

Kelber, K.-P. (2000): Zur Pflanzenwelt des Keupers.- In: Brunner, H. & Hinkelbein, K.: Geol. Kte. Baden-Württemberg 1 : 50 000. Erläuterungen zum Blatt Heilbronn und Umgebung.- pp. 78-94; (Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau Baden-Württemberg), Freiburg i.Br.

3.3.5 Zur Pflanzenwelt des Keupers

KLAUS-PETER KELBER

3.3.5.1 Übersicht

Pflanzenfossilien aus dem Kartengebiet und von unmittelbar benachbarten Fundorten (Abb. 28) spielten schon im letzten Jahrhundert eine bedeutsame Rolle für die beginnende paläobotanische Erforschung der Keuper-Flora. Vermutlich die älteste Darstellung des fossilen Schachtelhalmes *Equisetites arenaceus*, gefunden „zu Neuhoß bey Ödheim“,

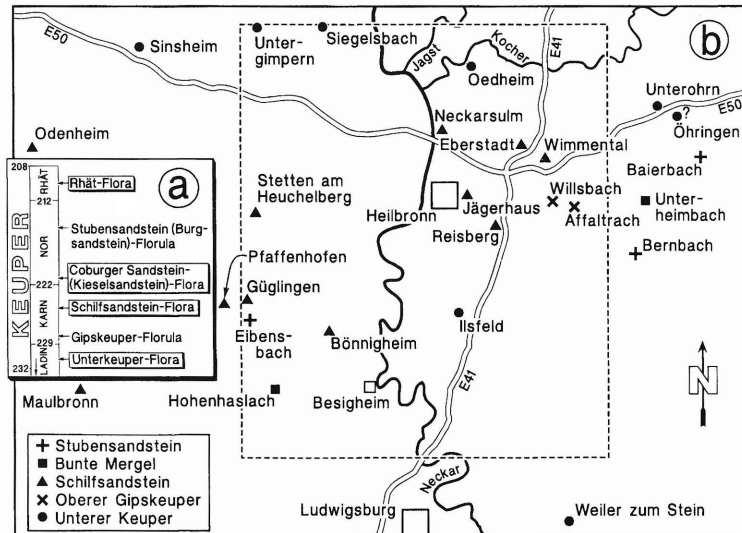


Abb 28: a = Stratigraphische Position der fossilen Makroflora-Komplexe im süddeutschen Keuper. Stratigraphische Korrelation nach MENNING (1995).

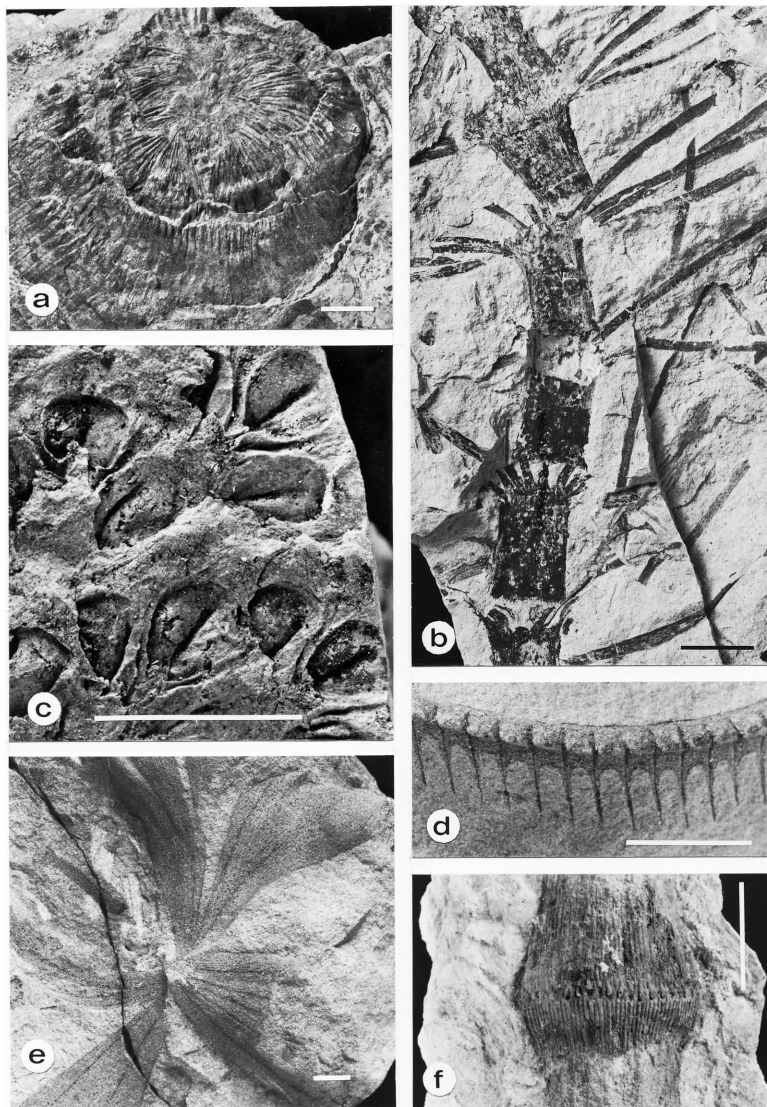
b = Fundpunkte fossiler Makroflora aus dem Gebiet der GK50 Heilbronn und Umgebung (gestrichelte Begrenzung) und von benachbarten Lokalitäten.

stammt aus einem Fossilienkatalog, der um das Jahr 1760 erstellt wurde (MAYER 1977; s. KELBER & HANSCH 1995: Abb. 11). Pflanzenfossilien aus dem Unterkeuper der Schmollenmühle von Sinheim gelangten durch Vermittlung des Grafen von Münster in die Sammlung des Grafen Sternberg, wo sie schon ab 1833 in dem „Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt“ beschrieben und abgebildet wurden (STERNBERG 1820–1838, KVACEK & STRAKOVÁ 1997). Dieses Tafelwerk gilt als Ausgangspunkt für die wissenschaftliche Namensgebung der fossilen Pflanzen.

Durch den jahrhundertealten Abbau von Natursteinen kamen die meisten Pflanzenfossilien ans Tageslicht (Abb. 28). Deshalb können aus dem Kartengebiet vorwiegend Lokalitäten aus dem Unterkeuper-Hauptsandstein und dem Schilfsandstein als Fundorte fossiler Pflanzenreste aufgezählt werden (FRENTZEN 1921, 1922a, b; 1931).

Pflanzenfossilien aus dem Unterkeuper-Hauptsandstein lieferten die Steinbrüche bei Siegelsbach, Untergimpfern, Ilsfeld, Weiler zum Stein und an der Schmollenmühle bei Sinheim (Abb. 29: b, d, e; Abb. 30: a, b, d; Abb. 31c). Auch in zwei Mergelgruben aus dem Oberen Gipskeuper (Anatinabank) von Affaltrach und Willsbach fanden sich fossile Pflanzenreste. Aus dem Schilfsandstein sind die Steinbrüche von Maulbronn, Odenheim, Bönnigheim, Neckarsulm, Pfaffenhofen, Stetten am Heuchelberg, Eberstadt, und besonders vom Jägerhaus bei Heilbronn zu nennen (Abb. 29: a, c, f; Abb. 30: c, e–f; Abb. 31: a, b, d, e). W vom Jägerhaus, Richtung Köpfertal, war der Schilfsandstein von verkohlten Pflanzenresten so durchdrungen, daß der Heilbronner Rat 1780 dort nach Steinkohle schürfen ließ (Beschreibung des Oberamts Heilbronn 1865). Auch Straßenbaustellen, beispielsweise die der Bundesautobahn A81 am Reisberg bei Weinsberg, lieferten fossile Pflanzenreste. Die Schichten des Stubensandsteins gelten als zuverlässige Quelle verkieselter Holzreste (VOGELLEHNER 1965). Pflanzenfunde aus dem „Löwensteiner Gelben Sandstein“ (= „Rheinisches Rhät“) des Strombergs wurden früher dem Rhätkeuper zugeordnet. Der Löwensteiner Gelbe Sandstein entspricht jedoch dem 4. Stubensandstein (s. FRENTZEN 1932).

Paläoböden mit Wurzelhorizonten wurden aus dem Unterkeuper von Unterohrn, dem Schilfsandstein von Pfaffenhofen, den Bunten Mergeln von Hohenhaslach und Unterheimbach sowie aus dem Stubensandstein



von Bernbach bei Wüstenrot beschrieben und abgebildet (LINCK 1943; MADER 1990, 1995, 1997). Stoßmarken, die möglicherweise von driften- den Schachtelhalm-Achsen herrühren, sind aus dem Stubensandstein von Spielberg (LINCK 1950) beschrieben worden. Eine allgemeine Darstellung des Inventars fossiler Pflanzenreste aus dem Gebiet der GK50 Heilbronn gibt LINCK (1968a).

3.3.5.2 Florenelemente aus dem süddeutschen Keuper

Hier sollen – trotz des gegenwärtig ungenügenden taxonomischen Bearbeitungsstandes mancher Florenelemente und der damit einhergehenden nomenklatorischen Verunsicherung (KELBER & HANSCH 1995) – die wichtigsten fossilen Pflanzengruppen aus dem süddeutschen Keuper nach ihrer systematischen Zugehörigkeit kurz angesprochen werden. Abgebildete Pflanzenfossilien aus dem Blattgebiet oder von unmittelbar benachbarten Fundorten (Abb. 28) werden aufgelistet. Weiterführende Beschreibungen und Literaturangaben zu den in diesem Abschnitt besprochenen Pflanzengruppen finden sich in FRENTZEN (1922a), und in KELBER & HANSCH (1995). Auf diese Arbeiten wird bei der systematischen Aufzählung der einzelnen Pflanzentaxa nicht mehr hingewiesen.

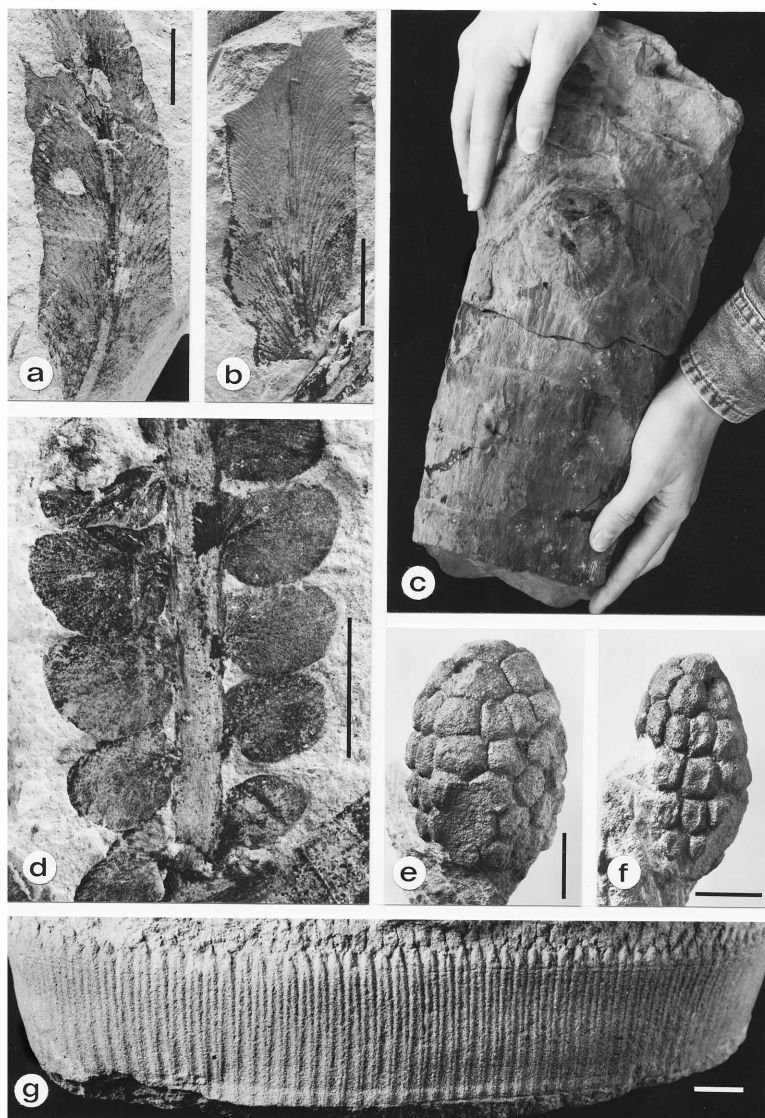
Überwiegend liegen nur substanzlose Abdrücke und Steinkern-Erhaltungen der Pflanzenfossilien vor, doch konnten zuweilen auch strukturbietende Reste und disperse Kutikeln geborgen werden. Neben den

Abb. 29: Pflanzenreste aus dem Unterkeuper und Schilfsandstein (1)

a = *Equisetites arenaceus*, Sproßgipfel. Die Stachelspitzen der Blattsegmente zeigen zum Vegetationspunkt der Schachtelhalm-Achse; Schilfsandstein, Wimmatal; Slg. SCHULZ, Heilbronn, Nr. 453.

b = *Neocalamites merianii*, beblätterte Achse; Unterkeuper, Weiler zum Stein; Staatl. Museum f. Naturkde. Stuttgart (SMNS), Nr. P1350/3.

c = *Cycadocarpidium* sp., zerfallener weiblicher Zapfen; Schilfsandstein, Eberstadt; Naturhist. Museum Heilbronn (NMH), Nr. 2307. **d** = *E. arenaceus*, Detail einer Blattscheide, mit dreidimensional erhaltenen umgedreht-becherförmigen Blattspitzen; Unterkeuper, Schmollenmühle Sinsheim; Geol. Paläont. Inst. Univ. Heidelberg (GPIH), Nr. 6. **e** = *Chirop- teris digitata*, tütenförmig angeordnete Wedelblätter; Unterkeuper, Untergimpfern; GPIH, Nr. 4. **f** = *Neocalamites merianii*, Nodium mit ver- erzten Gefäßbündeln und sichtbaren Blattspurnarben; Schilfsandstein, Stetten a. H.; NMH, Nr. 975. Maßstab jeweils 1 cm.



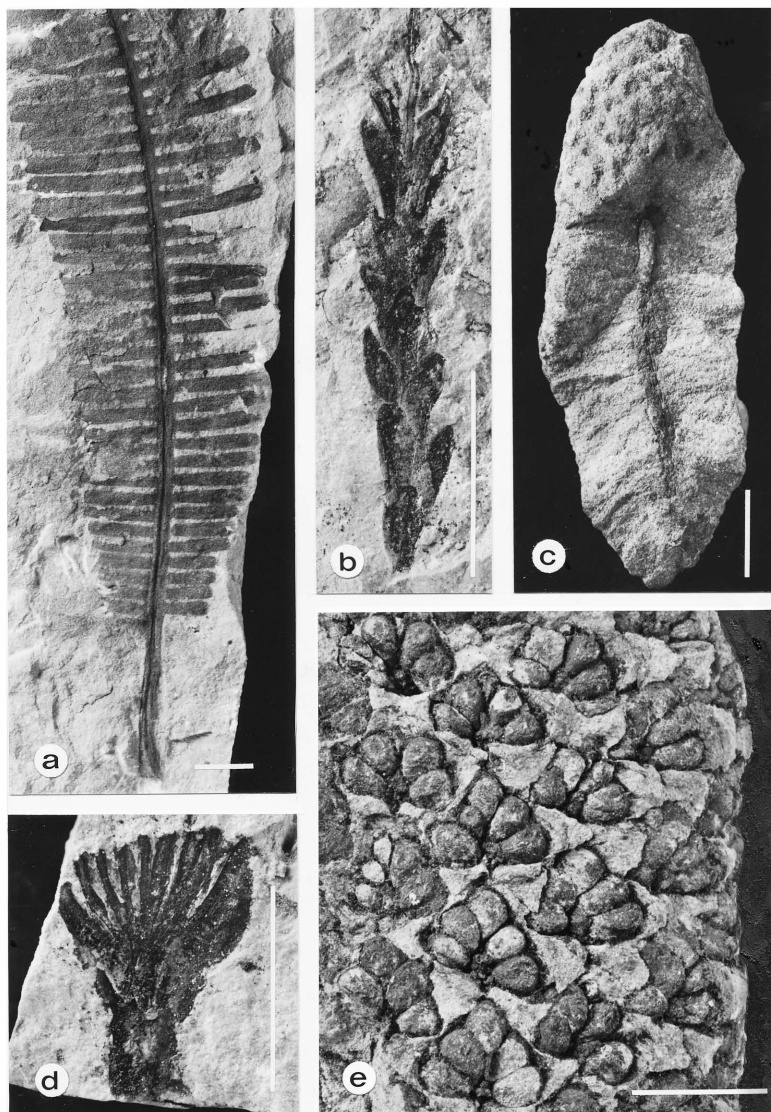
reichlichen und gut untersuchten Kieselholzfinden sind gelegentlich durch Pyrit mineralisierte Pflanzenteile hervorzuheben (BRUNNER & KELBER 1988), die einen bis heute noch kaum ausgewerteten Wissensspeicher pflanzenanatomischer Baupläne repräsentieren.

Schachtelhalm-Gewächse (Equisetopsida)

1833	<i>Equisetites bronni</i>	Sinsheim	STERNBERG: Vol. II, 5/6: 46; Taf. 21, Fig. 1–5
1838	<i>Equisetites acutus</i>	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: 107; Taf. 31, Fig. 3
1838	<i>Equisetites areolatus</i>	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: 107; Taf. 30, Fig. 3; KVACEK & STRAKOVÁ 1997: Taf. 5, Fig. 3
1838	<i>Equisetites cuspidatus</i>	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: 106; Taf. 31, Fig. 1, 2; KVACEK & STRAKOVÁ 1997: Taf. 14, Fig. 4; Taf. 16, Fig. 2; Taf. 18, Fig. 1, 2
1838	<i>Equisetites sinsheimicus</i>	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: 107; Taf. 30, Fig. 2; KVACEK & STRAKOVÁ 1997: Taf. 44, Fig. 3
1838	<i>Equisetites</i> sp.	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: Taf. 30, Fig. 2, 4; KVACEK & STRAKOVÁ 1997: Taf. 59, Fig. 4; Taf. 61, Fig. 2

Abb. 30: Pflanzenreste aus dem Unterkeuper und Schilfsandstein (2)

a = „*Sagenopteris*“ sp.; Unterkeuper, Weiler zum Stein; SMNS, Nr. P1739/1. **b** = *Linguifolium* sp.; Unterkeuper, Weiler zum Stein; SMNS, Nr. P1740/1. **c** = *Equisetites conicus*, Rindensteinkern-Erhaltung; Schilfsandstein, Jägerhaus Heilbronn; NMH, Nr. 1.1.2. **d** = *Cladophlebis distans*; Unterkeuper, Weiler zum Stein; SMNS, Nr. P1738/3. **e, f** = *Equisetites arenaceus*, Sporophyllstand in Vorder- und Seitenansicht; Schilfsandstein, Bönnigheim; SMNS, Nr. 12 552. **g** = *Equisetites arenaceus*, Blattscheide; Schilfsandstein, Güglingen; Abb.-Original zu LINCK (1950); NMH, Nr. 3. Maßstab jeweils 1 cm, Abkürzungen s. Abb. 29.



1922a	<i>Equisetites arenaceus</i>	Sinsheim, Weiler/Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 1, Fig. 2, 4, 5, 8, 11
1922a	<i>Neocalamites merianii</i>	Untergimpfern	FRENTZEN: Taf. 1, Fig. 12
1933	<i>Equisetites arenaceus</i>	Neckarsulm, Bönnigheim	FRENTZEN: Taf. 1, Fig. 4–6; Taf. 2, Fig. 1a, 1b
1950	<i>Equisetites arenaceus</i>	Pfaffenhofen, Güglingen	LINCK: Abb. 4; KELBER & HANSCH: Abb. 193
1950	<i>Neocalamites</i>	Stetten	LINCK: Abb. 1, 2
1979	<i>Neocalamites merianii</i>	Weiler zum Stein	URLICHS: S. 8
1995	<i>Equisetites arenaceus</i>	Ilfeld, Sinsheim, Jägerhaus	KELBER & HANSCH: Abb. 33, 81, 82, 186
1995	<i>Equisetites conicus</i>	Jägerhaus	KELBER & HANSCH: Abb. 189, 192
1995	<i>Neocalamites merianii</i>	Weiler zum Stein, Sinsheim, Stetten	KELBER & HANSCH: Abb. 96, 104, 107, 194–196
1998	<i>Equisetites arenaceus</i>	Bönnigheim	KELBER & VAN KONIJNEN- BURG-VAN CITTERT: Taf. 1, Fig. 1–4

Equisetales, Equisetaceae: Durch Nodien (Knoten) und knotenfreie Zonen (Internodien) gegliederte Schäfte. Mit *Equisetites arenaceus* (Abb. 29: a, d; Abb. 30: e–g) und *E. conicus* (Abb. 30c) liegen die in ihren Ausmaßen größten krautigen Schachtelhalme der Erdgeschichte vor. *Equisetites conicus* und *E. macrocoleon* galten bisher als Indexfossilien des Schilfsandsteins (FRENTZEN 1921), sie sind mittlerweile aber auch im Unterkeuper aufgefunden worden.

Zu den am wenigsten bekannten artikulaten Pflanzen des Keupers gehören noch immer *Neocalamites merianii* (Abb. 29: b, f) und *N. schoenleinii*, von denen bis heute noch keine sicheren Nachweise der Rhizome, Diaphragmen und Blütenstände aus dem Keuper vorliegen. Die Gattung *Neocalamites* überschreitet die Trias/Jura-Grenze.

Aus dem süddeutschen Unterkeuper (KELBER 1983) und mittlerweile auch aus dem Schilfsandstein ist *Schizoneura paradoxa* nachgewiesen, ein Schachtelhalm-

Abb. 31: Pflanzenreste aus dem Unterkeuper und Schilfsandstein (3)

a = *Pterophyllum jaegeri*, Wedelbasis; Schilfsandstein, Jägerhaus Heilbronn; NMH, Nr. 1. **b** = *Widdringtonites keuperianus*, Zweigrest; Schilfsandstein, Eberstadt; NMH, Nr. 1063a. **c** = *Willsiostrobus* sp.; Unterkeuper, Schmollenmühle Sinsheim; GPIH, Nr. 10a. **d** = Koniferen-Zapfenschuppe; Schilfsandstein, Eberstadt; NMH, Nr. 1064a. **e** = *Pa-chylepis quinques*, weiblicher Koniferen-Zapfen in Steinkern-Erhaltung; Schilfsandstein, Odenheim; Holotypus, Abb.-Original zu KRÄUSEL (1952); Landesmuseum f. Naturkde. Karlsruhe. Maßstab jeweils 1 cm, Abkürzungen s. Abb. 29.

Gewächs, das in Europa im Buntsandstein vorkommt, weitaus häufiger aber aus den Karbon/Perm-Floren der südlichen Landmassen von Gondwana und dem heutigen Sibirien (Angara) bekannt geworden ist. Die Gattung *Schizoneura* erlischt im Mitteljura. Gleichfalls wurden an verschiedenen Unterkeuper-Lokalitäten Abdrücke von Blattscheiden der Formgattung *Phyllothea* nachgewiesen, ebenfalls ein gut bekanntes Florenelement aus den Gondwana-Floren.

Bärlapp-Gewächse (Lycopodiopsida)

Unter den Isoetales sind die *Pleuromeiaceae* und *Isoetaceae* zu nennen. Allerdings ist die Gattung *Pleuromeia* mit Sicherheit im Keuper nicht mehr vertreten. Die angeblichen *Pleuromeia*-Einzelfunde aus dem Keuper sind entweder fehlinterpretiert oder, eigentlich aus dem Buntsandstein stammend, durch Verwechslung des Fundortes dem Keuper-Florenspektrum zugeschrieben worden.

Häufiger sind disperse Sporophylle mit Mikro- und Makrosporen aus dem Unterkeuper und dem Schilfsandstein, die als *Annalepis zeilleri* bezeichnet werden. Sie werden mit den als *Isoetites* sp. bezeichneten kohlgigen Pflanzenresten, bei denen es sich möglicherweise um die Mutterpflanze der *Annalepis zeilleri*-Sporophylle handeln könnte, zu den *Isoetaceae* gestellt.

Farne (Filicopsida)

1827	<i>Marantoida arenacea</i> (= <i>Danaeopsis arenacea</i>)	Heilbronn	JAEGER: 28, 37; Taf. 5, Fig. 5
1922a	<i>Danaeopsis marantacea</i> (= <i>D. arenacea</i>)	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 2, Fig. 3
1922a	<i>Sphenopteris schoenleiniana</i>	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 3, Fig. 3
1922a	<i>Chiropteris digitata</i>	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 3, Fig. 5, 8

Marattiales: Aus dem Unterkeuper und dem Schilfsandstein sind die Gattungen *Bernoullia* und *Asterotheca* zu nennen, am besten bekannt und am häufigsten vertreten in der Flora des Unterkeupers ist *Danaeopsis arenacea*. Allerdings ist der Gattungsname irreführend, weil *Danaeopsis* eher ein Vorläufer der rezenten Gattung *Angiopteris* ist als von *Danaea*. Die Florengeschichte der Marattiales reicht weit zurück bis in das Karbon.

Dipteridaceae, Matoniaceae: Das Einsetzen der Gattungen *Clathropteris* und *Dictyophyllum* zeigt den evolutionären Fortschritt in der Florenzusammensetzung des Schilfsandsteins. Blattreste beider Gattungen sind ab dem Rhätkeuper in reicher Fülle vertreten. Ebenso ist die Gattung *Phlebopteris* sicher ab dem Rhätkeuper dokumentiert und später in allen Jura-Floren ein kosmopolitisches Florenelement. Ein nicht allzugut erhaltener Neufund läßt erkennen (KELBER & HANSCH 1995: Abb. 122), daß *Phlebopteris* wahrscheinlich schon im Unterkeuper entwickelt ist.

Specimina incertae sedis: Sehr unsicher in ihrer Zuordnung sind pectopteridische Fiederformen, die teils auf die Familie der *Gleicheniaceae* bezogen wurden (FRENTZEN 1922a), überwiegend aber zu dem Formenkreis *Cladophlebis distans* (s. *Pteridospermopsida*, „*Dicroidium*“) oder *Pecopteris* gezählt werden (Abb. 30d). Noch rätselhaft ist ebenfalls die wahre Natur von *Sphenopteris schoenleiniana*, genauso wie die Zuordnung von *Chiropteris digitata* (Abb. 29e), einem sehr charakteristischen, aber seltenen Florenelement der Unterkeuper-Flora. Die großflächigen *Chiropteris*-Blattreste mit Netzervatur werden von einigen Autoren eher zu den Ginkgoales gestellt.

Samenfarne (Pteridospermopsida)

Diese ausgestorbene Pflanzengruppe hatte farnartige Wedelblätter, mit Fruktifikationsorganen auf den Blättern oder an besonderen Wedelteilen.

1838	<i>Neuropteris remota</i> (= <i>Cladophlebis distans</i>)	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: 220; Taf. 40, Fig. 4
1838	<i>Sagenopteris semicordata</i>	Sinsheim	PRESL in STERNBERG: Vol. II, 7/8: 165; Taf. 35, Fig. 2; KVACEK & STRAKOVÁ 1997: Taf. 44, Fig. 3
1922a	<i>Anotopteris distans</i> (= <i>Cladophlebis distans</i>)	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 2, Fig. 3, 6
1979	<i>Cladophlebis</i>	Weiler zum Stein	URLICHS: S. 8
1995	<i>Linguifolium</i> sp.	Weiler zum Stein	KELBER & HANSCH: Abb. 133, 134
1995	<i>Cladophlebis distans</i>	Weiler zum Stein	KELBER & HANSCH: Abb. 136, 139
1995	„ <i>Sagenopteris</i> “ sp.	Weiler zum Stein	KELBER & HANSCH: Abb. 140–142

Peltaspermales, Peltaspermaceae: Wichtigste Fossilreste der seit dem Paläophytikum fossil dokumentierten Peltaspermaceae sind die farnartigen Wedel der Gattung *Lepidopteris*, die im süddeutschen Keuper erstmals mit *Lepidopteris stuttgartiensis* und *L. brevipinnata* im Schilfsandstein in Erscheinung treten. Zusätzlich zu den sterilen Fiedern sind durch Neufunde nun auch die männlichen und weiblichen Blütenreste *Antholithus* bzw. *Peltaspermum* fossil dokumentiert (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1997).

Umkomasiaceae (= *Corystospermaceae*): Ab dem Rhätkeuper sind weibliche Blüten der Gattung *Umkomasia* präsent, die mit den vielgestaltigen Farnfiedern von *Pachypteris* („*Thinnfeldia*“) aufgrund des mikroskopischen Baus der Kutikeln kombiniert werden.

? *Glossopteridales*: Blattreste, die sich nach ihren Merkmalen ohne Mühe mit denen von „*Glossopteris*“ vergleichen lassen, liegen nun auch aus dem Unterkeuper vor (KELBER & HANSCH 1995: Abb. 131). Besonders auf der Südhalbkugel existierten in der Obertrias noch in einer kleinen Anzahl Vertreter der *Glossopteridales*, die allerdings noch vor Beginn des Jura ausgestorben sind.

? *Caytoniaceae*: Zu nennen sind Fiederformen aus dem Unterkeuper (Abb. 30a), die wegen ihrer Nervaturverhältnisse vor allem mit der Gattung *Sagenopteris* in Verbindung gebracht wurden (s. KVACEK & STRAKOVÁ 1997: Taf. A, Fig. 2, „*S. semicordata*“ aus Sinsheim), mit den gleichnamigen Resten aus den Unterjura-Floren aber sicherlich nicht identisch sind. Triadische reticulate (netzartige) Blattreste werden neuerdings auch hinsichtlich einer proangiospermen Entwicklung diskutiert (ANDERSON & ANDERSON 1997).

Specimina incertae sedis: Die Gattung *Scytophyllum*, von einigen Autoren zu den Peltaspermales, von anderen zu den Cycadales gestellt, ist aus dem süddeutschen Unterkeuper nur in Form unsicherer Abdrücke bekannt. Seltene Fiedern mit dichotomer (sich gabelnder) Nervatur aus dem Unterkeuper werden zur Gattung *Linguifolium* gerechnet (Abb. 30b). Solche Reste sind für fast alle Trias-Floren der südlichen Hemisphäre sehr typisch.

Cladophlebis distans (Abb. 30d) und „*Selenocarpidium gracillimum*“ aus dem Unterkeuper scheinen nach den Merkmalen ihrer Fiederformen mit dem Farnsamer *Dicroidium zuberi* und *D. elongatum* identisch zu sein. Das Florenelement *Dicroidium* (Corystospermaceae) ersetzt in den Trias-Floren der Südhalbkugel graduell die ausklingende „*Glossopteris*“-Flora und erlischt am Ende der Trias.

Cycadeen (Cycadales)

Die auch heute noch in wenigen Arten in den Tropen und Subtropen verbreiteten Pflanzen werden wegen ihres Habitus gerne auch als „Palmfarne“ bezeichnet. Sie tragen oft gefiederte Blätter, bei einigen Arten gehen die Samen aus schopfartig stehenden fiederblattähnlichen Gebilden hervor.

1922a	<i>Danaeopsis rumpfii</i> (= <i>Cycadites rumpfii</i>)	Untergimperm	FRENTZEN: Taf. 2, Fig. 7
1950	Cycadophyten-Samen	Willsbach Affaltrach	LINCK: Taf. 1, Fig. 3–6

Zu den Cycadeen werden die starren sichelförmigen Blätter *Taeniopteris angustifolia* aus dem Unterkeuper gerechnet. Die wenigen Cycadeen-Fruchtblattreste von dort – unter dem Namen *Dioonitocarpidium pennaeforme* beschrieben – ließen die kennzeichnende samentragende Fruchtblattbasis allerdings nicht erkennen. Neufunde noch unbeschriebener fertiler Reste weisen hingegen an einem eingeschnürten Blattgrund mehrere Samen auf, die noch von einer pflanzlichen Hülle bedeckt sind und mit diesen Merkmalen eher an die permische

Cycadeen-Gattung *Archaeocycas* erinnern. Möglicherweise gehören auch die bislang als *Pterophyllum robustum* bezeichneten Wedel aus dem Unterkeuper zur Cycadeen-Gattung *Pseudocotlenis*. Aus den Rhätkeuper-Floren liegt die sterile Cycadeen-Belaubung *Nilsonia* vor.

Specimina incertae sedis: Noch wenig kann zur wahren Natur von „*Cycadites rumpfii*“ gesagt werden. Vielleicht ist dieses Taxon mit „*Scytophyllum apoldense*“ synonym und sollte dann möglicherweise zu den Peltaspermales gestellt werden.

Bennettiteen (Bennettitales)

Diese Pflanzengruppe hatte teilweise einen cycadeenartigen Habitus, jedoch einen anders gearteten Blütenbau. Die zwischen sterilen Schuppen eingeschlossenen Samen deuten in diesem Bauplan schon eine Variante der Bedecktsamigkeit an.

1922a	<i>Pterophyllum jaegeri</i>	Sinsheim, Weiler/Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 3, Fig. 6; Taf. 4, Fig. 4
1922a	<i>Pterophyllum jaegeri</i> <i>brevipenne</i>	Weiler/Sinsheim Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 3, Fig. 10
1922a	<i>Pterophyllum jaegeri</i> <i>blumi</i>	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 4, Fig. 2
1922a	<i>Pterophyllum jaegeri</i> <i>longifolium</i>	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 4, Fig. 5
1976	<i>Pterophyllum</i>	Öhringen	MUNDLOS: 113
1995	<i>Pterophyllum jaegeri</i>	Heilbronn, Reisberg	KELBER & HANSCH: Abb. 210, 212
1995	<i>Pterophyllum robustum</i>	Weiler zum Stein	KELBER & HANSCH: Abb. 155

Sichere Fossilreste der Bennettitales sind die sterilen Wedel von *Pterophyllum jaegeri* (Abb. 31a), *P. longifolium* und *P. brevipenne*, die besonders im Schilfsandstein häufig vertreten sind. Als wesentliche Bestimmungshilfe dient bei fossilen Blattresten der mikroskopische Feinbau der Spaltöffnungen.

? Ginkgo-Gewächse (Ginkgoales)

Specimina incertae sedis: Im Unterkeuper Frankens wurden Blütenstände gefunden (KELBER & HANSCH 1995: Abb. 159), die sehr an die paläophytische Gattung *Trichopitys* erinnern.

Koniferen-Gewächse (Coniferopsida)

1922a	<i>Widdringtonites keuperianus</i>	Sinsheim	FRENTZEN: Taf. 3, 9
1922a	<i>Tylodendron</i> (= <i>Voltzia coburgensis</i>)	Untergimperm	FRENTZEN: Taf. 4; Fig. 9

1950	<i>Voltzia? quinques</i>	Willsbach	LINCK: Taf. 1, Fig. 2, 3
1952	<i>Pachylepis quinques</i>	Odenheim	KRÄUSEL: Taf. 1, Fig. 1–4; Taf. 2, Fig. 1–5
1976	Kieselholz	Willsbach	MUNDLOS: 29
1990	Koniferenholz	Öhringen	
		Helfenberg,	MADER: Taf. 81,
		Wüstenrot	Fig. 1, 3, 5
1995	cf. <i>Cycadocarpidium</i> sp.	Eberstadt	KELBER & HANSCH: Abb. 211
1995	<i>Willsiostrobus</i> sp.	Sinsheim,	KELBER & HANSCH: Abb. 164, 165, 219
		Eberstadt	
1995	Zapfenschuppe	Eberstadt	KELBER & HANSCH: Abb. 221
1995	<i>Widdringtonites keuperianus</i>	Eberstadt	KELBER & HANSCH: Abb. 222
1995	<i>Pachylepis quinques</i>	Odenheim	KELBER & HANSCH: Abb. 220, 223
1995	Gagatisiertes Holz	Eibensbach	KELBER & HANSCH: Abb. 252
1995	Kieselholz	Baierbach	KELBER & HANSCH: Abb. 255

Die evolutionäre Entwicklung der Koniferen brachte in der Trias ein reiches Artenspektrum hervor. Die weiblichen *Swedenborgia*-Fruchtifikationen aus dem Unterkeuper gehören zu den ältesten der Erdgeschichte. Isolierte Zapfenschuppen (Abb. 29c, Abb. 31d) und in Steinkern-Erhaltung vorliegende Fruchtifikationen (Abb. 31e) geben durch ihren detailreichen Bauplan einen guten Einblick in den evolutionären Fortschritt, entbehren aber noch weitgehend einer modernen wissenschaftlichen Bearbeitung. Exemplare aus dem Coburger Sandstein (Kiesel-sandstein) wurden verschiedentlich der Gattung „*Glyptolepis*“ zugeschrieben. Moderne Koniferen treten vor allem in den Rhätkeuper-Floren auf, zu nennen sind die Gattungen *Stachyotaxis*, *Palissya* und *Schizolepis* (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1997). Durch fehlende paläobotanische Bearbeitung herrscht derzeit bei den mesophytischen Koniferen die bei weitem größte nomenklatorische Verwirrung.

Voltziaceae: Zweigreste mit hakenförmig-dreieckigen Blättern werden im süddeutschen Keuper allgemein als „*Voltzia coburgensis*“ bezeichnet. Unter dem gleichen Namen werden auch Zapfenreste sowie ellipsoid-zylindrische Steinkerne von Koniferenholz mit rhombischen Beprägungen geführt, insgesamt ist die taxonomische Begriffsbestimmung sehr unbefriedigend. Die „*Voltzienreste*“ scheinen phytostatigraphisch wichtig zu sein, weil sie wahrscheinlich schon in der Rhätkeuper-Flora nicht mehr vorkommen.

Unter den mineralisierten Holzresten gehören die meisten zu der altertümlichen Sammelgattung *Dadoxylon*. Einen moderneren Bauplan zeigen die anatomisch erhaltenen Holzreste der Protopinaceae ab dem Schilfsandstein, z. B. *Xenoxylon parvipunctatum* (VOGELLEHNER 1965, 1967).

Specimina incertae sedis: In den Unterkeuper-, Schilfsandstein- und Coburger Sandstein/Kieselsandstein-Floren wurden mit Schuppen besetzte Koniferenzweige traditionell als „*Widdringtonites keuperianus*“ bezeichnet (Abb. 31b), eigentlich fallen diese Fossilien in den Problemkreis der Formgattungen „*Brachyphyllum/Pagiophyllum*“. Noch nicht näher untersucht sind die zunächst als *Willsiostrobus* sp. bezeichneten männlichen Zapfen aus dem Unterkeuper (Abb. 31c), die nach Untersuchungen von anderen Fundorten eventuell doch zu *Voltzia* gehören könnten. Noch rätselhaft sind ebenfalls die als „*Desmiophyllum imhoffi*“ bezeichneten bandförmigen Blätter. Neu aufgefundene Blattgestalten aus dem Coburger Sandstein (Kieselsandstein), die sicher zu den Koniferen gehören, wurden vorläufig bei der Gattung „*Albertia*“ und *Elatocladus* untergebracht.

3.3.5.3 Zur Entwicklung der süddeutschen Keuper-Floren

Vier ergiebige Pflanzenlager – im Unterkeuper, Schilfsandstein, Coburger Sandstein (Kieselsandstein) und Rhätkeuper – geben gegenwärtig Auskunft über den evolutionären Fortschritt der Pflanzenwelt in der Obertrias (Abb. 28a). Nur wenige Pflanzenfunde aus den übrigen Schichtgliedern des süddeutschen Keupers, vorwiegend aus dem Gipskeuper und dem Stubensandstein (Burgsandstein), können bislang dieses paläobotanische Wissensbild ergänzen.

Die Keuper-Flora ist einerseits geprägt durch paläophytische Florenelemente, die in ihrer Entwicklungsgeschichte bis in den Florenwechsel Paläophytikum/Mesophytikum im Stefan/Westfal zurückreichen (KERP 1996a, b), andererseits konnten sich moderne mesophytische Florenelemente entwickeln, die durch ihr erstmaliges Erscheinen im Keuper gekennzeichnet sind oder nur kurze Zeit vorher, im Oberen Buntsandstein, das erste Mal in Erscheinung getreten sind. Von größter Bedeutung ist die vielfältige Entwicklung der nacktsamigen Samenpflanzen (Gymnospermen). Bedecktsamige Pflanzen (Angiospermen), die das Vegetationsbild der rezenten Flora prägen, waren in der Keuper-Zeit noch nicht entwickelt; ihre Vorläufer werden aber dort vermutet (ANDERSON & ANDERSON 1997, HUGHES 1994).

Unterkeuper- und Schilfsandstein-Flora: Die reichhaltigsten Aufsammlungen von zahlreichen Fundorten liegen aus dem Unterkeuper (Hauptsandstein, Werksandstein) und aus dem Schilfsandstein vor. Dabei handelt es sich so gut wie immer nur um monotone Florengemeinschaften, die durch Equiseten, insbesondere *Equisetites arenaceus* und *Neocalamites merianii* dominiert sind. Das gehäufte Vorkommen der krautigen Equiseten ist auch bei globaler Betrachtung in den Makrofloren nur sehr selten verwirklicht und harrt noch einer phytotaphonomischen Erklärung.

Bemerkenswert ist nach einer weltweiten Phase aussetzender oder geringerer Kohlebildung in der Unter- und Mitteltrias (RETALLACK et al. 1996) das reichliche Vorkommen von lokalen Kohleflözen ab dem Unterkeuper („Lettenkohle“), allerdings ist deren Erforschung bislang noch wenig fortgeschritten. Fossile Zeugnisse der Wechselbeziehung zwischen der Tier- und Pflanzenwelt (Fraß- und Besiedlungsspuren) wurden aus dem Unterkeuper beschrieben (GRAUVOGEL-STAMM & KELBER 1996).

Das markanteste evolutionäre Ereignis im Wandel der Keuper-Floren ist das erstmalige Auftreten der Bennettiteen. Die *Pterophyllum*-Vorkommen aus dem Unterkeuper und dem Schilfsandstein können als die frühesten Belege dieser Pflanzengruppe betrachtet werden, die allerdings schon in der Kreide wieder erloschen ist. Zu den paläophytischen Florenelementen, die in den Keuper herüberreichen, sind vor allem die echten Voltzien, die Cycadeen und der Farnsamer *Lepidopteris* mit seinen Fruktifikationen zu rechnen. Im Schilfsandstein treten mit der Gattung *Dictyophyllum* und *Clathropteris* zum ersten Mal leptosporangiate Farne aus der Familie der Dipteridaceae auf.

Kieselsandstein/Coburger Sandstein-Flora: Aus dem Kieselsandstein des Kartengebiets und dessen näherer Umgebung sind bisher nur wenige Pflanzenreste bekannt geworden (z. B. LANG 1909). Ergiebige Aufsammlungen stammen dagegen aus dem Coburger Sandstein in Franken. Dort herrscht der Eindruck einer durch Koniferen dominierten Paläo-Vegetation (sterile Zweige, Steinkernerhaltung von Koniferenholz), mittlerweile konnte das Florenspektrum durch bislang unbekannte Bennettiteen- und Koniferentaxa in Kutikel-Erhaltung erweitert werden. Einen besonderen und bislang noch ungenutzten Informationsspeicher mikroskopischer Baupläne stellen die zahlreichen Holzreste dar, die in Fusit-Erhaltung (fossile Holzkohle) vorliegen und

gleichzeitig Wildfeuer in der Keuper-Zeit bezeugen.

Rhätkeuper-Flora: Die wenigen echten Rhätkeuper-Floren des süddeutschen Keupers beinhalten die bisher einzige Makroflora mit größerer Diversität und ohne ausgesprochene Dominanz eines oder mehrerer Florenelemente. Neuaufsammlungen zeigen bis zu 30 verschiedene Taxa von einem Fundpunkt. Im Kontrast zu den älteren Unterkeuper-, Schilfsandstein- und Coburger Sandstein-Floren sind hier die wichtigen Gruppen der Matoniaceen, Dipteridaceen und Nilsoniaceen in voller Höhe entwickelt. Unter den modernen mesophytischen Florenelementen, die in der Rhätkeuper-Flora erscheinen, sind die Gattungen *Pachypteris* („*Thinnfeldia*“) und *Umkomasia*, *Nilsonia*, *Schizolepis*, *Stachyotaxus* und *Palissya* besonders hervorzuheben. Sichere phytostatigraphische Marken sind durch das Erlöschen der echten Voltzien sowie das Verschwinden der Gattung *Lepidopteris* am Ende der Trias gesetzt.

Über Aussterbe-Ereignisse und Erholungsphasen innerhalb der süddeutschen Keuper-Floren liegen noch keine gesicherten Angaben vor. Bei annähernd konstanter Paläogeographie des mitteleuropäischen Trias-Beckens konnte sich im Keuper (Oberes Ladin bis Rhätkeuper) über einen Zeitraum von annähernd 24 Millionen Jahren mit wenigen Unterbrechungen die terrestrische Flora fortentwickeln (Abb. 28), doch sind die sporadischen Einblicke durch die süddeutschen Unterkeuper-, Schilfsandstein- und Coburger Sandstein-Taphofloren noch zu dürftig und erlauben keine Pro- oder Kontra-Wertung für postulierte Aussterbe-Ereignisse (HALLAM & WIGNALL 1997).

Ein Aussterbe-Ereignis mit größerer Intensität liegt an der Trias/Jura-Grenze (HALLAM 1990). Hier ist die Ausgangssituation besser zur Beurteilung geeignet, weil in Franken der Unterjura in terrestrischer und mariner Fazies mitsamt dem Übergangsbereich im Oberkeuper großflächig über Tage ansteht. Das Spektrum dieser untersuchten Rhätkeuper/Unterjura-Floren bezeugt aber weder ein abruptes Aussetzen noch eine dramatische Verminderung der Artenanzahl, damit ist kein Anlaß für die Annahme eines Aussterbe-Ereignisses der fränkischen Rhätkeuper-Flora an der Trias/Jura-Grenze gegeben.

Im Vergleich zu den älteren Unterkeuper-, Schilfsandstein- und Coburger Sandstein-Floren ist in der Rhätkeuper-Flora schon die explosive

Vielfalt der Jura-Floren verwirklicht (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1997). Selbst nach größten traumatischen Wechseln der Umweltbedingungen scheint im Gegensatz zur Tierwelt im Pflanzenreich eine bemerkenswerte Elastizität und Fähigkeit zum Überleben solcher Aussterbe-Krisen zu bestehen (WILLIS & BENNETT 1995). Diese Beobachtungen stimmen auch mit vergleichbaren Untersuchungen von Rhätkeuper/Unterjura-Floren aus Nordamerika überein (ASH 1986).

In den bisher bekannt gewordenen Pflanzenhorizonten aus dem süddeutschen Keuper (Abb. 28) dokumentiert sich im weltweiten Vergleich mit gleichalterigen Pflanzengemeinschaften ein unverkennbar uniformer Florencharakter. Vergleicht man mit gleichalterigen triadischen Floren aus Euramerika, Laurasia, Gondwana und China, dann offenbart sich, daß viele Florenelemente des süddeutschen Keupers auch in diesen Assoziationen vertreten sind, dort aber, bedingt durch den unterschiedlich gearteten Gang der wissenschaftlichen Erforschung, mit anderen Namen bezeichnet wurden (Lit. in KELBER & HANSCH 1995: 141). In der gegenwärtig artenreichsten Flora aus dem süddeutschen Unterkeuper ist durch Florenelemente, die bislang vor allem mit Gondwana in Verbindung gebracht wurden, wie z. B. *Schizoneura*, *Phyllothea*, *Lingui-folium* und reticulate (netznerve) Blattgestalten („*Glossopteris*“), dieser weltweit einheitliche triadische Charakterzug besonders deutlich.

Auszug aus dem Literaturverzeichnis (S. 274-292), nur die paläobotanisch-relevante Literatur

- ANDERSON, J.M. & ANDERSON, H.M. (1997): Why not look for proangiosperms in the Molteno Formation? – Proceedings 4th. Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. Heerlen 1994 (EPPC); Meded. Ned. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO, **58**: 73–80, 15 Abb.; Haarlem.
- ASH, S.R. (1986): Fossil plants and the Triassic-Jurassic boundary. – In: PADIAN, K. (Hrsg.): The beginning of the age of dinosaurs: 21–30, 6 Abb.; Cambridge (Cambridge University Press).
- BRUNNER, H. & KELBER, K.-P. (1988): Eisenerzkonkretionen im württembergisch-fränkischen Unterkeuper – Bemerkungen zum fossilen Environment. – Ges. Naturkde. Württemberg, Sonderbd. 1: 185–205, 21 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- FRENTZEN, K. (1921): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschland. I. Bemerkungen über die Pflanzenversteinerungen aus den jungtriadischen Sandsteinen des Dinkelberggebietes. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **10**: 63–73, 4 Abb.; Stuttgart.
- (1922): Die Keuperflora Badens. – Verhandl. naturw. Ver. Karlsruhe, **28**: 1–76, 4 Taf.; Karlsruhe. – [1922a]
- (1922): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschland. III.: Lettenkohlen- und Schilfsandsteinflora. – Jb. Mitt. oberrhein. geol. Ver. N. F. **11**: 1–14, 1 Tab.; Stuttgart. – [1922b]
- (1931): Die wichtigsten Fundstellen fossiler Pflanzen in Baden und die Entstehung ihrer pflanzenführenden Schichten. – 5. Muschelkalk, 6. Keuper, 7. Rhät, 8. Jura, 9. Tertiär. – Bad. geol. Abh., **6**: 41–65; Karlsruhe.
- (1932): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschland. IX. Revision der Rhätflora Schwabens. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F. **21**: 75–94, 4 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.
- (1933): Equisetaceen des germanischen Keupers. – Palaeont. Z., **15**: 30–45, 3 Abb., 2 Taf.; Berlin.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & KELBER, K.-P. (1996): Plant-insect interactions and coevolution during the Triassic in Western Europe. – Paleontologica Lombardia, N. S. **5**: 5–23, 31 Abb.; Milano.
- HALLAM, A. & WIGNALL, P.B. (1997): Mass extinctions and their aftermath. – 320 S., zahlr. Abb.; Oxford (Oxford University Press).
- HUGHES, N.F. (1994): The enigma of angiosperm origins. – 303 S., zahlr. Abb.; Cambridge (Cambridge University Press).
- JAEGER, G.F. (1827): Über die Pflanzenversteinerungen welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen. – 40 S., 8 Taf.; Stuttgart (Metzler).
- KELBER, K.-P. (1983): *Schizoneura paradoxa* SCHIMP. & MOUG. aus dem Unteren Keuper Frankens. – Naturwiss.-Jb. Schweinfurt, **1**: 19–33, 4 Abb., 2 Taf.; Schweinfurt.

- KELBER, K.-P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. – *museo*, **11**: 157 S., 300 Abb.; Heilbronn (Mokler).
- KELBER, K.-P. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. (1997): A new Rhaetian flora from the neighbourhood of Coburg (Germany) – preliminary results. – *Proceedings 4th. Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. Heerlen 1994 (EPPC)*; Meded. Ned. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO, **58**: 105–113, 1 Abb., 2 Taf.; Haarlem.
- KERP, H. (1996): Post-Variscan late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: the onset to the Mesozoic. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **90**: 263–285, 2 Taf.; Amsterdam. – [1996a]
- (1996): Der Wandel der Wälder im Laufe des Erdaltertums. – *Natur und Museum*, **126**: 421–430, 7 Abb.; Frankfurt a. M. – [1996b]
- KRÄUSEL, R. (1952): Paläobotanische Notizen XXVI: *Pachylepis* nov. gen., eine neue Koniferen-Gattung aus dem süddeutschen Keuper. – *Senckenbergiana*, **32**: 343–350, 3 Abb., 2 Taf.; Frankfurt a. M.
- KVACEK, J. & STRAKOVÁ, M. (1997): Catalogue of fossil plants described in works of K. M. Sternberg. – 201 S., 8 Abb., 2+67 Taf.; National Museum, Prague.
- LINCK, O. (1943): Fossile Wurzelböden aus dem Mittleren Keuper. – *Natur und Volk*, **73**: 226–234, 7 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1950): Koniferen-Fruchtschuppen (*Voltzia? quinques* n. sp.) und Gymnospermen-Samen aus dem Ob. Gipskeuper Nord-Württembergs (Mittl. Keuper 1). – *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F.* **32**: 41–46, 1 Abb., 1 Taf.; Stuttgart. – [1950a]
- (1950): Beobachtungen an *Neocalamites*, einem Pflanzenrest aus dem Schilfsandstein. – *Aus der Heimat*, **58**: 57–60, 4 Abb.; Öhringen. – [1950b]
- MADFR, D. (1990): Palaeoecology of the Flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe. Volume 2. Keuper and Index: 937–1582, Abb. 67–71, Tab. 47–63, Taf. 79–103; Stuttgart, New York (Fischer).
- (1995): Taphonomy, sedimentology and genesis of plant fossil deposit types in Lettenkohle (Lower Keuper) and Schilfsandstein (Middle Keuper) in Lower Franconia (Germany).: 161 S., 5 Abb., 8 Tab., 14 Taf.; Frankfurt a. M. (Europ. Verl. d. Wiss.).
- (1997): Palaeoenvironmental evolution and bibliography of the Keuper (Upper Triassic) in Germany, Poland and other parts of Europe. – 1058 S., 19 Abb., 25 Tab., 34 Taf.; Köln (von Loga).
- MAYER, G. (1977): Ein illustrierter Fossilienkatalog des Stadtgeschichtsassessors JOHANN BERNHARD KELLER in Heilbronn im Nachlaß der Markgräfin Caroline Louise von Baden (1723–1783). – *Aufschluß*, **28**: 21–27, 8 Abb.; Heidelberg.
- RETAILLACK, G.J., VEEVERS, J.J. & MORANTE, R. (1996): Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants. – *Geol. Soc. Amer. Bull.*, **108**: 195–207, 3 Abb., 3 Tab.; Boulder/Colorado.
- STERNBERG, K. (1820–1838): Versuch einer botanisch-geognostischen Darstellung der Flora der Vorwelt. – **1(1)**: 1–24, Taf. 1–13, Leipzig/Prag 1820; **1(2)**: 1–33, Taf. 14–26, o. O. 1822; **1(3)**: 1–39+1, Taf. 27–39, Regensburg 1823; **1(4)**: 1–48+I–XLII+8 S. Index, Taf. 28–59, Regensburg 1825; **2(5–6)**: 1–80, Taf. 1–28, Prag 1833; **2(7–8)**: 81–200+I–LXXI, Taf. 29–68, Prag 1838.
- VOGELLEHNER, D. (1965): Untersuchungen zur Anatomie und Systematik der verkieselten Hölzer aus dem fränkischen und südhüringischen Keuper. – *Erlanger geol. Abh.*, **59**: 1–76, 58 Tab., 14 Taf.; Erlangen.
- (1967): Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer, 5: *Prodromus zu einer Monographie der Protopinaceae*. 1. Die protopinoiden Hölzer der Trias. – *Palaeontographica*, Abt. B, **121**: 30–51, 2 Tab.; Stuttgart.
- WILLIS, K.J. & BENNETT, K.D. (1995): Mass extinction, punctuated equilibrium and the fossil plant record. – *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 305–345, 1 Abb.; Amsterdam.