Kelber, K.-P. (1992): Der dreidimensionale Bau der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus* (Equisetopsida, Equisetales) aus dem Unteren Keuper (Trias, Ladin).- In: Kovar-Eder, J. (ed.): Palaeovegetational development in Europe.- Proc. Pan-European Palaeobot. Conf. Vienna (PEPC 1991); Vienna.

Der dreidimensionale Bau der Blattspitzen bei Equisetites arenaceus (Equisetopsida, Equisetales) aus dem Unteren Keuper (Trias, Ladin)

Klaus-Peter KELBER

Mineralogisches Institut der Universität, Am Hubland, D-8700 Würzburg

mit 2 Figuren und 2 Tafeln

Abstract

Equisetites arenaceus (JAEGER) SCHENK is the most frequently encountered horse-tail being represented by numerous specimens in the Lower Keuper (Triassic, Ladinian) of South Germany. Distal leaf parts of well preserved leaf-sheaths from Schleerieth and Ochsenfurt (Franconia) are three-dimensional cup-like shaped. Raised pyramidal and thick-textured leaf-apexes terminate in spiny-like teeth which are often broken off. The multiple pheno-types of leaf tips are mainly caused by different states of fossil preservation.

Einleitung

Durch seine im Vergleich zu den heutigen Equisetaceen gigantischen Proportionen sowie durch das große Fossilisationspotential in den Ablagerungen der germanischen Obertrias gehört Equisetites arenaceus (JAEGER) SCHENK zu den markantesten Schachtelhalmgewächsen des Mesozoikums. Neben Sporophyllständen, Diaphragmen sowie den Markrohrsteinkernen und Abdrücken der gegliederten Achsen sind die zu Blattscheiden verwachsenen Einzelblätter (vergl. SCHOENLEIN 1865, Taf. 3, Fig. 2; KELBER 1990, Abb. 32, 39) bei Equisetites arenaceus besonders kennzeichnend und für eine taxonomische Ansprache der sterilen Achsenteile das entscheidende Indiz (FRENTZEN 1922, 1933, KRÄUSEL 1959). Manche Abbildungen von Blattscheiden in der Literatur erwecken allerdings den Verdacht, daß die apikalen Blattsegmente komplexer gebaut waren als allgemein angenommen: Angeschwollene (oder adaxial umgeschlagene?) Blattspitzen können z. B. bei SCHOENLEIN (1865, Taf. 4, Fig. 1, 3; Taf. 6, Fig. 6) und bei HEER (1877, Taf. 27, Fig. 1) erkannt werden. Auch KRÄUSEL (1959: 11) bemerkt bei einem Exemplar flach wulstig gerundete Blattzähne.

Durch mehrjährige Grabungsunternehmungen und Aufsammlungen liegen mittlerweile gut erhaltene Neufunde aus dem Unteren Keuper Süddeutschlands vor, die bisher unbekannte Details der Blattspitzen zeigen. Die Kombination von Einzelbeobachtungen an diesem Material erlaubt - unter Berücksichtigung der bei der Fossilgenese erfolgten Prozesse und der Eliminierung der hieraus resultierenden Verzerrung der Fossilien (REX & CHALONER 1983, REX 1986) - die räumliche Rekonstruktion der terminalen Blattsegmente bei Equisetites arenaceus.

Fundorte und geologische Situation

Alle in diese Untersuchung mit einbezogenen Blattscheiden von Equisetites arenaceus entstammen dem Werksandsteinbruch westlich von Schleerieth

(Blatt 5926 Geldersheim, R 35 78 140, H 55 43 160) und der Straßenbaustelle der B 13 aus den Jahren 1983/84 am Wolfgangsberg bei Ochsenfurt (Blatt 6326 Ochsenfurt, R 35 77 870, H 55 02 220). Die *Equisetites*-Reste wurden zusammen mit weiterer Makroflora aus dem Anstehenden der basalen "Blauen und Grünen Tone mit dem Horizont der Roteisensteinkonkretionen" geborgen. Beide Fundorte gehören in den Unteren Keuper der Germanischen Trias (Ladin). Weitere Informationen und Profile der Fundschichten bei HAUNSCHILD (1986: 44) und bei KELBER (1983, 1987). Zur Palökologie und Diversität der Unterkeuperflora siehe KELBER (1990) und MADER (1990).

Beschreibung der unterschiedlichen Erhaltungszustände

Die auf Taf. 1 und 2 abgebildeten Blattscheidenfragmente sind als charakteristische Typen der unterschiedlichen Fossileinbettung aufzufassen. Sie beziehen sich auf die schematische Darstellung und Klassifizierung in Fig. 1, aus der die räumliche Lage der jeweiligen fotografischen Ansicht entnommen werden kann. Tatsächlich liegt dem Rekonstruktionsversuch der Blattspitzen von *Equisetites arenaceus* jedoch ein weit umfangreicheres Fundgut von den Lokalitäten Schleerieth und Wolfgangsberg/Ochsenfurt zugrunde, in welchem sich sowohl die hier dargestellten Einbettungssituationen wiederholen, darüber hinaus aber auch Modifikationen und Übergänge zwischen den hier ausgeschiedenen Erhaltungstypen festzustellen sind.

Bei den meisten Fundstücken brachte erst die vorsichtige Entfernung des bröseligen Kohlebelags die nötige Klarheit über den räumlichen Blattbau. Entsprechend den guten Erfahrungen bei CHALONER & COLLINSON (1975) wurden bei manchen Stücken Latex-Abformungen hergestellt, die einen besseren räumlichen Eindruck der Gesamtmorphologie vermitteln und auch Details der Mikro-Ornamentation erkennen lassen (Taf. 1, Fig. 11; Taf. 2, Fig. 3-4, 9).

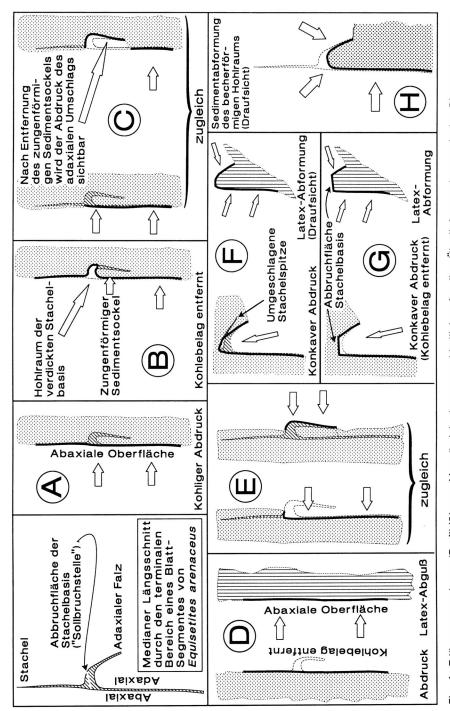
Erhaltungszustand A, Taf. 1, Fig. 1

Die laterale Ansicht, Blickrichtung adaxial, zeigt den kohligen Abdruck mit noch annähernd unverdrückter Ausbildung des Kohlebelags, besonders verdickt und ausgeprägt an den dreieckig-scharfkantig abgesetzten Flanken der Kommisuralfurchen. Eine Grenzlinie oder Grenzzone der Stachelbasis ist im kohligen Gewebe nicht erkennbar. Die abaxiale Oberfläche der Stachelspitze liegt in der gleichen Ebene des Blattsegmentes. Bei vielen Stücken sind die scharfen Kanten zu den Kommissuralfurchen durch Sedimentkompaktion oder durch Abrieb des feinbröseligen Kohlebelags abgeschwächt oder nicht mehr vorhanden.

Diskussion: Diese Erhaltungsform mag als Grundlage der Strichzeichnung bei FRENTZEN (1922: 12) gedient haben. In schlechterer Erhaltung und mit stärkerem Abrieb des Kohlebelags bei KRÄUSEL (1959, Taf. 3, Fig. 28, 29) und bei KELBER (1990, Abb. 30) abgebildet.

Erhaltungszustand B, Taf. 1, Fig. 2, 4-5

Laterale Ansicht, Blickrichtung adaxial. Situation von A nach Entfernung des Kohlefilms. Kennzeichnend ist der Hohlraum der Stachelbasis zwischen dem



flächigen Abdruck des Blattsegmentes und dem der Stachelspitze. Dessen Tiefe ist abhängig von der Dicke des zungenförmigen Sedimentsockels, d. h. von der Feinkörnigkeit und der Menge der in den becherförmigen Hohlraum eingespülten Sedimentpartikel sowie dem Grad der Sedimentkompaktion. Bei lateraler Einbettung erscheint die Oberkante der Sedimentausfüllung der bechergestaltigen Blattspitze meistens gerade mit leicht abgerundeten Ecken (Taf. 1, Fig. 3, 5-7, siehe auch KELBER 1990, Abb. 23c, 31), zuweilen auch leicht dreieckig zugespitzt (Taf. 1, Fig. 2, 4). Manchmal blieben an der Spitze des zungenförmigen Sedimentsockels kleine rundliche Spitzen aus Brauneisen erhalten (Taf. 1, Fig. 2). Hierbei handelt es sich offensichtlich um ursprünglich durch Pyrit vererzte Bereiche. Die Abdrücke der Stachelspitzen sind im Unterschied zur Mikro-Skulptur der flächigen Blattsegmente und der flächigen Blattscheiden durch parallele Längselemente beprägt (s. auch Taf. 1, Fig. 8).

Diskussion: Die stärkere Anreicherung des inkohlten Pflanzenmaterials an den Blattspitzen kann - abgesehen von einer allgemeinen Verdickung des pflanzlichen Gewebes in diesem Bereich und durch die reichliche Kohlenmasse der verdickten Stachelbasis - auch durch die aufeinander gepreßten ad- und abaxialen Wände des becherförmigen Blattspitzen-Hohlraums (ohne Sedimenteinschwemmung) erklärt werden (letzteres z. B. bei KELBER 1990, Abb. 32, 99a). Tiefere Eindrücke sowie stärkere Reste der Kohle an den Blattspitzen von Equisetites arenaceus wurden bereits durch SCHENK (1864: 67) beschrieben, führten jedoch durch die Annahme einer ausschließlich flächigen Blattarchitektur zu einer irrtümlichen Interpretation: Danach sollen sich die Blattzähne (stärkerer Kohlebelag) durch einen derberen und festeren Bau vom zarteren Zellgewebe der Stachelspitzen unterscheiden.

Erhaltungszustand C, Taf. 1, Fig. 3, 6-7

Laterale Ansicht, Blickrichtung adaxial. Nach gewaltsamer Entfernung des zungenförmigen Sedimentsockels ist der Abdruck der adaxialen Rückwand des verkehrt-becherförmigen Hohlraums sichtbar, zugleich mit der abaxialen Blattscheiden-Oberfläche oder deren Abdruck.

Erhaltungszustand D, Taf. 1, Fig. 8-9, 11

Laterale Ansicht, Außenabdruck und dessen Latex-Abguß in Blickrichtung adaxial. Der Latex-Abguß (Taf. 1, Fig. 11) ist identisch mit Situation A. Die Basis der Stachelspitzen erscheint durch die Fossileinbettung schräg gekippt worden zu sein, besonders bei Taf. 1, Fig. 8. Zuweilen blieb die asymmetrisch angeordnete Ornamentation einer sich in Längsrichtung erstreckenden Leiste im Bereich der pyramidenförmigen Blattspitzen erhalten (Taf. 1, Fig. 8-9, 11).

Erhaltungszustand E, Taf. 1, Fig. 10

Laterale Ansicht Blickrichtung abaxial. Am gleichen Exemplar ist der Außenabdruck der Blattsegmente (rechter Bildbereich) mit dem Abdruck der scharfbegrenzten adaxial gelegenen Rückwände der becherförmigen Hohlräume (linker Bildbereich) dokumentiert. Die Stachelspitzen fehlen oder sind durch Sediment verdeckt.

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

Blickrichtung von schräg-unten in die Sedimentabformung der nahezu unverdrückten pyramidal-becherförmigen terminalen Blattsegmente, die teilweise noch mit dem inkohlten Material der verdickten Stachelbasis ausgefüllt sind (G in Taf. 2, Fig. 2 markiert die Grenzfläche zum Sediment). Der apikale Blattspitzenbereich erscheint durch die Fossileinbettung leicht abgewinkelt. Nach vollständiger Entfernung der kohligen Masse wird bei einigen Exemplaren der Abdruck der adaxial umgeschlagenen Stachelspitzen am Grunde des Hohlraums erkennbar (Taf. 2, Fig. 1, 5-6). Der Latex-Ausguß der Sedimentabformung (Taf. 2, Fig. 3-4) ermöglicht die Beobachtung der scharfkantig begrenzten pyramidenförmigen Blattspitzen von verschiedenen Seiten. Typisch ist eine schmale, sich in Längsrichtung erstreckende leistenartige Beprägung im Bereich des becherförmigen Hohlraums an den ad- und abaxialen Seiten (Taf. 2, Fig. 1-5, siehe auch Taf. 2, Fig. 8).

Erhaltungszustand G, Taf. 2, Fig. 7-9

Blickrichtung von schräg unten. Durch die annähernd vertikale Fossileinbettung wurde der apikale Bereich der Blattsegmente abaxialwärtig abgewinkelt. Situation nahezu identisch mit F, doch enden hier die Blattsegmente an annähernd quadratisch- bis trapezförmigen granulierten Flächen, die als Abbruchflächen der Stachelbasis gedeutet werden. Die Stachelspitzen müssen in diesem Falle schon vor der Fossileinbettung abgefallen sein.

Erhaltungszustand H, Taf. 2, Fig. 10-11

Draufsicht auf die schwach pyramidenförmige Sedimentausfüllung mit abgerundeten Kanten des annähernd ventral eingebetteten becherförmigen Hohlraums der Blattsegmente, weitgehend ohne Kohlebelag. Die gleiche Einbettungssituation wurde schon bei KELBER (1990, Abb. 37) abgebildet. Bei Taf. 2, Fig. 11 blieben in der linken Bildhälfte noch die abaxialwärtig inserierten Stachelspitzen in schlechter Erhaltung überliefert.

Rekonstruktion der Blattspitzen

Die Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* bestehen aus miteinander verwachsenen Einzelblättern, die den Schachtelhalmschaft manschettenartig umfassen. Distale Blattsegmente sind durch dreieckig reliefierte Kommissuralfurchen voneinander getrennt, die sich proximal verjüngen. Insgesamt ist das pflanzliche Gewebe im stärker gegliederten Blattspitzenbereich etwas dicker als an den flächigen basalen Blattscheiden.

Die Blattspitzen haben einen mehr oder weniger quadratischen bis leicht trapezförmigen Grundriß. Ihr räumlicher Bau erinnert an einen umgestülpten Becher von annähernd pyramidenförmiger Gestalt, der adaxial an der Einzelblattspitze befestigt ist (Fig. 2a-2b, 2e). Die Länge dieses dreidimensional ausgebildeten becherförmigen Hohlraums kann 4 bis 6 mm betragen, bei einer basalen Weite von ca. 4 mal 4 mm. Auffällig ist die gut ausgeprägte und abwechslungsreiche Mikro-Ornamentation der Epidermis, die aber in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt werden soll. Kennzeichnend ist weiterhin die Ausformung einer meist asymmetrisch

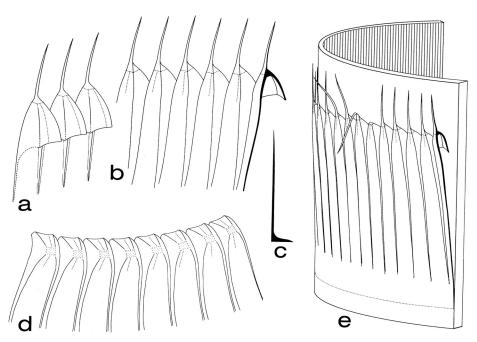


Fig. 2: Rekonstruktion des räumlichen Baus der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus*. a: Schräg abaxiale Ansicht; b: Schräg adaxiale Ansicht; c: Profilansicht der Stachelspitze mit gerader basaler Abbruchfläche; d: Blattscheidenfragment der Sproßgipfelregion, Draufsicht bei abgebrochenen Stachelspitzen; e: Orientierung der Blattscheide am Schaft.

plazierten, senkrecht ausgerichteten Leiste an den ad- und abaxialen Außenwänden.

Die Einzelblattsegmente sind mit pfriemartig-flächigen Stachelspitzen besetzt, welche leicht adaxial um ihre Längsachse zurückgewölbt sind. Diese gehen nicht aus der Pyramidenmitte der umgekehrt-becherförmigen Blattspitzen hervor, sie sind vielmehr scharnierartig an der abaxialen Seite der Stachelbasis inseriert (Fig. 2c). Dies ist auch bei den Exemplaren mit den adaxial umgefalteten Stacheln zu erkennen (Taf. 2, Fig. 1, 5-6). Die massive Stachelbasis ist durch eine mehr oder weniger quadratische und plane Abbruchfläche (Sollbruchstelle) mit granuliertem Muster mit dem gleichfalls abgeplatteten Dach des umgedreht-becherförmigen Blattspitzenhohlraums verbunden (Fig. 2c, Taf.2, Fig. 7-9).

Hinzuweisen ist auf die offensichtliche Gleichartigkeit eines Bauplanes von becherförmigen Blattspitzen bei *Equisetites naitoi, E. nariwensis* und *E. mimensis* (KON'NO 1962: 38, 40, 37). Die von der letztgenannten Spezies gegebene Rekonstruktion eines Blattsegmentes (KON'NO 1962, Abb. 5c) stimmt in ihren Grundzügen mit der abaxialen Ansicht in Fig. 2a überein. Desweiteren kann ein dreidimensionaler, möglicherweise auch becherförmiger Bau der Blattspitzen bei *E. laevis* und *E. scanicus* (HALLE 1908, Taf. 3, Fig. 8-9, Taf. 7, Fig. 12, 14) sowie bei *E. iwamuroensis* (KIMURA & TSUJII 1980, Abb. 1i, Taf. 38, Fig. 6-9, Taf. 39, Fig. 3-4) aufgrund der angeschwollenen Blattspitzen vermutet werden: Möglicherweise wurden hier

zumindest teilweise die vertikalen Ansichten terminaler Blattscheiden mit solchen der Diaphragmen verwechselt.

Literatur

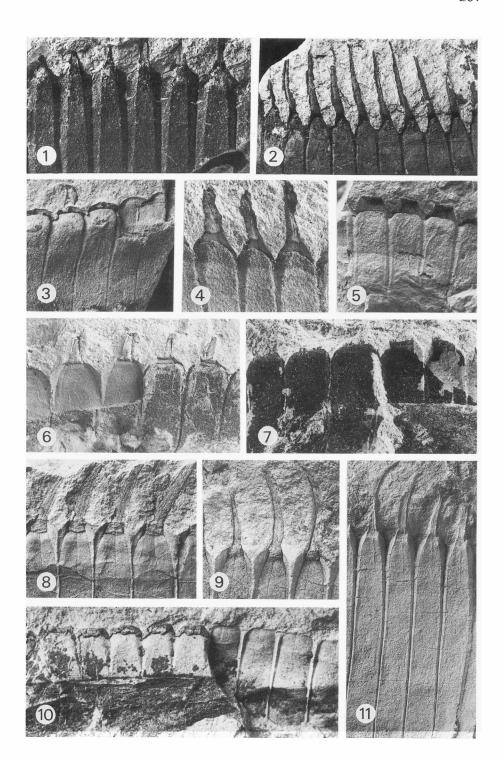
- CHALONER, W.G. & COLLINSON, M.E. 1975. Application of SEM to a Sigillarian impression fossil.- Rev. Paleobot. Palynol., 20: 85-101, 2 Taf.- Amsterdam.
- FRENTZEN, K. 1922. Die Keuperflora Badens.- Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe, 28: 1-76, 4 Taf.- Karlsruhe.
- " . 1933. Equisetaceen des germanischen Keupers.- Palaeont. Z., 15: 30-45, 3 Abb., 2 Taf.- Berlin.
- HALLE, T.G. 1908. Zur Kenntnis der mesozoischen Equisetales Schwedens.- Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., 43/1: 1-37, 9 Taf.- Uppsala, Stockholm.
- HAUNSCHILD, H. 1986. Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1: 25 000 Blatt Nr. 6326 Ochsenfurt. 152 S., 19 Abb., 7 Tab., 5 Beil.- München.
- HEER, O. 1877. Die vorweltliche Flora der Schweiz.- 182 S., 70 Taf.- Wurster & Comp., Zürich .
- KELBER, K.-P. 1983. Schizoneura paradoxa SCHIMP. & MOUG. aus dem Unteren Keuper Frankens.- Naturwiss.-Jb. Schweinfurt, 1: 19-33, 4 Abb., 2 Taf.-Schweinfurt.
- " . 1987. Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria) auf Pflanzen des Unteren Keupers
 Ein Beitrag zur Phyto-Taphonomie.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 175/3: 261-294, 36 Abb., 2 Tab.- Stuttgart.
- " . 1990. Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren Makrofloren aus dem Germanischen Unterkeuper-Beringeria, Sonderh. 1: 67 S., 100 Abb.- Würzburg.
- KIMURA, T. & TSUJII, M. 1980. Early Jurassic plants in Japan, part 1.- Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., 119: 339-358, 4 Abb., Taf. 38-40.- Tokyo.
- KON'NO, E. 1962. Some species of *Neocalamites* and *Equisetites* in Japan and Korea.- Sc. Rep. Tohoku Univ., Sendai, Japan, 2nd Ser. (Geol.), Spec. Vol. 5: 21-47, 5 Abb., 1 Tab., Taf. 9-18.- Tokyo.
- KRÄUSEL, R. 1959. Die Keuperflora von Neuewelt bei Basel 111: Equisetaceen.-Schweiz. Paläont. Abh., 77: 1-19, 3 Abb., 7 Taf.- Basel.
- MADER, D. 1990. Palaeoecology of the flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe.- Bd. 1: Buntsandstein.- LXXVI S. + S. 1-936, 66 Abb, 46 Tab., 78 Taf.- Bd. 2: Keuper and Index.- XII S. + S. 937-1582, 5 Abb., 17 Tab., 25 Taf.- G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York.
- REX, C.M. 1986. Experimental modelling as an aid to interpreting the original three-dimensional structures of compressions.- In: SPICER, R.A. & THOMAS, B.A. (Eds.): Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany; The Syst. Ass. Spec. Vol., 31: 17-38, 6 Abb.- Clarendon press, Oxford.
- REX, G.M. & CHALONER, W.G. 1983. The experimental formation of plant compression fossils.- Palaeont., 26: 231-252, 8 Abb., 4 Taf.- London.
- SCHENK, A. 1864. Beiträge zur Flora des Keupers und der rhaetischen Formation.-Ber. d. naturforsch. Ges. Bamberg, 7: 51-142, 8 Taf.- Bamberg.
- SCHOENLEIN, J.L. 1865. [Text A. SCHENK]: Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens.- 22 S., 13 Taf.- Kreidel's Verl., Wiesbaden.

Tafelerklärungen

Die Buchstabenkürzel am Beginn der Sammlungsnummern der abgebildeten Exemplare auf Tafel 1 und 2 bezeichnen den jeweiligen Fundort: SCHL-... = Werksandsteinbruch Schleerieth, OCH-... = Straßenbaustelle am Wolfgangsberg bei Ochsenfurt. Alle Fundstücke sind in der Sammlung KELBER, D-8702 Burggrumbach hinterlegt.

Tafel 1

Fig. 1-11 Terminale Blattsegmente von Equisetites arenaceus (JAEGER) SCHENK Fig. 1-11 Terminale Blattsegmente von Equisetites arenaceus (JAEGEH) SCHERFig. 1 Erhaltungszustand A, SCHL-1027a, 3,5 fache Vergr.;
Fig. 2 Erhaltungszustand B, SCHL-949, 1,9 fache Vergr.;
Fig. 3 Erhaltungszustand C, SCHL-1051, 4 fache Vergr.;
Fig. 4 Erhaltungszustand B, SCHL-961, 3 fache Vergr.;
Fig. 5 Erhaltungszustand B, OCH-130, 4,5 fache Vergr.;
Fig. 6 Erhaltungszustand C, OCH-121, 3,8 fache Vergr.;
Fig. 7 Erhaltungszustand C, SCHL-786, 3,4 fache Vergr.;
Fig. 8 Erhaltungszustand D, SCHL-988, 3,8 fache Vergr.;
Fig. 9 Erhaltungszustand D, SCHL-780, 2,7 fache Vergr.;
Fig. 10 Erhaltungszustand E, SCHL-967, 2,7 fache Vergr.;
Fig. 11 Erhaltungszustand D, Latex-Abguß von SCHL-780, 2,3 fache Vergr.;



Tafel 2

- Fig. 1-11 Terminale Blattsegmente von Equisetites arenaceus (JAEGER) SCHENK
- Fig. 1 Erhaltungszustand F, umgeschlagene Stachelspitzen; OCH-133, 6,5 fache Vergr.;
- Fig. 2 Erhaltungszustand F, teilweise noch mit Kohlefüllung; G = Grenzfläche zur Sedimentausfüllung des umgedreht-becherförmigen Hohlraums. SCHL-935b, 4,4 fache Vergr.;
- 3 Erhaltungszustand F, Latex-Ausguß von SCHL-935b, Draufsicht; 3,3 fache Fig. Vergr.:
- Fig. 4 Erhaltungszustand F, Latex-Ausguß von SCHL-935h, adaxiale Wände der umgedreht-becherförmigen Hohlräume; 3,3 fache Vergr.;
- 5 Erhaltungszustand F. umgeschlagene Stachelspitzen; SCHL-1033b, 7.5 fache Fig.
- Fig. 6 Erhaltungszustand F, umgeschlagene Stachelspitzen; S = Stachelspitzen freigelegt, A = Sedimentrest der Abformung des pyramidenförmigen Segment-
- Apex; SCHL-929c, 5,2 fache Vergr.; Fig. 7 Erhaltungszustand G, granulierte Abbruchflächen der Stachelbasen, SCHL-750b, 4,5 fache Vergr.;
 Fig. 8 Erhaltungszustand G, granulierte Abbruchflächen der Stachelbasen, SCHL-
- 932b, 4,9 fache Vergr.; Fig. 9 Erhaltungszustand G, Latex-Ausguß von SCHL-932b, 4,7 fache Vergr.;
- Fig. 10 Erhaltungszustand H, SCHL-799, 3,2 fache Vergr.;
- Fig. 11 Erhaltungszustand H, Sproßgipfelbereich; SCHL-028a, 2,7 fache Vergr.;

