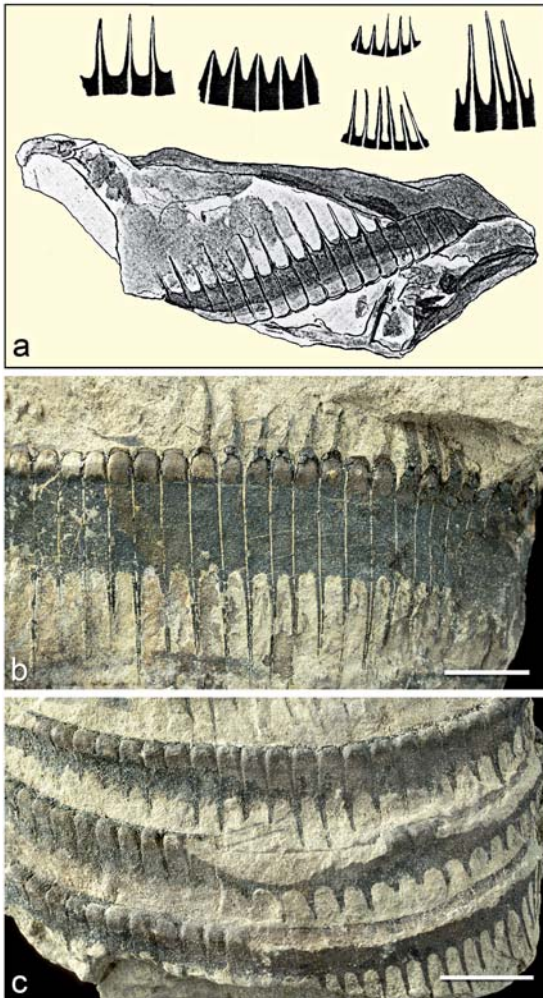


Abb. 5.6 Die pflanzentaphonomische Entzifferung der angeblichen Mittelnaht bei *Equisetites*-Blattsitzen. **a** Oben: Blattspitzen von *Equisetites laevis*; aus HARRIS (1931), Abb. 3 a-e. **a** Unten: „*Equisetites cuspidatus*“ (= *E. arenaceus*), Sinsheim (aus STERNBERG 1820–1838: Taf. 31, Fig. 8). **b** *Equisetites arenaceus*, Blattscheide, sowohl mit teilweise erhaltenen Blattspitzen als auch den an den Rändern herabreichenden Kommissuralfurchen. SCHL-048. **c** *E. arenaceus*, ineinander steckende Blattscheiden mit verdickt erscheinenden dreidimensional-kuppelförmigen Blattspitzen und arkadenartig geschwungenen Rändern der Segmente, hervorgerufen durch die teilweise erhaltenen Randpartien an den Kanten der Kommissuralfurchen. SCHL-167.

gehören, sondern durch die unterschiedliche Zersetzungs-Resistenz des Pflanzengewebes gesteuert wurden. Auch dieses Beispiel zeigt, dass das Verständnis der Pflanzentaphonomie eine zusätzliche Hilfe bei der Bestimmung fossiler Pflanzenorgane sein kann und Fehlinterpretationen vermeiden lässt (KELBER 1999).

Diagenetische Prozesse spielen hingegen bei der außergewöhnlichen strukturbietenden Erhaltung der pflanzlichen Kutikeln und bei der Permineralisation der durch Pyrit vererzten Stücke eine Rolle. Die wenigen bisher näher untersuchten pyritiserten Holzreste zeigen zudem, wie Holz durch Pilze zersetzt wurde (Abb. 5.2b; siehe auch KELBER 2007: 49; TAYLOR & KRINGS 2005: 130). Durch den Pilzbefall am frischen Holz ist das Lignin noch in der Lettenkeuperzeit kontinuierlich aus der Tracheiden-Zellwand entfernt worden, so dass nach der Permineralisation ein Hohlraum der ehemaligen Mittellamelle sichtbar ist.

Verfrachtung, Sortierung nach Partikelgröße, Einregelung und endgültige Einbettung der Lettenkeuperpflanzen sind eng an die Sedimentologie gekoppelt. Eine Übersicht stratinomischer und sedimentologischer Grundtypen wurde von MADER (1995) erarbeitet.

Besonders interessant sind feintrhythmisch geschichtete Tonsteinlagen mit Pflanzenhäcksel am Top des Hauptsandsteins, die als „waning flow mudstone drapes“ bezeichnet werden (MADER 1995, 1997). Solche im Lettenkeuper eher selten und dann nur lokal ausgebildete Schichten bilden eine außergewöhnliche Lagerstätte, weil in ihnen die nur wenige Millimeter großen Pflanzenpartikel oft im Detail bestens erhalten geblieben sind (Abb. 5.2d, h). So gut wie immer sind diese Häcksellagen nach Partikelgrößen sortiert und von der Strömung eingeregelt. Sie gelten darüber hinaus als potentielle Fossilagerstätte für Insekten, denn deren Flügel haben annähernd die gleiche Größe wie die klassierten Pflanzenhäcksel und können bei geduldiger Suche mit der Lupe entdeckt werden (vgl. Kap. 7).

Treibholzlagen, ans Tageslicht gekommen bei großflächigen Trassenplanierungen in der Nähe von Arnstadt in Thüringen (WERNEBURG 2004, Kap. 14), gehören zweifellos zu den größten bekannt gewordenen pflanzlichen Fossilien aus dem Lettenkeuper (Abb. 5.4a). Die fossilen Baumstämme mit mehr als 6 m Länge liegen an der Basis eines Sandsteinkomplexes. Das stark inkohlte Koniferen-Stammholz blieb als Pseudogagat erhalten und war partiell mit Pyrit oder dem durch Oxidation hieraus hervorgegangenen Goethit oder Limonit durchsetzt (mündl. Mitt. Dr. R. WERNEBURG). Sogar die Verbreiterung der Stammbasis hin zum Wurzelbereich ist bei manchen Stämmen noch gut erkennbar (Abb. 5.4b).

Die Standorte der verdrifteten Koniferen können durchaus auch in der näheren Umgebung ihrer fossilen Überlieferung vermutet werden, etwa als Bestandteil eines

AUGUST SCHENK

* 17. 4. 1815 in Hallein
† 30. 3. 1891



AUGUST SCHENK
(aus DRUDE 1891).

1845 wurde SCHENK außerordentlicher, 1850 ordentlicher Professor für Botanik in Würzburg, 1852 Mitglied der Akademie der Naturforscher Leopoldina, 1868 Professor für Botanik in Leipzig. SCHENK, der als Pionier der Paläobotanik in Franken gilt, bearbeitete in seiner ersten, grundlegenden Untersuchung der Keuperfloren vorzugsweise Material aus der Sammlung von JOHANN LUKAS SCHÖNLEIN und konnte auf dessen Zeichnungen zurückgreifen. Für SCHÖNLEINS 1865 postum erschienenes Tafelwerk, das von dem bekannten Illustrator C. HOHE lithographiert wurde, fasste er im Text den Wissensstand zusammen. Für eine Würzburger Lokalfloren erstellte SCHENK die erste geologische Karte der Umgebung von Würzburg. 1867 legte er eine Monographie der Flora

aus den Keuper-Lias-Grenzschiefern Oberfrankens vor. In seiner Leipziger Zeit vollendete er den von SCHIMPER begonnenen Phytopaläontologie-Band in ZITTELS fünfbändigem Handbuch der Paläontologie.

- KELBER, K.-P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen – Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. – *Museo*, **11**: 157 S.
- DRUDE, O. (1891): Nachruf AUGUST SCHENK. – *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **9**: 15–26.
- LAMBRECHT, K., QUENSTEDT, W. & QUENSTEDT, A. (1938): *Palaeontologi. Catalogus bio-bibliographicus*. – *Fossilium Catalogus I: Animalia*, Pars **72**: 495 S.; 's Gravenhage (Junk).
- WUNSCHMANN, E. (1907): „SCHENK, JOSEPH AUGUST“. In: *Allgemeine Deutsche Biographie*, S. <http://www.deutsche-biographie.de/pnd117211443.html?anchor=adb>

flussbegleitenden Auewäldes. Allerdings sind autochthone Wurzelstubben von Koniferen bisher im süddeutschen Lettenkeuper noch nicht beobachtet worden. Viel wahrscheinlicher ist deshalb ein fluviatiler Ferntransport. Die Stämme können in der Lettenkeuperzeit in einem fernen Hinterland in das Gewässernetz geraten sein und dann, etwa durch verschiedene Hochwasser-Episoden, an ihren finalen Einbettungsort gelangt sein. Aktuogeologische Untersuchungen zeigen auf (z.B. GURNELL et al. 2002; ABBE & MONTGOMERY 2003), dass ferntransportierte Baumstämme oft über Jahre bis viele Jahrzehnte hinweg in Flüssen unterwegs sein können und auch eine Rolle für die Ausbreitung aufsiedelnder Organismen spielen. Bei solchen fossilen Baumstammfunden ist es durchaus lohnend, in Fundortnähe auf exotische Gerölle zu achten. Diese können

einmal, eingewachsen im Wurzelteller des treibenden Baumes, aus dem Hinterland durch Ferntransport an den Ablagerungsort gelangt sein (KELBER et al. 1997).

Die meisten fossil überlieferten Florenelemente aus dem Lettenkeuper gehörten zu einer hygrophilen Pflanzengemeinschaft (wetland flora). Mesophile und xerophile Makropflanzenreste hatten aufgrund ihres trockenen Standortes selten eine Chance in den Fossilbericht einzugehen (vgl. KUSTATSCHER et al. 2012a). Das reiche Inventar der Lettenkeuper-Vegetation, sogar der Hinterlandflora, kommt andeutungsweise in den diversen pollenanalytischen Spektren zum Ausdruck (BRUGMAN et al. 1994; WIERER 1997; HEUNISCH 1999; BITTNIÖK & MOHR 2002; SCHULZ & HEUNISCH 2005; KIRICHKOVA & KULIKOVA 2005). Die bisher bekannt gewordenen Makro-Pflanzenreste zeigen nur Teilaspekte der damaligen Florenvielfalt, denn nur in der Nähe der damaligen Wasserkörper, an Ufersäumen und auf Sandbänken siedelnde Gewächse hatten eine Chance der fossilen Überlieferung, nicht aber jene aus weit entfernten Arealen. Deshalb bleibt die Dokumentation des Florenspektrums bei den fossilen Makropflanzen fragmentär.

4. Die Florenelemente der Lettenkeuperflora

Im Vergleich zu vielen fossilen Wirbellosen bereitet die Erforschung fossiler Pflanzen zusätzliche Schwierigkeiten, weil so gut wie immer nur isolierte Pflanzenteile wie Blätter, Achsen oder Fruchtreste fossil überliefert wurden. Erst durch die Kombination von Organverbindungen kann – wie bei einem Puzzle-Spiel – das Gesamtbild einer fossilen Pflanze zweifelsfrei rekonstruiert werden. Insofern steht der Phytopaläontologe vor ähnlichen Problemen wie der Paläozoologe, der aus isolierten Skelettelementen, etwa von Wirbeltieren oder Stachelhäutern, ganze Organismen zu rekonstruieren hat.

Die fossilen Makropflanzenreste aus dem Lettenkeuper gehören zu Abteilungen der Gefäßsporenpflanzen wie den Schachtelhalmen, Bärlappen und Farnen und zu nacktsamigen Pflanzen, den Gymnospermen. Über Algen und Moose ist aus dem Lettenkeuper bislang wenig bekannt geworden. Fragliche Algen wurden von MAYER (1978) beschrieben, Armeleuchteralgen (Characeae) sind durch mikropaläontologische Methoden nachgewiesen worden (KOZUR & REINHARDT 1969; URLICHS 1982). Zweifellos werden diese zur Faziesanalyse so wichtigen Fossilien (MARTÍN-CLOSAS 2003) in künftigen Studien noch eine wichtige Rolle spielen.

Bestandsaufnahmen der Lettenkeuperflora finden sich in den Arbeiten von FRENTZEN (1922a), MÄGDEFRAU (1968), KELBER (1990, 1998, 2005), SEIDEL & STEINER (1994), KELBER & HANSCH (1995), MOSBRUGGER (1998) und KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2008), zu bildlichen Rekonst-

ruktionsversuchen siehe Kap. 18 und KELBER (2009). Eine Übersicht und Gegenüberstellung von Makro- und Mikroflora der revidierten Lettenkeuperflora von Thale am Harz ist durch KUSTATSCHER et al. (2012a) gegeben worden. Das Karussell nomenklatorischer Kombinationen und Zuordnungen dreht sich unvermeidlich, wenn durch überregionale paläobotanische Untersuchungen taxonomische Neubewertungen nötig geworden sind. Ältere, bisher verwendete Namen von fossilen Pflanzen, die durch den Fortschritt nomenklatorischer Revisionen geändert werden mussten, können in Abb. 5.7 leicht mit den jetzt gültigen Pflanzennamen verglichen werden. Die folgende systematische Einteilung bei der Ansprache der fossilen Lettenkeuperpflanzen orientiert sich an einem Klassifikationsschema von TAYLOR et al. (2009: 1027).

4.1. Lycophyta (Bärlapp-artige Pflanzen)

Zu den Isoetaceae (Lycopodiales) werden als *Isoetites* sp. bezeichnete Neufunde gestellt (KELBER & HANSCH 1995: 50). Sie ähneln auf den ersten Blick Grasklumpen mit langen schmalen Blättern (Abb. 5.8a, e), die, wie bei annähernd vollständiger Erhaltung zu ersehen ist, aus einem kurzen knolligen Stamm hervorgehen. Gleichartige Fossilfunde wurden schon aus dem Mittelljura von Nordamerika beschrieben (ASH & PIGG 1991).

Die zu den Isoetales gehörenden Pleuromeiaceae, die in der Frühen Trias weltweit verbreitet waren, sind offensichtlich in der Lettenkeuperflora nicht mehr vertreten. Der Einzelfund von „*Bedheimia Ruehleii de Lilienstern*“ [sic!], angeblich aus dem Lettenkeuper von Bedheim, ist dem Anschein nach ein *Pleuromeia*-Rest aus dem Buntsandstein, bei dem der Fundort verwechselt wurde. Nach Augenscheinnahe ist dieses Stück in einem eher neutral-grauen Schluffstein/Sandstein eingebettet und weist damit eine große Ähnlichkeit mit den zahlreichen *Pleuromeia*-Exemplaren aus den Buntsandstein von Bernburg auf, die ebenfalls im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin hinterlegt sind. Im Gegensatz dazu liegen die zahlreichen Pflanzenfossilien von Bedheim in dieser Sammlung in einer mild-grünen bis beige-grünen Schluffstein-Sandsteinmatrix. Diese Gesteinsfarbe stimmt mit vielen anderen Lettenkeuper-Lokalitäten überein und ist für die Sandsteine des Nordischen Keupers überaus kennzeichnend.

Aus dem fränkischen Lettenkeuper konnten in den letzten Jahren Hunderte dispers im Sediment verteilte Sporophylle von *Lepacyclotes zeilleri* geborgen werden (KELBER 1990; KELBER & HANSCH 1995). Sogar Abdrücke von Makrosporen und Makrosporen *in situ* sind gelegentlich unter dem Binokular auf den isolierten Sporophyllen erkennbar (Abb. 5.8b, c, d), ebenso gelegentlich die eher schlecht erhaltenen Abdrücke der Ligula, des schüpp-

Gegenwärtig valide taxonomische Bezeichnungen:	Früher gebräuchliche, jetzt aber invalide Bezeichnungen:	Die relevanten taxonomischen Bearbeitungen in:
<i>Danaeopsis marantacea</i>	<i>Danaeopsis arenacea</i> <i>Marantoidea arenacea</i>	ZULSTRA et al. 2010; KUSTATSCHER et al. 2012 b;
<i>Lepacyclotes zeilleri</i>	<i>Annalepis zeilleri</i>	KUSTATSCHER et al. 2014 a;
<i>Chiropteris lacerata</i>	<i>Chiropteris digitata</i> <i>Cyclopteris lacerata</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2011;
<i>Neuropteridium grandifolium</i>	<i>Linguifolium</i> sp. <i>Neuropteris grandifolium</i> <i>Neuropteris grandifolia</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2011;
<i>Cladophlebis remota</i>	<i>Cladophlebis distans</i> <i>Neuropteris remota</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2011;
<i>Apoldia tenera</i>	<i>Sphenozamites tener</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2010; ZULSTRA et al. 2009;
<i>Scytophyllum bergeri</i>	<i>Cycadites rumpfii</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2010;
<i>Taeniopteris kelberi</i>	<i>Taeniopteris angustifolia</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2010;
<i>Rhacophyllum crispatum</i>	<i>Schizopteris pachyrhachis</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2011;
<i>Symopteris helvetica</i> <i>Symopteris lunzensis</i> <i>Symopteris rumpfii</i>	<i>Bernoullia helvetica</i> <i>Bernoullia lunzensis</i> <i>Cycadites rumpfii</i>	KUSTATSCHER & VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT 2011; KUSTATSCHER et al. 2011;
<i>Pterophyllum brevipenne</i>	<i>Pterophyllum jaegeri</i> <i>Pterophyllum longifolium</i>	POTT et al. 2007 d; POTT et al. 2007 e;

Abb. 5.7 Gegenüberstellung von bisher verwendeten Pflanzennamen (Spalte Mitte) und den nach nomenklatorischen Revisionen heute gültigen Bezeichnungen (Spalte links). Die Zitate der relevanten Publikationen sind in den der rechten Spalte aufgeführt.

chenartigen Organs zum raschen Aufsaugen von Wasser (Abb. 5.8b, Mitte oben). Ein glücklicher Neufund von *Lepacyclotes zeilleri* im organischen kreisrunden Zusammenhang (Abb. 5.8f) ist unlängst aus dem baden-württembergischen Lettenkeuper geborgen und genauer beschrieben worden. Ergänzend zu den Ausführungen der Autoren (KUSTATSCHER et al. 2014a) muss auf die faszinierende und wechselvolle Erforschungsgeschichte dieser Fossilien aus dem süddeutschen Keuper etwas näher eingegangen werden.

Schon 1865 wurden die kleinen fruchtschuppenartigen Gebilde als Zapfenschuppen von Koniferen gedeutet (SCHOENLEIN 1865: 19). Leider gerieten diese Stücke in Vergessenheit, wie ebenfalls die Funde aus dem württembergischen Lettenkeuper, die dort von FRIEDRICH AUGUST



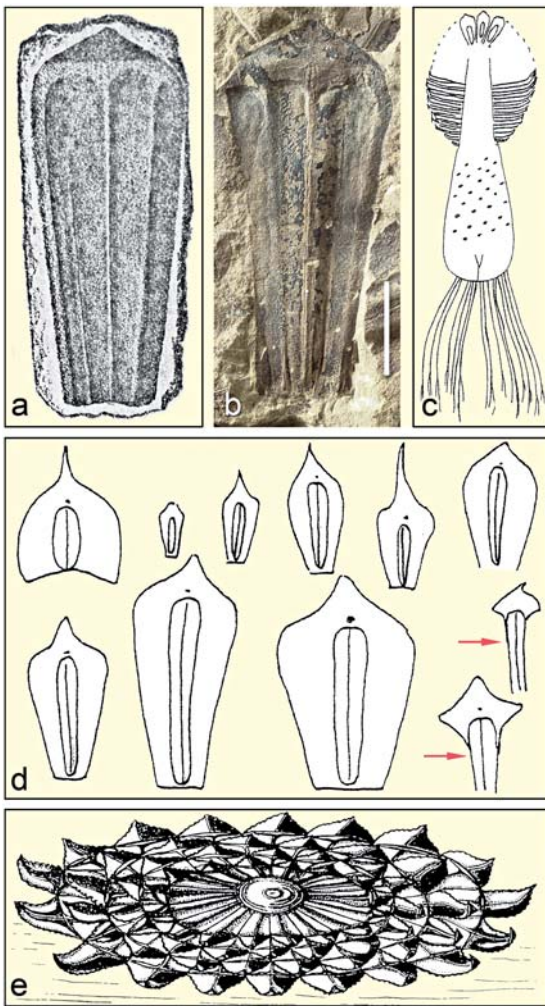


Abb. 5.9 Die rätselhafte *Lepacyclotes*-Pflanze aus dem süd-deutschen Lettenkeuper. **a** Die Darstellung aus QUENSTEDT 1885, Taf. 95, Fig. 19, dort als Nagelblatt „*Onychophyllum*“ bezeichnet. **b** Fotografische Wiedergabe von **a**. Als Fundort ist der Lettenkohlendolomit (Lingulabänke) von Rottenmünster, heute ein Stadtteil von Rottweil; Pal. Mus. Univ. Tübingen. Maßstab 1 cm. **c** Rekonstruktionsversuch der *Lepacyclotes*-(*Annalepis*)-Pflanze (aus GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001). **d** Die Variabilität der zahlreichen *Lepacyclotes*-Sporophylle aus dem süddeutschen Lettenkeuper (aus GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001). **e** Rekonstruktionsversuch von *Lepacyclotes circularis* (aus BOCK 1969: 49). Die amerikanischen Funde dieser Pflanze stimmen mit *Lepacyclotes zeilleri* aus dem Lettenkeuper überein.

Abb. 5.8 Die Gattungen *Isoetites* und *Lepacyclotes* aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** *Isoetites* sp. Seitenansicht. Die knollenartige Verdickung gehört zur abgebildeten Pflanze. SCHL-1085a. **b** *Lepacyclotes zeilleri*. Im aufgeplatzten Sporangium die Abdrücke von Makrosporen. Darüber (in der Mitte oben) der Abdruck der Ligula. OCH-310. **c** *Lepacyclotes zeilleri*, zwei Sporophylle in organischer Verbindung, SCHL-2014-0. **d** Inkohlte Makrosporen in einem fragmentierten *Lepacyclotes*-Sporophyll. Detail aus Abb. 5.8c, Pfeil in der linken oberen Bildecke. **e** *Isoetites* sp., Aufsicht auf eine auseinander gedrückte Knollenbasis. SCHL-2004-12. **f** *Lepacyclotes zeilleri*. Kreisrund organisch zusammenhängende Sporophylle *in situ*. MHI 2122 (Stiftung H. DONÁ, Hochdorf, 2014).

JOHANN GEORG BORNEMANN

* 20. 5. 1831 in Mühlhausen (Thüringen)

† 5. 7. 1896 in Eisenach



JOHANN GEORG BORNEMANN.

Bildvorlage: Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.

BORNEMANN studierte in Leipzig, dann in Göttingen und Berlin Naturwissenschaften, insbesondere Physik, Chemie und Geologie und promovierte über den Lias von Göttingen. 1856 trat er eine Studienreise nach Italien an, wo er die klassischen Vulkangebiete studieren wollte. Doch nahm er dort ein Angebot an, auf Sardinien Erzlagertstätten zu untersuchen und gründete schließlich ein eigenes Bergbauunternehmen. Ab 1864 lebte er mit seiner Familie in Eisenach. Als Wissenschaftler bearbeitete er das Kambrium Sardiniens in zwei Monographien. In seinen Arbeiten zur Germanischen Trias ging er stets neue Wege. So begründete er in der Arbeit „Über organische Reste der Lettenkohलगruppe Thüringens“ die Kutikularanalyse fossiler Pflanzen und wurde mit seinen „Beiträgen zur Kenntnis des Muschelkalks in Thüringen“ zu einem Pionier der Mikrofaziesanalyse. Zur Buntsandsteinkontroverse seiner Zeit trug er mit einer streng nach aktualistischer Methodik angelegten Untersuchung bei.

HAUSCHKE, N. (1999): JOHANN GEORG BORNEMANN (1831–1896) – Sein Beitrag zur Trias-Forschung. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 597–601; München (Pfeil).

WIEFEL, H. & WIEFEL, J. (2010): Biographisches Lexikon zur Geschichte der Geowissenschaften in Thüringen. Biobibliographische Daten über Geowissenschaftler und Sammler, die in Thüringen tätig waren. – Schriftenreihe der TLUG (2. Ausg.): 164 S.; Jena.

QUENSTEDT „Nagelblätter“ genannt und – leider ohne genauere Diagnose – mit dem Gattungsnamen *Onychophylla* bezeichnet und abgebildet wurden (QUENSTEDT 1885: 1130; Abb. 5.9a, b).

Unabhängig von den europäischen Funden beschrieb EMMONS (EMMONS 1856, siehe Synonymliste in KUSTATSCHER et al. 2014a) gleichartige Fossilreste aus der Trias Nordamerikas mit dem Gattungsnamen *Lepacyclotes*. Ameri-

kanische Autoren legten zeichnerisch erste Vorstellungen zum Gesamthabitus der Pflanze vor, entweder in Verbindung mit einem anzunehmenden vaskulären Zylinder (KUSTATSCHER et al. 2014a: Fig. 4) oder in späteren Jahren mit der Interpretation einer rosettenförmigen Pflanze (Abb. 5.9e; BOCK 1969: 49). Erst im beginnenden 20. Jahrhundert kamen aus der europäischen Trias übereinstimmende Fossilreste erneut ans Tageslicht, die dann 1910 – offenbar ohne Kenntnisnahme der vorherigen Funde – *Annalepis zeilleri* genannt wurden (FLICHE 1910). Mittlerweile liegen detaillierte Studien über dieses wichtige Pflanzenfossil vor, bei dem es sich um die isolierten Sporophylle der Lycopodiatae handelt, die sowohl Makro-, als auch Mikrosporen tragen können (GRAUVOGEL-STAMM & DURINGER 1983; WIERER 1997; GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001; KUSTATSCHER et al. 2004, 2014a; MOISAN & VOIGT 2013). Bei hypothetischer Annahme einer Anheftung an einem zapfenförmigen Sporophyllstand (Abb. 5.9c; GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001) sind die unterschiedlichen Ausformungen und Proportionen der Sporophylle leicht zu erklären (Abb. 5.9d). Entgegen den Ausführungen von KUSTATSCHER et al. (2014a) konnten schon 2005 zwei organisch zusammenhängende *Lepacyclotes*-Sporophylle aus dem Lettenkeuper gezeigt werden (KELBER 2005: 39; Abb. 5.9c), die die Annahme einer dachziegelartig-überlappend, zu einer Rosette verbundenen Architektur bekräftigten.

KUSTATSCHER et al. (2010b) ermittelten in einer Studie über gleiche Funde aus dem Anisium der Dolomiten die Priorität des Gattungsnamens „*Lepacyclotes* EMMONS 1856“ anstatt der bisher verwendeten Bezeichnung „*Annalepis*“. Die Bedeutung von *Lepacyclotes* wurde mittlerweile auch in anderen Triasflorenerkannt (z.B. WANG & CHEN 2001; Yu et al. 2010).

Zweifellos besteht noch eine grundsätzliche Ähnlichkeit zwischen *Lepacyclotes* und den Sporophyllen der im Buntsandstein verbreiteten Gattung *Pleuromeia*. Zudem ließen sich durch neuere Studien im Vergleich mit den heutigen Brachsenkräutern der Gattung *Isoetes* gemeinsame habituelle und ultrastrukturelle Erkennungszeichen feststellen (GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001). Die *Annalepis*-Sporophylle lieferten im Lettenkeuper die enormen Quantitäten von dispersen Sporen der Gattung *Aratrisporites* und *Tenellisporites*. Zu Recht wird die Gattung *Lepacyclotes* (*Annalepis*) neuerdings zur phytostratigraphischen Kennzeichnung der Makroflorenkomplexe des Ladiniums, der sogenannten *Annalepis*-Zone, herangezogen (MENG 2000; weitere Literatur in KUSTATSCHER et al. 2014a).

4.2. Sphenophyta (Schachtelhalme)

Die Schachtelhalme (Sphenophyta, Equisetales) sind im Lettenkeuper so häufig, dass beinahe der Eindruck ei-

nes monotypischen Florenbildes mit Resten von *Equisetites arenaceus* entsteht. Zusammen mit *Equisetites conicus* (Abb. 5.17a, c) und *E. macrocoleon* (Abb. 5.17e), zwei Arten, die durch größere Blattsegmente gekennzeichnet sind, waren dies die größten krautigen Schachtelhalme der Erdgeschichte. Identische, allerdings anders benannte Formen sind weltweit aus zeitgleichen Floren nachgewiesen

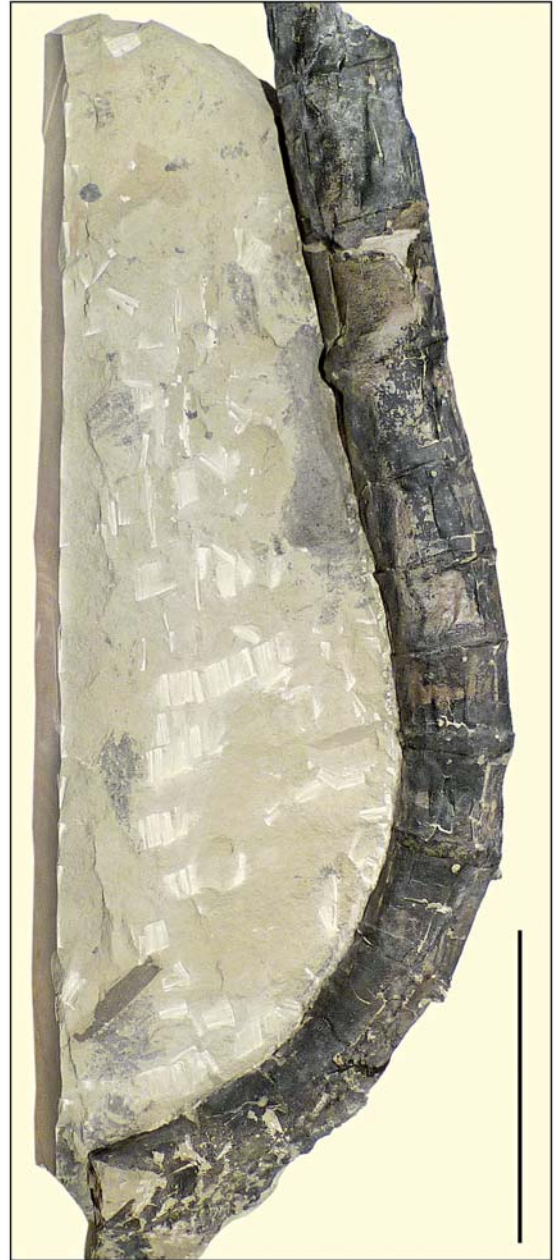


Abb. 5.10 Rhizom und basaler Spross von *Equisetites arenaceus*. Hauptsandstein, Steinbruch Schumann, Vellberg- Eschenau. MHI-Ku 1979. Foto H. HAGDORN, Maßstab: 50 cm.

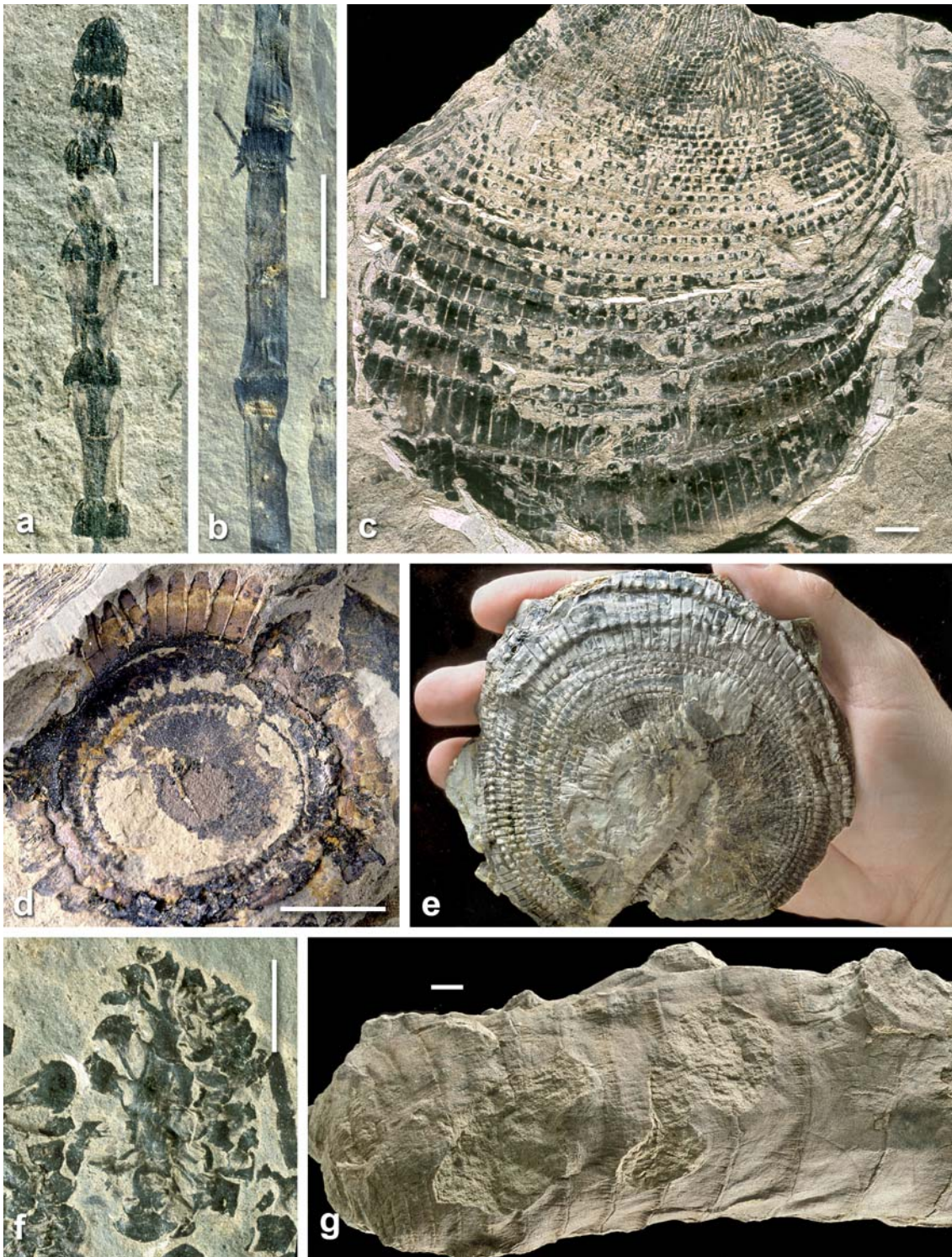


Abb. 5.11 Sprossgipfel, Sporophyllstand, Diaphragma, Rhizom, Astabgänge und Seitenachsen des Schachtelhalms *Equisetites arenaceus*. Maßstab jeweils 1 cm. **a** Distales Ende einer schmalen Seitenachse. SCHL-844a. **b** Seitenachse von *Equisetites arenaeus* mit Adventivwurzeln an den Nodien. SCHL-796. **c** Sproßgipfelbereich, mit teleskopartig ineinander steckenden Internodien. SCHL-040. **d** Diaphragma, Blattscheide und radial angelegte Astabgänge. SCHL-812a; **e** Sproßgipfel, Draufsicht, OCH-007a. **f** Sporophyllstand, Seitenansicht, SCHL-062a; **g** Erdsproß (Rhizom), erhalten als Rindensteinkern, HÖCH-008.

worden, z.B. die euramerischen *E. rogersi*, *E. richmondensis* (BOCK 1969) und *E. laevis* (HALLE 1908).

Equisetites arenaceus kann gegenwärtig als einer der am besten erforschten Schachtelhalme gelten (TAYLOR et al. 2009). Die freien Blattsegmente der an der Basis zu einer Blattscheide verwachsenen Blätter zeigen einen komplexen dreidimensionalen Bau, der einem Schlauchblatt sehr ähnlich ist (KELBER 1993). Die räumliche Rekonstruktion der Einzelblattspitzen ergibt eine annähernd umgedreht-pyramidenförmige Gestalt, die als Hohlform an einen umgestülpten Becher erinnert (Abb. 5.13a, 5.14, 5.15a–e, g, h). Diese Gebilde waren mit einer Stachelspitze gekrönt, die zu Lebzeiten des Schachtelhalms abgeworfen werden konnte. Dann verblieb an solchen „Sollbruchstellen“ eine trapezförmige oder quadratische Abbruchfläche mit granulierter Struktur (Abb. 5.13a links unten; Abb. 5.15c, d).

Sogar die sexuelle Fortpflanzung von *Equisetites arenaceus* konnte mittlerweile sicher durch *in situ* erhaltene Sporen dokumentiert werden (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1998). Neben der Verbreitung durch Sporen und der vegetativen Ausbreitung durch die im Boden kriechenden Erdsprosse (Rhizome) sowie durch ausgespülte, verfrachtete und resedimentierte Rhizomfragmente hatte *Equisetites arenaceus* einen dritten Weg, sich neue Siedlungsgründe zu erschließen, nämlich durch oberirdische, mit Adventivwurzeln besetzte Zweige (Abb. 5.11a, b, 5.12b, i), die in Wirteln aus der Hauptachse herauswuchsen (Abb. 5.11d, 5.12f, j). Die kleinen Astnarben an den Hauptachsen waren gemäß ihrer biologischen Funktion als Sollbruchstellen angelegt. Abgeworfene Zweige konnten dann in der Fluss- und Seenlandschaft des Lettenkeupers als Pionierpflanzen zu neuen Schachtelhalm-Kolonien heranwachsen (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1998; KELBER 1999).

Die krautigen Schachtelhalme der Trias können als direkte Verwandte der heutigen modernen Schachtelhalme betrachtet werden. Sie dürfen indes nicht mit den Schachtelalmgewächsen des Paläozoikums, den Calamitales, verwechselt werden, die stark verholzte Schäfte besaßen,

aber schon im Späten Perm ausgestorben sind. Neuerdings gibt es grundsätzliche Überlegungen zur Taxonomie von *Equisetites arenaceus* (WEBER 2005; POTT et al. 2008). Die Bedeutung der triaszeitlichen Schachtelhalme für die

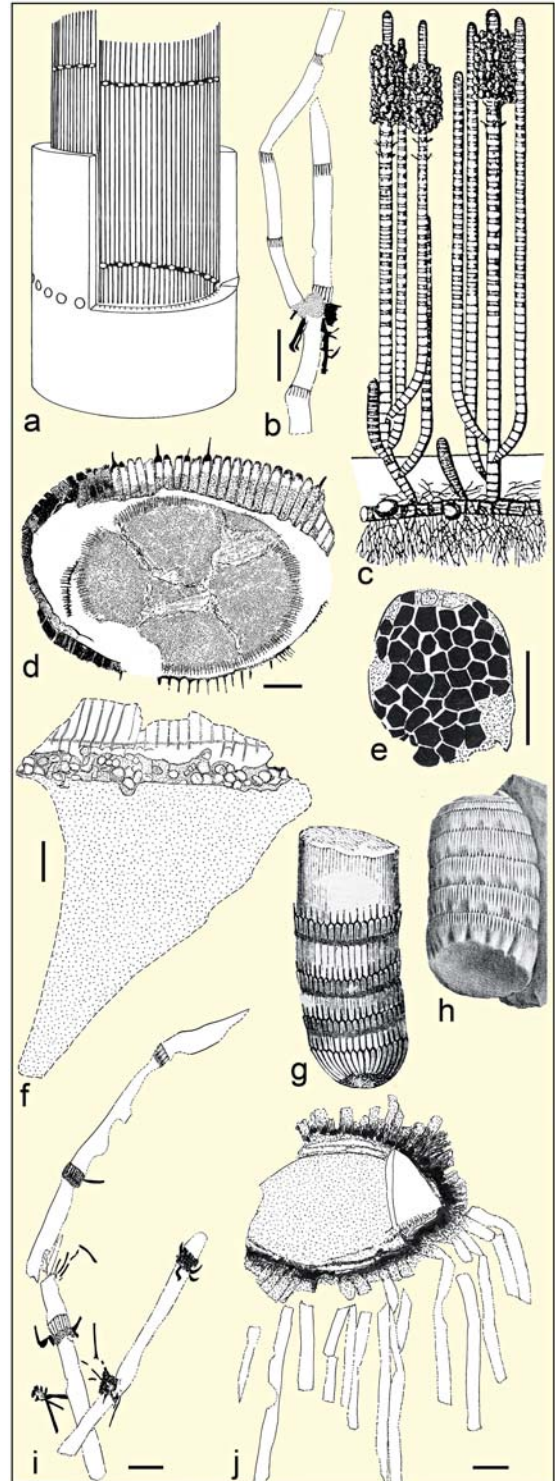


Abb. 5.12 Umgezeichnete Details sowie Rekonstruktion des Schachtelhalms *Equisetites arenaceus*. Maßstab jeweils 1 cm. **a** Schemazeichnung zur Entstehung von gerieften Gefäßbündel-Steinkernen. Nach Weber (1968), verändert. **b** Sich gabelnde Seitenachse, mit Adventivwurzel. SCHL-883a. **c** Lebensbild, nach Frentzen (1934). **d** Diaphragma (Knotenscheidewand), noch in organischer Verbindung mit der Blattscheide. SCHL-804. **e** Sporophyllstand, mit polygonalem Umriß der Sporophylle. SCHL-047. **f** Mehrzeilige Astnarben an einem Nodium. SCHL-826a. **g** Rekonstruktion der basalen Sprossachse. Nach Heer, aus Kelber (2009). **h** Architektur des Sprossgipfelbereichs. Aus Schoenlein (1865). **i** Isolierte Seitenachsen mit Adventivwurzeln. SCHL-842. **j** Schrägansicht eines Diaphragmas, teilweise noch mit dünnen Zweigen in organischer Verbindung. SCHL-895.

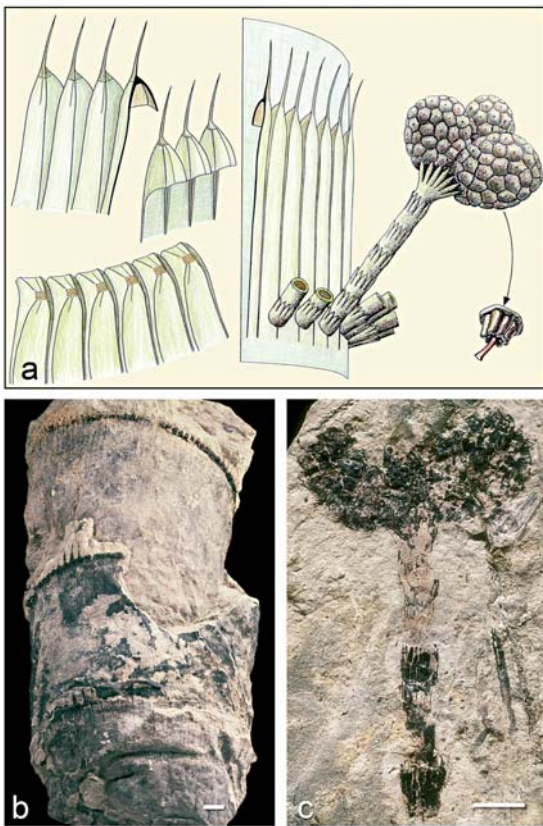


Abb. 5.13 Die dreidimensionalen Blattspitzen und die Orientierung der fertilen Seitenachsen bei *Equisetites arenaceus*. **a** Blattspitzenrekonstruktion in der linken Bildhälfte, von oben nach unten: Zur Achse hin gerichtete Ansicht, von der Achsenmitte nach außen gerichtete Ansicht und Draufsicht bei abgeworfenen Stachelspitzen. Rechte Bildhälfte: Die Orientierung der Blattscheide am Schaft. Radial entspringen die geraden fertilen Seitentriebe aus dem Nodium. An den dünnen Seitenachsen sitzen jeweils 3 rundliche Sporophyllstände in unterschiedlichem Reifestadium. Das tischchenförmige Sporophyll (Pfeil) trägt an der Unterseite Sporangien, in denen die Sporen gebildet werden (Rekonstruktionszeichnung kombiniert aus KELBER 1993 und KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1998). **b** Blattscheiden in Steinkernerhaltung. SCHL-798. **c** Drei Sporophyllstände in unterschiedlicher Reife, noch organisch verbunden an einer Seitenachse. SCHL-784.

Stammesgeschichte der Equisetales wird bei DES MARAIS et al. (2003) erörtert.

Von *Neocalamites merianii*, einem weiteren häufigen Schachtelhalm des Lettenkeupers, sind bisher nur Achsen, Äste und Blätter, allerdings noch keine Knotenscheidewände oder gar sichere Funde von ansitzenden Sporenzapfen nachgewiesen worden. Eigentümlich sind seine schmalen, grasartigen Blätter, die unverwachsen aus den Pflanzenachsen hervorgingen (Abb. 5.5a, 5.15f, 5.16a, c, d), sowie

GUSTAV COMPTER

* 8. 4. 1831 in Jena
† 22. 7. 1922 in Weimar



GUSTAV COMPTER
(aus COMPTER 1931).

Nach dem Studium von Mathematik und Naturwissenschaften in Jena und Berlin promovierte COMPTER 1856 an der Universität Jena, legte 1857 die Prüfung zum Oberlehrer ab und unterrichtete ab 1859 als Studienrat, ab 1898 als Studienprofessor und Direktor der Realschule in Apolda. Den Ruhestand verbrachte er ab 1909 in Weimar. 1892 wurde er Mitglied der Leopoldina. In Apolda legte er eine umfangreiche Sammlung von Fossilien aus dem thüringischen Muschelkalk und Keuper an, die abgesehen von einigen Stücken, die an die Museen in Erfurt, Gotha und Schleusingen gingen, an die Bergakademie Freiberg veräußert wurde. COMPTER veröffentlichte mehrere Arbeiten über die Lettenkeuperflora Thüringens und über Muschelkalkfossilien. 1922 ist bei

Max Weg sein Buch „Aus der Urzeit der Gegend von Apolda“ erschienen, das u.a. Lettenkeuper-Profile und Pflanzenfunde aus dem Thüringer Becken verzeichnet und abbildet.

COMPTER, H. (1931): Nekrolog. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, **3**: 1–4.

WIEFEL, H. & WIEFEL, J. (2010): Biographisches Lexikon zur Geschichte der Geowissenschaften in Thüringen. Biobibliographische Daten über Geowissenschaftler und Sammler, die in Thüringen tätig waren. – Schriftenreihe der TLUG (2. Ausg.): 164 S.; Jena.

durch die typisierenden Zerreißungsmuster bei den abgelösten Rindenstücken (Abb. 5.5d). Eine *Neocalamites*-Art mit breiteren Blättern wird *Neocalamites schoenleinii* genannt. Eigentümliche Beprägungsmuster auf den Rinden mancher Schachtelhalmfunde werden von einigen Bearbeitern als Charakteristika pflanzentaphonomischer Prozesse, von anderen als Merkmale eigenständiger Spezies betrachtet (z.B. *N. asperimus*, vgl. KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2008).

Als ein altertümliches Florenelement ist *Schizoneura paradoxa* zu bezeichnen (Abb. 5.17f, 5.18a–e), das als Gattung vorwiegend aus den paläozoischen Floren des Südkontinents Gondwana gut bekannt wurde und offensichtlich in die Trias hineinreicht (BOMFLEUR et al. 2013b). Der Gattungs- und Artnamen von *Schizoneura paradoxa* ist durch Kommissionsbeschluss geschützt worden (ZIJLSTRA et al. 2007). Kennzeichnend sind durch Knoten gegliederte Achsen mit zwei opponiert stehenden Blattlappen (Abb.

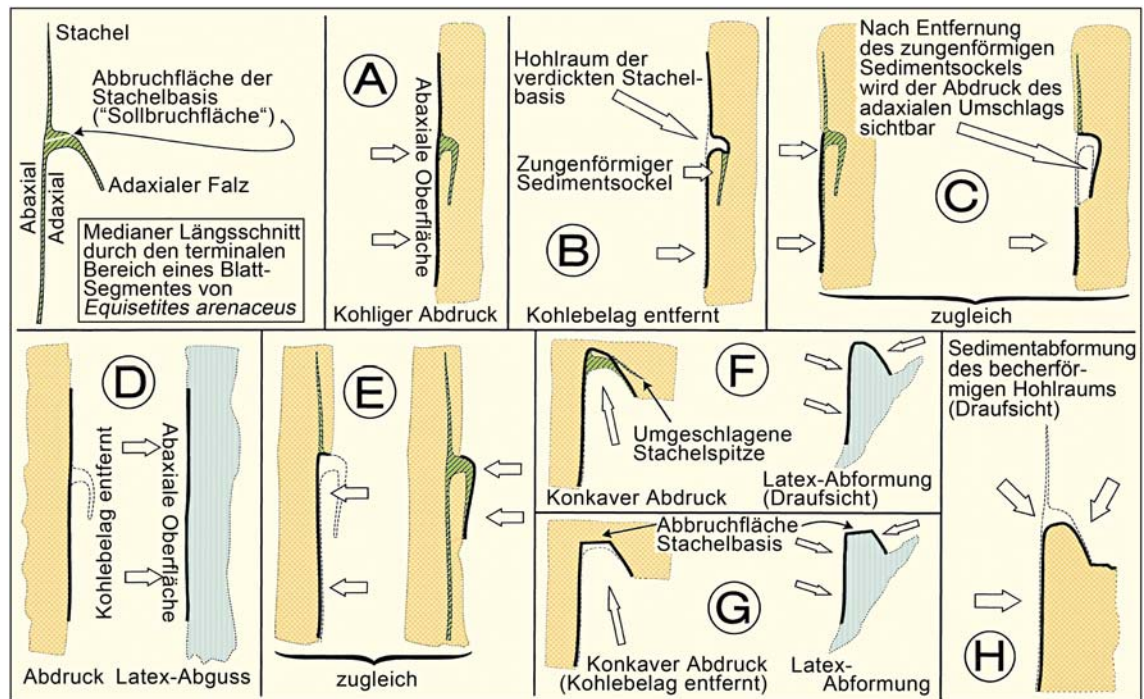


Abb. 5.14 Schema zum Verständnis der unterschiedlichen Blattspitzen-Erhaltung bei *Equisetites arenaceus*. Im Profilschnitt ist die Morphologie der jeweiligen Erhaltungsformen durch eine schwarze Linie dargestellt, die Blattspitzen (schraffiert) sind in Lebendstellung orientiert. Bei den Erhaltungen A bis E wurde der umgedreht-becherförmige Hohlraum der Blattspitzen durch die Sedimentkompaktion seitlich zusammengedrückt. Erst die Summe solcher Einzelbeobachtungen ermöglichte die dreidimensionale Blattspitzen-Rekonstruktion in Abb. 5.13a (verändert nach KELBER 1992).

5.17f, 5.18a, b, e), die durch Zerreißung auch in ihre Einzelblätter zerlegt sein können. Schräg-transversal orientierte Strukturen in kohligem Erhaltungsform auf den auseinander gerissenen Einzelblättern sind bisher noch nicht zu deuten (Abb. 5.17f, oberes Blatt links; Abb. 5.18c, d). Entweder rühren sie von einem bislang noch ungeklärten pflanzentaphonomischen Vorgang her, oder es handelt sich hierbei um die Spuren einer epiphytischen Aufsiedelung.

Schizoneura tritt in Europa bereits im Buntsandstein auf. Aus dem Lettenkeuper und dem Schilfsandstein konnten ihre Reste erst in den letzten Jahrzehnten als Besonderheiten nachgewiesen werden (KELBER 1983). *Schizoneura* scheint eine kosmopolitische Komponente der euramerischen Triasflore zu sein, da sie auch aus der nordamerikanischen Trias bekannt ist (ASH 1985). Sie erlischt im Mittleren Jura. Als fertile Organe von *Schizoneura paradoxa* werden die isolierten Zapfen der Gattung *Echinostachys* angesehen, die gleichermaßen vereinzelt im Lettenkeuper vorkommen (Abb. 5.17d).

Desgleichen wurden im Lettenkeuper an verschiedenen Lokalitäten die Abdrücke großflächiger Blattscheidenfragmente entdeckt, die nach ihrem Bauplan zur Formgattung *Phyllothea* gehören (Abb. 5.17b, g, 5.18f).

Phyllothea ist ein seit langem bekanntes Element aus dem Karbon und Perm der Gondwanaflore. Dort gehören diese Fossilien zu den Gondwanastachyaceae (MEYER 1989), in den Angarafloren hingegen ist durch anhängende Fruktifikationen eine Zugehörigkeit zu den Tchernoviaceae belegt. Inwieweit die *Phyllothea*-Blattscheidenfunde aus dem Lettenkeuper mit diesen paläozoischen Familien tatsächlich verwandt sind, liegt noch im Dunkeln.

4.3. Pteridophyta (Farne)

Sichere Reste von Farnen (Pteridophyta, Filicales) liegen aus der Ordnung der Marattiales vor, die zu den eusporangiaten Farnen gerechnet werden. Bei diesen albertümlichen Formen setzen sich die Wände der reifen Sporangien (Sporenbehälter) aus mehreren Zellschichten zusammen. Die Florengeschichte der Marattiales reicht bis in das Karbon zurück (CLEAL 1993; TIDWELL & ASH 1994; TAYLOR et al. 2009).

Aus dem Lettenkeuper ist *Danaeopsis marantacea* zu nennen (Abb. 5.19f). Nach neueren taxonomischen Überprüfungen (ZIJLSTRA et al. 2010; KUSTATSCHER et al. 2012b)

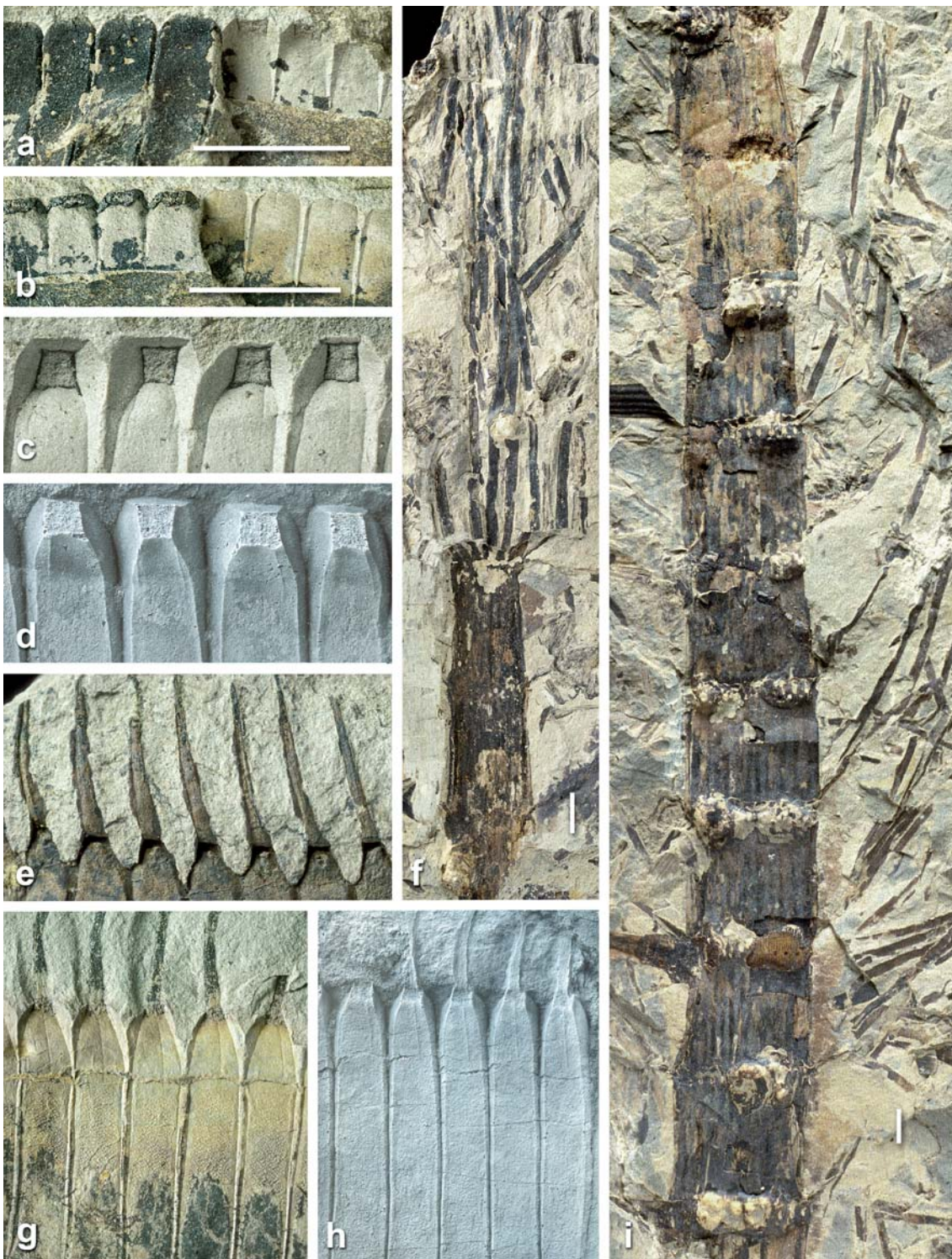
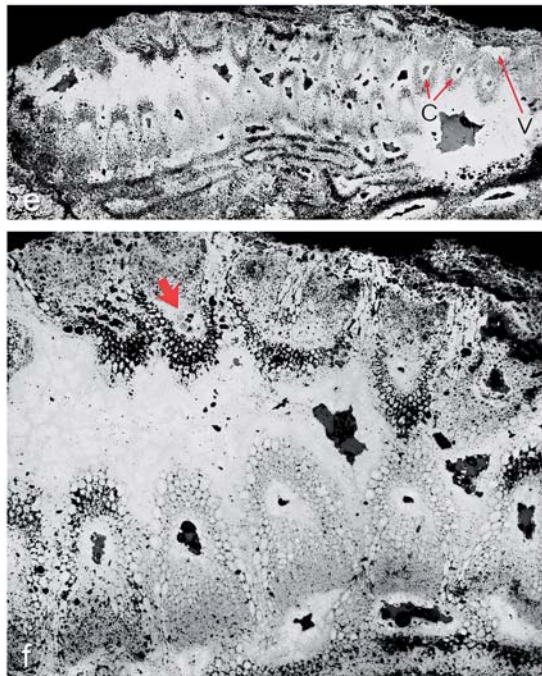
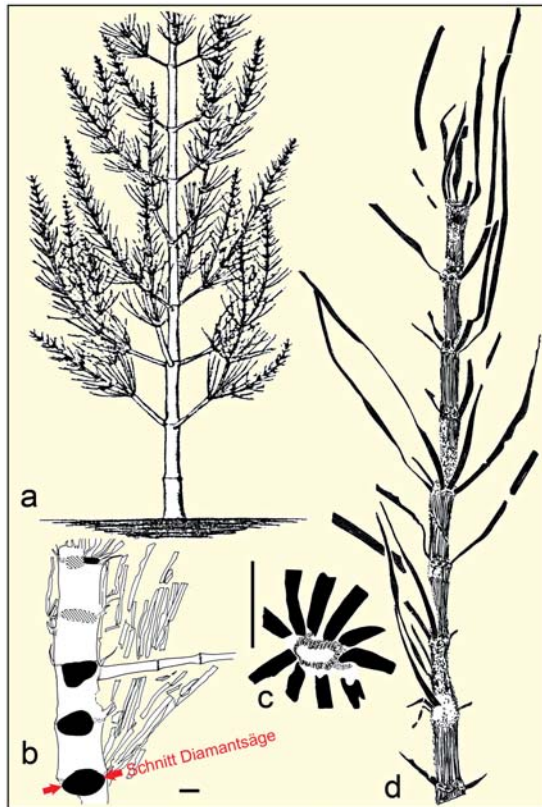


Abb. 5.15 Die unterschiedliche Erhaltung der Blattsegmente von *Equisetites arenaceus* (zum besseren Verständnis siehe Abb. 5.14) und beblätterte Achsen von *Neocalamites merianii*. Maßstab: 1 cm. **a** Erhaltungszustand C. SCHL-2004-4. **b** Erhaltungszustand E. SCHL-967. **c** Erhaltungszustand G. SCHL-932b. **d** Erhaltungszustand G. Latex-Abformung. SCHL-932b. **e** Erhaltungszustand B. SCHL-949. **f** *Neocalamites merianii*, beblätterte Achse, SCHL-795. **g** *E. arenaceus*, Erhaltungszustand SCHL-2004-5. **h** Erhaltungszustand D, Latex-Abformung. SCHL-780. **i** *Neocalamites merianii*, Hauptachse mit teilweise durch Pyrit vererzten Nodi. SCHL-802.

hat der nun geschützte Gattungsbegriff *Danaeopsis* vor *Marantoidea* Priorität (Abb. 5.7). Allerdings ist der Gattungsname *Danaeopsis* irreführend, weil die gemeinten Fossilreste nicht der rezenten Gattung *Danaea* ähneln,



sondern eher als Vorläufer der rezenten Gattung *Angiopteris* anzusprechen sind, einer Marattiaceengattung, die heute mit bis zu 5 m langen Wedeln in den tropischen Wäldern Südasiens ihre Standorte hat. Von *Danaeopsis marantacea* kennt man bis zu 50 cm lange und 7 cm breite Fiederblätter, die von einer Rhachis (Hauptspindel) entspringen. Der Fiederrand ist geradlinig glatt, die Nervatur fiedrig: Aus einem kräftigen Mittelnerv treten zahlreiche sich gabelnde Seitennerven hervor, die im Randbereich wieder mit benachbarten Gabelnerven verwachsen können (Abb. 5.19f). An fertilen Fiedern sitzen die Sporangien in Reihen an den Seitennerven (Abb. 5.19g). Sie sind frei und nicht zu Syngangien (untereinander verwachsenen Sporenkapseln) verwachsen. Schmälere *Danaeopsis*-Fiedern (Abb. 5.19b; Abb. 5.20a, b) werden neuerdings zu *Danaeopsis angustifolia* gestellt (KUSTATSCHER et al. 2012b: 33).

Um den Stamm von *Danaeopsis marantacea* könnte es sich bei den seltenen Farnstämmen *Chelepteris macropeltis* in Steinkernerhaltung handeln, die als Beprägungen große Blattkissen und ovale Blattnarben zeigen (abgebildet in KELBER 1990: 40; KELBER 2007: 41). Organverbindungen mit Wedeln wurden bis jetzt allerdings noch nicht nachgewiesen. Ähnliche Farnstammreste der etwas kleineren *Chelepteris stronglylopeltis* tragen spiralig orientierte Abdrücke der Blattstielbasen mit hufeisenförmigen Gefäßbündeln (Abb. 5.19h).

Größere fiederspaltige und gelappte Blattabdrücke mit starker Rhachis, früher als *Schizopteris pachyrhachis* bezeichnet, werden nach einer nomenklatorischen Revision nun *Rhacophyllum crispatum* genannt (Abb. 5.22c;

Abb. 5.16 Der Schachtelhalm *Neocalamites merianii* aus dem Lettenkeuper. Maßstab jeweils 1 cm. **a** Rekonstruktionsbild der Gesamtpflanze (aus FRENTZEN 1934). **b** Beblättertes Achsenfragment mit „angeschwollenen“ (ehemals pyritisierten) Knotenbereichen (schwarz). Das unterste Nodium (Pfeile) wurde durchgesägt, der Querschliff wurde zum mikroskopischen Auflichtpräparat poliert. SCHL-803. **c** Schrägsicht auf eine isolierte beblätterte *Neocalamites merianii*-Wirtel. Die radial entspringenden Einzelblätter sind bis zum Ansatz frei und nicht miteinander verwachsen. SCHL-792. **d** Beblätterter Zweig mit wirtelig ansitzenden schmalen Blättern. SCHL-042. **e** Strukturbietender polierter Erzanschliff aus Abb. 5.16b, mikroskopische Aufnahme, Ölimmersion. Querschnitt der komprimierten Achse. Die ehemalige Pyrit-, jetzt zu Brauneisen (Goethit) korrodierte Vererzung zeigt die zentrale Markhöhle und die radial angeordneten Carinal- (Pfeile C) und Vallecularkanäle (Pfeil V) der *Neocalamites merianii*-Achse. Nach oben hin, zur ehemaligen Schichtfuge, sind die pflanzlichen Strukturen stärker korrodiert. SCHL-803c. **f** Vergrößerter Bildausschnitt aus Abb. 5.16e, mit unterschiedlicher Größe und Architektur der pflanzlichen Zellen. Die einstmals vorhandene pflanzliche Substanz ist heute nur noch in Form von korrodierten Spalten im Erz erkennbar. Der Pfeil zeigt auf zwei ehemalige kugelige Pyritframboide.

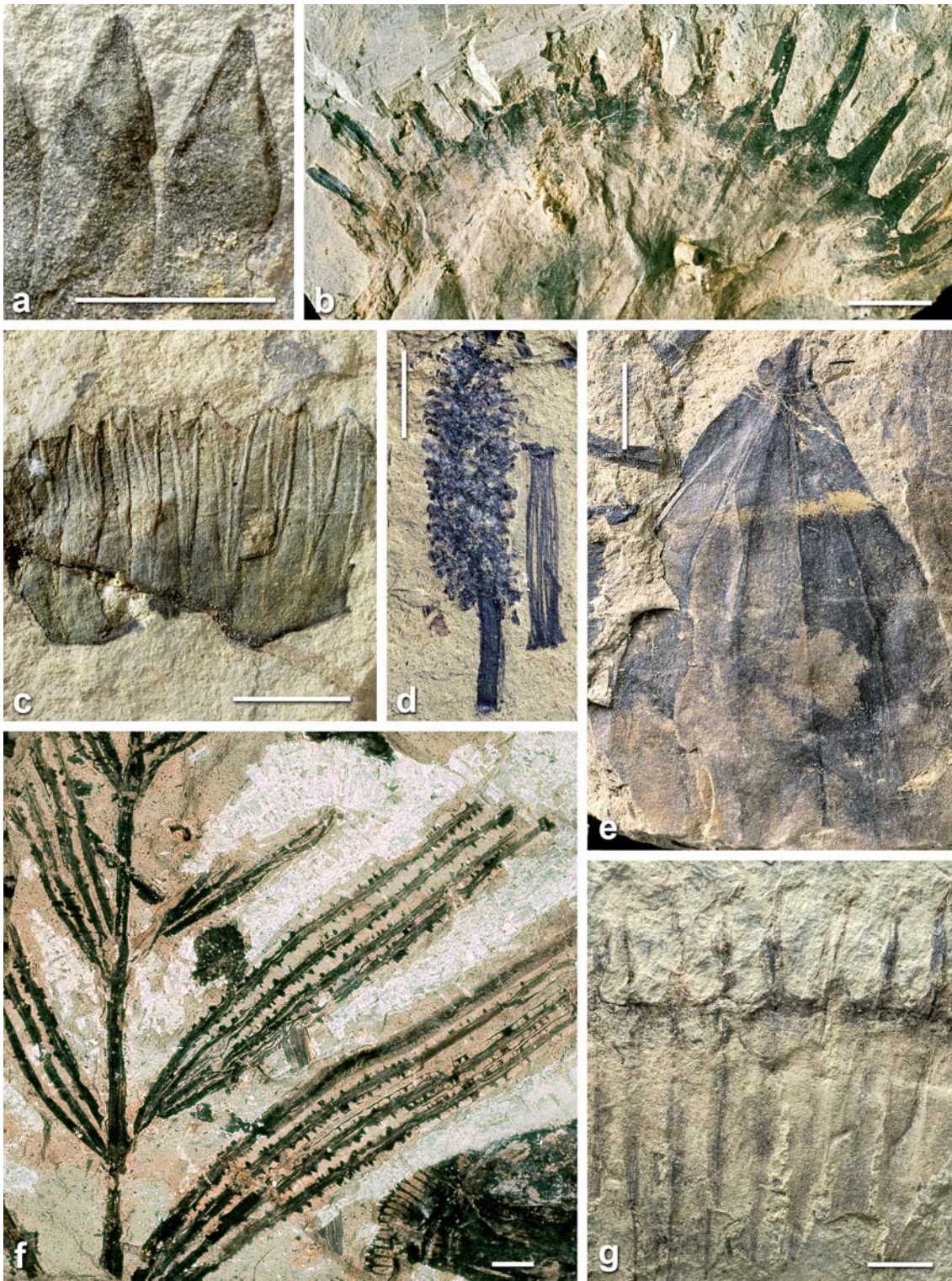


Abb. 5.17 Seltene Schachtelhalmreste aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** *Equisetites conicus*, Blattspitzen. SCHL-2004-6. **b** *Phyllothea* sp., Blattscheide. SCHL-029. **c** *Equisetites conicus*, Blattscheide. SCHL-2004-7. **d** *Echinostachys* sp., Sporphyllstand. SCHL-795. **e** *Equisetites macrocoleon*, Blattscheide. SCHL-2004-8. **f** *Schizoneura paradoxa*, beblätterte Achse. SCHL-059. **g** *Phyllothea* sp., Blattscheide. SCHL-030.

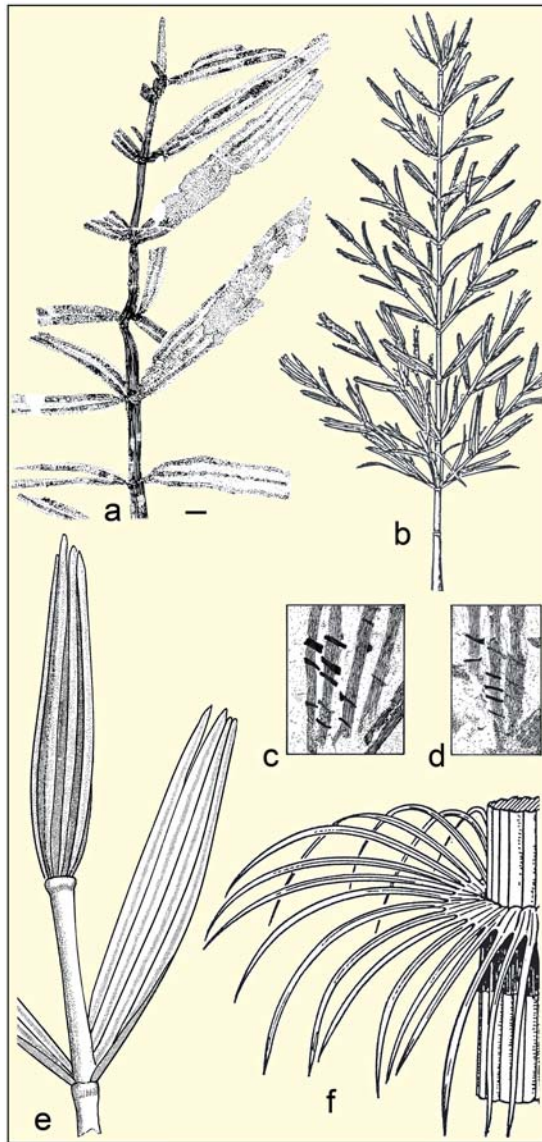


Abb. 5.18 Die Schachtelhalm-Gattungen *Schizoneura* und *Phyllothea*. **a** *Schizoneura paradoxa*, beblätterte Achse; SCHL-060. Maßstab 1 cm. **b** *Schizoneura paradoxa*, Rekonstruktionsversuch (verändert nach MÄGDEFRAU 1968). **c, d** Transversale, riegelartige Strukturen an *Schizoneura*-Blättern. Über die Ursache dieser Bildungen ist noch nichts Näheres bekannt. Detail, SCHL-059 (aus KELBER 1983: Taf. 4f). **e** Rekonstruktion einer beblätterten Achse von *Schizoneura paradoxa*. An den Knotenzonen entspringen gegenständige Blatteinheiten. Die Blattlappen können sich später in schmale Einzelblätter zerteilen (umgezeichnet nach SCHIMPER 1869–1874). **f** *Phyllothea equisetoides* als Beispiel für die Architektur der *Phyllothea*-Pflanze aus dem Lettenkeuper (aus BOUREAU 1964).

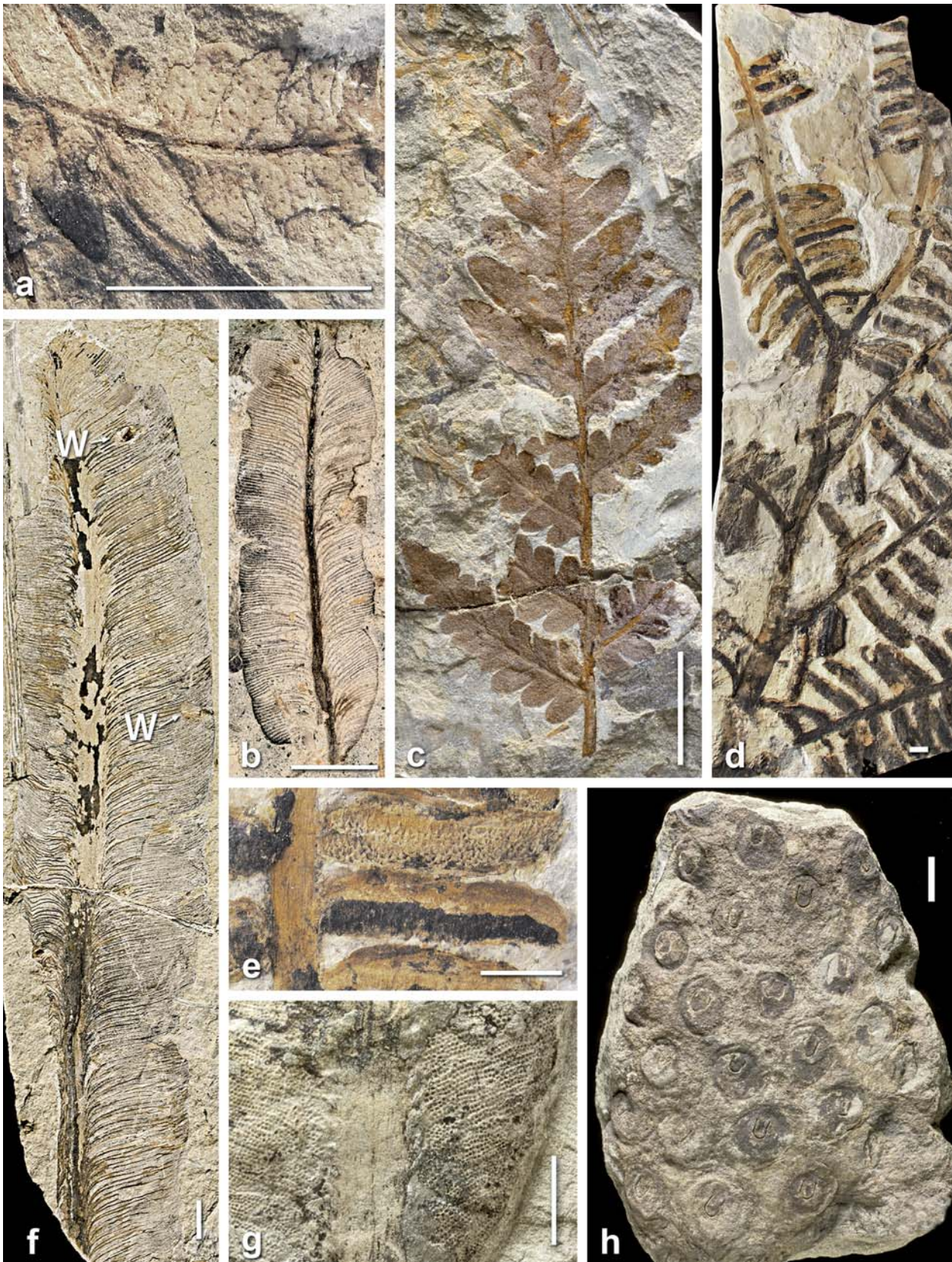
KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011). Wahrscheinlich handelt es sich bei diesem Belaubungstyp um die Nebenblätter (Aphlebien) einer echten Farnpflanze.

Neufunde von *Symopteris rumpfii* aus dem baden-württembergischen Lettenkeuper (Abb. 5.19d, e) haben entscheidend zur besseren Kenntnis dieses seltenen Farns beigetragen (KUSTATSCHER et al. 2011). Sogar fossile Sporen konnten mittlerweile aus den Sori nachgewiesen werden, den Ansammlungen von Sporangien, in denen die Sporen heranreifen. Sie waren an der Unterseite der umgeschlagenen Fiederchen inseriert (Abb. 5.20c).

Die zarten Fiederchen von *Sphenopteris schoenleiniana* (Abb. 5.22g) werden zur Wedelspitze zunehmend ganzrandig (Abb. 5.19c). Auch bei diesem seltenen Farn wurden neuerdings fertile Fiederchen dokumentiert (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011; vgl. Abb. 5.19a).

Moderne Farne: Aus dem Lettenkeuper von Thale am östlichen Harz wurde *Clathropteris meniscioides* (Dipteridaceae) erwähnt (LINNELL 1933; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011), ebenso soll *Dictyophyllum serratum* schon im Lettenkeuper der Schmollenmühle bei Sinsheim vorhanden sein (FRENTZEN 1931: 43f.). Weitere sichere Belege der Gattung *Dictyophyllum* (Dipteridaceae) liegen aus dem Schilfsandstein vor (KELBER & HANSCH 1995: 96). Mäßig erhaltene Einzelfunde der Gattung *Phlebopteris* (Matoniaceae) sind aus dem Anaplophorasandstein von Kreuzthal (KELBER & HANSCH 1995: 61) und aus dem Lettenkeuper von Thale am Harz bekannt geworden (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011; vgl. Abb. 5.21h). Die Matoniaceae gehören wie die Dipteridaceae zu den modernen leptosporangiaten Farnen, deren Sporangien sich aus einer einzigen Epidermiszelle entwickeln und im reifen Zustand eine ein-zellschichtige Wand besitzen (TIDWELL & ASH 1994). *Phlebopteris* ist in größerer Häufigkeit erst ab dem Rhaetium fossil dokumentiert und später in allen Jurafloraen kosmopolitisch vertreten (TIDWELL & ASH 1994; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2002).

Abb. 5.19 Fertile und sterile Fragmente von Farnen aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** *Sphenopteris schoenleiniana*, Abdruck eines fertilen Fiederchens. SCHL-2014-02. **b** *Danaeopsis angustifolia*, Fieder mit gerundeter Basis. SCHL-681. **c** *Sphenopteris schoenleiniana*, Wedelfragment mit unterschiedlicher Ausbildung der Fiederchen. SCHL-691b. **d** *Symopteris rumpfii*, verzweigter fertiler Farnwedel. Steinbruch Bopp, Ilsfeld. Sammlung H. DONA, Hochdorf an der Enz. **e** Detail aus Abb. 5.8 d. Abdrücke der U-förmig eingeklappten fertilen Fiedern, partiell mit inkohltem pflanzlichen Material. **f** *Danaeopsis marantacea*, ca. 5 cm breite Fieder. W (Pfeile) bezeichnet Durchtrittsstellen von equisetoiden Wurzeln. SCHL-676. Foto V. WILDE, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main. **g** *Danaeopsis marantacea*, fertiles Fiederfragment, Bibersfeld, SMNS P. 915. **h** *Chelepteris strongylopetis*, Abdruck eines Farnstammes mit hufeisenförmigen Blattnarben. Estenfeld (Original zu SCHENK 1858, 1863/1864). PIW F933.



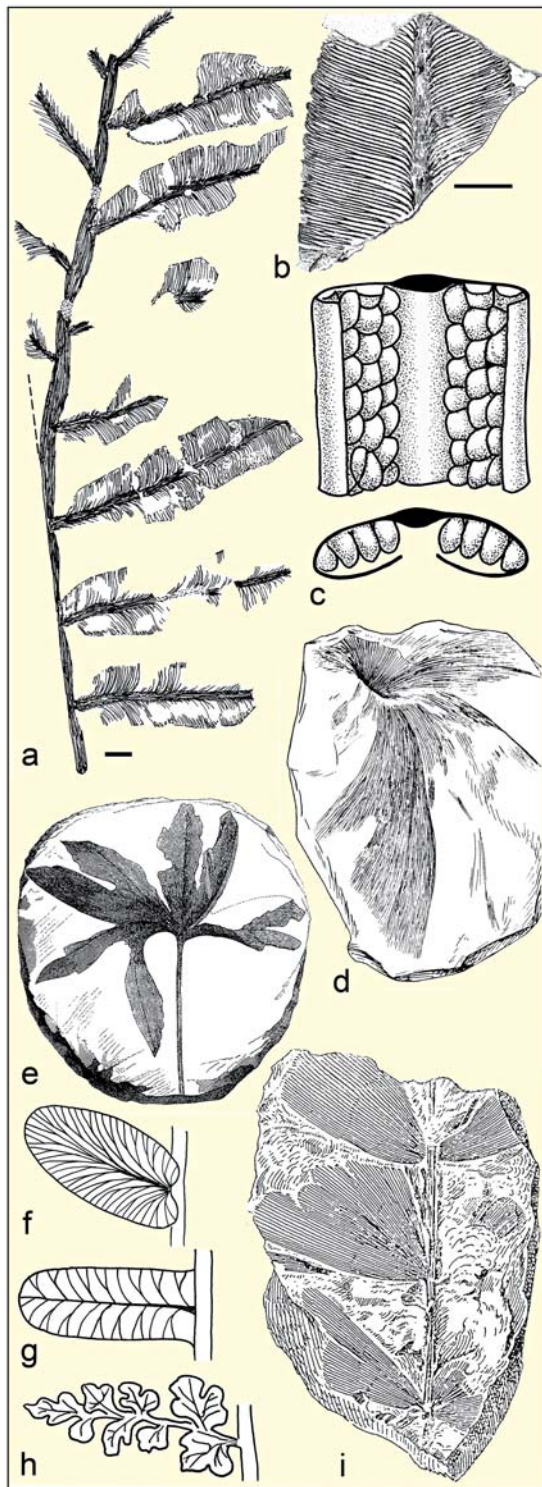


Abb. 5.20 Echte Farne und problematische farnlaubige Reste aus dem Lettenkeuper. **a** Wedelfragment der Marattiaceae *Danaeopsis angustifolia*. Maßstab 1 cm. SCHL-064a. **b** Fiederspitze von *Danaeopsis angustifolia*. Die sich gabelnden Fiedernerven wachsen am Blattrand wieder zusammen. OCH-061. **c** Sche-

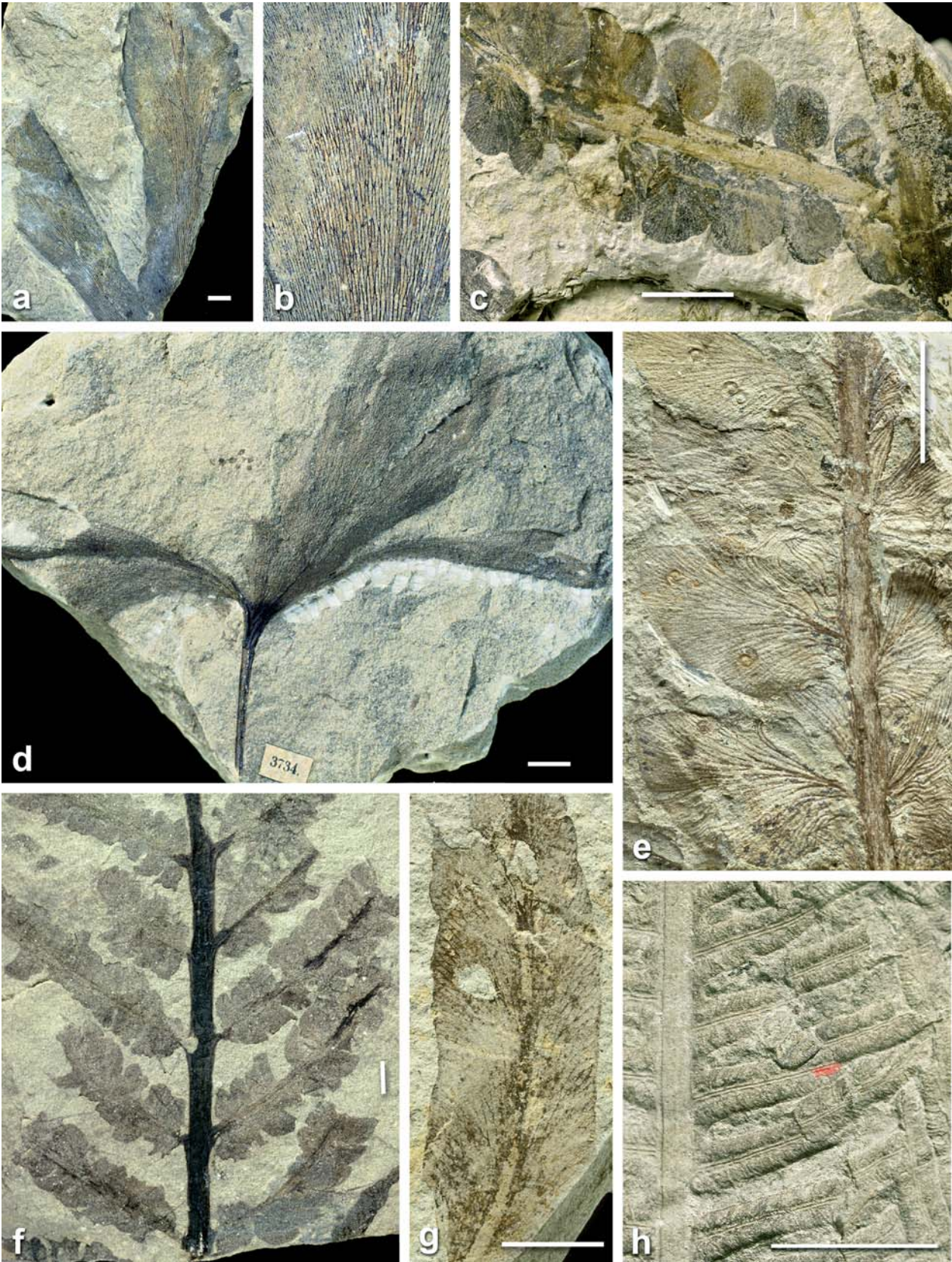
matistische Darstellung der eingerollten fertilen Fiedern bei *Symopteris rumpfi*, in Untersicht (oben) und im Querschnitt (unten) (verändert nach KUSTATSCHER et al. 2011). **d** *Chiropteris lacerata*, Estenfeld bei Würzburg (aus RÜHLE v. LILIENSTERN 1931). **e** *Chiropteris lacerata* („*Cyclopteris lacerata*“), Bibersfeld (aus QUENSTEDT 1885). **f–h** Die Einteilung farnartiger Fiederchen nach ihrer Form und Nervatur. **f** Die Formgattung *Neuropteris*. **g** Die Formgattung *Pecopteris*. **h** Die Formgattung *Sphenopteris*. **i** *Apoldia tenera* (vormals *Sphenozamites tener* genannt) aus dem thüringischen Unterkeuper (aus COMPTER 1922).

4.4. Pteridospermae (Samenfarne/Farnsamer) sowie farnlaubige Pflanzen unbekannter Zuordnung

Farnblättrige Pflanzenfossilien, an denen trotz eifriger Suchens noch niemals Sori (Sporenbehälter) gefunden wurden, gehören mit großer Wahrscheinlichkeit zu den Pteridospermen (Samenfarne), die an bestimmten Wedelabschnitten Pollensackgruppen bzw. Samenanlagen trugen. Die Pteridospermae waren in den paläozoischen Floren weit verbreitet, doch sind aus der Trias bisher nur wenige samentragende Wedelreste publik geworden (ASH 2006; TAYLOR et al. 2006; KUSTATSCHER et al. 2013).

Aus der Ordnung Peltaspermales ist *Scytophyllum bergeri* bekannt geworden, vorwiegend in Form substanzloser Abdrücke (Abb. 5.23b), die in der Vergangenheit aus dem Lettenkeuper unter den verschiedensten Namen beschrieben wurden (KUSTATSCHER et al. 2007: 1282). Die derb-lederige *Scytophyllum*-Belaubung war heterophyll ausgebildet: Sonnenblätter zeigten lanzettlich ausgezogene glattrandige Blätter mit eingeschnürter Blattbasis, Schattenblätter hingegen hatten eher gewellte Blattränder (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2010). Erst in den letzten Jahren konnten auch die kennzeichnenden Kutikularstrukturen mikroskopisch dargestellt werden. *S. bergeri* tritt ab dem Anisium auf und ist der am weitesten

Abb. 5.21 Farne und farnlaubige Reste aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** *Chiropteris lacerata*, Wedelfragment, Estenfeld (Original zu SCHOENLEIN 1865, Taf. 11, Fig. 1a); Nr. 1989/491/3745, Museum für Naturkunde, Berlin. **b** *Chiropteris lacerata*, Netznervatur. Detail aus Abb. 5.21a. **c** *Cladophlebis remota*, Weiler zum Stein. SMNS P. 1738/3. **d** *Chiropteris lacerata*, tütenförmig entfaltete Wedel in Sandsteinerhaltung. Estenfeld, PIW F7334. **e** *Cladophlebis remota*, besiedelt durch die spiralförmigen Gehäuse von *Microconchus* cf. *germanicus*. OCH-023. **f** *Cladophlebis remota*, Wedel in Sandsteinerhaltung. Estenfeld, PIW (o. Nr.). **g** Fiederfragment mit reticulater Nervatur, „*Sagenopteris*“ sp., Weiler zum Stein, SMNS P. 1739/1. **h** *Phlebopteris* sp., steriler Farnwedel. Thale am Harzrand, Sammlung RICHTER, Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm. Foto E. KUSTATSCHER, Bozen.



EMIL KARL KURT FRENTZEN

* 22. 5. 1892 in Berlin

† 29. 10. 1945 Mimmehausen bei Salem



EMIL KARL KURT FRENTZEN.
Bildvorlage aus SCHWARZMANN
(1943/1949).

Nach dem Studium wurde FRENTZEN 1914 mit einer Arbeit über die Bunstsandstein-Flora Badens zum Dr. phil. nat. promoviert. Bis zu seiner Einstellung als Kustos und Konservator an den Karlsruher Landessammlungen für Naturkunde 1931 hatte er als Gymnasiallehrer an Karlsruher Schulen gewirkt. Zu seinem Arbeitsschwerpunkt hatte er die Floren des süddeutschen Keupers gewählt und die weit zerstreuten Sammlungen dokumentiert und untersucht, so dass er seinerzeit zu deren bestem Kenner wurde. 1922 erschien seine Übersichtsarbeit über die Keuperflora Badens. Seine Rekonstruktion von *Equisetites arenaceus* aus dem Jahr 1934 wurde mehrmals reproduziert und zur Grundlage späterer Darstellungen.

SCHWARZMANN, M. (1943/1949): Beiträge zur naturkundlichen Forschung Südwestdeutschlands, **8**: 5–9.

verbreitete Samenfarn in der europäischen Mitteltrias. Zur Gattung *Scytophyllum* sollen auch die Abdrücke von *Selenocarpidium gracillimum* gerechnet werden (Abb. 5.23a, vgl. DOWELD 2012).

Weitaus häufiger sind in den mesozoischen Florenasoziationen sterile Wedelteile, teilweise mit ganz charakteristischen Fiederformen. Um solche Farnwedel näher zu beschreiben hat sich ein künstliches Einteilungsschema bewährt, das sich am Aufbau der Wedel, an der Stellung und Form der Fiederchen und an der Fiedernervatur orientiert (Abb. 5.20f–h). Zukünftige Neufunde mit Kutikelerhaltung könnten helfen, solche Morphotypen besser in das natürliche System der Pflanzen einzuordnen.

Sehr unsicher in ihrer Zuordnung sind pecopteridische Fiedern aus dem Lettenkeuper, die teils auf die Familie Gleicheniaceae bezogen wurden (FRENTZEN 1922a), überwiegend aber in den Formenkreis *Cladophlebis remota* oder *Pecopteris* gestellt wurden. Hierbei sind möglicherweise Konvergenzen mit *Dicroidium* gegeben, das mit großem Artenreichtum in den Triasfloren der Südhalbkugel vertreten ist. Der Ursprung der Entwicklung im Späten Perm lag wahrscheinlich in Äquaturnähe, von wo aus sich *Dicroidium* dann über die Landmassen der Südhalbkugel weiter ausbreiten konnte (KERP et al. 2006). Es ist nicht auszuschließen, dass *Cladophlebis remota* (Abb.

5.21c, e, f, 5.22b), vielleicht auch die als *Selenocarpidium gracillimum* bezeichneten Reste (Abb. 5.23a) aus dem Lettenkeuper doch zu *Dicroidium zuberi* und *D. elongatum* gezählt werden müssen. Neuere Überlegungen zur Taxonomie der Formgattung *Cladophlebis* finden sich bei VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT et al. (2006) und bei KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2011). Dort finden sich auch Informationen über die fiederförmigen Morphotaxa *Cladophlebis leuthardtii*, *Todites gaillardotii*, *Asterotheca merianii* und *A. thalensis*.

Fiedern mit dichotomer Nervatur werden nun als *Neuropteridium grandifolium* angesprochen (Abb. 5.22d–f). Sie stimmen mit gleichartigen Resten besonders aus den Triasfloren der Südhalbkugel perfekt überein und werden dort zur Gattung *Linguifolium* gerechnet. *Neuropteridium grandifolium* ist mit der Familie Osmundaceae in Verbindung gebracht worden (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011), obwohl bisher noch keine fertile Fiedern gefunden wurden.

Ein sehr charakteristisches, allerdings seltenes Element der Lettenkeuperflora ist der „Farn“ *Chiropteris lace-rata* (Abb. 5.20d, e, 5.21a, b, d). Aus einem bis zu 14 cm langen Stiel gehen große, bis zu 20 cm breite, handförmig geteilte, trichterförmige Wedel hervor. Typisch für *Chiropteris* ist die spitzwinklige Netznervatur, wodurch selbst kleinere Blattfragmente identifiziert werden können (Abb. 5.21b). Einige Autoren ordnen *Chiropteris* bei den Ginkgoales ein, insgesamt bleibt die systematische Zuordnung noch unklar (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011).

?Caytoniaceae. Aus dem Lettenkeuper sind Fiederformen zu nennen, die in den vergangenen Jahrzehnten wegen ihrer Nervatur vor allem mit der Gattung *Sagenopteris* in Verbindung gebracht wurden (z.B. *S. semicordata* aus Sinsheim, KVACEK & STRAKOVA 1997: Taf. A, Fig. 2). Mit den häufigeren gleichnamigen Resten aus dem Frühen Jura sind diese Funde sicherlich nicht identisch (vgl. KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2010: 202), doch sind Funde mit gleicher Nervatur schon aus dem Anisium bekannt geworden (KUSTATSCHER et al. 2007). Ein Fund mit sagenopteridischer Nervatur aus dem Lettenkeuper (Abb. 5.21g; KELBER & HANSCH 1995: 69; siehe auch cf. *Furcula granulifer* KELBER 1990: Abb. 75) wird neuerdings mit *Pseudodanaeopsis*, einer mutmaßlichen Farngattung, in Verbindung gebracht (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2013). Triaszeitliche Blattreste mit Netznervatur werden desgleichen hinsichtlich einer proangiospermen Entwicklung diskutiert.

?Glossopteridales. Blattreste (Abb. 5.22a), die sich nach ihren erkennbaren Merkmalen leicht mit denen von *Glossopteris* vergleichen lassen, sind auch im Lettenkeuper in wenigen Exemplaren gefunden worden (KELBER & HANSCH 1995: Abb. 131). Große Ähnlichkeiten bestehen



Abb. 5.22 Farnlaubige Reste aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1cm. **a** Gen. et sp. indet., Fieder mit glossopteridischer Nervatur. GNO-087. **b** *Cladophlebis remota*, vergrößerte Ansicht mit typischer Nervatur. SCHL-704. **c** *Rhacophyllum crispatum*, fiederspaltig gelappter Blattabdruck. Estenfeld, PIW F3803. **d** *Neuropteridium grandifolium*, Weiler zum Stein, SMNS P.1740/2. **e** *Neuropteridium grandifolium*, Zwingelhausen; SMNS P. 1793/1. **f** *Neuropteridium grandifolium*, Detail aus Abb. 5.22e. **g** *Sphenopteris schoenleiniana*, Wedelfragment, SCHL-046.

mit den „glossopteridischen“ Fiederfunden aus der Trias von Mexico (ASH 1981). Vorwiegend auf der Südhalbkugel existierten in der Späten Trias noch in einer kleinen Anzahl Vertreter der Glossopteridales, die allerdings vor Beginn des Jura ausstarben (ANDERSON & ANDERSON 1983). Weil die Erhaltung bei Abb. 5.22a die kennzeichnende Nervatur nur spärlich überliefert hat, kann nicht entschieden werden, ob dieser Fund eventuell doch zu *Sagenopteris* gehört (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2013: 335).

4.5. Cycadophyta (Cycadeen, „Palmfarne“), Bennettitales (Bennettiteen, „Blumenpalmfarne“)

Die fertilen Organe der Cycadophyten gehören zu den seltensten Pflanzenfossilien im Lettenkeuper. Die weni-

gen unter *Dioonitocarpidium pennaeforme* beschriebenen Reste ließen die kennzeichnende samentragende Fruchtblattbasis hingegen nicht immer zweifelsfrei erkennen. Nach intensiver Suche ist es jetzt gelungen, die verschollenen Originale zu COMPTON (1918, 1922) und zu RÜHLE v. LILIENSTERN (1928) aus dem Lettenkeuper von Apolda wieder aufzufinden (Abb. 5.24f-i, 5.25b). Bei zwei Stücken blieb hier im Abdruck der basale Bereich der Fruchtblätter erhalten: Einmal weiter entfernt vom gefiederten Teil (Abb. 5.24f, h), ein andermal direkt unterhalb des gefiederten Blattbereichs (Abb. 5.24g, i) sind hier zwei gekörnelte Strukturen erkennbar, die als Abdrücke der paarweise angehefteten Samen gedeutet wurden.

Die Cycadeen, die fossil erstmals im Perm auftreten, sind heute nur noch mit wenigen Gattungen in den Tropen und Subtropen vertreten. Es sind meist strauch- oder baum-

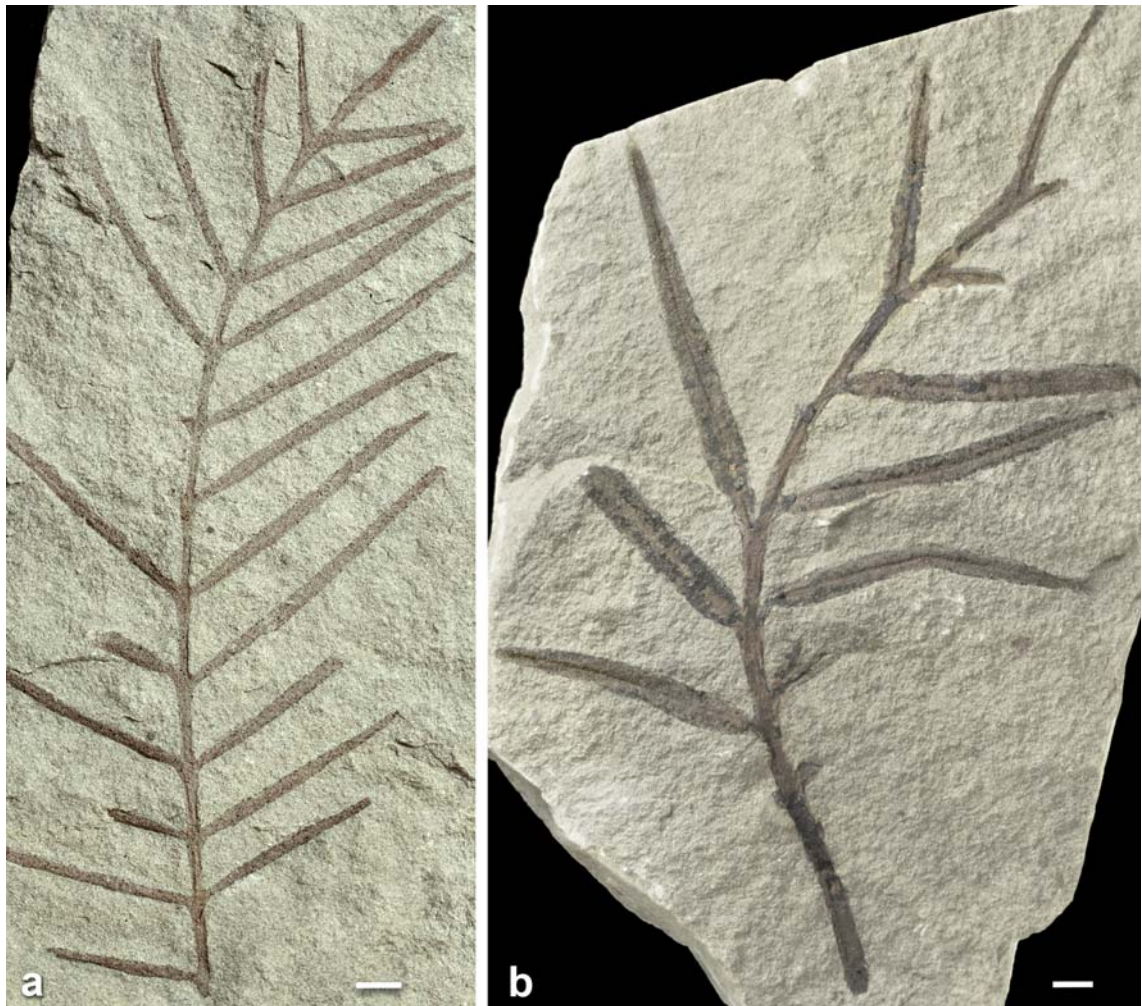


Abb. 5.23 Wedel von Samenfarne in Sandsteinerhaltung aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** „*Selenocarpidium gracillimum* SANDBERGER“. Estenfeld, PIW F3733. **b** Wedel von *Scytophyllum bergeri*, vormals als „*Cycadites rumpfi*“ bezeichnet. Aus der ehemaligen Sammlung von FRIEDRICH v. ALBERTI (Original zu SCHIMPER 1869–1874). SMNS P.697/7.

förmige Gewächse mit rübenartig knolligen oder palmartigen Stämmen, die an ihrer Oberfläche dicht mit Wedelbasen und Blattnarben bedeckt sind. Sie tragen am Stammende einen Schopf derber, einfach oder doppelt gefiederter, farnwedelartiger Laubblätter, weswegen sie zuweilen auch als Palmfarne bezeichnet werden. Cycadeen haben indes im botanischen Sinne weder mit Palmen noch mit Farnen etwas gemein, weshalb man diesen Ausdruck vermeiden sollte. Die rezenten Cycadeen sind zweihäusig, mit oft großen männlichen Zapfen. Die weiblichen Blütenstände bestehen aus spiralig gestellten Fruchtblättern, die an ihrer Basis seitenständig zwei oder mehrere Samen tragen. Aufgrund perminalisierter Fossilfunde aus der Trias der Antarktis konnte eine fundierte Cycadeen-Rekonstruktion erstellt werden (HERMSEN et al. 2008), die sicherlich in ihren Grundzügen auch für die Cycadales aus dem Unteren Keuper zutrifft.

Seltene Neufunde noch unbeschriebener Fruchtblätter aus dem Lettenkeuper (Abb. 5.24d) weisen an einem eingeschnürten Blattgrund mehrere Samen auf, die von einer Hülle bedeckt sind und mit dieser Besonderheit eher an den Bauplan der permischen Gattung *Archaeocycas* erinnern (Abb. 5.25a). Genau wie bei *Dioonitocarpidium pen-naeforme* werden bei den Lettenkeuper-Fruchtblättern bei stärkerer Vergrößerung Stachelspitzen auf den Fiederchen sichtbar. Ein ähnliches Einzelstück aus dem Lettenkeuper von Ilsfeld ist von ROZYNEK (2008) als *Schozachia donaea* beschrieben worden. Bei einem anderen Einzelfund aus dem Lettenkeuper von Schleierth ist eine basale Zone erkennbar, in der die Samenanlagen noch nicht entwickelt sind (Abb. 5.24c). Viele disperse Samenabdrücke in unterschiedlicher Größe (KELBER 1990: 47), von denen sicherlich auch einige zu den Cycadeen gehören dürften, sind als *Carpolithus* sp. bezeichnet worden.

Nur aus dem thüringischen Lettenkeuper ist der cycasähnliche Zapfen *Androstrobus cycadiformis* und die cycadoide Stammverzweigung *Bucklandiopsis ovalis* beschrieben worden (ROSELT 1960). Zu den sterilen Cycadeen-Belaubungen werden die bis zu 40 cm langen, schmal ausgezogenen, ungefierten Blätter von *Taeniopteris kelberi* aus dem Lettenkeuper gerechnet (Abb. 5.24a, b, e, 5.25c, d; 15.7d; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2010). Allerdings liegen bis jetzt noch keine organischen Verbindungen mit fertilen Pflanzenteilen vor. Auch konnten von *Taeniopteris* bislang keine strukturbietenden Kutikeln gewonnen werden.

Bei *Apoldia tenera* (Abb. 5.20i), deren Wedel vormals *Sphenozamites tener* genannt wurden (ZIJLSTRA et al. 2009; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2010), sitzen im Umriss keilförmig bis rundlich-dreieckige Fiedern an einer holzigen Spindel. Die Blattflächen sind von feinen, sich wiederholt gabelnden Nerven bedeckt.

In Zweifelsfällen ist es sehr schwer, vielleicht sogar unmöglich, ohne kutikularanatomische Untersuchungen eine

HUGO RÜHLE VON LILIENSTERN

* 9. 8. 1882 auf Schloss Bedheim bei Hildburghausen

† 8. 7. 1946 in Tscherepowez bei Moskau



HUGO RÜHLE VON LILIENSTERN.
Nach einem Ölportrait im Paläontologischen Heimatmuseum Bedheim.

Schon als Junge sammelte RÜHLE Keuperfossilien in seiner südthüringischen Heimat. Gegen seine Neigung studierte er Medizin, wurde Militärarzt und eröffnete nach verschiedenen Einsatzorten in Bedheim eine Praxis. Neben heimatkundlichen Studien bearbeitete er die von ihm gesammelten Funde von Keuperpflanzen und trat in einen regen Gedankenaustausch mit den Paläobotanikern KRÄUSEL, SCHUSTER. Herausragende Funde von Dinosauriern aus dem Knollenmergel des Großen Gleichbergs und Funde von *Mastodonsaurus* aus dem Lettenkeuper von Bedheim brachten ihn mit dem Tübinger Wirbeltierpaläontologen FRIEDRICH VON HUENE zusammen. Außerdem bearbeitete er Fährten aus dem Buntsandstein. Seine Funde stellte er im Bedheimer Paläontologischen Heimatmuseum aus, das als

„Saurierstall“ bekannt wurde. Heute wird seine Sammlung im Naturkundemuseum Berlin aufbewahrt. Eine geplante Übersicht zu den Thüringer Saurierfunden konnte er nicht selbst vollenden, denn er wurde in den Nachkriegswirren in die Sowjetunion verschleppt, wo er ums Leben kam. 1943 verlieh ihm die Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Erlangen die Ehrendoktorwürde.

MOHR, B., KUSTATSCHER, A., HILLER, C. & BÖHME, G. (2008): HUGO RÜHLE VON LILIENSTERN and his palaeobotanical collection: An East-West German Story. – *Earth Sciences History*, **27** (2): 278–296.

WERNERBURG, R. (1999): HUGO RÜHLE VON LILIENSTERN (1882-1946) – Erforscher der Trias Südthüringens. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): *Trias, eine ganz andere Welt*: 611–614; München (Pfeil)

WIEFEL, H. & WIEFEL, J. (2010): Biographisches Lexikon zur Geschichte der Geowissenschaften in Thüringen. Biobibliographische Daten über Geowissenschaftler und Sammler, die in Thüringen tätig waren. – *Schriftenreihe der TLUG* (2. Ausg.): 164 S.; Jena.

Cycadeen- von einer Bennettiteen-Belaubung zu unterscheiden (POTT et al. 2007a, b, c; MOISAN et al. 2011). *Pterophyllum robustum* (Abb. 5.26f) aus dem Lettenkeuper sollte eher zur Gattung *Pseudocatenis* gerechnet werden, einem modernen mesophytischen Florenbestandteil, vielleicht aber auch zu *Nilssonia neubergeri* (POTT et al. 2007a: 211; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2010). Weil bei *Pterophyllum robustum* die Kutikula fossil noch nicht belegt werden konnte, ist eine genauere Zuordnung vorläufig nicht möglich. Eine erste Annäherung der Bestimmung



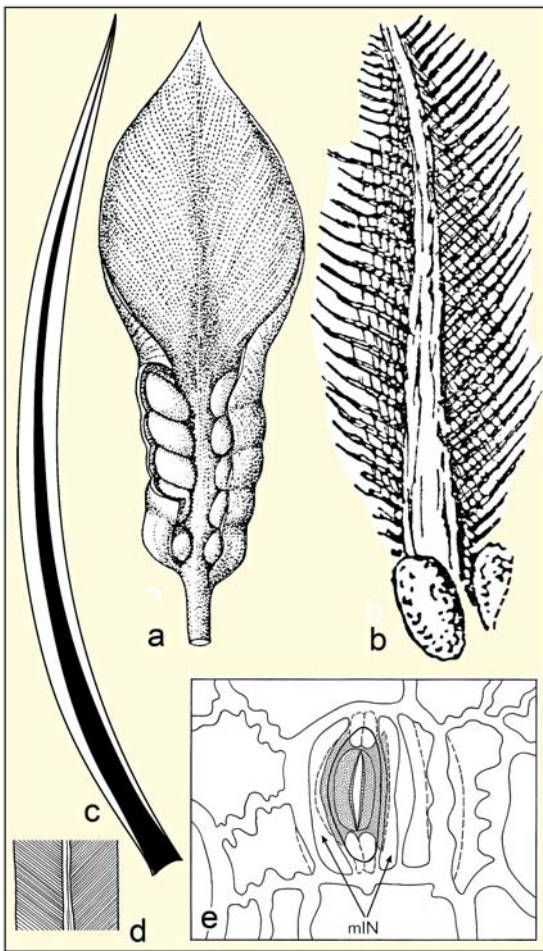


Abb. 5.25 Cycadeen-Fruchtifikationen, die Formgattung *Taeniopteris* und der Bau der Spaltöffnungsapparate bei den Bennettiteen. **a** *Archaeocycas*, ein altertümliches Cycadeen-Fruchtblatt aus dem Perm (aus MAMAY 1969). Das auf Abb. 5.24d abgebildete Exemplar aus dem Lettenkeuper ähnelt mit seinem basalen Bereich *Archaeocycas*, die distale Partie des Fruchtblattes ist jedoch genauso gefiedert wie *Dioonitocarpidium pennaeforme*. **b** *Dioonitocarpidium pennaeforme*, Skizze eines Fruchtblattes mit paarweisen gekörnelten Samen an der Basis. Wahrscheinlich identisch mit den Pflanzenabdruck in Abb. 5.24g, i (Zeichnung aus COMPTER 1922, Taf. 3, Fig. 40). **c** *Taeniopteris kelberi*, schematisierte Blattgestalt (aus KELBER 2009). Rekonstruiert nach Abb. 5.24a. **d** *Taeniopteris kelberi*, Schema der Blattnervatur. Siehe auch Abb. 5.24b. **e** Die syndetocheile Spaltöffnung der Bennettiteen. Aus der Mutterzelle (gepunktet) gehen außer den beiden Schließzellen noch zwei Nebenzellen hervor. mlN = mesogone laterale Nebenzellen (umgezeichnet nach FLORIN 1933).

Manche Bennettitales trugen Zwitterblüten, sie waren damit den Blüten der bedecktsamigen Pflanzen, den Angiospermen, schon sehr ähnlich (FROHLICH & CHASE 2007). Die Besonderheit war die Anordnung ihrer Samen, die zwischen sterilen Schuppen eingeschlossen und zu einem Panzer verschmolzen waren und kugelige Früchte bildeten (TAYLOR et al. 2009: 727ff). Trotzdem gelten die Bennettitales nicht als direkte Vorfahren der Angiospermen, sie stellen vielmehr eine Seitenlinie dar, die schon in der Kreidezeit wieder erloschen ist. Es wird angenommen, dass ihre Zwitterblüten durch Insekten bestäubt wurden. Das Erscheinen der Bennettiteen ist damit ein markantes evolutionäres Ereignis hinsichtlich der Koevolution von Pflanzen und Insekten (vgl. KLAVINS et al. 2005).

Zu den Bennettitales gehören die im Lettenkeuper noch seltenen sterilen Wedel von *Pterophyllum brevipenne* mit bis zur Rhachis getrennten Fiedern, die dort annähernd rechtwinkelig angeheftet sind (Abb. 5.26c). Die mehr oder weniger parallelen Fiedersegmente sind an der Spitze abgerundet oder abgestumpft und tragen eine dichte, parallel verlaufende Nervatur. Die Anordnung und Ausbildung von Schließ- und Nebenzellen der mikroskopisch kleinen Spaltöffnungsapparate (Stomata) liefert bei sterilen Wedelfragmenten das entscheidende Indiz zur

von Cycadeen- oder Bennettiteen-Belaubungen nach morphologischen Gesichtspunkten wurde durch VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2008: 65), TAYLOR et al. (2009: 724) und zuletzt durch POTT & KRINGS (2010) gegeben.

Cycadophyta, Ordnung Bennettitales

Die Bennettiteen ähnelten zwar äußerlich den Cycadeen sehr, doch waren ihre Blüten viel höher entwickelt.

Abb. 5.24 Sterile Belaubung und Fruchtblätter von Cycadeen aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** *Taeniopteris kelberi*, zwei annähernd komplett erhaltene Blattfossilien. SCHL-1081. Holotypus, KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2010). **b** *Taeniopteris kelberi*, Fragment aus der Blattmitte mit typischer Nervatur; SCHL-052. **c** Fruchtblatt einer Cycadee, gen. et sp. indet.; Der basale Bereich ist taeniopteridisch geformt, mit grober und sich gabelnder Nervatur. SCHL-2004-11. **d** Fruchtblatt einer Cycadee, gen. et sp. indet.; An der Blattbasis sind die Abdrücke der Samen zu erkennen, die noch in einer pflanzlichen Hülle stecken; SCHL-039. **e** *Taeniopteris kelberi*, Blattbasis mit dicker Mittelrippe und sich nach unten verschmälern Blatträndern. SCHL-785. Paratypus, KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2010). **f** „*Dioonitocarpidium pennaeforme*“, mit gekörnelten Abdrücken an der Basis, die von paarweise stehenden Samen verursacht sein sollen. Faulborn bei Apolda, leg. G. COMPTER. Naturhist. Mus. Schleusingen, VT 40. **g** „*Dioonitocarpidium pennaeforme*“, gleich wie Abb. 5.24f. Höchstwahrscheinlich das Original zur Zeichnung G. COMPTERS, vgl. Abb. 5.25b. Naturhist. Mus. Schleusingen, VT 39. **h** Vergrößerte Ansicht aus Abb. 5.24f. **i** Vergrößerte Ansicht aus Abb. 5.24g. Auch der basale Mittelnerv ist leicht gekörnt.

Bennettiteen-Zuordnung. Viele Cycadeen und Koniferen sind durch den haplocheilen Typus der Stomata gekennzeichnet. Bei diesem einfachen Bau sind die Nebenzellen radiär um die Schließzellen angeordnet. Beim syndetocheilen Typus hingegen kommt parallel zu den Schließzellen jeweils links und rechts eine schmale Nebenzelle in gleicher Höhe der Schließzellen hinzu (Abb. 5.25e). Diese zusätzlichen Zellen werden mesogene laterale Nebenzellen genannt. Der syndetocheile Bau der Stomata ist ganz charakteristisch für die sterile Belaubung der Bennettiteen, er wurde u.a. durch den schwedischen Paläobotaniker RUDOLF FLORIN erkannt (FLORIN 1933). Für *Pterophyllum* aus der europäischen Trias ist der kutikularanatomische Nachweis des syndetocheilen Baus der Stomata von KRÄUSEL & SCHAARSCHMIDT (1966) und neuerdings von POTT et al. (2007e) erbracht worden. In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen kann *Pterophyllum brevipenne* aus dem Lettenkeuper als ein früher Beleg dieser wichtigen mesophytischen Pflanzengruppe betrachtet werden. Ein strukturbietender Holzfund (SÜSS & STEINER 1992) aus dem thüringischen Keuper spricht ebenfalls für die Anwesenheit der Bennettiteen.

Vormals konnten nach der Einteilung von KRÄUSEL & SCHAARSCHMIDT (1966) bei *Pterophyllum* anhand äußerer Merkmale die Formenkreise *Pterophyllum jaegeri*, *P. brevipenne* und *P. longifolium* unterschieden werden. Nach neueren Untersuchungen (POTT et al. 2007e, 2008a) sollte diese Einteilung nicht mehr aufrechterhalten werden. Die Revision der *Pterophyllum*-Fossilien der karnischen Flora von Lunz in Niederösterreich ergab nach kutikularanatomischen Merkmalen nur zwei gesicherte Arten: *Pterophyllum filicoides*, gekennzeichnet durch längere und enger stehende Blattsegmente, und *Pterophyllum brevipenne* mit wesentlich kürzeren Blattsegmenten. Danach wären *P. jaegeri* und *P. longifolium* mit *P. brevipenne* artgleich (POTT et al. 2007e: 23). Allerdings werden auch einige zu *Pterophyllum* gestellte Arten mit ganz kurzen Fiedern, früher als *P. brevipenne* bezeichnet, heute aufgrund des Feinbaus ihrer Kutikula zu *Ptilozamites sandbergeri* gestellt (KUSTATSCHEK & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2007). Die Gattung *Pterophyllum* ist nomenklatorisch durch Kommissionsabschluss geschützt (POTT et al. 2007d).

Sichere Fruktifikationen der Bennettiteen konnten aus dem Lettenkeuper noch nicht nachgewiesen werden, aber größere, isoliert eingebettete Samen (Abb. 5.26e), wegen der mageren Kenntnislage bisher als *Carpolithus* sp. bezeichnet, könnten durchaus zu Bennettiteen gehören.

Bei den heute vorherrschenden Blütenpflanzen, den Bedecktsamern oder Angiospermen mit ungefähr 250.000 Arten, sind die Samenanlagen von einem Fruchtknoten umhüllt. Im Gegensatz dazu liegen bei den Nacktsamern, den Gymnospermen, die Samen frei auf den Fruchtblättern. Der rasante evolutionäre Aufstieg der Angiosper-

men ist erst ab der ausgehenden Frühen Kreide sicher bezeugt. Sie waren zu diesem Zeitpunkt schon in großem Formenreichtum entwickelt (WIKSTRÖM et al. 2003; FRIIS et al. 2005; MAHESHWARI 2007; FROHLICH & CHASE 2007). Deshalb lässt es sich nicht ausschließen, sondern sogar erwarten, dass ursprüngliche Angiospermen oder deren Vorläufer und Zwischenglieder schon in präkretazischen Schichten, zum Beispiel in der Trias, aufzufinden sind. Tatsächlich weisen Pollenfunde aus der Mittleren Trias der Barentssee in diese Richtung (HOCHULI & FEIST-BURKHARDT 2004). In der Diskussion stehen andererseits Blattformen mit reticulater (netzförmiger) Nervatur, ähnlich den heutigen dicotylen Blattformen, wie beispielsweise bei den vorläufig als „*Sagenopteris*“ (Abb. 5.21g), *Pannaulika*, *Furcula*, bezeichneten Formen, andererseits auch schmale, lang ausgezogene, zum Teil parallelnervige Blätter vom Typus *Desmiophyllum imhoffii* (Abb. 5.27b) bzw. die Formenkreise *Yuccites Glossophyllum*, *Pelourdea*, *Marcouia*, *Sanmiguelia* (CORNET 1989, 1993; HUGHES 1994; PRAKASH et al. 1994; ANDERSON & ANDERSON 1997; MAHESHWARI 2007). Sichere Nachweise von Angiospermen aus den Ablagerungen des Lettenkeupers konnten bislang noch nicht erbracht werden.

4.6. Ginkgophyta (Ginkgogewächse)

Der Einzelfund eines sich gabelnden Blattfragments gehört durch seine eindeutige Blattgestalt mit Sicherheit der Gattung *Sphenobaiera* an (Abb. 5.26b). Damit sind die Ginkgoales eindeutig auch in der Lettenkeuperflora nachgewiesen. Eher selten kommen die vorläufig als *Ginkgo* sp. bezeichneten Blattgestalten vor (Abb. 5.26d), die durch ihre Nervatur zu den Ginkgophyten zu rechnen sind und sehr an *Ginkgo parasingularis* aus dem Rhät erinnern (SCHWEITZER & KIRCHNER 1995). Desgleichen ähneln Einzelfunde von Blütenständen (Abb. 5.26a) sehr der paläophytischen Ginkgophytengattung *Trichopitys* (TAYLOR et al. 2009: 745). Bei weltweiter Betrachtung steigerte sich die Diversität der Ginkgophyten rasant ab dem Ladinium bis zu einer maximalen Artenvielfalt in der Späten Trias (ZHOU & WU 2006; ANDERSON et al. 2007).

4.7. Coniferophyta (Koniferen)

Mit Schuppen besetzte Koniferenzweige aus dem Lettenkeuper werden traditionell als „*Widdringtonites keuperianus*“ bezeichnet (Abb. 5.27a, g; SCHÜTZE 1901). Diese Fossilien fallen in den Problemkreis der Formgattungen *Brachyphyllum*/*Pagiophyllum*, über deren wahre Natur – möglicherweise einer Zugehörigkeit zu den Cheirolepidiaceae, Taxodiaceae oder Podocarpaceae – vorläufig noch

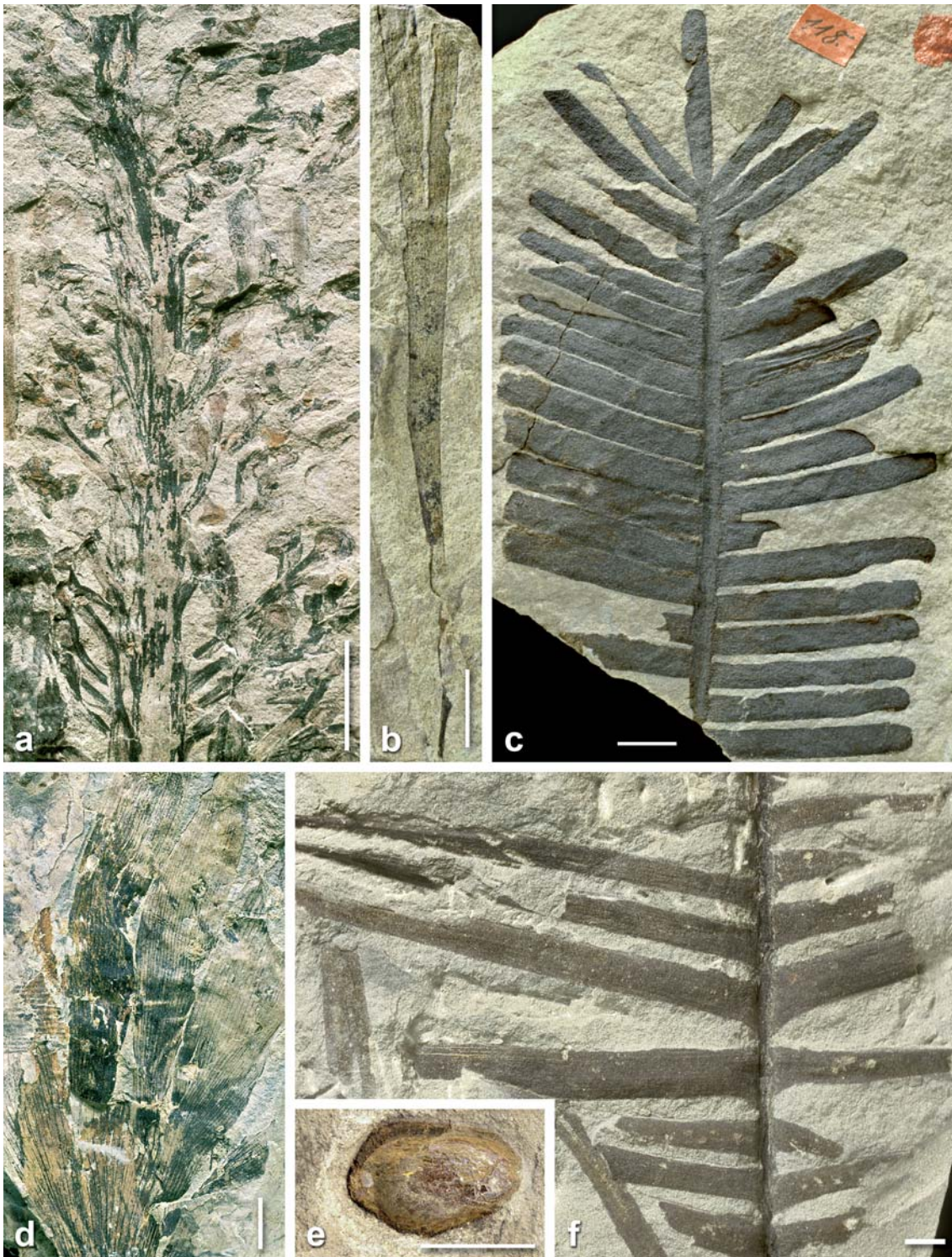


Abb. 5.26 Ginkgogewächse und Bennettiteen aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm. **a** Blütenstand, gen. et sp. indet, möglicherweise zu den Ginkgophyten gehörend, SCHL-800. **b** *Sphenobaiera* sp., sich teilendes Blatt. SCHL-700a. **c** *Pterophyllum brevipenne*, Wedelspitze, Buchbrunn (Original zu SCHOENLEIN 1865, Taf. 13, Fig. 2); Nr. 1989/492, Museum für Naturkunde, Berlin. **d** *Ginkgo* sp., Blattschopf mit typischer Nervatur. SCHL-2004-9. **e** *Carpolithus* sp., fossiler Same in Roteisensteinerhaltung. GNO-20042. **f** *Pterophyllum robustum*, Wedel. Bibersfeld. SMNS P.778/15.

KARL MÄGDEFRAU

* 8. 2. 1907 in Jena

† 1. 2. 1999 in Deisenhofen bei München

Nach Schule und Studium der Botanik in Jena und zwischenzeitlich in München wurde MÄGDEFRAU 1930 zum Dr. phil. promoviert, arbeitete dann am Botanischen Garten in Halle und wurde 1932 Assistent und 1936 Privatdozent an der Universität Erlangen, 1942 Professor der Paläobotanik in Straßburg. Mit der Übersiedlung nach Bayern wurde er 1948 Regierungsrat am Forstbotanischen Institut München, 1951 außerordentlicher Professor an der Universität München, 1956 dann Ordinarius für Botanik an der Universität Tübingen. MÄGDEFRAU bearbeitete neben rezenten Kryptogamen Floren aus dem ganzen Phanerozoikum, besonders aus Perm und Trias Mitteleuropas, und verfasste ein Lehrbuch der Paläobotanik, das in vier Auflagen erschien. 1961 wurde er Mitglied der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina, 1965 der Linnean Society London. Die Floren der thüringischen „Lettenkohlsümpfe“ fanden in seinem Lehrbuch Darstellung in einem eigenen Kapitel.

BRESINSKY, A. (2000): Prof. Dr. KARL MÄGDEFRAU. 8. Februar 1907 – 1. Februar 1999. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, **69/70**: 195–201.

FRAHM, J.-P. (1999): Veränderungen in der heimischen Moosflora. – Bryologische Rundbriefe, **24**: 1–8.

WIEFEL, H. & WIEFEL, J. (2010): Biographisches Lexikon zur Geschichte der Geowissenschaften in Thüringen. Biobibliographische Daten über Geowissenschaftler und Sammler, die in Thüringen tätig waren. – Schriftenreihe der TLUG (2. Ausg.): 164 S.; Jena.

GERHARD ROSELT

* 9. 9. 1915 in Jena-Wöllnitz

† 31. 3. 2000 in Ilmenau

Nach einer Laufbahn in der Handelsmarine und nach dem Kriegsdienst studierte ROSELT ab 1947 Geographie und Biologie an der Universität Jena, wo er 1952 als Diplombiologe am Institut für Spezielle Botanik assistierte. Danach wurde er Mitarbeiter bei der Arbeitsstelle für Paläobotanik und Kohlenkunde der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1954 promovierte er bei W. GOTHAN und wurde Dozent für Paläobotanik in Jena und 1960 Professor für Paläobotanik und Kohlengeologie am Institut für Brennstoffgeologie der Bergakademie Freiberg. Nach seiner Emeritierung 1981 wirkte er in Ilmenau. ROSELT bearbeitete Lettenkeuper-Pflanzen aus der Sammlung RÜHLE VON LILIENSTERN von Bedheim, außerdem Koniferenblüten. Wichtig sind seine Untersuchungen über die Struktur vererzter Pflanzenteile.

WIEFEL, H. & WIEFEL, J. (2010): Biographisches Lexikon zur Geschichte der Geowissenschaften in Thüringen. Biobibliographische Daten über Geowissenschaftler und Sammler, die in Thüringen tätig waren. – Schriftenreihe der TLUG (2. Ausg.): 164 S.; Jena.



K. H. MÄGDEFRAU (links) und G. ROSELT (rechts).
Foto Nachlass G. ROSELT, Fotosammlung K.-P. KELBER.

wenig bekannt geworden ist. Ein Zweig von *Voltzia e.-fraasii* (SCHÜTZE 1901) mit eng anliegenden Blättern liegt in Kuttikelerhaltung vor (Abb. 5.27g).

Die gegenwärtig als *Willsiostrobus* sp. bezeichneten männlichen Koniferenzapfen (Abb. 5.27d) tragen spiralig an der Zapfenachse angeheftete Sporophylle mit einem rhombisch geformten, schildchen-ähnlichen Endteil, an dessen Unterseite einige freie Pollensäcke inseriert sind. Aus einem solchen inkohlten Blütenrest konnten *in situ* bisaccate Pollenkörner gewonnen werden (KELBER & HANSCH 1995: 78). *Willsiostrobus* gehört nach Untersuchungen von Vorkommen anderer Fundorte möglicherweise zur Gattung *Voltzia* (TAYLOR & GRAUVOGEL-STAMM 1995). Inwieweit auch die von ROSELT (1956) beschriebene Gattung *Ruehleostachys* in diesen Formenkreis gehört, konnte bis jetzt nicht ausreichend geklärt werden. Auch neuere Studien zu *Ruehleostachys* bleiben unbefriedigend (ARNDT 2002), weil eine mögliche Zuordnung dieser männlichen Koniferenblüten zum Taxon *Willsiostrobus* nicht ausreichend diskutiert worden ist (vgl. HERMSEN et al. 2007).

Viele reich gegliederte Zapfenschuppen und sogar ganze Blütenstände aus dem fränkischen Lettenkeuper werden der Koniferengattung *Swedenborgia* zugeordnet (Abb. 5.27c, e, f). Diese Funde gehören zu den ältesten Vorkommen dieser Gattung in der Erdgeschichte (KELBER 1990). Für ähnliche weibliche Fruktifikationen mit dreilappigen Samenschuppenkomplexen aus dem thüringischen Lettenkeuper wurde die Gattung *Tricranolepis* aufgestellt (ROSELT 1958). Ähnlich, vielleicht sogar gattungsgleich sind Triasfunde der Südhalbkugel, die dort als *Telemachus* bezeichnet werden (ANDERSON & ANDERSON 2003; ESCAPA et al. 2010; BOMFLEUR et al. 2013a). Von der nördlichsten Lettenkeuperflora von Thale am Harzrand wurden Zapfenschuppen als *Glyptolepis richteri* beschrieben (AXSMITH & TAYLOR 1997).

Ebenfalls noch rätselhaft sind die bislang im Keuper *Desmiophyllum imhoffi* genannten bandförmigen Blätter (Abb. 5.27b; KRÄUSEL 1955), die von einigen Bearbeitern

Abb. 5.27 Sterile Beblätterung und männliche und weibliche Koniferenblüten aus dem Lettenkeuper. Maßstab: 1 cm.
a *Widdringtonites keuperianus*, Zweigfragment, Steinbruch bei Vellberg-Eschenau, Sammlung M. WEINERT, Heilbronn. PI27KT.
b *Desmiophyllum imhoffi*, parallelnerviges Blatt. SCHL-502a.
c *Swedenborgia* sp., weibliche Koniferenblüte. SCHL-2004-10.
d *Willsiostrobus* sp., männliche Koniferenblüte. Steinbruch bei Zwingelhausen, leg. H. DONA, Markgröningen. **e** *Swedenborgia* sp., Querbruch durch eine weibliche Blüte. SCHL-807. **f** *Swedenborgia* sp., Abdruck einer Zapfenschuppe. SCHL-807. **g** *Voltzia e.-fraasii*, beblätterter Zweig. Blaubank/Untere Dolomite, Schotterwerk bmk bei Öhringen-Unterohrn. MHI 1372. Foto H. HAGDORN. **h** *Widdringtonites keuperianus*, Detail aus Abb. 5.27a.



mit der Gattung *Yuccites* oder mit *Pelourdea vogesiaca* in Verbindung gebracht werden (KUSTATSCHER et al. 2004: 63). Ebenso ist eine Zugehörigkeit zu den Ginkgophyten mit der Gattung *Glossophyllum* bei diesen Resten nicht ganz auszuschließen (TAYLOR et al. 2009: 754). Desgleichen können die bislang als *Podozamites* sp. bezeichneten Blatt-Morphotypen in diese Verwandtschaft gehören.

Es soll nicht unerwähnt bleiben, dass in den letzten Jahren im süddeutschen Schilfsandstein (KELBER & HANSCH 1995: 90) und aus dem Karnium der Dolomiten Funde von Bernstein glückten (ROGHI et al. 2006a, 2006b). Solche Funde sind auch aus dem Lettenkeuper prinzipiell nicht auszuschließen.

4.8. *Naiadita lanceolata*, ein fossiles Lebermoos aus dem süddeutschen Lettenkeuper

Neuerdings wurden überraschende Neufunde aus dem Lettenkeuper bekannt, die es aufgrund ihrer Einmaligkeit verdienen, hier als Anhang kurz dargestellt zu werden. Herr JOACHIM SELL (Museum Terra Triassica Euerdorf) fand bei seiner akribischen Suche nach fossilen Insektenresten auch rätselhafte Pflanzenreste, die vom Verfasser als fossile Moosreste erkannt wurden. Material dieser Erstsuche, ergänzt durch weitere Funde einer umfangreichen Nachsuche des Verfassers, ermöglicht nun den sicheren Nachweis des fossilen Lebermooses *Naiadita lanceolata* (Marchantiophyta, Bryophyta) im Lettenkeuper.

Moose gehören in der Gegenwart zu den artenreichsten Landpflanzen. Im Fossilbericht sind sie allerdings nur äußerst selten vertreten. Aufzählungen der wenigen neu entdeckten mesozoischen Bryophytenfunde finden sich in BOMFLEUR et al. (2011), HEINRICHS et al. (2011, 2014) und MOISAN et al. (2012). Die bisherigen triassischen *Naiadita*-Funde entstammen jedoch ausnahmslos dem so genannten *Naiadita*-bed im englischen Rhaetium, das über 120 km hinweg in Somerset und im südlichen Worcestershire erschlossen ist (HARRIS 1938). Die von dort schon vor 160

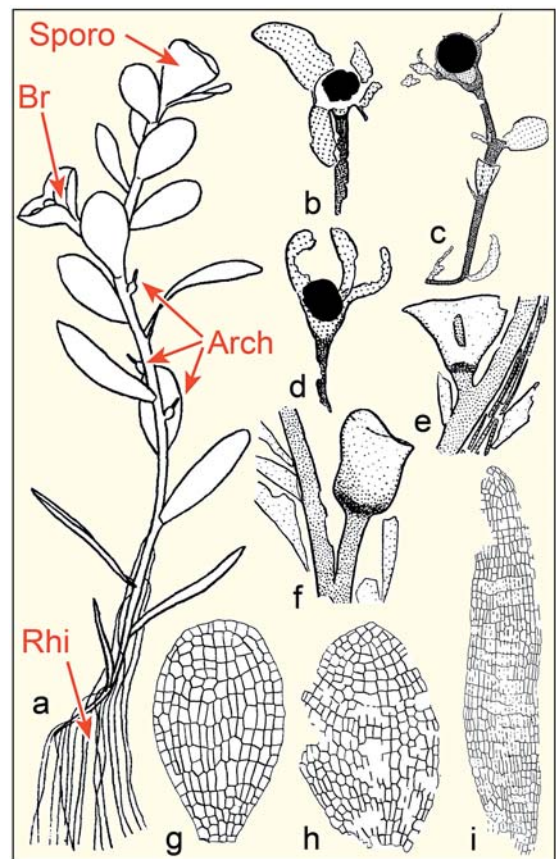


Abb. 5.28 Rekonstruktion von *Naiadita lanceolata* (Marchantiophyta, Bryophyta) und umgezeichnete *N. lanceolata*-Fossilien aus dem Rhätium von England zum Vergleich mit den Neufunden aus dem Lettenkeuper. b-i: Aus HARRIS (1938). **a** *Naiadita lanceolata*-Rekonstruktion. Achse beblättert sowohl mit eher länglichen als auch rundlich ovalen Blättchen. Sporo = Sporophyll, Br. = Brutknospenbecher (gemmae cup); Arch = Archegonien; Rhi = Rhizoide (aus HARRIS 1939). **b-d** Sporogone (schwarz) *in situ*, teilweise noch umgeben von Blättchen der Perianth-Struktur. **e-f** Seitlich an der Achse herausgewachsene Brutknospenbecher (gemmae cups). **g-i** Form und Zellstruktur einiger Blättchen.

Abb. 5.29 Fossile Reste des Lebermooses *Naiadita lanceolata* (Marchantiophyta, Bryophyta) aus dem basalen Bereich der Albertbank des Lettenkeupers von Schleierth. Maßstab 1 mm. Sammlung K.-P. KELBER, Würzburg. **a** Beblätterte Achse mit dem Sporophyten *in situ*. SCHL-N-144b. **b** Abdruck eines Blättchens mit netzartiger Zellstruktur. SCHL-N-144a. **c** Zur Fundsituation und zum Größenvergleich: Durch Verwitterung aufgespaltener Tonstein-Chip; der Pfeil zeigt auf die in Abb. 5.31e abgebildete Pflanze. SCHL-N-117. **d** Beblätterte Achse mit dem aufsitzenden Sporophyten (mit Fußbereich) *in situ* in Lateral-Ansicht, noch mit den umgebenden Blättchen der Perianth-Struktur. SCHL-N-53a. **e** Beblätterte Achse mit anhaftenden Brutknospenbecher (gemmae cup) und dem Abdruck des Sporogons *in situ*, umgeben von den Blättchen der Perianth-Struktur. SCHL-N-117. **f** Vergrößerung aus e. **g** Achse mit spiralig angehefteten Blättchen. SCHL-N-121. **h** Starke Vergrößerung eines apikal gerundeten Blättchens mit deutlicher Netzstruktur. SCHL-N-144. **i** Achse mit angehefteten Blättchen und einem organisch mit dem Sproß verbundenen Brutknospenbecher (gemmae cup). SCHL-N-49. **j** Vergrößerung aus i.



Jahren beschriebenen Spross- und Blattreste wurden zeitweise als kleinwüchsige Lycopside gedeutet (bärlappartige Pflanzen). Erst HARRIS' akribische Untersuchungen (HARRIS 1938, 1939) zeigten an zahlreichen Exemplaren und in unterschiedlichen Entwicklungsstadien den beeindruckenden Detailreichtum der *Naiadita lanceolata*-Fossilien und deren Zuordnung zu den Lebermoosen. Später lieferte OOSTENDORP (1987: 68) eine weitere Diagnose; HEMSLEY (1989) untersuchte die Ultrastruktur der *Naiadita lanceolata*-Sporen. Vorkommen von Sporen und wenigen *Naiadita*-Blättchen aus dem norddeutschen Obere Keuper wurden in einer Tagungs-Kurzfassung erwähnt (WILDE & HEUNISCH 1990).

Im Material aus dem englischen Rhaetium konnten nicht nur Achsen mit ansitzenden glattrandigen Blättchen mit eigentümlich-rechteckiger Struktur nachgewiesen werden (Abb. 5.28g–i), sondern auch organische Zusammenhänge zu Rhizoiden, den haardünnen Zellschläuchen, die der Verankerung im Substrat dienen („Rhi“ in Abb. 5.28a). Herausragend ist die Erhaltung von Reproduktionsorganen in organischer Verbindung. Zu nennen sind ansitzende Archegonien, die weiblichen Gametangien, die Eizelle enthaltend („Arch“ in Abb. 5.28a), sowie Brutkörperbecher („gemmae cups“), Ausstülpungen, in denen Brutkörper heranwachsen, die der vegetativen Vermehrung dienen („Br“ in Abb. 5.28a, e, f). Ganz außergewöhnlich ist der organische Zusammenhang mit dem Sporophyten, der Sporen erzeugenden Generation der Moospflanze. Das Sporogon, eingehüllt mit Perianth-ähnlichen Blättern, sitzt mit kurzem Fußbereich endständig auf dem unverzweigten beblätterten Spross, dem Gametophyten („Sporo“ in Abb. 5.28a–d). Aufgrund dieser Merkmale ist *N. lanceolata* zweifellos eine der bestverstandenen Arten unter den wenigen fossil überlieferten Moosen (TAYLOR et al. 2009).

Anders als die überwiegende Anzahl der fossilen Makropflanzenreste des süddeutschen Lettenkeupers, die vor allen im Hangenden des Hauptsandsteins (Werksandsteins) angetroffen werden, stammen die neu entdeckten winzigen *N. lanceolata*-Fossilien aus dünnen tonigen Zwischenschichten der basalen Albertibank. Diese zeigen kaum Schichtfugen und lassen sich im frischen Zustand schwer spalten, erst im verwitterndem Zustand blättert der Ton auseinander (Abb. 5.29c).

Die Neufunde aus dem Lettenkeuper von Schleierieth bestätigen die Befunde von HARRIS (1938, 1939), doch konnten anhaftende Rhizoide, Archegonien oder isolierte Brutkörper im dortigen Material bis jetzt noch nicht gefunden werden. *N. lanceolata* produzierte anisophylle Blättchen, d.h., diese weisen Größen- und Formunterschiede auf. Die spiralig an der Achse angehefteten Blättchen sind teils oblong-ovovat, teils oval rundlich und apikal gerundet (Abb. 5.29a–b, d–h), haben keine Mittelrippe (Costa)

und zeigen im Abdruck ein mehr oder weniger rechteckiges Zellgefüge (Abb. 5.29b, h). Wenige Achsenfragmente dokumentieren angeheftete Brutknospenbecher von konischer Form mit geschwungen-gelappten Rändern (Abb. 5.29f, j). Bemerkenswert sind die nicht wenigen Achsen mit dem Sporophyten *in situ*, zuweilen noch umgeben mit den anhaftenden Blattresten eines Perianth-ähnlichen Blattschopfs (Abb. 29a, d, f). Die Schleierieth Funde sind teilweise mit dispersen Pflanzenkutikeln, Abdrücken von Insektenflügeln, Conchostraken, Ostrakoden und Linguliden vergesellschaftet und verweisen auf ein Brackwasser-Milieu. Für *N. lanceolata* wird eine submerse Lebensweise angenommen (HARRIS 1938, 1939; MARTÍN-CLOSAS 2003).

Durch den Typus seiner Sporen, der Anwesenheit von unizellularen Rhizoiden, der Ausbildung des Sporogons und der Archegonien repräsentiert *N. lanceolata* ein Lebermoos ähnlich der rezenten Gattung *Riella* aus der Ordnung Sphaerocarpales (HARRIS 1938, 1939; SCHOFIELD 1985; SCHUSTER 1981; HEMSLEY 1989). Doch sind ebenso vegetative Kennzeichen vorhanden, wie etwa der aufrechte beblätterte Gametophyt, der eine Zuordnung zu den Haplomitrales (vormalig Calobryales genannt) durchaus als möglich erscheinen lässt (KRASILOV in KRASILOV & SCHUSTER 1984: 1179; vgl. die morpho-molekulare Untersuchung durch FREY & STECH 2005: 58; HEINRICH et al. 2007). Möglicherweise hat WATSON (1971: 158) Recht in seiner Annahme, dass unter den Lebermoosfossilien die *Naiadita*-Reste wegen ihrer vielen überlieferten Merkmale im Fortgang der Erdgeschichte ziemlich einmalig dastehen und Bryologen deswegen leicht versucht sein könnten, spekulativ zu weit zu gehen.

5. Wo liegt der Ursprung der Lettenkeuperflora?

Für die Beantwortung dieser Frage ist es angebracht, die Entwicklungslinien der Pflanzenevolution aus globaler Sicht zu skizzieren. Dabei steht in erster Linie die dramatische Zeitenwende Perm-Trias im Blickpunkt des Interesses.

Der evolutionäre Wandel in den Triasfloren ist ursächlich noch mit Ereignissen verbunden, die weit in das Paläozoikum, nämlich bis in das Späte Karbon zurückreichen. An der Wende vom Westfalium zum Stefanium starben die weit verbreiteten baumförmigen Bärlappgewächse weitgehend aus. An diesem Ausgangspunkt der mesophytischen Florenentwicklung begannen sich – zuerst eher zögerlich, dann mit stärkerer Dynamik – die Samenpflanzen zu entwickeln, die dann im Mesozoikum in großer Diversität verbreitet waren. Pteridospermen, Cordaiten, Koniferen, Ginkgophyten und Cycadeen prägten im Perm das Vegetationsbild. Durch die Verschmelzung der kontinentalen Landmassen Euramerika mit Gondwana wurden im ausgehenden Paläozoikum weiträumige Migrationen

von Pflanzenarten und -gruppen möglich, die sich in Becken- und Hinterlandwäldern differenzieren konnten (WANG 1996; KERP 1996a, b, 2000; DiMICHELLE & GASTALDO 2008; DiMICHELLE et al. 2008; CLEAL & CASCALES-MIÑANA 2014).

Abrupt wurde am Ende des Perms – zuerst im obersten Perm an der Grenze Guadalupian/Lopingian und dann, etwa 3 Millionen Jahre später, an der Perm-Trias-Grenze – der evolutionäre Fortgang durch ein zweiphasiges Massenaussterbeereignis unterbrochen. Diese größte ökologische Krise der Erdgeschichte begann mit der Kombination der regressionsbedingten Verschmälerung der Schelfmeere und anoxischen Bedingungen, gekoppelt mit dem extremen Vulkanismus der sibirischen Flutbasalte (BLACK et al. 2012; BOND & WIGNALL 2014). Am Ende des Perms sind die baumartigen Calamiten und die Cordaiten erloschen. Ebenso existiert die noch im Zechstein vertretene Koniferengruppe der Walchiaceae mit der Gattung *Ortiseia* ab der Perm-Triasgrenze nicht mehr (ARCHANGELSKY 1996; POORT et al. 1997). Sogar die paläophytischen Farne unterlagen einem raschen Niedergang. Möglicherweise verschlimmerte der Impact eines extraterrestrischen Körpers (BECKER et al. 2001; POREDA & BECKER 2003; ERWIN 2003) die Krise an der Perm/Trias-Grenze zum katastrophalsten Massenaussterben, das die Erde jemals betroffen hatte (ERWIN 1996, 2006; HALLAM & WIGNALL 1997, 1999; BENTON & TWITCHETT 2003; KNOLL et al. 2007; YIN et al. 2007; SUN et al. 2012).

Durch die Ursachen des Massenaussterbens wurde auch die Pflanzenwelt weltweit schwer betroffen, im besonderen Maße die Gehölzpflanzen. Wahrscheinlich fand dieses Ereignis mit leichter zeitlicher Verzögerung in der sogenannten „endpermischen Todeszone“ statt, d.h. nach dem Zusammenbruch der marinen Lebensformen (LOOY et al. 2001), möglicherweise nach der vorherigen Freisetzung großer Mengen von Methan (RESTALLACK & KRULL 2006; RETALLACK et al. 2006, 2011; RETALLACK 2013). Terrestrische Habitate waren durch die Zerstörung der Vegetationsdecke und die starke Erosion der Böden erheblich betroffen, einhergehend mit lang anhaltender Wüstenbildung, unterbrochen durch Einschübe von starken Temperaturanstiegen und Perioden mit saurem Regen. Erst etwa 10 Millionen Jahre später kam es wieder zur Bildung größerer Waldbestände (BENTON & NEWELL 2014).

Nach diesem Waldsterben waren in kürzester Zeit enorme Mengen von pflanzlicher Biomasse für holzzer-setzende Pilze verfügbar. Mikroskopische Untersuchungen von dispersen Pollen und Sporen aus Sedimentfolgen um die Perm/Trias-Grenze bezeugen diesen weltumfassenden Kollaps der terrestrischen Ökosysteme. In den palynostratigraphischen Zählprofilen gehen die Koniferenpollen quantitativ rapide zurück, dagegen steigt die Masse der Pilzreste explosionsartig an (Abb. 5.30a). Dieses Phänomen ist als „Fungal Spike“ bekannt geworden (VISSCHER et al. 1996, 2011; LOOY 2000; WANG & CHEN 2001). Andere

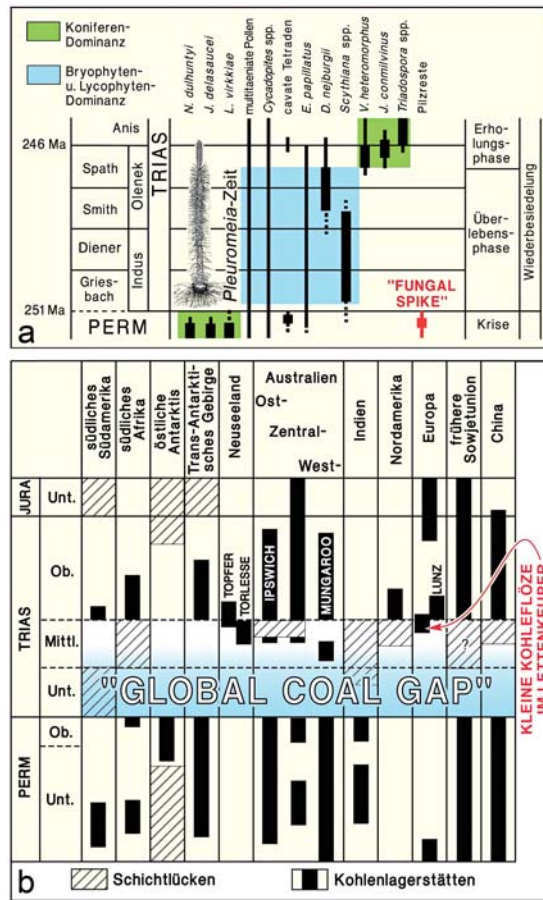


Abb. 5.30 Die Auswirkungen der permo-triassischen Aussterbekrise auf die Pflanzenwelt. **a** Vereinfachtes Schema der Verbreitung von ausgewählten Sporen und Pollen an der Perm-Trias-Grenze Europas. In Rot: der „fungal spike“, die Anhäufung pilzlicher Mikroreste infolge eines globalen Waldsterbens, direkt am Ende des Perms. Die Kontinuität bei den Koniferen (grün unterlegt) ist durch eine Lücke in der Frühen Trias unterbrochen. Beinahe 4–5 Millionen Jahre lang dominieren bärlapp-artige Pflanzen (*Pleuromeia*) und Moose (blaues Feld) (umgezeichnet nach FUCHS et al. 1991; LOOY et al. 1999). **b** Die weltweite Lücke in der Unteren und Mittleren Trias, die Bildung von Kohlelagerstätten betreffend. Die kleinen Kohleflöze im Lettenkeuper (roter Pfeil) gehören zu den ersten Kohlebildungen nach dieser Kohlenlücke (nach RETALLACK et al. 1996).

Erkundungen der letzten Jahre relativieren diese Befunde etwas und zeigen, dass regionale Unterschiede in den Florenzusammensetzungen, aber auch klimatische Einflüsse und unterschiedliche Fossilhaltung auch anders interpretiert werden können (REES 2002; ZIEGLER et al. 2003; 240; GASTALDO et al. 2005).

Als eine Konsequenz des Waldsterbens an der Perm/Trias-Grenze fehlen in der Frühen Trias Kohlelagerstätten,

was in der geologischen Literatur als „Global Coal Gap“ bezeichnet wird (RETALLACK et al. 1996; THOMAS 2002: 47; KIDDER & WORSLEY 2004; McELWAIN & PUNYASENA 2007). Erst während der Mitteltrias kam es vereinzelt erneut zur Bildung dünner Kohleflöze, z.B. schon im Anisium von Australien und Neuseeland. Konkret gehören die sporadisch im Lettenkeuper auftretenden Kohlelinsen (PÖPPELREITER 1999; BACHMANN et al. 2002) zu diesen ersten Kohlebildungen nach dem „Coal Gap“ (Abb. 5.30b). Ab dem Karnium kam es dann wieder zur Ausbildung von mächtigeren Kohlelagerstätten, z.B. in der Tuckahoe Formation von Virginia, USA, und bei Ipswich, Queensland, Australien (RETALLACK et al. 1996; THOMAS 2002).

Auffällig ist für den Zeitabschnitt der Frühen Trias die Armut an Fossilagerstätten von Makropflanzen. Obwohl im Mitteleuropäischen Triasbecken im Unteren und Mittleren Buntsandstein zahlreiche Süßwassersedimente unter humiden und semihumiden Bedingungen abgelagert wurden, liegen aus diesen für die Überlieferung von Makroflora prädestinierten Ablagerungen kaum Pflanzenreste oder Kohlebildungen vor (KOZUR 1998). Die wenigen Pflanzenvergesellschaftungen aus der Frühen Trias sind durch geringe Diversität (ERWIN 1998, 2006; SUES & FRASER 2010; CANTRILL & POOLE 2012) und breite ökologische Anpassungsfähigkeit gekennzeichnet, insbesondere durch das Vorkommen der opportunistischen Lycopsidengattungen *Isoetes* und *Pleuromeia*, die weltweit als krautige Pionierpflanzen über einen Zeitraum von vier bis fünf Millionen Jahren in den Floren der Frühen Trias dominierten (RETALLACK 1997; LOOY 2000; SPALLETTI et al. 2003; GRAUVOGEL-STAMM & ASH 2005). Diese planzensoziologische Entwicklung zeigt, wie die Isoetales, eine wenig spezialisierte und wenig erfolgreiche Gruppe, als Generalisten die Möglichkeit zur adaptiven Radiation nutzte und so den freigeordneten ökologischen Raum füllen konnte.

Erst nach einer längeren Erholungsphase (SAHNEY & BENTON 2008; CHEN & BENTON 2012; ROMANO et al. 2012; SAITO et al. 2013; DINEEN et al. 2014) – nicht vor der Grenze Frühe/Mittlere Trias – gab es wieder größere Bestände holzbildender Gewächse (LOOY et al. 1999; WILLIS & McELWAIN 2002; KELBER 2003; GRAUVOGEL-STAMM & ASH 2005; GREB et al. 2006) und zur Ausformung moderner Florenkomponenten (KERP 2000; KELBER 2005). Generell ist von einer verzögerten Erholung der Ökosysteme auszugehen (HUEY & WARD 2005; HOCHULI et al. 2010), doch soll es, die Pflanzenwelt betreffend, Refugien gegeben haben, die graduell weniger stark betroffen waren (XIONG & WANG 2011).

Die *Pleuromeia*-Vegetation der frühesten Triaszeit (FUCHS et al. 1991) wurde durch Koniferen-Gemeinschaften der Gattung *Voltzia* ersetzt. In Europa sind neben den spärlichen Buntsandsteinfloren (Übersicht älterer Buntsandsteinfloren in KELBER 1983: 26, vgl. SCHINDLER et

al. 2009; KUSTATSCHEK et al. 2014b) die anisischen Floren der Südalpen (KUSTATSCHEK et al. 2007, 2010a, b) und die Vorkommen aus dem Voltziensandstein der Vogesen zu nennen (GRAUVOGEL-STAMM 1978; GALL & GRAUVOGEL-STAMM 2005). Gleichmaßen zeugt die schnell wachsende krautige Konifere *Aethophyllum stipulare* als Relikt in dieser Flora von flexibler Anpassung (GALL et al. 1998; ROTHWELL et al. 2000). Möglicherweise herrschten auch in einigen wenigen begünstigten Landstrichen – so vielleicht zur Zeit der Ablagerung des Voltziensandsteins (frühes Anisium) im heutigen Ostfrankreich – besondere Verhältnisse für ein besseres Überleben oder für eine raschere Erholung von Fauna und Flora (GALL & GRAUVOGEL-STAMM 2005).

Der ladinischen Flora des Lettenkeupers im Mitteleuropäischen Triasbecken kommt herausragende Bedeutung zu, weil sie weltweit zu den ersten Florenkomplexen gehört, die nach dem permo-triassischen Massenaussterbeereignis nach einer Erholungsphase wieder ein vielfältigeres Spektrum von Landpflanzen zeigt. Einerseits gehören dazu noch Familien und Gattungen des Paläophytikums, die das ökologische Desaster gut gemeistert haben und in ihrer Entwicklungsgeschichte bis in das Perm oder sogar bis an den Florenwechsel Westfalium/Stefanium zurückreichen, so beispielsweise die Cycadeen und Samenfarne. Andererseits erschienen in der Lettenkeuperflora viele Florenelemente des Mesophytikums zum ersten Mal.

6. Der uniforme Charakter der Floren-gemeinschaften des Ladiniums und Karniums

Schon die ersten wissenschaftlichen Bearbeiter der Lettenkeuper- und Schilfsandsteinflora versuchten, den Formenreichtum in Listen darzustellen (z.B. SCHENK 1864; SANDBERGER 1890; FRENTZEN 1922a, b; SCHMIDT 1938; MADER 1990, 1995). Synoptische Aufzählungen sollten einerseits leicht fassbar über stratigraphische Reichweiten der einzelnen Florenelemente informieren und zudem als Basis zur Differenzierung phytostatigraphisch verwertbarer Florenkomplexe dienen.

Neuaufsammlungen der letzten Jahre aus dem Schilfsandstein und dem Lettenkeuper zeigen aber, dass solche Listen sehr leicht an Wert verlieren. Der Zeitpunkt für zuverlässige Artenlisten scheint noch verfrüht, denn offensichtlich sind beide Fossilager noch nicht erschöpfend besammelt worden. Einige der von früheren Bearbeitern für Charakterarten des Schilfsandsteins gehaltenen Pflanzen konnten mittlerweile auch aus dem Lettenkeuper nachgewiesen werden und umgekehrt liegen kennzeichnende Arten aus dem Lettenkeuper jetzt auch aus dem Schilfsandstein vor. Als Beispiel einer solchen angeblichen „Schilfsandstein-Leitform“ sei *Equisetites macrocoleon* genannt (FRENTZEN 1922a, b). Diese Art ist in jüngster Zeit

mehrfach aus dem Lettenkeuper nachgewiesen worden (Abb. 5.17e). Umgekehrt sind z.B. die Gattungen *Schizoneura*, *Lepacyclotes* oder *Sphenopteris* nun auch aus dem Schilfsandstein dokumentiert (KELBER & HANSCH 1995).

Obwohl der Forschungsstand in den letzten Jahrzehnten für die meisten mitteleuropäischen Triasfloren noch nicht allzuweit gediehen war, wurden doch schon großmaßstäbliche phytostratigraphische Gliederungsvorschläge erarbeitet. So kombinierte MADER (1990: 47) typische Florenelemente zu paläo-phytozoologischen Einheiten. Danach fallen Lettenkeuper und Schilfsandstein in eine „Pterophyllo-Equisetitetum“-Zone. Nach einem wiederholt publizierten Schema (DOBROUSKINA 1994, 1995) soll die Zeit des Lettenkeupers durch eine *Scytophyllum*-Florenzone charakterisiert sein. Diese Benennung ist jedoch für die von vielen Fundorten repräsentierte süddeutsche Lettenkeuperflora äußerst unglücklich gewählt, weil hier *Scytophyllum*-Reste keinesfalls häufig sind. Für ladinische

Floren aus China wird neuerdings ein *Annalepis-Scytophyllum*-Florenverband ausgegliedert (SUN et al. 1995; MENG 2000). Die Südalpen betreffend siehe KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (2005).

Vorsichtige Vergleiche des aktuellen Pflanzenfossil-Inventars aus dem süddeutschen Lettenkeuper und Schilfsandstein brachten ein überraschendes Ergebnis, nämlich dass der Florencharakter im späten Ladinium und Karnium offensichtlich mehr oder weniger kosmopolitisch war. Trotz einer leichten Dominanz der Koniferen stimmen viele Elemente aus den ladinischen und karnischen Floren der Südalpen in ihren Grundzügen mit denen des Lettenkeupers überein (PASSONI & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2003; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2005). Vergleicht man die Floren des Ladiniums und Karniums aus Euramerika und Laurasia mit denen aus Gondwana (VAKHRA-MEEV et al. 1978; ARCHANGELSKY 1996; ANDERSON et al. 1999, 2007; CLEAL & THOMAS 1999; MOREL et al. 2003; ANDERSON

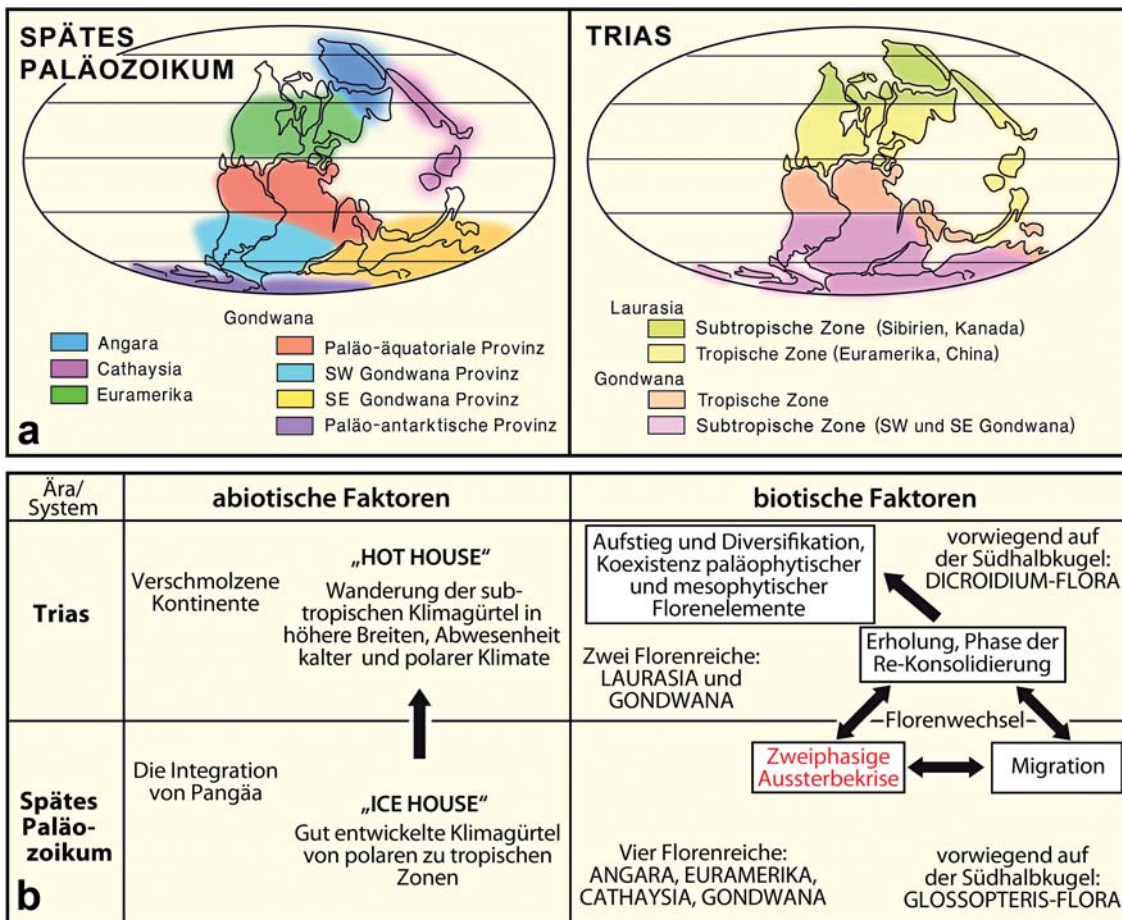


Abb. 5.31 Paläoklima und paläofloristische Großbereiche in Perm und Trias (verändert nach SPALLETTI et al. 2003). **a** Paläoklimatische Zonierung und geographische Lage der vier phytogeographischen Großeinheiten im Perm (links) und die Reduzierung auf zwei Florenprovinzen in der Trias (rechts). **b** Synoptische Darstellung des globalen Florenwechsels an der Paläozoikum-Mesozoikum-Grenze.

& ANDERSON 1983, 2003) und China (SUN et al. 1995; MENG 2000), so wird offenkundig, dass viele Florenelemente des süddeutschen Keupers tatsächlich auch dort vertreten sind, aus forschungsgeschichtlichen Gründen teilweise nur anders bezeichnet wurden. Als Beispiele möglicher identischer Taxa seien genannt: *Annalepis/Lepacyclotes*, *Isoetites/Ferganodendron*, *Danaeopsis[Marantoidea]/Mexiglossa*, *Swedenborgia/Telemachus* und *Desmiophyllum imhoffi/Glossophyllum/Heidiphyllum/Yuccites/Pelourdea* (KELBER & HANSCH 1995: 141). In der Lettenkeuper-Flora ist der uniforme triassische Charakterzug durch *Schizoneura*, *Phyllothea*, *Neuropteridium/Linguifolium* und durch die reticulaten (durch Netznervatur gekennzeichneten) Blattgestalten *Glossopteris* und *Sagenopteris* besonders augenfällig. Gleiches gilt, wie bereits gesagt, für möglicherweise derzeit unerkannte Elemente von *Dicroidium zuberi* und *D. elongatum*, die im Formenkreis *Cladophlebis remota* oder *Selenocarpidium gracillimum* versteckt sein können.

Im Karbon und Perm existierten auf der Erde vier phytogeographische Einheiten mit charakteristischer Zusammensetzung: Euroamerika, Angara (Sibirien), Cathaysia (das heutige China) und Gondwana (Abb. 5.31a; vgl. LOOY et al. 2014). Zwischen Äquator und Pol waren zu dieser Zeit, ähnlich wie heute, ein subtropischer, ein gemäßigt warmer und ein gemäßigt kalter Klimagürtel sowie eine Polarregion ausgebildet. In der Trias übten dann die großmaßstäbliche Verschmelzung der Landmassen und die damit zusammenhängende Ausbreitung eines kontinentalen Klimas einen starken Einfluss auf die Zusammensetzung und Evolution der Pflanzengesellschaften aus. Ein weiterer evolutiv-formgebender Faktor war die voranschreitende Festigungsphase der Pflanzenwelt in der Frühen Trias nach dem permo-triassischen Massenaussterben.

Mit Beginn der Trias ist von einem sich immer stärker ausprägenden Mega-Monsunklima auszugehen, das heißt von einem saisonalen Wechsel zwischen extrem trockenen und extrem niederschlagsreichen Perioden (PARRISH 1998, 1999; ZIEGLER et al. 2003; KIDDER & WORSLEY 2004; GAFETTI et al. 2007). Die subtropische Klimazone konnte sich bis in die höheren Breiten ausdehnen, das warm-gemäßigte Klima reichte bis zu den Polen. Der Wegfall ausgeprägter Klimagürtel, insbesondere die Eliminierung der gemäßigt-kalten und der polaren Zone (Abb. 5.31b), ist bei globaler Betrachtung für den offensichtlich uniformen Charakter der Triasfloren verantwortlich (SPALLETTI et al. 2003; PRETO et al. 2010; CANTRILL & POOLE 2012).

7. Zusammenfassung

Welche Schlussfolgerungen können wir aus der Zusammensetzung der Lettenkeuperflora ziehen? Generell

lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: paläophytische Florenelemente, die bis zu dem Florenwechsel Palaeophytikum/Mesophytikum in das Stefanium/Westfalium zurückreichen (KERP 1996a, b; CANTRILL & POOLE 2012), und moderne mesophytische Florenelemente, die durch ihr erstmaliges Erscheinen im Lettenkeuper oder im ca. 7 Millionen Jahre älteren Oberen Buntsandstein gekennzeichnet sind. Die erreichte Evolutionshöhe spiegelt sich bei den Lycopodiales im Wandel von den Pleuromeiales zu den Organresten der Gattung *Lepacyclotes* wider (Abb. 5.8b–d, f, 5.9). Vertreter der modernen Farne waren mit den Gattungen *Dictyophyllum* und *Clathropteris* bisher erst ab dem Schilfsandstein bekannt. Durch Funde von *Clathropteris* (Dipteridaceae, LINNELL 1933; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2011) und *Phlebopteris* sp. (Matoniaceae, Abb. 5.21h) liegt das Debüt der leptosporangiaten Farne schon im späten Ladinium. Ebenso gehören die weiblichen Blüten der Konifere *Swedenborgia* aus dem Lettenkeuper (Abb. 5.27c, e, f) zu den ältesten bekannten Vorkommen dieser Gattung. Die wichtigste biologische Innovation in der Lettenkeuperflora ist jedoch das anhand von *Pterophyllum brevipenne* sicher dokumentierte Erstauftreten der Bennettiteen (Abb. 5.26c).

Die Lettenkeuper-Pflanzenwelt war keinesfalls nur eine monotypische Gemeinschaft der Schachtelhalmgewächse, sie umfasste vielmehr neue Pflanzengruppen, unter denen besonders die Gymnospermen (Nacktsamer) einen erheblichen Anteil einnahmen. Dennoch ist die für fast alle süddeutschen Lettenkeuper-Fundorte belegte Dominanz der Equisetales außergewöhnlich. Dieses gehäufte Auftreten kann – auch unter Berücksichtigung taphonomischer Gesichtspunkte – bislang nicht zufriedenstellend beantwortet werden. Offenbar müssen die großen, krautigen Schachtelhalmes als Pionierpflanzen noch im Zusammenhang mit der mehr als 18 Millionen Jahre währenden Erholungsphase nach den umwälzenden Veränderungen des permo-triassischen Massenaussterbens betrachtet werden (vgl. WANG & CHEN 2001). Die Vorherrschaft der Schachtelhalmreste im Fundspektrum spricht zudem für nahezu autochthone Einbettung, weil diese Erstsiedler an ihren Standorten durch Konkurrenzdruck Artenarmut bewirkten. Die häufigen fossilen Wurzelböden (Kap. 15; NITSCH 2005) dokumentieren zudem terrestrisch geprägte Phasen mit diskontinuierlicher Sedimentation. Sphenophyten (*Equisetites*, *Neocalamites*, *Schizoneura*, *Phyllothea*), aber auch Lycopsiden (*Lepacyclotes*, *Isoetites*) bildeten offene Pioniergesellschaften auf den durch Verlagerung der Gewässersläufe und Akkumulationsorte kurzfristig immer wieder neu gestalteten Standorten. Dort säumten *Equisetites*- und *Neocalamites*-Dickichte die Uferzonen der Gewässer. Die auf eher trockeneren Standorten des Hinterlandes siedelnden Farne, Samenfarne, Cycadeen, Bennettiteen, Ginkgophyten und Koniferen sind in den Aufsammlungen

quantitativ weniger stark vertreten, weil, wie neuere Studien ergeben haben, die Blattreste von Pflanzen in unmittelbarer Nähe der Gewässer ein weit höheres Fossilisationspotenzial besitzen (FERGUSON 1985; FERGUSON et al. 1999; GASTALDO 2001; für den Lettenkeuper vgl. KUSTATSCHER et al. 2012a).

Die Forschungen der letzten Jahre haben gezeigt, dass die Vegetation des Lettenkeupers, etwa 18 Millionen Jahre nach dem Perm/Trias-Massenaussterben und der vorausgegangenen Phase der Rekonsolidierung zu Beginn der Frühen Trias uneingeschränktes Forschungsinteresse verdient. Die zahlreichen taxonomischen Revisionen der letzten Jahre (Abb. 5.7) sind ein Wiedereinstieg und ein guter Beginn; sie geben nomenklatorische Sicherheit und sind eine Voraussetzung für den globalen Vergleich der Triasfloren.

Bisher konnte nur ein geringer Teil der fossilen Mikrosporophylle anhand *in situ* erhaltener Sporen oder Pollen palynologisch näher untersucht werden. Pflanzen in Kutikelerhaltung sind durch die Methoden der Kutikularanalyse, in Erz permineralisierte Pflanzenorgane hingegen durch die Auflicht-Mikroskopie, neuerdings auch mit Hilfe der Mikrotomographie zu erforschen. Neufunde von unbekannten Pflanzenteilen aus dem Lettenkeuper weisen auf die Existenz weiterer Florenelemente hin. Durch fortgesetzte gezielte Ausgrabungen und Aufsammlungen – besonders auch durch den geduldigen und kenntnisreichen Privat-Fossilien Sammler – darüber hinaus durch paläobotanische Basisarbeit, Sichtung des Vorhandenen in Sammlungen und Museen und den weltweiten kritischen Vergleich im Kontext anderer Triasfloren, kann unser Wissensstand über eine der faszinierendsten fossilen Floren Europas, die Pflanzenwelt des Lettenkeupers, verbessert werden.

Dank

Für Ausleihen danke ich Dr. A. LIEBAU und Prof. Dr. V. MOSBRUGGER (beide vormals Universität Tübingen), Dr. B. MOHR (Museum für Naturkunde, Berlin), Dr. W. TRAPP (Geologisches Institut der Universität Würzburg), Dr. M. URLICH (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Dr. M. WEINERT (Heilbronn), Dr. R. WERNEBURG (Naturhistorisches Museum Schloss Bertholdsburg, Schleusingen), und Dr. R. ZIEGLER (Oberschwarzach). Herr H. DONA (Markgröningen) überließ mir dankenswerterweise einige Doubletten und ermöglichte Fotografien seiner Sammlungsstücke. Dr. H. HAGDORN, (Muschelkalkmuseum Ingelfingen), Dr. E. KUSTATSCHER (Naturmuseum Bozen) und Dr. R. WERNEBURG danke ich für einige Fotografien. Dr. E. NITSCH (Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau Baden-Württemberg) und Herrn U. VATH (Gleichen) danke ich für die Überlassung von Gagat- und Kohleproben. Für Präparatherstellung, Mikrofotos und Definition der Kohlenmazerale danke ich Dr. B. LIGOUIS (LAOP Tübingen). Prof. Dr. G. GEYER (Universität Würzburg) und Prof. Dr. J. H. A. VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (Laboratory of Palaeobotany and Palynology, Utrecht University) sei für anregende Diskussionen herz-

lich gedankt. Dank schulde ich ebenso Herrn J. SELL (Terra Triasica, Euerdorf), dessen präzises Sammeln erst die Entdeckung von *Naiadita lanceolata* ermöglichte. Herrn Dr. G. VOGG (Botanischer Garten und Botanisches Institut 2, Universität Würzburg), sei für den Zugang zum Fotomikroskop herzlich gedankt.

8. Literatur

- ABBE, T. B. & MONTGOMERY, D. R. (2003): Patterns and processes of wood debris accumulation in the Queets River Basin, Washington. – *Geomorphology*, **51**: 81–107.
- ALFETTI, T., HOCHULI, P. A., BRAYARD, A., BUCHER, H., WEISSERT, H. & VIGRAN, O. V. (2007): Smithian-Spathian boundary event: Evidence for global climatic change in the wake of the end-Permian biotic crisis. – *Geology*, **35**: 291–294.
- ANDERSON, J. M. & ANDERSON, H. M. (1983): Palaeoflora of Southern Africa – Molteno Formation (Triassic), **1**: 228 S.; Rotterdam (Balkema).
- ANDERSON, J. M. & ANDERSON, H. M. (1997): Why not look for proangiosperms in the Molteno Formation? – Proceedings of the 4th European Palaeobotany and Palynology Conference Heerlen 1994 (EPPC). – Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen, TNO, **58**: 73–80.
- ANDERSON, J. M. & ANDERSON, H. M. (2003): Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. – *Strelitzia*, **15**: 398 S.
- ANDERSON, J. M., ANDERSON, H. M., ARCHANGELSKY, S., BAMFORD, M., CHANDRA, S., DETTMANN, M., HILL, R., McLOUGHLIN, S. & RÖSLER, O. (1999): Patterns of Gondwana plant colonisation and diversification. – *Journal of African Earth Sciences*, **28**: 145–167.
- ANDERSON, J. M., ANDERSON, H. M. & CLEAL, C. J. (2007): Brief history of the gymnosperms: classification, biodiversity, phyto-geography and ecology. – *Strelitzia*, **20**: 279 S.
- ARNDT, S. (2002): Morphologie und Systematik ausgewählter mesozoischer Koniferen. – *Palaeontographica*, (B), **262**: 1–23.
- ARCHANGELSKY, S. (1996): Aspects of Gondwana paleobotany: gymnosperms of the Paleozoic-Mesozoic transition. – Review of Palaeobotany and Palynology, **90**: 287–302.
- ASH, S. R. (1981): Glossopterid leaves from the early Mesozoic of Northern Mexico and Honduras. – *The Palaeobotanist*, **28/29**: 201–206.
- ASH, S. R. (1985): First record of the Gondwana plant *Schizoneura* (Equisetales) in the Upper Triassic of North America. – III Congreso Latinoamericano de Paleontología, Mexico. *Floras Triásicas*: 59–65.
- ASH, S. (2006): *Chilbinia* gen. nov., an archaic seed fern in the Late Triassic Chinle Formation of Arizona, USA. – *Palaeontology*, **49**: 237–245.
- ASH, S. R. & PIGG, K. B. (1991): A new Jurassic Isoetes (Isoetes) from the Wallowa Terrane in Hells Canyon, Oregon and Idaho. – *American Journal of Botany*, **78**: 1636–1642.
- AXSMITH, B. J. & TAYLOR, T. N. (1997): The Triassic conifer seed cone *Glyptolepis*. – Review of Palaeobotany and Palynology, **96**: 71–79.
- BACHMANN, G. H., HILTMANN, W. & LERCHE, I. (2002): Inkohlung des Unteren Keupers in Südwestdeutschland. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **226**: 271–288.

- BECKER, L., POREDA, R. J., HUNT, A.G., BUNCH, T. E. & RAMPINO, M. (2001): Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes. – *Science*, **291**: 1530–1533.
- BEHRENSMEYER, A. K., KIDWELL, S. M. & GASTALDO, R. A. (2000): Taphonomy and paleobiology. – In: ERWIN, D. H. & WING, S. L. (Hrsg.): Deep time, paleobiology's perspective. – *Paleobiology*, **26** (4), Supplements: 103–147.
- BENTON, M. J. & NEWELL, A. J. (2014): Impacts of global warming on Permo-Triassic terrestrial ecosystems. – *Gondwana Research*, **25**: 1308–1337.
- BENTON, M. J. & TWITCHETT, R. J. (2003): How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event. – *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 358–365.
- BITTNIÖK, B. & MOHR, B. (2002): Palynologie des Unteren Keupers von Bedheim, Südtüringen. – *Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen*, **17**: 45–60.
- BLACK, B. A., ELKINS-TANTON, L. T., ROWE, M. C. & UKSTINS-PEATE, I. (2012): Magnitude and consequences of volatile release from the Siberian Traps. – *Earth and Planetary Science Letters*, **317/318**: 363–373.
- BOCK, W. (1969): The American Triassic Flora and global distribution. – *Geological Center Research Series*, **3-4**: 1–406.
- BOMFLEUR, B., DECOMBEIX, A.-L., ESCAPA, I. H., SCHWENDEMANN, A. B. & AXSMITH, B. J. (2013a): Whole-plant concept and environment reconstruction of a *Telemachus* conifer (Voltziales) from the Triassic of Antarctica. – *International Journal of Plant Sciences*, **174**: 425–444.
- BOMFLEUR, B., ESCAPA, I. H., SERBET, R., TAYLOR, E. L. & TAYLOR, T. N. (2013b): A reappraisal of *Neocalamites* and *Schizoneura* (fossil Equisetales) based on material from the Triassic of East Antarctica. – *Alcheringa*, **37**: 1–17.
- BOMFLEUR, B., KLYMIUK, A. A., TAYLOR, E. L., TAYLOR, T. N., GULBRANSON, E. L. & ISBELL, J. L. (2014): Diverse bryophyte mesofossils from the Triassic of Antarctica. – *Lethaia*, **47**: 120–132.
- BOND, D. P. G. & WIGNALL, P. B. (2014): Large igneous provinces and mass extinctions: An update. – In: KELLER, G. & KERR, A. C. (Hrsg.): Volcanism, impacts, and mass extinctions: Causes and effects. – *Geological Society of America, Special Papers*, **505**.
- BORNEMANN, J. G. (1856): Über organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens. 85 S.; Leipzig (Engelmann).
- BRONGNIART, A. (1828–1837): Histoire des végétaux fossiles. 2 Bände; Paris & Amsterdam. [Reprint 1965; Amsterdam (Asher & Co.)].
- BRUGMAN, W. A., VAN BERGEN, P. F. & KERP, J. H. F. (1994): A quantitative approach to Triassic palynology: the Lettenkeuper of the Germanic Basin as an example. – In: TRAVERSE, A. (Hrsg.): Sedimentation of organic particles: 409–429; Cambridge (Cambridge University Press).
- BRUNNER, H. & KELBER, K.-P. (1988): Eisenerzkongregationen im württembergisch-fränkischen Unterkeuper. Bemerkungen zum fossilen Environment. – *Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, Sonderbände*, **1**: 185–205.
- CANTRILL, D. J. & POOLE, I. (2012): The vegetation of Antarctica through geological time. 480 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- CHEN, Z. Q. & BENTON, M. J. (2012): The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. – *Nature Geoscience*, **5**: 375–383.
- CLEAL, C. J. (1993): Pteridophyta, Gymnosperophyta. – In: BENTON, M. J. (Hrsg.): The Fossil Record, **2**: 779–808; London (Chapman & Hall).
- CLEAL, C. J. & CASCALES-MIÑANA, B. (2014): Composition and dynamics of the great Phanerozoic evolutionary floras. – *Lethaia*, **47**: 469–484.
- CLEAL, C. J. & THOMAS, B. A. (1999): Plant fossils – The history of land vegetation. 188 S.; Woodbridge (Boydell Press).
- COMPTER, G. (1918): Ein Nachtrag zur fossilen Keuperflora Ostthüringens. – *Zeitschrift für Naturwissenschaften*, **86**: 439–449.
- COMPTER, G. (1922): Aus der Urzeit der Gegend von Apolda. 122 S.; Leipzig (Weg).
- CORNET, B. (1989): The reproductive morphology and biology of *Sanmiguelia lewisii*, and its bearing on angiosperm evolution in the late Triassic. – *Evolutionary Trends in Plants*, **3**: 25–51.
- CORNET, B. (1993): Dicot-like leaf and flowers from the Late Triassic tropical Newark Supergroup rift zone, U.S.A. – *Modern Geology*, **19**: 81–99.
- DES MARAIS, D. L., SMITH, A. R., BRITTON, D. M. & PRYER, K. M. (2003): Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (rbcL and trnL-F). – *International Journal of Plant Sciences*, **164**: 737–751.
- DI MICHELLE, W. A. & GASTALDO, R. A. (2008): Plant ecology in deep time. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **95**: 144–198.
- DI MICHELLE, W. A., KERP, H., TABOR, N. J. & LOOY, C. V. (2008): The so-called "Paleophytic-Mesophytic" transition in equatorial Pangea – Multiple biomes and vegetational tracking of climate change through geological time. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **268**: 152–163.
- DINEEN, A. A., FRAISER, M. L. & SHEEHAN, P. M. (2014): Quantifying functional diversity in pre- and post-extinction paleocommunities: A test of ecological restructuring after the end-Permian mass extinction. – *Earth-Science Reviews*, **136**: 339–349.
- DOBRSUKINA, I. A. (1994): Triassic floras of Eurasia. – *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen*, **10**: 422 S.
- DOBRSUKINA, I. A. (1995): Triassic plants and Pangea. – *The Palaeobotanist*, **44**: 116–127.
- DOWELD, A. B. (2012): (2095–2096) Proposals to conserve the name *Scytophyllum* BORNEM. (fossil Pteridospermae, Peltaspermales) against *Scytophyllum* ECKL. & ZEYH. (Celastraceae) and the name *S. bergeri* with a conserved type. – *Taxon*, **61**: 1128–1129.
- ERWIN, D. H. (1996): The mother of mass extinctions. – *Scientific American*, **196** (7): 56–62.
- ERWIN, D. H. (1998): The end and the beginning: Recoveries from mass extinctions. – *Trends in Ecology and Evolution*, **13**: 344–349.
- ERWIN, D. H. (2003): Impact at the Permo-Triassic boundary: A critical evaluation. – *Astrobiology*, **3**: 67–74.
- ERWIN, D. H. (2006): Extinction. How life on Earth nearly ended 250 million years ago. 296 S.; Princeton (Princeton University Press).
- ESCAPA, I. H., DECOMBEIX, A. L., TAYLOR, E. L. & TAYLOR, T. N. (2010): Evolution and Relationships of the Conifer Seed Cone *Telemachus*: Evidence from the Triassic of Antarctica. – *International Journal of Plant Sciences*, **171**: 560–573.
- ETZOLD, A. & SCHWEIZER, V. (2005): Der Keuper in Baden-Württemberg. – In: DSK (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland IV, Keuper. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **253**: 214–258.

- FERGUSON, D. K. (1985): The origin of leaf-assemblages – new light on an old problem. – Review of Palaeobotany and Palynology, **46**: 117–188.
- FERGUSON, D. K. (2005): Plant taphonomy; ruminations on the past, the present, and the future. – *Palaaios*, **20**: 418–428.
- FERGUSON, D. K., HOFMANN, C.-C. & DENK, T. (1999): Taphonomy: field techniques in modern environments. – In: JONES, T. P. & ROWE, N. P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques: 87–91; London (Geological Society).
- FLICHE, P. (1910): Flore fossile du Trias en Lorraine et en Franche-Comté. – Bulletin de la Société des sciences de Nancy, (3), tome 11 (2), **11**: 222–286.
- FLORIN, R. (1933): Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. – Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, (3), **12**: 1–119.
- FRENTZEN, K. (1922a): Die Keuperflora Badens. – Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Karlsruhe, **28**: 1–76.
- FRENTZEN, K. (1922b): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschland. III: Lettenkohlen- und Schilfsandsteinflora. – Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins, Neue Folge, **10**: 63–73; **11**: 1–14.
- FRENTZEN, K. (1931): Die wichtigsten Fundstellen fossiler Pflanzen in Baden und die Entstehung ihrer pflanzenführenden Schichten. – 5. Muschelkalk, 6. Keuper, 7. Rhät, 8. Jura, 9. Tertiär. – Badische Geologische Abhandlungen, **3**: 41–65.
- FREY, W. & STECH, M. (2005): A morpho-molecular classification of the liverworts (Hepatophytina, Bryophyta). – *Nova Hedwigia*, **81**: 55–78.
- FRIS, E. M., PEDERSEN, K. R. & CRANE, P. R. (2005): When Earth started blooming: Insights from the fossil record. – Current Opinion in Plant Biology, **8**: 5–12.
- FROHLICH, M. W. & CHASE, M. W. (2007): After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. – *Nature*, **450**: 1184–1189.
- FUCHS, G., GRAUVOGEL-STAMM, L. & MADER, D. (1991): Une remarquable flore à *Pleuromeia* et *Anomopteris* in situ du Buntsandstein moyen (Trias inférieur) de l'Eifel (R. F. Allemagne) – morphologie, paléoécologie et paléogéographie. – *Palaeontographica*, (B), **222**: 89–120.
- GALL, J.-C. & GRAUVOGEL-STAMM, L. (2005): The early Middle Triassic "Grès à Voltzia" Formation of eastern France: a model of environmental refugium. – *Comptes Rendus Palevol*, **4**: 609–621.
- GALL, J.-C., GRAUVOGEL-STAMM, L., NEL, A. & PAPIER, F. (1998): La crise biologique du Permien et la renaissance triasque. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **326**: 1–12.
- GASTALDO, R. A. (2001): Terrestrial plants. – In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (Hrsg.): Palaeobiology, **2**: 312–315; Oxford (Blackwell).
- GASTALDO, R. A., ADENDORFF, R., BAMFORD, M., LABANDEIRA, C. C., NEVELING, J. & SIMS, H. (2005): Taphonomic trends of macrofloral assemblages across the Permian-Triassic boundary, Karoo Basin, South Africa. – *Palaaios*, **20**: 479–497.
- GEE, C. T. & GASTALDO, R. A. (2005): Sticks and mud, fruits and nuts, leaves and climate; plant taphonomy comes of age. – *Palaaios*, **20**: 415–417.
- GEYER, M., NITSCH, E. & SIMON, T. (2011): Geologie von Baden-Württemberg (5. Aufl.). 627 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- 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, Mémoires*, **50**: 1–225.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & ASH, S. R. (2005): Recovery of the Triassic land flora from the end-Permian life crisis. – *Comptes Rendus Palevol*, **4**: 525–540.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & DURINGER, 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 paleoecologie. – *Geologische Rundschau*, **72**: 23–51.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & LUGARDON, B. (2001): The Triassic lycopsids *Pleuromeia* and *Annalepis*: Relationships, evolution and origin. – *American Fern Journal*, **91**: 115–149.
- GREB, S. F., DiMICHELE, W. A. & GASTALDO, R. A. (2006): Evolution and importance of wetlands in earth history. – In: GREB, S. F. & DiMICHELE, W. A. (Hrsg.): Wetlands through time. – Geological Society of America, Special Papers, **399**: 1–40.
- GURNELL, A. M., PIÉGAY, H., SWANSON, F. & GREGORY, S. (2002): Large wood and fluvial processes. – *Freshwater Biology*, **74**: 601–619.
- HALLAM, A. & WIGNALL, P. B. (1997): Mass extinctions and their aftermath. 320 S.; Oxford (Oxford University Press).
- HALLAM, A. & WIGNALL, P. B. (1999): Mass extinctions and sea-level changes. – *Earth-Science Reviews*, **48**: 219–250.
- HARRIS, T. M. (1938): The British Rhaetic Flora. – 84 S.; London (British Museum of Natural History).
- HARRIS, T. M. (1939): *Naiadita*, a fossil bryophyte with reproductive organs. – *Annals of Bryology*, **12**: 57–70.
- HEINRICH, J., HENTSCH, J., WILSON, R., FELDBERG, K. & SCHNEIDER, H. (2007): Evolution of leafy liverworts (Jungermanniidae, Marchantiophyta): estimating divergence times from chloroplast DNA sequences using penalized likelihood with integrated fossil evidence. – *Taxon*, **56**: 31–44.
- HEINRICH, J., REINER-DREHWALD, M. E., FELDBERG, K., GRIMALDI, D. A., NASCIBENE, P. C., VON KONRAT, M. & SCHMIDT, A. R. (2011): *Kalolokia borealis* nov. gen. et sp. (Porellales, Jungermanniopsida): a leafy liverwort from the Cretaceous of Alaska. – Review of Palaeobotany and Palynology, **165**: 235–240.
- HEINRICH, J., WANG, X., IGNATOV, M. S. & KRINGS, M. (2014): A Jurassic moss from Northeast China with preserved sporophytes. – Review of Palaeobotany and Palynology, **204**: 50–55.
- HEMSLEY, A. R. (1989): The ultrastructure of the spore wall of the Triassic bryophyte *Nadiadita lanceolata*. – Review of Palaeobotany and Palynology, **61**: 89–99.
- HERMSEN, E. J., TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. (2007): A voltzialean pollen cone from the Triassic of Antarctica. – Review of Palaeobotany and Palynology, **144**: 113–122.
- HERMSEN, E. J., TAYLOR, E. L. & TAYLOR, T. N. (2009): Morphology and ecology of the *Antarcticycas* plant. – Review of Palaeobotany and Palynology, **153**: 108–123.
- HEUNISCH, C. (1980): Geologische Kartierung des NE-Quadranten des Blattes Nr. 6426 Aub im Maßstab 1 : 25 000 mit Erläuterungen. 112 S.; Würzburg (Geologisches Institut, Universität Würzburg). [unpubliziert]
- HEUNISCH, C. (1999): Die Bedeutung der Palynologie für Biostratigraphie und Fazies in der Germanischen Trias. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 207–220; München (Pfeil).
- HOCHULI, P. A. & FEIST-BURKHARDT, S. (2004): A boreal early cradle of angiosperms? Angiosperm-like pollen from the middle Triassic of the Barents Sea (Norway). – *Journal of Micro-palaeontology*, **23**: 97–104.

- HOCHULI, P. A., HERMANN, E., VIGRAN, J. O., BUCHER, H. & WEISSERT, H. (2010): Rapid demise and recovery of plant ecosystems across the end-Permian extinction event. – *Global and Planetary Change*, **74**: 144–155.
- HUEY, R. B. & WARD, P. D. (2005): Hypoxia, global warming, and terrestrial Late Permian extinctions. – *Science*, **308**: 398–401.
- HUGHES, N. F. (1994): The enigma of angiosperm origins. 303 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- KELBER, K.-P. (1983): *Schizoneura paradoxa* SCHIMP. & MOUG. aus dem Unteren Keuper Frankens. – *Naturwissenschaftliches Jahrbuch Schweinfurt*, **1**: 19–33.
- KELBER, K.-P. (1990): Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren. – *Berlingeria, Sonderhefte*, **1**: 1–67.
- KELBER, K.-P. (1993): Der dreidimensionale Bau der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus* (Equisetopsida, Equisetales) aus dem Unteren Keuper (Trias, Ladin). – In: KOVAR-EDER, J. (Hrsg.): Palaeovegetational development in Europe. Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference (PEPC 1991): 289–299; Wien.
- KELBER, K.-P. (1998): Phyt stratigraphische Aspekte der Makroflora des süddeutschen Keupers. – *Documenta naturae*, **117**: 89–115.
- KELBER, K.-P. (1999): Neue Befunde über die Schachtelhalme des Keupers. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 355–370; München (Pfeil).
- KELBER, K.-P. (2000): Paläobotanisch-geologische Exkursion in die Obere Trias Frankens. – *Terra Nostra*, **2000** (4): 120–142.
- KELBER, K.-P. (2003): Sterben und Neubeginn im Spiegel der Paläoflora. – In: HANSCH, W. (Hrsg.): Katastrophen in der Erdgeschichte – Wendezeiten des Lebens. – *Museo*, **19**: 38–59.
- KELBER, K.-P. (2005): Makroflora (Die Keuperflora). – In: DSK (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **253**: 32–41.
- KELBER, K.-P. (2007): Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper (Trias, Ladinium bis Rhätium). – In: SCHÜSSLER, H. & SIMON, T. (Hrsg.): Aus Holz wird Stein – Kieselhölzer aus dem Keuper Frankens: 37–100; Bergatreute-Aulendorf (Eppe).
- KELBER, K.-P. (2009): Lebensbilder der Unterkeuperzeit im Spiegel der paläontologischen Forschung. – *Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen*, **24**: 27–52.
- KELBER, K.-P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Entdeckung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. – *Museo*, **11**: 1–157.
- KELBER, K.-P. & NITSCH, E. (2005): Paläoflora und Ablagerungsräume im unterfränkischen Keuper (Exkursion H am 1. April 2005). – *Jahresberichte und Mitteilungen des oberheinhischen geologischen Vereins, Neue Folge*, **87**: 217–253.
- KELBER, K.-P., OKRUSCH, M. & NIKEL, S. (1997): Exotische Kristallingerölle aus dem süddeutschen Schilfsandstein (Mittlerer Keuper, Trias). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **206**: 93–131.
- 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.
- KENRICK, P. (1999): Opaque petrification techniques. – In: JONES, T. P. & ROWE, N. P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques: 87–91; London (Geological Society).
- KERP, H. (1996a): Post-Variscan late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: the onset to the Mesozoic. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, **90**: 263–285.
- KERP, H. (1996b): Der Wandel der Wälder im Laufe des Erdalters. – *Natur und Museum*, **126**: 421–430.
- KERP, H. & KRINGS, M. (1999): Light microscopy of cuticles. – In: JONES, T. P. & ROWE, N. P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques: 52–56; London (Geological Society).
- KERP, H. (2000): The modernization of landscapes during the Late Paleozoic–Early Mesozoic. – In: GASTALDO, R. A. & DIMICHELE, W. A. (Hrsg.): Phanerozoic terrestrial ecosystems. – *Paleontological Society Papers*, **6**: 79–113.
- KERP, H., ABU HAMAD, A., VÖRDING, B. & BANDEL, K. (2006): Typical Triassic Gondwanan floral elements in the Upper Permian of the paleotropics. – *Geology*, **34**: 265–268.
- KIDDER, D. L. & WORSLEY, T. R. (2004): Causes and consequences of extreme Permo-Triassic warming to globally equable climate and relation to the Permo-Triassic extinction and recovery. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **203**: 207–237.
- KIRICHKOVA, A. I. & KULIKOVA, N. K. (2005): The problem of correlation between Triassic continental sequences of Southern Germany, the Timan-Pechora Region, and Eastern Urals. – *Stratigraphy and Geological Correlation*, **13**: 416–429.
- KLAVINS, S. D., KELLOGG, D. W., KRINGS, M., TAYLOR, E. L. & TAYLOR, T. N. (2005): Coprolites in a Middle Triassic cycad pollen cone: evidence for insect pollination in early cycads? – *Evolutionary Ecology Research*, **7**: 479–488.
- KNOLL, A. H., BAMBACH, R. K., PAYNE, J. L., PRUSS, S. & FISCHER, W. W. (2007): Paleophysiology and end-Permian mass extinction. – *Earth and Planetary Science Letters*, **256**: 295–313.
- KOZUR, H. (1998): Some aspects of the Permian-Triassic boundary (PTB) and of the possible causes for the biotic crisis around this boundary. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**: 227–272.
- KOZUR, H. & REINHARDT, P. (1969): Charophyten aus dem Muschelkalk und dem Unteren Keuper Mecklenburgs und Thüringens. – *Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften*, **11**: 369–386.
- KRÄUSEL, R. (1955): Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel. I. Koniferen und andere Gymnospermen. – *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **71**: 1–27.
- KRÄUSEL, R. & SCHAARSCHMIDT, F. (1966): Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel. II. Pterophyllen und Taeniopteriden. – *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **84**: 1–64.
- KRASSILOV, V. A. & SCHUSTER, R. M. (1984): Paleozoic and Mesozoic fossils. – In: SCHUSTER, R. M. (Hrsg.): *New manual of bryology*: 1172–1193; Nichinan (Hattori Botanical Laboratory).
- KUSTATSCHE, E., DONÀ, H. & KRINGS, M. (2014a): Sporophyll organization in the Triassic isoetalean lycopsid *Lepacyclotes* (formerly *Annalepis*) *zeileri* from Germany. – *Paläontologische Zeitschrift*. DOI 10.1007/s12542-014-0246-0
- KUSTATSCHE, E., FRANZ, M., HEUNISCH, C., REICH, M. & WAPPLER, T. (2014b): Floodplain habitats of braided river systems: depositional environment, flora and fauna of the Solling Formation (Buntsandstein, Lower Triassic) from Bremke and Fürstenberg (Germany). – *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **94**: 237–270.
- KUSTATSCHE, E., HEUNISCH, C. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2012a): Taphonomical implications of the Ladinian megafloora and Palynoflora of Thale (Germany). – *Palaios*, **27**: 753–764.

- KUSTATSCHER, E., KELBER, K.-P. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2012b): *Danaeopsis* HEER ex SCHIMPER 1869 and its European Triassic species. – Review of Palaeobotany and Palynology, **183**: 32–49.
- KUSTATSCHER, E., POTT, C. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (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. (2005): The Ladinian flora (Middle Triassic) of the Dolomites: Palaeo-environmental reconstructions and palaeoclimatic considerations. – Geo. Alp., **2**: 31–51.
- KUSTATSCHER, E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2007): Taxonomical and palaeogeographic considerations on the seedfern genus *Psilozamites* with some comments on *Anomozamites*, *Dicroidium*, *Pseudoctenis* and *Ctenozamites*. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **243**: 71–100.
- KUSTATSCHER, E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2008): Lycophytes and horsetails from the Triassic flora of Thale (Germany). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **250**: 65–77.
- KUSTATSCHER, E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2010): Seed ferns and cycadophytes from the Triassic flora of Thale (Germany). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **258**: 195–217.
- 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. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2013): Seed ferns from the European Triassic – an overview. – In: TANNER, L. H., SPIELMANN, J. A., LUCAS, S. G. (Hrsg.): The Triassic System. – Bulletins of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **61**: 331–344.
- KUSTATSCHER, E., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. & ROGGI, G. (2010a): Macrofloras and palynomorphs as possible proxies for palaeoclimatic and palaeoecological studies: A case study of Kuehriesenkopf/Monte Prà della Vacca (Olang Dolomites, N-Italy). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **290**: 71–80.
- 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., WACHTLER, M. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2007): Horsetails and seedferns from the Middle Triassic (Anisian) locality Kühriesenkopf (Monte Prà della Vacca) in the Dolomites (Northern Italy). – Palaeontology, **50**: 1277–1298.
- KUSTATSCHER, E., WACHTLER, M. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2010b): Lycophytes from the Middle Triassic (Anisian) locality Kühriesenkopf (Monte Prà della Vacca) in the Dolomites (Northern Italy). – Palaeontology, **53**: 595–626.
- KVACEK, J. & STRAKOVA, M. (1997): Catalogue of fossil plants described in works of KASPAR M. STERNBERG. 201 S.; Prag (National Museum).
- LINNELL, T. (1933): Zur Morphologie und Systematik triassischer Cycadophyten. II. Über *Scytophyllum* BORNEM., eine wenig bekannte Cycadophytengattung aus dem Keuper. – Svensk Botanisk Tidskrift, **27**: 310–330.
- LOOY, C. V. (2000): The Permian-Triassic biotic crisis: Collapse and recovery of terrestrial ecosystems. – Utrecht LPP Contribution Series, **13**: 113 S.
- LOOY, C. V., BRUGMAN, W. A., DILCHER, D. L. & VISSCHER, H. (1999): The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crises. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, **96**: 13857–13862.
- LOOY, C. V., KERP, H., DUJNSTEE, I. A. P. & DiMICHELE, W. A. (2014): The late Paleozoic ecological-evolutionary laboratory, a land-plant fossil record perspective. – The Sedimentary Record, **12**: 1–10.
- LOOY, C. V., TWITCHED, R. J., DILCHER, D. L., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. & VISSCHER, H. (2001): Life in the end-Permian dead zone. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, **98**: 7879–7883.
- MADER, D. (1990): Palaeoecology of the flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe, **2**, Keuper and Index: 937–1582; Stuttgart & New York (G. Fischer).
- MADER, D. (1995): Taphonomy, sedimentology and genesis of plant fossil deposit types in Lettenkohle (Lower Keuper) and Schilfsandstein (Middle Keuper in Lower Franconia (Germany)). – 164 S.; Frankfurt am Main (P. Lang).
- MADER, D. (1997): Palaeoenvironmental evolution and bibliography of the Keuper (Upper Triassic) in Germany, Poland and other parts of Europe. 1058 S.; Köln (Sven von Loga Verlag).
- MÄGDEFRAU, K. (1968): Paläobiologie der Pflanzen (4. Aufl.). 549 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- MAHESHWARI, H. K. (2007): Deciphering angiosperm origins. – Science, **92**: 606–611.
- MARTÍN-CLOSAS, C. (2003): The fossil record and evolution of freshwater plants: A review. – Geologica Acta, **1**: 315–338.
- MARTÍN-CLOSAS, C. (2003): The fossil record and evolution of freshwater plants: a review. – Geologica Acta, **1**: 315–38.
- MAYER, G. (1978): Eine Algenkolonie auf einer Rippelfläche des Lettenkeupers von Bretten (Kraichgau). – Der Aufschluß, **29**: 259–262.
- McELWAIN, J. C. & PUNYASANA, S. W. (2007): Mass extinction events and the plant fossil record. – Trends in Ecology and Evolution, **22**: 548–557.
- MENG, F. (2000): Advances in the study of Middle Triassic plant of the Yangtze Valley of China. – Acta Palaeontologica Sinica, **39**: 154–166.
- MEYER, S. V. (1989): Fundamentals of Palaeobotany. 432 pp.; London (Chapman & Hall).
- MOISAN, P. & VOIGT, S. (2013): Lycopsids from the Madygen Lagerstätte (Middle to Late Triassic, Kyrgyzstan, Central Asia). – Review of Palaeobotany and Palynology, **192**: 42–64.
- MOISAN, P., VOIGT, S., POTT, C., BUCHWITZ, M., SCHNEIDER, J. W. & KERP, H. (2011): Cycadalean and bennettitalean foliage from the Triassic Madygen Lagerstätte (SW Kyrgyzstan, Central Asia). – Review of Palaeobotany and Palynology, **164**: 93–108.
- MOISAN, P., VOIGT, S., SCHNEIDER, J. W. & KERP, H. (2012): New fossil bryophytes from the Triassic Madygen Lagerstätte (SW Kyrgyzstan). – Review of Palaeobotany and Palynology, **187**: 29–37.
- MOREL, E. M., ARTABE, A. E. & SPALLETI, L. A. (2003): Triassic floras of Argentina: biostratigraphy, floristic events and comparison with other areas of Gondwana and Laurasia. – Alcheringa, **27**: 231–243.
- MOSBRUGGER, V. (1998): Vegetationsentwicklung in der Trias. – In: HEIZMANN, E. P. J. (Hrsg.): Erdgeschichte mitteleuropä-

- ischer Regionen, **2**. Vom Schwarzwald zum Ries: 67–76; München (Pfeil).
- NITSCH, E. (2005): Paläoböden im süddeutschen Keuper (Exkursion E am 31. März 2005). – Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins, Neue Folge, **87**: 135–176.
- OOSTENDORP, C. (1987): The bryophytes of the Palaeozoic and the Mesozoic. – Bryophytorum Bibliotheca, **34**: 112 S.
- PARRISH, J. T. (1998): Interpreting Pre-Quaternary Climate from the Geologic Record. 348 S.; New York (Columbia University Press).
- PARRISH, J. T. (1999): Pangaea und das Klima der Trias. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt: 37–42; München (Pfeil).
- PASSONI, L. & VAN KONIJENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2003): New taxa of fossil Carnian plants from Mount Pora (Bergamasco Alps, Northern Italy). – Review of Palaeobotany and Palynology, **123**: 321–346.
- POORT, R. J., CLEMENT-WESTERHOF, J. A., LOOY, C. V. & VISSCHER, H. (1997): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XVII. Conifer extinction in Europe at the Permian-Triassic junction: Morphology, ultrastructure and geographic/stratigraphic distribution of *Nuskoisporites dulhuntyi* (prepollen of *Ortiseia*, Walchiaceae). – Review of Palaeobotany and Palynology, **97**: 9–39.
- PÖPPELREITER, M. (1999): Controls on epeiric successions exemplified with the mixed siliciclastic-carbonate Lower Keuper (Ladinian, German Basin). – Tübinger geowissenschaftliche Arbeiten, (A), **51**: 1–126.
- POREDA, R. J. & BECKER, L. (2003): Fullerenes and interplanetary dust at the Permian-Triassic boundary. – Astrobiology, **3**: 75–90.
- POTT, C., KERP, H. & KRINGS, M. (2007a): Morphology and epidermal anatomy of *Nilssonia* (cycadalean foliage) from the Upper Triassic of Lunz (Lower Austria). – Review of Palaeobotany and Palynology, **143**: 197–217.
- POTT, C., KERP, H. & KRINGS, M. (2007b): *Pseudoctenis comeilii* nov. spec. (cycadalean foliage) from the Carnian (Upper Triassic) of Lunz, Lower Austria. – Annalen des Naturhistorischen Museums Wien, **A109**: 1–17.
- POTT, C., KERP, H. & KRINGS, M. (2008): Sphenophytes from the Carnian (Upper Triassic) of Lunz am See (Lower Austria). – Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt, **148**: 183–199.
- POTT, C. & KRINGS, M. (2010): Gymnosperm foliage from the Upper Triassic of Lunz, Lower Austria: an annotated checklist and identification key. – Geo.Alp, **7**: 19–38.
- POTT, C., KRINGS, M. & KERP, H. (2007c): The first record of *Nilssoniopteris* (Gymnospermophyta, Bennettitales) from the Carnian (Upper Triassic) of Lunz, Lower Austria. – Palaeontology, **50**: 1299–1318.
- POTT, C., MILLER, I. M., KERP, H., VAN KONIJENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. & ZIJLSTRA, G. (2007d): Proposal to conserve the name *Pterophyllum* (Foss., Bennettitales) with a conserved type. – Taxon, **56**: 966–967.
- POTT, C., VAN KONIJENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., KERP, H. & KRINGS, M. (2007e): Revision of the *Pterophyllum* species (Cycadophytina: Bennettitales) in the Carnian (Late Triassic) flora from Lunz, Lower Austria. – Review of Palaeobotany and Palynology, **147**: 3–27.
- PRAKASH, U., KULSHRESTHA, A. K., VIBHUTI RAI & TRIPATHI, P. P. (1994): Early angiosperms: Their origin and evolution – a review. – Biological Memoirs, **20**: 55–78.
- PRETO, N., KUSTATSCHER, E. & WIGNALL, P. B. (2010): Triassic climates – state of the art and perspectives. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **290**: 1–10.
- QUENSTEDT, F. A. (1885): Handbuch der Petrefaktenkunde (3. Aufl.). 1239 S.; Tübingen (Laupp).
- REES, P. M. (2002): Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction. – Geology, **30**: 827–830.
- RETALLACK, G. J. (1997): Earliest Triassic origin of *Isoetes* and quillwort adaptive radiation. – Journal of Paleontology, **71**: 500–521.
- RETALLACK, G. J. (1999): Palaeosols. – In: JONES, T. P. & ROWE, N. P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques: 214–219; London (Geological Society).
- RETALLACK, G. (2013): Permian and Triassic greenhouse crises. – Gondwana Research, **24**: 90–103.
- RETALLACK, G. J. & KRULL, E. S. (2006): Carbon isotopic evidence for terminal-Permian methane outbursts and their role in extinctions of animals, plants, coral reefs, and peat swamps. – In: GREB, S. F. & DiMICHELE, W. A. (Hrsg.): Wetlands through time. – Geological Society of America, Special Papers, **399**: 249–268.
- RETALLACK, G. J., METZGER, C. A., GREAVES, T., JAHREN, A. H., SMITH, R. M. H. & SHELDON, N. D. (2006): Middle-Late Permian mass extinction on land. – Geological Society of America Bulletins, **118**: 1398–1411.
- RETALLACK, G. J., SHELDON, N. D., CARR, P. F., FANNING, M., THOMPSON, C. A., WILLIAMS, M. L., JONES, B. G. & HUTTON, A. (2011): Multiple Early Triassic greenhouse crises impeded recovery from Late Permian mass extinction. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **308**: 233–251.
- RETALLACK, G. J., VEEVERS, J. J. & MORANTE, R. (1996): Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants. – Geological Society of America, Bulletins, **108**: 195–207.
- ROGHI, G., KUSTATSCHER, E. & VAN KONIJENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2006a): Late Triassic Plant from Julian Alps (Italy). – Bollettino della Società Paleontologica Italiana, **45**: 133–140.
- ROGHI, G., RAGAZZI, E. & GIANOLLA, P. (2006b): Triassic amber of the Southern Alps (Italy). – Palaios, **21**: 143–154.
- ROMANO, C., GOUEMAND, N., VENNEMANN, T. W., WARE, D., SCHNEEBELI-HERMANN, E., HOCHUL, P. A., BRÜHWILER, T. W. & BUCHER, H. (2013): Climatic and biotic upheavals following the end-Permian mass extinction. – Nature Geoscience, **6**: 57–60.
- ROSELT, G. (1954): Ein neuer Schachtelhalm aus dem Keuper und Beiträge zur Kenntnis von *Neocalamites meriani* BRONG. – Geologie, **3**: 617–643.
- ROSELT, G. (1956): Eine neue männliche Gymnospermenfruktifikation aus dem Unteren Keuper von Thüringen und ihre Beziehungen zu anderen Gymnospermen. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller Universität Jena, mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe, **5** (12): 75–119.
- ROSELT, G. (1958): Neue Koniferen aus dem Unteren Keuper und ihre Beziehungen zu verwandten fossilen und rezenten. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller Universität Jena, mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe, **7** (4/5): 387–409.
- ROSELT, G. (1960): Neue Cycadophyten-Reste aus dem Unteren Keuper. – Senckenbergiana lethaea, **41**: 121–137.
- ROTHWELL, G. W., GRAUVOGEL-STAMM, L. & MAPES, G. (2000): An herbaceous fossil conifer: Gymnospermous ruderals in the evolution of Mesozoic vegetation. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **156**: 139–145.

- ROZYNEK, B. (2008): *Schozachia donaea* n. gen., n. sp., a new cycad megasporophyll from the Middle Triassic (Ladinian) of Southern Germany. – *Palaeodiversity*, **1**: 1–18.
- RÜHLE VON LILIENSTERN, H. (1928): „*Dioonites pennaeformis* SCHENK“, eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle. – *Paläontologische Zeitschrift*, **10**: 91–107.
- RÜHLE VON LILIENSTERN, H. (1931): Über *Chiropteris* KURR. – *Paläontologische Zeitschrift*, **13**: 254–274.
- SAHNEY, S. & BENTON, M. J. (2008): Recovery from the most profound mass extinction of all time. – *Proceedings of the Royal Society, London*, (B), **275**: 759–765.
- SAITO, R., KAIHO, K., OBA, M., TAKAHASHI, S., CHEN, Z. Q. & TONG, J. N. (2013): A terrestrial vegetation turnover in the middle of the Early Triassic. – *Global and Planetary Change*, **105**: 152–159.
- SANDBERGER, F. (1890): Übersicht der Versteinerungen der Trias-Formation Unterfrankens. – *Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, Neue Folge*, **23**: 1–46.
- SCHENK, A. (1864): Beiträge zur Flora des Keupers und der rhaetischen Formation. – *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Bamberg*, **7**: 51–142.
- SCHIMPER, W. P. (1869–1874): *Traite de Paleontologie vegetale ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations geologiques et la flore du monde actuel*. – **1** (1869): 738 S., **2** (1870–1872): 869 S., **3** (1874): 966 S., Atlas (1874); Paris (Bailliere et Fils).
- SCHINDLER, T., UHL, D., SCHOCH, R. & WUTTKE, M. (2009). Die Fossilgemeinschaften des Buntsandsteins und des basalen Muschelkalks in der Pfalz – Abbilder einer stufenweisen Floren-Faunen-Erhholung nach der Perm-Trias-Krise? – *Mitteilungen der Pollichia*, **94**: 11–37.
- SCHMIDT, M. (1938): Die Lebewelt unserer Trias – Nachtrag 1938. 143 S.; Oehringen (Rau).
- SCHOENLEIN, J. L. (1865): Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens. 22 S.; Wiesbaden (Kreidel). [Text A. SCHENK]
- SCHOFIELD, W. B. (2001): *Introduction to Bryology*. 431 S.; Caldwell (Blackburn Press).
- SCHÜTZE, E. (1901): Beiträge zur Kenntnis der triassischen Koniferengattungen: *Pagiophyllum*, *Voltzia* und *Widdringtonites*. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **57**: 240–274.
- SCHULZ, E. & HEUNISCH, C. (2005): Palynostratigraphische Gliederungsmöglichkeiten des deutschen Keupers. – In: DSK (Hrsg.): *Stratigraphie von Deutschland IV, Keuper*. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **253**: 43–49.
- SCHUSTER R. M. (1981): Paleocology, origin, distribution through time, and evolution of Hepaticae and Anthocerotae. – In: NIKLAS, K. J. (Hrsg.): *Palaeobotany, paleocology, and evolution*, **2**: 129–191; New York (Praeger).
- SCHWEITZER, H.-J. & KIRCHNER, M. (1995): Die rhäto-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 8. Ginkgophyta. – *Palaeontographica*, (B), **237**: 1–58.
- SEIDEL, G. & STEINER, W. (1994): Zur Ausbildung und Pflanzenführung des Lettenkeupers (Unterer Keuper/Trias) bei Weimar/Thüringen. – *Beiträge zur Geologie von Thüringen, Neue Folge*, **1**: 27–52.
- SPALLETTI, L. A., ARTABE, A. E. & MOREL, E. M. (2003): Geological factors and evolution of southwestern Gondwana Triassic plants. – *Gondwana Research*, **6**: 119–134.
- SPICER, R.A. (1991): Plant taphonomic processes. – In: ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. G. (Hrsg.): *Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record*: 71–113; New York & London (Plenum Press).
- STERNBERG, K. (1820–1838): Versuch einer botanisch-geognostischen Darstellung der Flora der Vorwelt. – **1** (1): 1–24, Leipzig & Prag 1820; **1** (2): 1–33 o. O. 1822; **1** (3): 1–39 + 1, Regensburg 1823; **1** (4): 1–48 + I–XLII + 8 S. Index, Regensburg 1825; **2** (5–6): 1–80, Prag 1833; **2** (7–8): 81–200 + I–LXXI, Prag 1838.
- SUES, H.-D. & FRASER, N. C. (2010): *Triassic life on land – the great transition*. – 236 S.; New York (Columbia University Press).
- SUN, G., MENG, F., QIAN, L. & OUYANG, S. (1995): Triassic floras. – In: LI, X. (Hrsg.): *Fossil floras of China through the geological ages*: 305–342; Guangzhou (Guangdong Science & Technology Press).
- SUN, Y. D., JOACHIMSKI, M. M., WIGNALL, P. B., YAN, C. B., CHEN, Y. L., JIANG, H. S., WANG, L. N. & LAI, X. L. (2012): Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. – *Science*, **338**: 366–370.
- SÜSS, H. & STEINER, W. (1992): *Paradoxoxylon* sp., eine Bennettitacee aus dem Keuper von Thüringen. – *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften*, **20**: 583–591.
- TAYLOR, T. N. & GRAUVOGEL-STAMM, L. (1995): The ultrastructure of voltzialean pollen. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, **84**: 281–303.
- TAYLOR, T. N. & KRINGS, M. (2005): Fossil microorganisms and land plants: associations and interactions. – *Symbiosis*, **40**: 119–135.
- TAYLOR, E. L., TAYLOR, T. N., KERP, H. & HERMSEN, E. J. (2006): The Mesozoic seed ferns: Old paradigms, new discoveries. – *Journal of the Torrey Botanical Society*, **133**: 62–82.
- TAYLOR, T. N., TAYLOR, E. L. & KRINGS, M. (2009): *Paleobotany – The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 1230 S.; Burlington (Academic Press).
- THOMAS, L. (2002): *Coal Geology*. 384 S.; Chichester (Wiley).
- TIDWELL, W. D. & ASH, S. R. (1994): A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. – *Journal of Plant Research*, **107**: 417–442.
- THOMAS, B. A. & CLEAL, C. J. (1999): Abscission in the fossil record. – In: KURMANN, M. H. & HEMSLEY, A. R. (Hrsg.): *The evolution of plant architecture*: 183–203; Kew (Royal Botanic Gardens).
- TVERDOKHLEBOV, V. P. (2004): Buried *Equisetites* thickets from the Middle Triassic of the south Cis-Urals, Russia. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **2004**: 595–604.
- URLICHS, M. (1982): Zur Stratigraphie und Fossilführung des Lettenkeupers (Ob. Trias) bei Schwäbisch Hall (Baden-Württemberg). – *Jahresberichte und Mitteilungen des oberheinischen geologischen Vereins, Neue Folge*, **64**: 213–224.
- VAKHRAMEEV, V. A., DOBRUSKINA, I. A., MEYEN, S. V. & ZAKLINSKAJA, E. D. (1978): Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. 300 S.; Jena (VEB G. Fischer).
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J. H. A. (2008): The Jurassic fossil plant record of the UK area. – *Proceedings of the Geologists' Association*, **119**: 59–72.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., KUSTATSCHER, E. & WACHTLER, M. (2006): Middle Triassic (Anisian) ferns from Kühwiesenkopf (Monte Pra Della Vacca), Dolomites, Northern Italy. – *Palaeontology*, **49**: 943–968.

- VISSCHER, H., BRINKHUIS, H., DILCHER, D. L., ELSIK, W. C., ESHET, Y., LOOY, C. V., RAMPINO, M. R. & TRAVERSE, A. (1996): The terminal Paleozoic fungal event: Evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**: 2155–2158.
- VISSCHER, H., SEPHTON, M. A. & LOOY, C. V. (2011): Fungal virulence at the time of the end-Permian biosphere crisis? – *Geology*, **39**: 883–886.
- WANG ZI-QIANG (1996): Past global floristic changes: The Permian great Eurasian floral interchange. – *Palaentology*, **39**: 189–217.
- WANG, ZI-QIANG & CHEN, AN-SHU (2001): Traces of arborescent lycopsids and dieback of the forest vegetation in relation to the terminal Permian mass extinction in North China. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, **117**: 217–243.
- WATSON, E. V. (1971): The structure and life of bryophytes (3. Aufl.). 211 S.; London (Hutchinson & Co.).
- WEBER, R. (2005): *Equisetites aequecaliginosus* sp. nov., ein Riesenschachtelhalm aus der spätpaläozoischen Formation Santa Clara, Sonora, Mexiko. – *Revue de Paléobiologie*, **24**: 331–364.
- WERNERBURG, R. (2004): Fossilagerstätten im Unteren Keuper Thüringens (Erfurt-Formation, Mitteltrias). Teil 1: ICE-Trasse südlich der BAB 71-Ausfahrt „Arnstadt-Nord“. – *Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen*, **19**: 55–74.
- WIKSTRÖM N., V. SAVOLAINEN M. & CHASE, W. (2003): Angiosperm divergence times: congruence and incongruence between fossils and sequence divergence estimates. – In: DONOGHUE, P. C. J. & SMITH, M. P. (Hrsg.): *Telling the evolutionary time: Molecular Clocks and the Fossil Record*: 142–165; London (Taylor & Francis).
- WIERER, J. F. (1997): Vergleichende Untersuchungen an Megasporenvergesellschaftungen der alpinen und germanischen Mittel- und Obertrias. – *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A)*, **35**: 1–175.
- WIGNALL, P. B. (2001): End-Permian extinction. – In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (Hrsg.): *Palaeobiology*, **2**: 226–229; Oxford (Blackwell).
- WILDE, V. & HEUNISCH, C. (1990): Auftreten und Erhaltung von Moosen im Mesozoikum (Keuper und Wealden) Nordwestdeutschlands. – *Nachrichten der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **43**: 155.
- WILLIS, K. J. & McELWAIN, J. C. (2002): The evolution of plants. 378 S.; Oxford (Oxford University Press).
- XIONG, C. & WANG, Q. (2011): Permian-Triassic land-plant diversity in South China: Was there a mass extinction at the Permian/Triassic boundary? – *Paleobiology*, **37**: 157–167.
- YIN, H. F., FENG, Q., LAI, X., BAUD, A. & TONG, J. (2007): The protracted Permo-Triassic crisis and multi-episode extinction around the Permian-Triassic boundary. – *Global and Planetary Change*, **55**: 1–20.
- YU, J., BROUTIN, J., HUANG, Q. & GRAUVOGEL-STAMM, L. (2010): *An-nalepis*, a pioneering lycopsid genus in the recovery of the Triassic land flora in South China. – *Comptes Rendus Palevol*, **9**: 479–486.
- ZHOU ZHIYAN & WU XIANGWU (2006): The rise of ginkgoalean plants in the early Mesozoic: a data analysis. – *Geological Journal*, **41**: 363–375.
- ZIEGLER, A. M., ESHEL, G., REES, P. M., ROTHFUS, T. A., ROWLEY, D. B. & SUNDERLIN, D. (2003): Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. – *Lethaia*, **36**: 227–254.
- ZIJLSTRA, G., KUSTATSCHE, E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2007): (1789-1790) Proposals to conserve the name *Schizoneura* against *Convallarites* and *S. paradoxa* against *C. erecta* (fossil Sphenopsida). – *Taxon*, **56**: 965–966.
- ZIJLSTRA, G., KUSTATSCHE, E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (2009): Proposal to conserve the name *Sphenozamites* (fossil Cycadophyta). – *Taxon*, **58**: 1016.
- ZIJLSTRA G., KUSTATSCHE E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J. H. A. (2010): (1987–1988) Proposal to conserve the name *Danaeopsis* HEER ex SCHIMP. 1869 (fossil Pteridophyta) against *Marantacea* JAEGER 1827 (fossil Pteridophyta) and *DANAEOPSIS* C. PRESL (recent Pteridophyta). – *Taxon*, **59**: 1904–1906.