Kelber, K.-P. (1988): Was ist *Equisetites foveolatus?* In: Hagdorn, H. (ed.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim.- Sonderbände d. Ges. f. Naturk. in Württemberg, 1: 166-184, 42 fig.; Stuttgart.

# Was ist *Equisetites foveolatus*?

von Klaus-Peter Kelber, Würzburg

42 Abbildungen

*Zusammenfassung:* Länglich- und rundlich-ovale Vertiefungen, die in flächigen fossilen Pflanzenorganen integriert sind und bisher als das kennzeichnende Merkmal von *Equisetites foveolatus* Roselt betrachtet wurden, kommen auch auf Rinden und Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* vor. Die hier vorgestellten Neufunde aus dem fränkischen Unteren Keuper (Trias, Ladin) lassen aufgrund ihrer merkmalsreichen Details eine Untergliederung in verschiedene Typen zu. Wahrscheinlich wurden die narbenartigen Beprägungen durch Ereignisse aus dem Interaktionsbereich zwischen Tier und Pflanze verursacht.

*Abstract:* Elliptical depressions occuring on fossil plant organs with even surfaces have until now been regarded as typical characters of *Equisetites foveolatus* Roselt. They are also found on the cortex of *Equisetites arenaceus.* New finds from the Lower Keuper (Triassic, Ladinian) of Franconia allow the distinction of different types, based on characteristic details. Probably the scarlike imprints were caused by events interacting between animal and plant.

## Einleitung

In den fossilen Pflanzenlagern des Unteren Keupers sind die Vertreter der Equisetales das dominante Florenelement. Trotz der Fülle des Materials ist die systematische Differenzierung bei vielen Arten schwierig, denn die Lückenhaftigkeit der fossilen Überlieferung gestattet im überwiegenden Maße nur Beobachtungen an vergleichsweise durablen Pflanzenorganen, die eine phytostratinomische Beanspruchung überstanden haben. Bedingt durch diese Vorauswahl kann nicht ausgeschlossen werden, daß die herangezogenen diagnostischen Organ-Merkmale für eine taxonomische Ansprache unerheblich oder in der Variabilität der Pflanze enthalten sind oder daß bisher unbekannte Zeugnisse biologischer Interaktion irrtümlicherweise zur taxonomischen Kennzeichnung verwendet werden.

Eine weitere paläobotanik-immanente Schwierigkeit besteht deshalb in der Notwendigkeit, Fundstücke mit Organ-Zusammenhängen zu finden, diese miteinander zu kombinieren und im Idealfall ein Gesamtbild des pflanzlichen Individuums zu rekonstruieren. Gerade solche Bindeglieder, ebenso größere Pflanzenteile, gehören jedoch in den allochthonen Taphofloren des Unteren Keupers zu den ausgesprochenen Seltenheiten.

Bei der Teilbearbeitung des umfangreichen Materials der Sammlung Ruehle von Lilienstern aus dem Unteren Keuper von Bedheim beschrieb Roselt (1954) vier inkohlte Pflanzenabdrücke, die gemeinsame, bis dahin unbekannte Merkmale aufwiesen. Es handelte sich um Rindenfragmente, deren Zugehörigkeit zur Gattung



*Equisetites* zumindest bei einem Exemplar durch basale Blattscheidenreste mit Kommissuralfurchen ausgewiesen ist. Die Reste sind durch Längsreihen mit grubenartigen ovalen Vertiefungen gekennzeichnet, die eine Größe von 2,5 × 1,5 mm beziehungsweise 4,5 × 2 mm erreichen. Neben oval-länglichen Formen kommen auch kleinere, dann eher ovalrundliche Grübchen vor. Diese Merkmale wurden von Roselt (1954: 619) zur Charakterisierung der neu errichteten Schachtelhalmspezies *Equisetites foveolatus* herangezogen.

Desgleichen wurden von Kräusel (1958:81) aus dem unteren Lias von Sassendorf zwei Fragmente von artikulaten Pflanzen mit den Merkmalen von *Equisetites foveolatus* beschrieben. Auch hier sind die Narben mehr oder weniger in Längsreihen angeordnet, die größten der länglich-runden bis ovalen Eindrücke messen 4–5 × 2–2,5 mm. Einer der beschriebenen Pflanzenreste zeigt nach Kräusel noch den Ring der Einzelblättchen, die zu einer Blattscheide verwachsen sind und hierdurch in ihrer Gestalt völlig mit *Equisetites muensteri* übereinstimmen.

Neufunde mit den diagnostischen Eigenschaften von *Equisetites foveolatus* Roselt aus dem fränkischen Unterkeuper, die durch ihren Detailreichtum den Kenntnisstand zu diesem Problemkreis verbessern können, sollen in dieser Arbeit beschrieben und abgebildet werden.

## Zur Geologie der Fundorte

Topographische Lage:
Werksandsteinbruch Schleerieth, TK 1:25000,
Blatt 5926 Geldersheim, R 35 78140, H 55 43160

Werksandsteinbruch Gnodstadt, TK 1:25 000,
Blatt 6326 Ochsenfurt, R 35 81720, H 55 01240

Straßenbaustelle an der Bundesstraße 13 am Wolfgangsberg bei Ochsenfurt,
TK 1:25000, Blatt 6326 Ochsenfurt,
R 35 77870, H 55 02220

Alle Funde kommen aus den basalen „Blauen und Grünen Tonen mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen", einem lithostratigraphischen Schichtglied des germanotypen Unteren Keupers (oberes Ladin, Trias), das durch Hoffmann (1964: 66, 1967) in die fränkische Regionalstratigraphie eingeführt wurde. Es handelt sich dabei um einen außerordentlich variablen Schichtstoß, der vom Dach des Werksandsteins bis zur Basis der Alberti-Bank reicht, dessen basaler Teil jedoch oft noch mit der faziellen Ausbildung des Werksandsteins verknüpft ist. Deshalb treten in diesem Komplex bei der Fixierung der Untergrenze erhebliche Schwierigkeiten auf, denn wie bereits mehrfach erwähnt (Geyer u. Kelber 1987, Kelber 1987), wechselt der obere Werksandsteinbereich an den Fundlokalitäten mehr oder weniger kontinuierlich vom sandigen zum tonigen Sediment. Übereinstimmend kommen hier zusammen mit den ehemals subaerischen Pflanzenteilen eingeschwemmte Würzelchen sowie auch Wurzelhorizonte in situ vor. Allerdings fehlen an den drei Fundorten die namengebenden blutrot abfärbenden Roteisensteinkon-

kretionen, die Pflanzenhorizonte sind vielmehr mit kleinen Brauneisenknollen durchsetzt, die durch Oxidation von primären Pyritvererzungen entstanden sind. Dies kann als Hinweis für ein euxinisches Milieu im Sedimentationsbereich gewertet werden.

Bei den Pflanzen-Lagerstätten in den basalen „Blauen und Grünen Tonen mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen" handelt es sich um die allochthone Anreicherung von Resten einer relativ artenarmen hydrophilen Flora, die im wesentlichen aus den Schäften und der Beblätterung von Equisetaceen besteht. Im Rahmen größerer Fossilaufsammlungen wurden als eher seltene Komponente auch die Reste mit den charakteristischen *Equisetites foveolatus*-Narben gefunden.

## Beschreibung der Neufunde

Material:
Fundpunkt Schleerieth: 15 Fundstücke, davon 5 mit Gegendruck.
Fundpunkt Gnodstadt: 1 Exemplar ohne Gegendruck.
Fundpunkt Wolfgangsberg bei Ochsenfurt: 3 Fundstücke, ohne Gegendruck.
Alle Stücke werden in der Privatsammlung Kelber, 8702 Burggrumbach, aufbewahrt.

### Allgemeine Beobachtungen:

Das Relief der länglich- oder rundlich-ovalen Vertiefungen blieb in der Mehrzahl auf flächigen Pflanzenteilen in Form von kohligen Abdrücken überliefert. Allerdings wurden die meisten der vorliegenden Fundstücke schon im destruierten Zustand eingebettet – dann sind die zerschlitzten insel- und halbinselähnlichen Umrißlinien des pflanzlichen Gewebes mit einer deutlichen Kontur dem Sediment aufgeprägt (Abb. 6, 7). Die Entstehung der beinahe artifiziell anmutenden glatt-geschwungenen Begrenzungen scheint mit der Genese der oval-grubigen Narben im Zentrum ursächlich verknüpft zu sein. Die Deformation reicht bis zu isolierten kohlegefüllten Vertiefungen, die dispers im Sediment verteilt sind (Abb. 30, 33–36). Bei günstiger Erhaltung ist hier noch ein reliktischer Saum des ursprünglich unbeprägten Pflanzenmaterials überliefert (Abb. 31).

An 3 Resten, die sicher zu *Equisetites arenaceus* gehören, können die *Equisetites foveolatus*-Vertiefungen festgestellt werden. Die Bestimmung von *Equisetites*

*Abb. 1–4:* Umgezeichnete inkohlte Pflanzenabdrücke, die durch länglich oder rundlich ovale Vertiefungen gekennzeichnet sind.

*Abb. 1, 2:* Zusammenhängende Blattscheide und Rinde von *Equisetites arenaceus.*

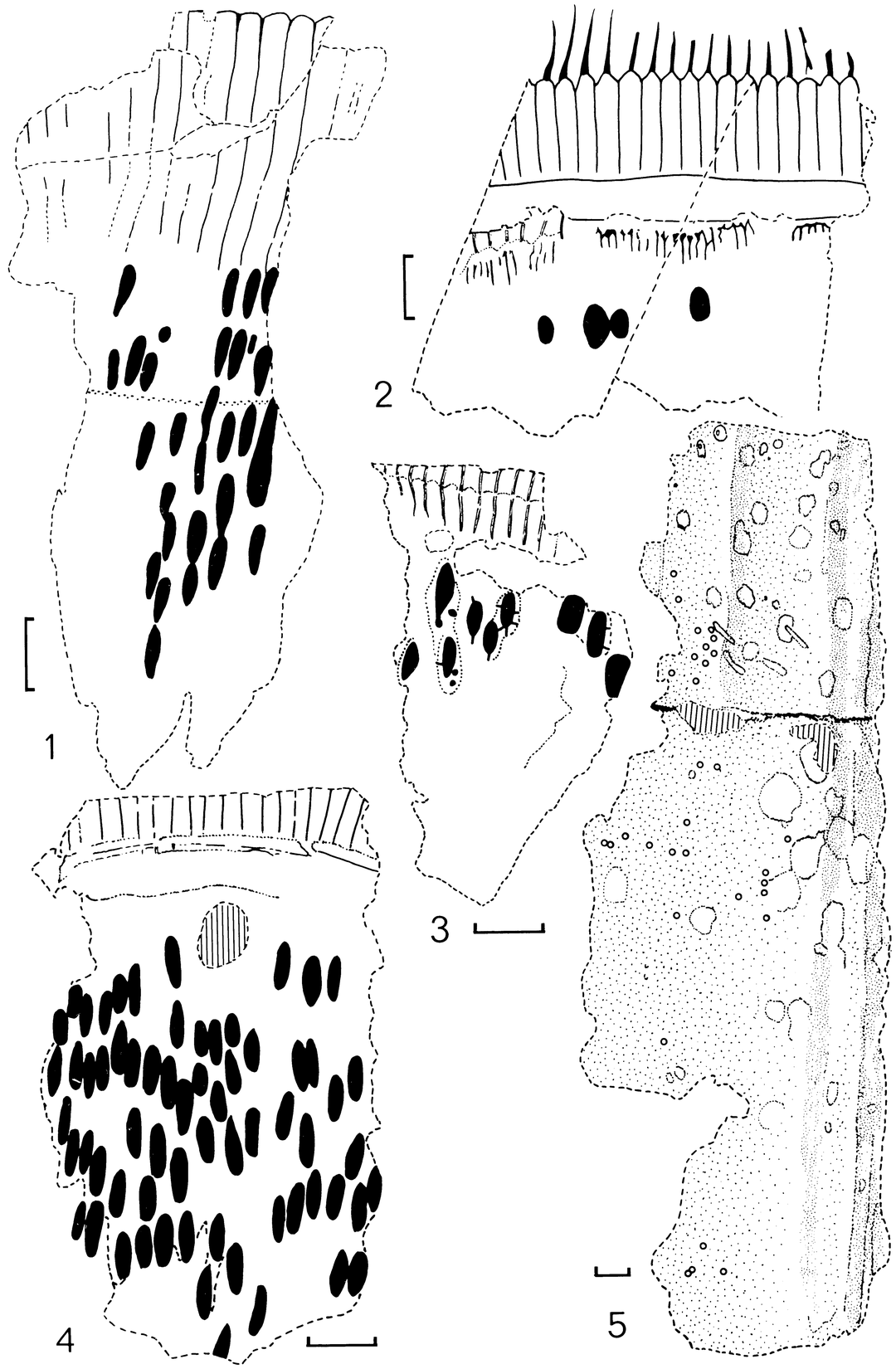
*Abb. 3, 4:* cf. *Equisetites arenaceus.* Blattscheiden nur im basalen Bereich erhalten.

*Abb. 5:* Abdruck von zwei zusammenhängenden Internodalbereichen, auf denen sich narbige Vertiefungen unterschiedlicher Erhaltung und Ausbildung befinden.

Fundorte: Abb. 1, 2, 4 Werksandsteinbruch Schleerieth, Abb. 3 Straßenbaustelle Wolfgangsberg bei Ochsenfurt, Abb. 5 Werksandsteinbruch Gnodstadt.

Maßstab jeweils 1 cm.





*arenaceus* ist zweifelsfrei möglich, weil die Rindenhäute der Schäfte mit den teilweise erhaltenen Blattscheiden im organischen Zusammenhang stehen (Abb. 1–4, 10, 15). Die Morphologie und Proportionierung der Einzelblätter, die zu einer Blattscheide verwachsen sind, dient bei *Equisetites arenaceus* zur diagnostischen Kennzeichnung (Frentzen 1933: 37, Kräusel 1959: 11). Wie aus den Abb. 1 und 18 ersichtlich ist, sind gelegentlich auch die Blattscheiden im Bereich der basalen Kommissuralfurchen von der Narbenbildung betroffen.

Während der Fossildiagenese wurde die kohlige Substanz durch mikrotektonischen Streß in schmale Zonen und rechteckige Schollen zerlegt (Abb. 7). Die Sprünge verlaufen in mehr oder weniger gleichen Abständen parallel zueinander. Ihre willkürliche Anordnung steht in keinem Zusammenhang mit der Orientierung der pflanzlichen Strukturen. Nach der Entfernung des kleinstückigen Kohlefilms wird erkennbar, daß die Mikrospalten teilweise dem Sediment aufgeprägt sind (Abb. 32) oder durch rotbraune Eisenlösungen nachgezeichnet wurden (Abb. 8, 11).

Bei manchen Stücken kam es zur Ausbildung von peripher gelegenen Stegen sowie von kleinen rundlichen Erhöhungen (Abb. 10, 11, 32), die ebenfalls durch sekundäre Zerreißungen/Zerbrechungen entstanden sein könnten.

Das vorhandene Fundgut kann nach seinen Merkmalen in verschiedene Kategorien untergliedert werden. Nach der Ausbildung der grubenartigen Vertiefungen werden folgende Typen unterschieden:

Typ 1, Gestreckt-ovale Narben:

Die Vertiefungen sind parallel ausgerichtet und kettenartig in Längsreihen figuriert, zuweilen jedoch durch größere Abstände getrennt oder auch isoliert vorkommend, in den inkohlten flächigen Pflanzenteilen integriert. Ihre Längserstreckung ist immer mit der Längsrichtung des pflanzlichen Gewebes identisch. Die Ausmaße der Narben bewegen sich zwischen 6,5 × 2 mm und 9,5 × 3 mm. In den Flanken der ovalen Grübchen ist die kohlige Substanz wesentlich stärker angereichert. Hierdurch wird bei intakten Kohlebelägen ein eher diffuses Bild der eigentlichen Morphologie vermittelt (Abb. 12, 15).

In den Übersichtsbildern Abb. 6, 13, 16, 18 ist deutlich zu erkennen, daß die gestreckten Vertiefungen, beziehungsweise deren Ausformungen, an den kielförmi-

*Abb. 6–9:* Details aus Abb. 4. Fundort: Werksandsteinbruch Schleerieth.

*Abb. 6:* Gegendruck des basalen Bereichs aus Abb. 4 nach Entfernung des Kohlebelags. Relief der Typ 1b Beprägung.

*Abb. 7:* Vergrößerung aus Abb. 4. Konkaves Relief mit Kohlebelag, im Kernbereich gerunzelt.

*Abb. 8:* Detail aus Abb. 6. V-förmig zulaufende Beprägung der Kernzone.

*Abb. 9:* Detail aus Abb. 6. Narbenskulptur Typ 1b.

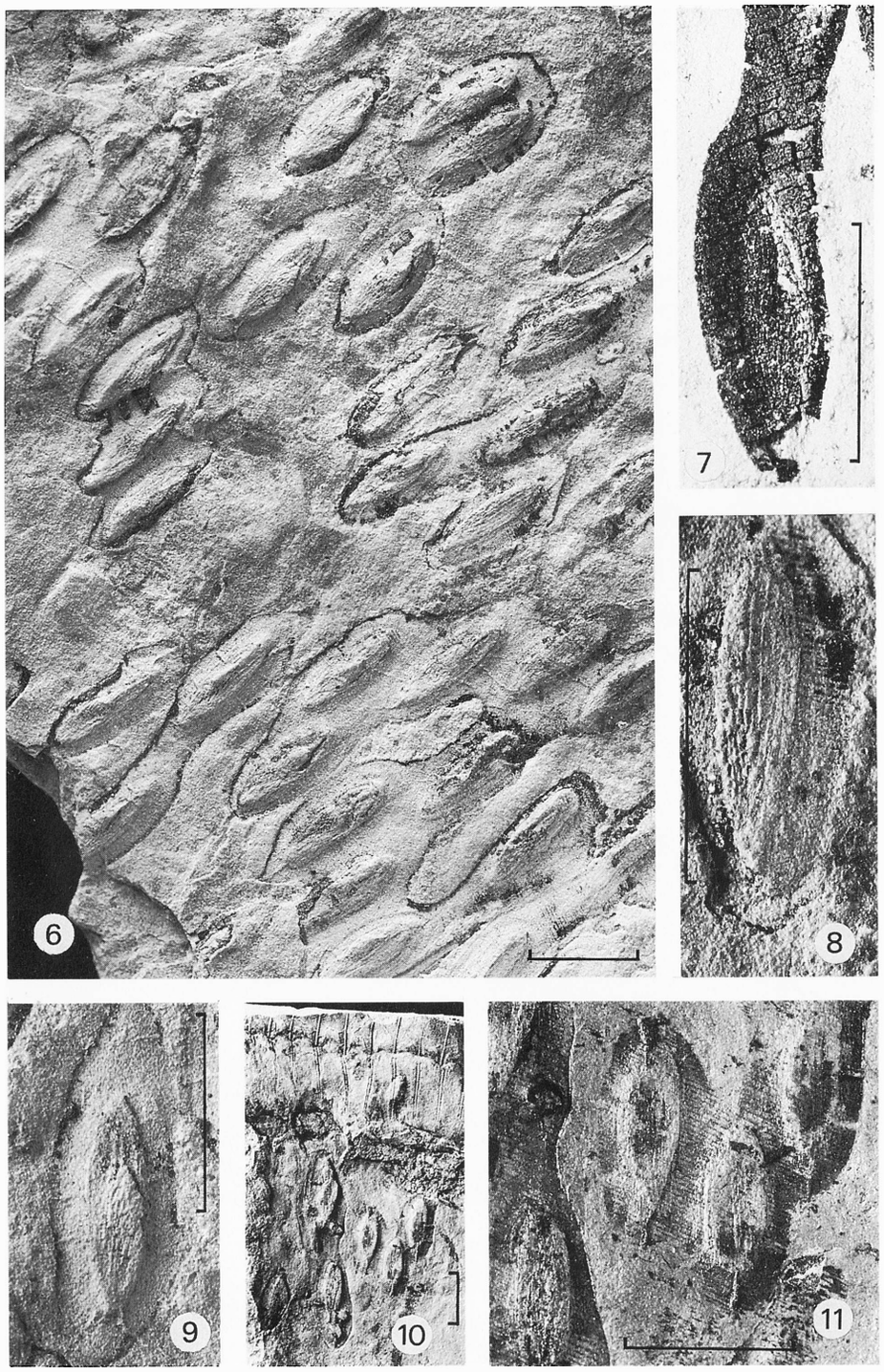
*Abb. 10–11:* Ausschnitt aus Abb. 3. Fundort: Straßenbaustelle am Wolfgangsberg bei Ochsenfurt.

*Abb. 10:* Im oberen Bildbereich die vertikalen Abdrücke der Kommissuren der Blattscheide.

*Abb. 11:* Vergrößerung aus Abb. 10. Peripher gelegene Stege, durch Eisenlösung nachgezeichnete Mikrotektonik des ehemaligen zerbrochenen Kohlebelags.

Maßstab jeweils 5 mm.





gen Enden nicht streng symmetrisch ausgeformt sind. Es resultieren eher tropfenförmige Ausbildungen, die in gleicher Richtung orientiert sind (Abb. 14, 17). Außerdem scheinen viele der grubenartigen Vertiefungen mehr oder weniger schief verdrückt zu sein.

An den Rändern der gestreckt-ovalen Narben sowie in den unbeprägten Zwischenräumen ist in den Druck- und Gegendruckhälften die Mikro-Ornamentation der unbeeinflußten pflanzlichen Epidermis eingeprägt. Es handelt sich um längsorientierte granulierte Muster, deren Zugehörigkeit zu *Equisetites arenaceus* bei besser erhaltenen Stücken nachgewiesen werden kann (Abb. 17). In den meisten Fällen wird jedoch der Schärfeeindruck bei den Abformungen durch die Größe der Sedimentpartikel verwischt.

Unter dem Binokular wird bei stärkerer Vergrößerung erkennbar, daß im Kernbereich der Narben die Oberfläche der kohligen Substanz durch zarte schmale Leisten oder Wülste unduliert ist (Abb. 7–9). Die parallelen Strukturen verlaufen in Längsrichtung. In den ovalgestreckten Vertiefungen sind nach der Skulptur der Abdrücke zwei voneinander abweichende Beprägungen festzustellen.

*Typ 1a:* (Abb. 1, 3, 10, 11, 16–21)

Die Oberfläche der konvexen Abdrücke ist plateauähnlich verebnet und zuweilen partiell leicht schüsselförmig eingesunken. Die feine parallele Striation ist gut ausgeprägt (Abb. 16, 18).

Bei zwei aneinanderhängenden Epireliefs aus Abb. 18 können bei starker Vergrößerung noch zusätzliche zarte ringförmige Muster erkannt werden (Abb. 21), die ursprünglich durch den aufliegenden Kohlefilm verdeckt waren.

*Typ 1b:* (Abb. 4, 6–9, 12–14)

Hier sind die Abdrücke stärker untergliedert. Etwa ein Drittel der Oberfläche sowie der Randbereich zeigen annähernd die vom Typ 1a bekannte Tendenz zur plateauförmigen Ausbildung. Zusätzlich erhebt sich aber mehr oder weniger in der Mitte oder asymmetrisch plaziert ein Hügel, der sich in einen schmalen Grat ver-

*Abb. 12–13:* Dicht beeinander liegende *Equisetites foveolatus*-Narben, die gleichförmig in Längsrichtung des pflanzlichen Substrates orientiert sind.

*Abb. 12:* Übersicht, Kohlebelag nur im rechten unteren Bildbereich entfernt.

*Abb. 13:* Gleicher Bildausschnitt, ohne Kohlebelag.

*Abb. 14:* Vergrößerung aus Abb. 13.

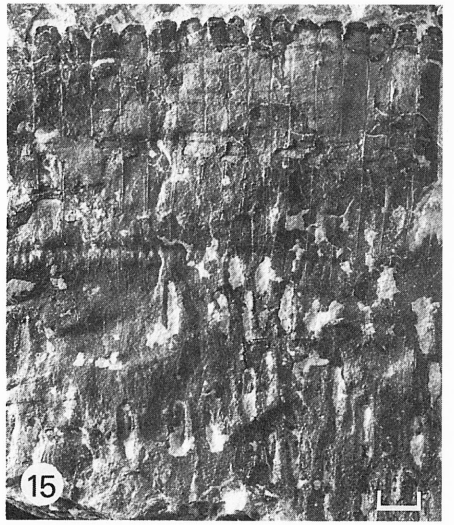
*Abb. 15:* Blattscheide mit anhängender Rinde von *Equisetites arenaceus*. Die Morphologie der länglich-ovalen Vertiefungen im Bereich der Rinde wird durch den Kohlebelag nur undeutlich wiedergegeben.

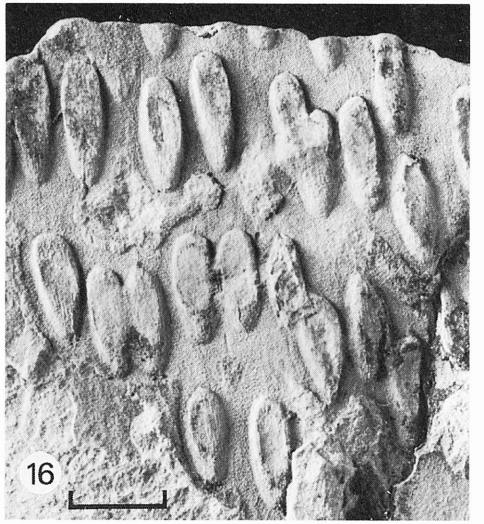
*Abb. 16:* Fragment mit Typ 1a Beprägungen.

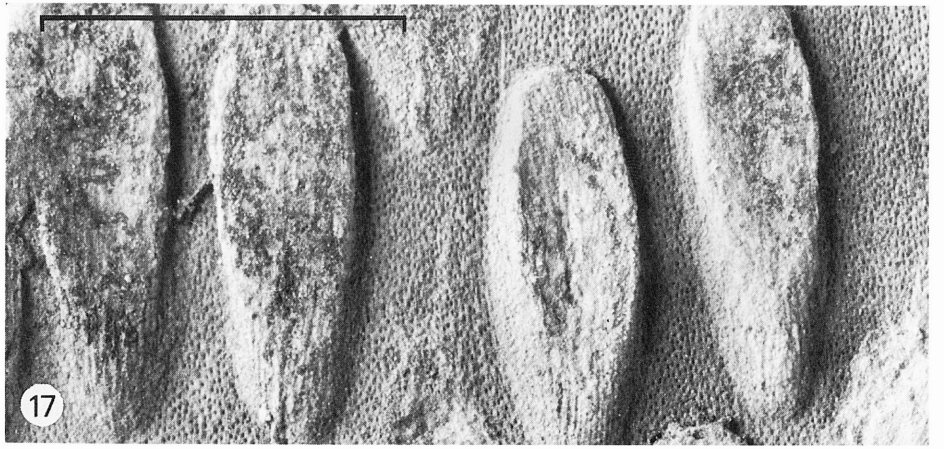
*Abb. 17:* Vergrößerung aus Abb. 16. Die Mikro-Ornamentation der pflanzlichen Epidermis wurde durch das Sediment abgeformt.

Fundorte: Abb. 12–15 Werksandsteinbruch Schleerieth, Abb. 16, 17 Straßenbaustelle Wolfgangsberg bei Ochsenfurt.

Maßstab jeweils 5 mm.



jüngt und bis zu einem Ende der Vertiefungen zieht (Abb. 6, 9, 13, 14). Die Beprägung mit leistenartigen Strukturen scheint hier gröber und undeutlicher zu sein, an manchen kielförmigen Enden laufen die Wülste v-förmig zusammen (Abb. 8).

*Typ 2, Rundlich-ovale Narben:* (Abb. 2, 20, 22, 29)

Die rundlich-ovalen Vertiefungen kommen überwiegend in monotypischer Vergesellschaftung auf den pflanzlichen Abdrücken vor. Nur die Areale der Narben sind konturenscharf durch die pflanzliche Epidermis beprägt oder mit dickeren Kohlebelägen behaftet (Abb. 22–28), die unbeprägten Pflanzenteile weisen einen weniger guten Erhaltungszustand auf. Selten sind Typ 2-Narben mit Typ 1-Narben vergesellschaftet (Abb. 20); in einem Fall scheint das Beprägungsereignis der Typ 2-Vertiefung zu einem späteren Zeitpunkt stattgefunden zu haben oder von der Gegenseite erfolgt zu sein (Abb. 29).

Die Ausdehnung der durch ihre Ränder deutlich markierten Vertiefungen bewegt sich zwischen 3,5 × 2 mm und 7 × 4 mm. Die Narben sind insgesamt kleiner; Übergangsformen zu Typ 1 wurden nicht beobachtet. Die Morphologie des Reliefs ist flach gewölbt, sie geht mehr oder weniger von der Mitte aus in eine schräg geneigte Kegelgestalt über, deren Spitze leicht schüsselförmig eingedrückt sein kann (Abb. 23, 24). Durch die Kompaktion des Sediments wurden die Abdrücke der Vertiefungen in den meisten Fällen seitlich verdrückt.

*Typ 3, Isoliert sedimentierte Formen:* (Abb. 30, 31, 33–36)

Durch die langjährigen Fossilgrabungen am Fundpunkt Schleerieth wurden gelegentlich auch unscheinbare Reste von isoliert eingebetteten *Equisetites foveo-*

*Abb. 18–21:* Vergrößerte Ausschnitte aus Abb. 1.

*Abb. 18:* In Längsreihen angeordnete konvexe Ausfüllungen von Narben des Typ 1a. Im oberen Bildteil die horizontale Abformung der Nodallinie, die durch Brauneisen verkrustet ist.

*Abb. 19:* Konkaver Gegendruck zu Abb. 18. Die Abformungen sind nicht so deutlich ausgeprägt wie in Abb. 18. Seitenverkehrte Wiedergabe.

*Abb. 20:* Detail aus Abb. 18. Vergesellschaftung mit einem Abdruck vom Typ 2.

*Abb. 21:* Vergrößerung aus Abb. 18. Die Pfeile zeigen auf zusätzliche rundliche Beprägungen.

*Abb. 22–23, 25:* Details aus Abb. 2.

*Abb. 22:* Konkave Beprägungen vom Typ 2.

*Abb. 23:* Latexausguß von Abb. 22, seitenverkehrt. Striation im Kernbereich.

*Abb. 25:* Vergrößerung aus Abb. 2. An den Rändern stärker angereicherte Kohlebeläge.

*Abb. 24:* Abdrücke vom Typ 2 Narben nach Entfernung des Kohlebelags. Beim linken Exemplar ist die kegelförmige Erhöhung abgebrochen.

*Abb. 26–28:* Oval-rundliche Vertiefung vom Typ 2.

*Abb. 26:* Gefüllt mit kleinschollig zerbrochener Kohle. Der zentrale Kegel ist abgebrochen.

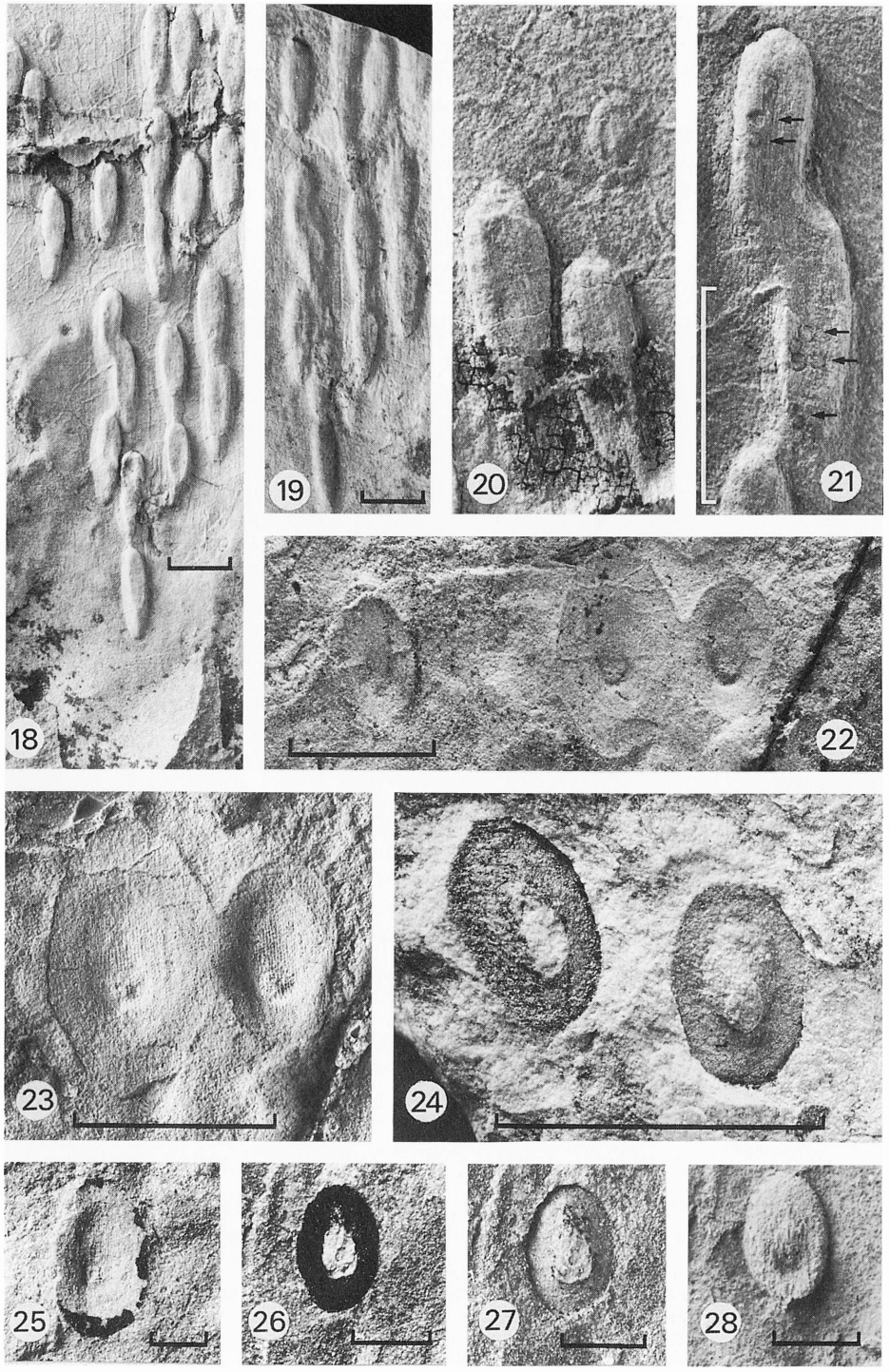
*Abb. 27:* Dasselbe Exemplar nach der Entfernung der Kohle.

*Abb. 28:* Latexausguß des Gegendrucks von Abb. 26/27, mit Striemen im Zentralbereich.

Fundorte: Abb. 18–28 Werksandsteinbruch Schleerieth.

Maßstab: Abb. 18–24 jeweils 5 mm, Abb. 25–28 jeweils 2 mm.





*latus*-Narben geborgen, die nach erstem Augenschein sehr leicht mit fossilen Früchten verwechselt werden können. Bei näherer Betrachtung zeigt ein Großteil dieser Reste auch hier im Randbereich anhängende schmale Zonen, die durch die mutmaßliche Epidermis von *Equisetites arenaceus* beprägt wurden (Abb. 30, 31). Durch die gleichfalls vorhandene Streifung im zentralen Bereich ist die Zugehörigkeit zum Problemkreis der *Equisetites-foveolatus*-Narben erwiesen. Nach den Umrißformen und der Morphologie des Reliefs lassen sich folgende Unterschiede feststellen:

*Typ 3a:* Nach den morphologischen Kennzeichen und der Striation identisch mit Typ 1a (Abb. 30, 33, 35). Abweichend von der sonst in Längserstreckung orientierten Striemung verläuft diese bei dem in Abb. 30 (linke Bildhälfte) dargestellten Exemplar in schräger Richtung.

*Typ 3b:* Nach der Morphologie des Epireliefs besteht annähernd Übereinstimmung mit Typ 1b. Allerdings ist demgegenüber das Relief flacher ausgeprägt. Außerdem

*Abb. 29, 32:* Durch Manganlösungen stark geschwärztes Fundstück. Zur besseren Fotografierbarkeit mit Magnesiumoxid bestäubt.

*Abb. 29:* Überprägung einer Narbenpopulation vom Typ 1 durch eine oval-rundliche Vertiefung vom Typ 2.

*Abb. 32:* Abformung von Mikrospalten und peripheren Stegen.

*Abb. 30, 31, 33–36:* Abformungen von dispers im Sediment verteilten *Equisetites foveolatus* Narben.

*Abb. 30:* Linke Bildhälfte Typ 3a, rechte Bildhälfte Typ 3b. Der Pfeil zeigt auf die in Abb. 31 vergrößerte Situation.

*Abb. 31:* Vergrößerungen aus Abb. 30. Im Randbereich spärlich erhaltene Abformungen der pflanzlichen Epidermis.

*Abb. 33:* Zwei isolierte Narben vom Typ 3a, vergesellschaftet mit einem Schälchen von *Cyzicus (Euestherina)* cf. *minutus* (Pfeil).

*Abb. 34:* Typ 3b.

*Abb. 35:* Typ 3a, mit vorzüglich erhaltener Abformung des gestriemten Kernbereichs.

*Abb. 36:* Typ 3c, mit erhaltenem Kohlebelag.

*Abb. 37–40:* Korrodierte Vertiefungen auf der Abformung von zwei zusammenhängenden Rindenhäuten. Details aus Abb. 5. Fundort: Werksandsteinbruch Gnodstadt.

*Abb. 37:* Vergesellschaftung von unterschiedlich erhaltenen rundlich-ovalen Narben. Apikaler Bereich von Abb. 5.

*Abb. 38:* Detail aus Abb. 37. Die rundlich ovalen Ringe bestehen aus verwittertem Brauneisen.

*Abb. 39:* Korrodierte Abformung der Wohnröhre von *Spirorbis*, mit zersetztem Brauneisen gefüllt.

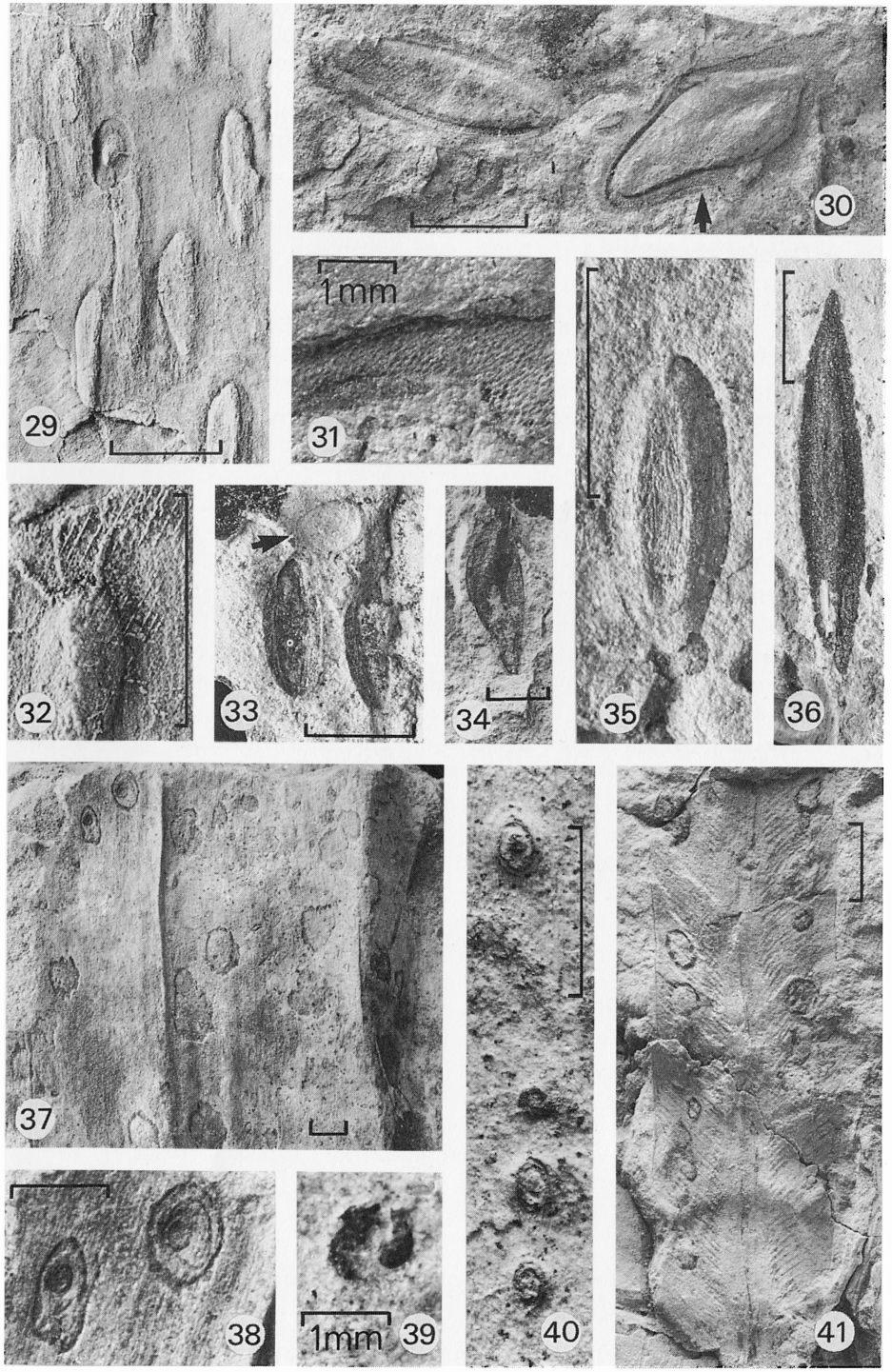
*Abb. 40:* Ausgerichtete oval-rundliche Narben mit Resten von Brauneisen, in Längsrichtung der Pflanze orientiert.

*Abb. 41:* Schlecht erhaltener Rest von *Taeniopteris angustifolia* mit oval-rundlichen Beprägungen, teilweise mit zersetztem Brauneisen.

Fundorte: Abb. 29–36, 41 Werksandsteinbruch Schleerieth, Abb. 37–40 Werksandsteinbruch Gnodstadt.

Maßstab, soweit nicht anders bezeichnet, jeweils 5 mm.





ist die buckelige Erhöhung, die kielwärts in einen Grat verläuft, eher seitlich versetzt. Am deutlichsten unterscheidet sich Typ 3b durch seinen asymmetrischen Umriß (Abb. 30, 34).

*Typ 3c:* Spitz zulaufende symmetrisch gebaute Narben mit deutlicher Striation im Zentralbereich, relativ flaches Relief. Am Rand spärliche Reste mit Epidermis-Granulation (Abb. 36).

*Typ 4: Narbige Vertiefungen, die wahrscheinlich zu den als Equisetites foveolatus beschriebenen Erscheinungen gehören.* (Abb. 5, 37–40)

An einem Abdruck von zwei zusammenhängenden Rindenhäuten, bei dem es sich vielleicht um *Equisetites latecostatus* FRENTZEN handeln könnte, dessen wahre Identität an diesem Stück aber nicht einwandfrei ermittelt werden kann, befinden sich mehrere Narben von unterschiedlicher Größe und Ausbildung (vgl. Übersichtszeichnung Abb. 5). Diese sind als flache konkave Abdrücke überliefert, die inkohlte Substanz des Pflanzengewebes ist nicht mehr erhalten. Am besten konserviert blieben oval-rundliche Beprägungen mit einer Ausdehnung von ca. 5 × 4 mm, die teilweise im Zentrum noch ringartige Elemente aufweisen und durch zersetztes Brauneisen hervorgerufen werden (Abb. 37, 38, 40). Größere oval-rundliche Narben in unterschiedlichem Erhaltungszustand, teilweise mit gezackten Rändern, desgleichen länglich schmale Beprägungen mit schräger Orientierung, sind als undeutliche Abdrücke in den Internodalbereichen verbreitet. Die ursprünglichen Konturen wurden durch spätere Verwitterungsvorgänge verebnet und vermitteln deshalb ein eher diffuses Bild.

Als kleine runde Vertiefungen, teilweise mit zersetzten Brauneisenfüllungen, blieben auch die korrodierten Abformungen der Wohnröhren von *Spirorbis* erhalten (Abb. 39). Durch die groben Sedimentpartikel und die schlechte Erhaltung sind keine genaueren Details erkennbar. Der Durchmesser der Wohnröhren ist bei dieser *Spirorbis*-Population insgesamt von geringerer Größe als vom Fundort Wolfgangsberg bie Ochsenfurt. Dort wurden die durchgepausten Siedlungsflächen der röhrentragenden Borstenwürmer vorwiegend auf den Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* gefunden (KELBER 1987).

Aus Schleerieth liegt der Abdruck eines Fiederfragments von *Taeniopteris angustifolia* vor, auf dem sich rundlich-ovale Erhöhungen befinden, die teilweise noch mit verwittertem Brauneisen behaftet sind (Abb. 41). Die Ränder dieser Gebilde sind grabenartig eingetieft. Wegen der schlechten Erhaltung des Stücks sind keine genauen Details der Beprägung zu erkennen.

## Diskussion

Zusammenfassend sollen hier die wichtigsten Merkmale der Neufunde dargestellt werden.

1. Die im flächigen Pflanzengewebe integrierten Vertiefungen sind mehr oder weniger parallel ausgerichtet. Durch ihren asymmetrischen Umriß ist ersichtlich, daß sie gleichförmig orientiert sind.



2. Die Narben vom Typ 1 sind vom Typ 2 deutlich unterschieden; es existieren keine Übergänge.
3. Bei Typ 1b, 3b, 3c ist eine stärkere Differenzierung der inkohlten pflanzlichen Substanz zu erkennen. Im länglich-ovalen Kernbereich ist der Kohlebelag dünner und durch parallel verlaufende längliche Runzeln oder Streifen gekennzeichnet, die sich auch im Sediment abbilden.
4. Demgegenüber handelt es sich bei der teilweise konservierten Striation im Zentrum der Narben von Typ 1a und 2 wahrscheinlich um die Abformung der Mikro-Ornamentation der pflanzlichen Epidermis.
5. Bei allen Typen ist eine Verdickung des Kohlefilms in den Flanken der narbigen Vertiefungen festzustellen.
6. Die kohlige Substanz wurde im Mikrobereich partiell schon während der Fossildiagnose in eckige Schollen zerlegt, denn die entstandenen Risse sind durch eingedrungenes Sediment oder durch Eisenlösungen nachgezeichnet.

Mit Sicherheit sind in den hier dargelegten Befunden zeitlich aufeinanderfolgende Ereignisse fixiert. Nach der Morphogenese der länglich-grubigen Vertiefungen wurden die flächigen Pflanzenorgane oftmals durch mikrobiologische und phytostratinomische Prozesse beschädigt. Das belegen die geschwungenen Ränder der fragmentierten Pflanzenteile, die an die Konfiguration der Narben gebunden sind. Möglicherweise war zu diesem Zeitpunkt schon das Pflanzengewebe im Bereich der narbigen Gruben verdickt. Ein Hinweis hierfür ergibt sich aus dem bemerkenswert guten Erhaltungszustand der disloziert im Sediment verteilten Narben von Typ 3a bis 3c, an deren Rändern das dünnere Pflanzengewebe nur noch rudimentär erhalten ist. Durch den nun folgenden Sedimentationsvorgang wurde sowohl das Relief der länglichen Gruben als auch die Mikroskulptur der pflanzlichen Epidermis abgeformt. Während der Kompaktion des Sediments wurden die Narben teilweise seitlich verdrückt. Als zeitlich jüngstes Ereignis ist die partielle Zerreißung der inkohlten Substanz dokumentiert, deren Kluftmuster durch Sedimentmaterial ausgefüllt bzw. durch Eisenlösungen nachgezeichnet wurde.

Es soll nun auf die Ursachen näher eingegangen werden, die zur Ausbildung der länglich- oder rundlich ovalen Reliefierung des pflanzlichen Gewebes geführt haben könnten. Folgende Möglichkeiten werden in Betracht gezogen:

Taxonomische Kennzeichen einer biologischen Art:

Wie schon eingangs darauf hingewiesen wurde, kann bei paläobotanischen Untersuchungen oft erst durch die Merkmalskombination von Organverbindungen die wahre taxonomische Zugehörigkeit mancher Pflanzenfossilien ermittelt werden. Die hier beschriebenen Skulpturmerkmale stimmen zwar in ihren Dimensionen und in ihren Ausformungen mit dem von ROSELT (1954) beschriebenen *Equisetites foveolatus* überein, doch wird durch die zum Teil anhängenden Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* deutlich, daß es sich dabei nur um einen sekundären Erhaltungszustand handeln kann. Hierher gehört auch die von KRÄUSEL (1958) gemachte Beobachtung, wonach sich *Equisetites foveolatus*-Narben auch auf einem Achsenrest mit der Beblätterung von *Equisetites muensteri* befindet. Die charakteristi-

schen Narben können nicht als das kennzeichnende Merkmal einer neuen *Equisetites*-Art betrachtet werden.

Erscheinungsbild einer pathologischen Abnormität:

Es müßte sich dabei um eine Veränderung während der Ontogenese durch Krankheit oder äußere Beeinflussung handeln. Denkbar wären Schadbilder, die etwa durch den Verbiß von Tieren entstanden oder nach parasitärem Pilzbefall verblieben wären. Daß herbivore Ernährung im Unteren Keuper existierte, konnte durch die Fraßspuren an der sterilen Belaubung von *Taeniopteris angustifolia* und *Schizoneura paradoxa* aufgezeigt werden (GEYER u. KELBER 1987, KELBER u. GEYER, im Druck). Bei diesen Funden ist die Reaktion der Pflanzen durch die Eintrocknung und Verdickung der Fraßränder dokumentiert.

In Frage kämen auch Fraßgänge, die von Insektenlarven im lebenden pflanzlichen Parenchymgewebe der Blätter angelegt werden, ohne daß hierbei die Epidermis verletzt wird. Diese Schadbilder, die als Blattminen oder Hyponome bezeichnet werden, konnten verschiedentlich auch an fossilen Pflanzenresten oder deren Abformungen beobachtet werden (MÄGDEFRAU 1968: 218, MÜLLER 1982).

Zumindest für die undulierten zentralen Bereiche der narbigen Vertiefungen vom Typ 1b scheint die Entstehung durch Miniergänge von Insektenlarven grundsätzlich möglich. Allerdings kann die oft beträchtliche Tiefe des Reliefs an den *Equisetites foveolatus*-Narben hierdurch nicht erklärt werden.

Verwechslung mit Organmerkmalen anderer Pflanzengruppen:

Trifft für die hier beschriebenen Reste nicht zu. Die Möglichkeit einer Verwechslung mit den Abdrücken benadelter Sprosse hält KRÄUSEL (1958: 81) jedoch für die von ROSELT (1954) auf Taf. 1, Fig. 1b, 2a, 2b abgebildeten Reste für möglich. Dagegen ist für das Typus-Exemplar (ROSELT 1954, Taf. 1, Fig. 1a) sowie für die Unterliasfunde von Sassendorf die Zuordnung zu den artikulaten Pflanzen zweifelsfrei erwiesen.

Erscheinungsbild nach starker phytostratinomischer Beanspruchung:

Bei den Taphofloren des Unteren Keupers handelt es sich um die Anreicherung von Pflanzenorganen, die in den unterschiedlichsten Zerlegungsstadien zusammen eingebettet wurden. Das Spektrum reicht von meterlangen *Equisetites*-Achsen in Steinkernerhaltung bis zu größensortierten und eingeregelten Häcksellagen. Viele der Zustandsformen – etwa die zerlegten Leitbündel der Schachtelhalme – können leicht erkannt und in zahlreichen Wiederholungen gesammelt werden. Flächige *Equisetites*-Rindenfragmente zeigen zuweilen wellige Muster und Runzelfalten, die durch Mazerationsvorgänge hervorgerufen wurden. Dieser Erhaltungszustand, mit dem vielleicht *Equisetites asperimus* (FRANKE 1936) verwechselt wurde, kann jedoch mit den regelmäßig reliefierten Narben von *„Equisetites foveolatus"* nicht verglichen werden.



Schon KRÄUSEL (1958) betont die Seltenheit der durch *Equisetites foveolatus*-Narben geprägten Funde, da unter den häufigen Rhizom- und Achsenstücken der Equiseten von Neuewelt bei Basel niemals ein derartiges Stück gefunden wurde. Desgleichen sind die hier vorgestellten Neufunde aus dem Unteren Keuper nur das spärliche Resultat jahrelanger Fossilaufsammlungen. Wäre die Morphogenese der *Equisetites foveolatus*-Narben auf mikrobiologische Destruktion oder phytostratinomischen Streß zurückzuführen, so müßte dieses Erscheinungsbild im Fundgut stärker repräsentiert sein.

Verursacht durch epiphytischen Aufwuchs:

Durch VOIGT (1957, 1966) wurde der Nachweis erbracht, daß die Oberflächenmorphologie vergänglicher Meeres- und Landpflanzenreste durch die Inkrustation sessiler Meerestiere fossil überliefert werden kann. Sollten andererseits nicht auch die epiphytischen Aufsiedler durch die Verformung des pflanzlichen Gewebes nachgewiesen werden können?

Der Beweis für diese im ersten Augenblick abenteuerlich anmutende Spekulation konnte schon durch die Pflanzenreste aus dem Unteren Keuper der Lokalität Ochsenfurt geführt werden (KELBER 1987). Dort fanden sich die Abformungen von *Spirorbis* in großer Zahl vorwiegend auf den flächigen Blattscheiden von *Equisetites arenaceus,* wobei nur in Ausnahmefällen noch pseudomorph erhaltene Gehäusefragmente gefunden wurden. Von den Wohnröhren der sedentären Polychaeten blieben vorrangig nur die Abdrücke der Siedlungsflächen erhalten, die zusätzlich durch die pflanzliche Epidermis beprägt waren. Der dort nachweisbare Mechanismus der Beprägung (KELBER 1987: 282) wurde in Abb. 42 modellhaft übernommen und soll als mögliche Ursache für die starke Reliefierung der *Equisetites foveolatus*-Narben diskutiert werden.

Es würde sich hierbei um den frühdiagenetischen Prozeß der Steinkernbildung handeln. Die detaillierten Unterschiede auf den eingedrungenen Sedimentsockeln, die, wie gezeigt wurde, in gleichförmige Gruppen zu gliedern sind, wären als typisierende Eigentümlichkeiten der Aufsiedler zu interpretieren, deren Hartteile jedoch längst vergangen sind. Im Gegensatz zum Ochsenfurter *Spirorbis*-Vorkommen, wo auch die scharfbegrenzten konkaven Abdrücke der Wohnröhren erhalten blieben, hinterließen die möglichen Verursacher der länglich-ovalen Narben keine eindeutigen Abdrücke ihrer Schalen oder Gehäuseoberfläche. Die außergewöhnliche Plastizität des pflanzlichen Substrates, welches die wahrscheinlich nur langsam voranschreitende Verformung ohne erkennbare größere Deformation überstanden hat, ist jedoch auch hier besonders hervorzuheben. Allerdings könnte die stärkere Anreicherung des inkohlten Materials im Druckschattenbereich des eingedrungenen Sediments auch auf eine nachträgliche Stoffwanderung zurückzuführen sein.

Wie durch den Vergleich mit der Baudauer der *Spirorbis*-Wohnröhren nachgewiesen werden konnte (KELBER 1987), durchliefen im Unteren Keuper manche der Landpflanzenreste während ihres taphonomischen Schicksals auch ein aquatisches Stadium, das lange genug währte, um epiphytischen Aufsiedlern eine pseudoplanktische Lebensweise zu ermöglichen. In diesem Zusammenhang sei auch auf die mutmaßlichen Insektengelege hingewiesen, die sich an den isolierten Blattscheiben von *Equisetites arenaceus* fanden (GEYER u. KELBER 1987: 352, KELBER

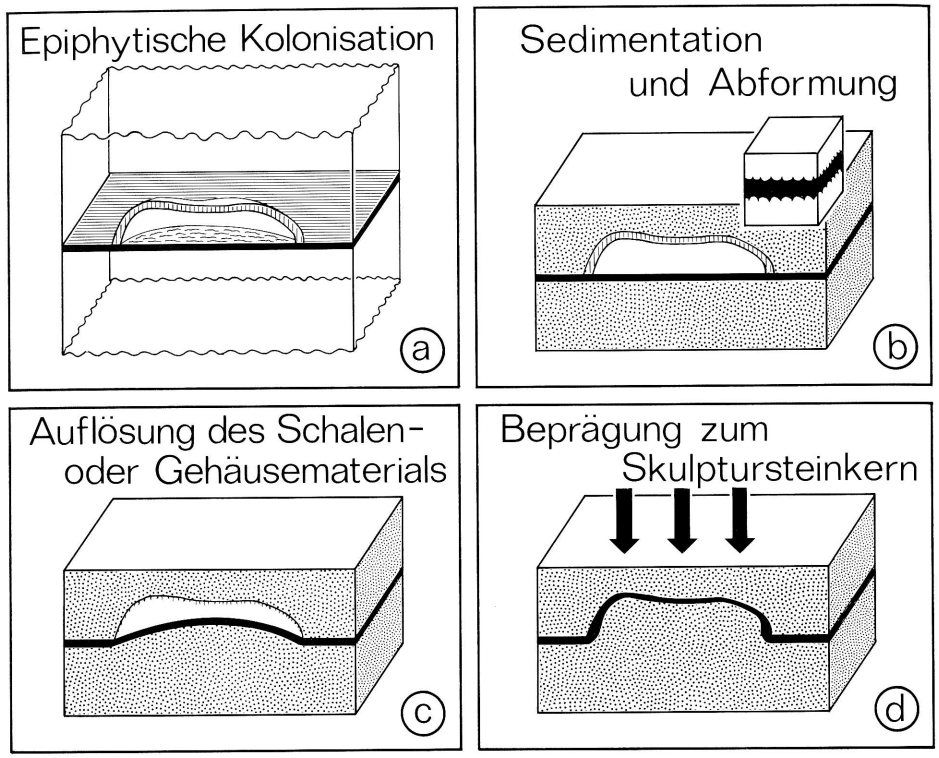



*Abb. 42:* Hypothetisches Modell zur Morphogenese der länglich- und rundlich-ovalen Vertiefungen an flächigen Pflanzenteilen aus dem Unteren Keuper.
a) Das pflanzliche Substrat wird submers durch einen schalen- oder gehäusetragenden Aufsiedler kolonisiert, über dessen genaue Identität nichts bekannt ist. Die substratwärtigen Hartteile, die wahrscheinlich dünner gebaut waren, wurden in der Zeichnung weggelassen. Im Kontaktbereich wird das pflanzliche Gewebe durch die epiphytische Besiedelung streifenartig ornamentiert.
b) Durch die Einbettung im feinkörnigen Sediment wird auch das Relief der pflanzlichen Epidermis abgeformt.
c) Während das Schalen- oder Gehäusematerial durch zirkulierendes Porenwasser restlos aufgelöst und weggeführt wird, dringt das noch plastische Sediment von der substratwärtigen Schwächezone in den Hohlraum ein. Das pflanzliche Substrat überdauert den Verformungsvorgang, ohne daß es zu gewaltsamen Zerreißungen kommt.
d) Das eingedrungene Sediment erfüllt weitgehend den Hohlraum, die Morphologie des sockelartigen Reliefs wird durch den primär abgeformten Außenabdruck des epiphytischen Aufsiedlers bestimmt. Dem Außenabdruck wird jedoch zuweilen die Mikro-Ornamentation des pflanzlichen Gewebes aufgeprägt (Prinzip Skulptursteinkern, s. Abb. 22, 23). Im Druckschattenbereich der Randzonen kann die inkohlte Pflanzensubstanz durch nachträgliche Stoffumsetzung verstärkt angereichert werden.

u. GEYER, im Druck). Die driftenden Pflanzenreste waren als Substrate in der ontogenetischen Entwicklung dieser Tiergruppe mit einbezogen.

Für die Verursachung der *Equisetites foveolatus*-Narben können deshalb schalentragende fixosessile Tiere unbekannter Zuordnung vermutet werden, deren substratwärtige Gehäuse- oder Schalenteile wahrscheinlich dünner gebaut waren. Möglicherweise geschah die Besiedlung schon an den Schäften der Schachtelhalme, die im seichten Wasser heranwuchsen. Die undulösen Muster im Zentrum der inkohlten Narben vom Typ 1 könnten damit als Reaktion der lebenden Pflanze gedeutet werden, die vielleicht durch Sekreteinwirkung der Epiphyten hervorgerufen wurde. Auch die konforme Orientierung der asymmetrisch ausgeprägten Vertiefungen – die zudem parallel angeordnet sind und in Längsrichtung der Pflanze verlaufen – erscheint in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung. Hierbei handelt es sich möglicherweise um gleichgerichtetes geotropes oder auch phototaktisches Siedlungsverhalten (Abb. 13, 16, 18).



Ein kennzeichnendes Merkmal für viele der von sessilen Tieren besetzten Lebensräume ist das dichte Nebeneinander und das „Drunter und Drüber" ihrer Koloniebildungen (GRASSHOFF 1987). Die dicht beieinander liegenden Sedimentausfüllungen der Narben, die partiell miteinander verflossen sind (Abb. 6, 18) und zuweilen noch durch weitere singuläre Skulpturen beprägt wurden (Abb. 21), könnten Ausdruck dieses Siedlungsverhaltens sein.

Die Diversität der beteiligten Tiergruppen ist möglicherweise durch die Vielgestaltigkeit und die Dimensionierung der narbigen Beprägungen repräsentiert. Unter diesem Gesichtspunkt sind auch die betroffenen Pflanzenorgane mit einzubeziehen, die mit Sicherheit nicht zu *Equisetites arenaceus* gehören (Abb. 37–41). Es sei in diesem Zusammenhang auch auf das Fiederblatt von *Chiropteris lacerta* aus dem Unteren Keuper von Bedheim hingewiesen, das durch RÜHLE VON LILIENSTERN (1931: 255, Taf. 7, Fig. 1, 2) beschrieben und abgebildet wurde. Vielleicht wurden die als Sori gedeuteten Abdrücke mit den Narben epiphytischer Aufsiedler verwechselt.

## Schlußbetrachtung

Was ist *Equisetites foveolatus*? Die eingangs gestellte Frage kann auch durch das hier beschriebene Material nicht zur vollen Zufriedenheit beantwortet werden. Durch die teilweise anhängenden Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* ist jedoch ersichtlich, daß es sich keinesfalls um das taxonomisch relevante Kennzeichen einer eigenständigen *Equisetites*-Spezies handeln kann. Bei den länglich-ovalen Vertiefungen handelt es sich wahrscheinlich um einen Erhaltungszustand, bei dem bisher unbekannte multiple Ereignisse aus dem Interaktionsbereich zwischen Tier und Pflanze abgebildet sind. Die Typisierung der Merkmale, die sich auf verschiedenen Stücken wiederholt, weist auf festumrissene Gruppen der Erzeuger, die besser zu definieren wären, wenn auch ihre eventuell vorhandenen Hartteile fossil überliefert worden wären.

## Dank

Für Diskussion und Rat danke ich Herrn Prof. Dr. G. ROSELT, Ilmenau/Thür., sowie Herrn Dr. G. GEYER, Institut für Paläontologie, Würzburg, dem ich auch für die Anfertigung der Latex-Abformungen herzlich danke.

# Literatur

FRANKE, F. (1936): *Equisetites asperrimus*, ein neuer Equisetit aus dem Keuper Mitteldeutschlands. – Jahrb. d. Pr. Geol. L.-A., **56**: 219–221, 1 Abb.; Berlin.

FRENTZEN, K. (1933): Equisetaceen des germanischen Keupers. – Palaeont. Z., **15**: 30–45, 3 Abb., 2 Taf.; Berlin.

GEYER, G. u. KELBER, K.-P. (1987): Flügelreste und Lebensspuren von Insekten aus dem Unteren Keuper Mainfrankens. – N. Jb. Paläont. Abh., **174**: 331–355, 19 Abb.; Stuttgart.

GRASSHOFF, M. (1987): Sessile Tiere des Meeres. Evolutionswege – Konstruktionen – Lebensräume. – Natur und Museum, **117**: 369–386, 17 Abb.; Frankfurt a.M.

HOFFMANN, U. (1964): Die Geologie des Blattes Würzburg-Süd 1:25000 (Stratigraphie der Trias und Tektonik im südlichen Unterfranken). – Inaug. Diss., 107 + X S., 9 Abb.; Würzburg.

— (1967): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000, Blatt Nr. 6225 Würzburg Süd. – 134 S., 17 Abb., 2 Tab., 4 Beil.; München.

KELBER, K.-P. (1987): Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria) auf Pflanzen des Unteren Keupers – Ein Beitrag zur Phyto-Taphonomie. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **175**: 261–294, 36 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

KELBER, K.-P. u. GEYER, G.: Lebensspuren von Insekten an Pflanzen des Unteren Keupers. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 2 Taf.; Frankfurt a.M. [im Druck].

KRÄUSEL, R. (1958): Die Juraflora von Sassendorf bei Bamberg. I. Sporenpflanzen. – Senckenbergiana lethaea, **39** (1–2): 67–103, Taf. 3–8; Frankfurt a.M.

— (1959): Die Keuperflora von Neuewelt bei Basel III: Equisetaceen. – Schweiz. paläont. Abh., **77**: 1–19, 7 Taf.; Basel.

LILIENSTERN, RÜHLE VON, H. (1931): Über *Chiropteris* Kurr. – Palaeont. Z., **13**: 253–277, 4 Abb., Taf. 7–9; Berlin.

MÄGDEFRAU, K. (1968): Paläobiologie der Pflanzen. – 4. Aufl., 549 S., 395 Abb.; Jena (Gustav Fischer).

MÜLLER, A. H. (1982): Über Hyponome fossiler und rezenter Insekten, erster Beitrag. – Freiberger Forschungsh. **C 366**: 7–27, 7 Abb., 8 Taf.; Leipzig.

ROSELT, G. (1954): Ein neuer Schachtelhalm aus dem Keuper und Beiträge zur Kenntnis von *Neocalamites* BRONGN. – Geologie, **3**: 617–643, 1 Abb., 9 Taf.; Berlin.

VOIGT, E. (1957): Der Nachweis des Phytals durch Epizoen als Kriterium der Tiefe vorzeitlicher Meere. – Geol. Rdsch. **45**: 97–119, 5 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.

— (1966): Die Erhaltung vergänglicher Organismen durch Abformung infolge Inkrustation durch sessile Tiere. Unter besonderer Berücksichtigung einiger Bryozoen und Hydrozoen aus der Oberen Kreide. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **125**: 401–422, 5 Taf.; Stuttgart.