

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/282657767>

# Lepacyclotes kirchneri n. sp. (Isoetales, Isoetaceae) aus dem Unteren Jura von Oberfranken, Deutschland

Article · October 2015

CITATION

1

READS

324

6 authors, including:



**Evelyn Kustatscher**

Naturmuseum Südtirol

156 PUBLICATIONS 1,157 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



**Michael Krings**

Ludwig-Maximilians-University of Munich

226 PUBLICATIONS 4,349 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



**Johanna H.A. van Konijnenburg-van Cittert**

Utrecht University

255 PUBLICATIONS 2,977 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Palaeoecology and Sedimentology of Late Triassic vertebrate Lagerstätten in NW Switzerland [View project](#)



Rhaetian flora of Germany [View project](#)

# LEPACYCLOTES KIRCHNERI N. SP. (ISOETALES, ISOETACEAE) AUS DEM UNTEREN JURA VON OBERFRANKEN, DEUTSCHLAND

von

Kathleen Bauer<sup>1,2\*</sup>, Evelyn Kustatscher<sup>1,2</sup>, Günther Düttsch<sup>3</sup>, Stefan Schmeißner<sup>4</sup>, Michael Krings<sup>2</sup> und Johanna H. A. van Konijnenburg-van Cittert<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Naturmuseum Bozen, Bindergasse 1, 39100 Bolzano/Bozen, Italien

<sup>2</sup>Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Paläontologie und Geobiologie, Ludwig-Maximilians-Universität, und Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München, Deutschland

<sup>3</sup>Eichbergstraße 25a, 95369 Untersteinach, Deutschland

<sup>4</sup>Mathäus-Schneider-Straße 14, Kulmbach, Deutschland

<sup>5</sup>Naturalis Biodiversity Center, PO Box 9517, 2300 RA Leiden, und Laboratory of Palaeobotany and Palynology, Budapestlaan 4, 3584 CD Utrecht, Niederlande

\* *Korrespondenz*: Evelyn Kustatscher (Evelyn.Kustatscher@naturmuseum.it)

## Zusammenfassung

Die Makroflora der obersten Trias und des Unteren Jura (das so genannte „Rhät/Lias“) Oberfrankens, Deutschland, ist artenreich, Lycophyten (Bärlappgewächse) sind allerdings bislang nicht nachgewiesen worden. Dies ist verwunderlich, da Lycophyten in gleichaltrigen Floren aus anderen Regionen Europas durchaus vorkommen. Aus dem Unteren Jura von Pechgraben, Umgebung Bayreuth, und Höferänger bei Kulmbach wird in dieser Arbeit ein kleines, spatelförmiges Sporophyll eines Vertreters der Isoetales (Brachsenkrautartige) als *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. beschrieben. Die Form unterscheidet sich von den anderen europäischen Vertretern der Gattung (*Lepacyclotes bechstaedtii* und *L. zeilleri*) durch den Besitz eines langgezogen-dreieckigen oder linealischen apikalen Fortsatzes. *Lepacyclotes kirchneri* stellt den ersten Nachweis der Gattung *Lepacyclotes* aus dem Jura weltweit dar und belegt, dass die Gattung, die bislang nur aus der Trias bekannt war, das Massenaussterben an der Trias/Jura-Grenze überlebt hat.

**Schlüsselwörter:** *Annalepis*, Lycophyta, Sporophyll, Lias, Pechgraben, Bayreuth, Höferänger, Kulmbach, Massenaussterben

## Abstract

The Late Triassic and Early Jurassic (also known as „Rhaeto-Liassic“) macroflora from Upper Franconia, Germany, is diverse. However, lycophytes have not been documented to date. This is surprising since lycophytes have been reported from several of the contemporaneous floras elsewhere in Europe. This paper describes *Lepacyclotes kirchneri* n. sp., a small, spatulate isoetalean (quillwort) sporophyll from the Lower Jurassic of Pechgraben near the city of Bayreuth and Höferänger near Kulmbach. The new species differs from the other European members in *Lepacyclotes* (i.e. *L. bechstaedtii* and *L. zeilleri*) by the presence of a prominent elongate-triangular or linear apical process. *Lepacyclotes kirchneri* represents the first record of the genus *Lepacyclotes* from the Jurassic worldwide, and thus indicates that this taxon, which heretofore was exclusively known from the Triassic, survived the end-Triassic mass extinction.

**Key words:** *Annalepis*, Lycophyta, sporophyll, Liassic, Pechgraben, Bayreuth, Höferänger, Kulmbach, mass extinction

## 1. Einleitung

Die Floren der obersten Trias und des Unteren Jura Oberfrankens (besser bekannt als „Rhät/Lias“-Flora Oberfrankens<sup>1</sup>) sind artenreich. Verschiedene Paläobotaniker haben sich schon früh mit der Dokumentation und wissenschaftlichen Bearbeitung von Pflanzenresten aus diesen Floren befasst (zur Erforschungsgeschichte, siehe JUNG 1967). Die ersten Stücke wurden durch STERNBERG (1820–1838) abgebildet; weitere frühe Bearbeiter waren BRAUN (mehrere Arbeiten zwischen 1839 und 1859) und SCHENK (1864, 1867). Das Inventar umfasst heute 56 Gattungen mit insgesamt 86 Arten; darunter sind Schachtelhalme, Farne, Samenfarne, Zykadeen, Bennettiteen, Ginkgogewächse und Koniferen (z.B. SCHENK 1867; GOTHAN 1914; WEBER 1968; ACHILLES 1981; KIRCHNER 1992; KIRCHNER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 1994; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT et al. 1998). Auch disperse Megasporen sowie einige Pilz- und Moosreste wurden beschrieben (z.B. BRAUN 1849; JUNG 1958, 1960).

Makrofossilien von Lycophyten (Bärlappgewächse im weitesten Sinn) aus der obersten Trias und dem Unteren Jura Oberfrankens sind bislang unbekannt. Dies ist verwunderlich, da Makroreste von Lycophyten in gleichaltrigen Floren aus anderen Regionen Europas zwar insgesamt selten, aber durchaus bekannt sind, z.B. *Grammaephloios ichtha* HARRIS, *Lycostrobus scottii* NATHORST und *Selaginellites polaris* LUNDBLAD aus Grönland (HARRIS 1935; LUNDBLAD, 1948), sowie *Lycopodites scanicus* NATHORST ex HALLE, *L. scottii*, *S. hallei* LUNDBLAD und *Selaginella renaultii* NATHORST aus Schweden (NATHORST 1886, 1908; HALLE 1907; LUNDBLAD 1950). Auch aus den geologisch etwas älteren und jüngeren Floren des Germanischen Beckens sind mehrere Lycophyten beschrieben worden. Die drei häufigsten Taxa sind *Pleuromeia sternbergii* CORDA, eine wichtige Charakterpflanze aus dem Buntsandstein (Untere Trias; MÄGDEFRAU 1931; FUCHS et al. 1991; GRAUVOGEL-STAMM 1993), *Lepacyclotes* (al. *Annalepis*) *zeilleri* (FLICHE) RETALLACK, typisch für den Lettenkeuper (Erfurt Formation, Mittlere Trias; GRAUVOGEL-STAMM & DURINGER 1983; KELBER & HANSCH 1995; KELBER 1998; GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001; KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT 2008), und *Nathorstiana arborea* RICHTER, eine Form aus der Kreide von Quedlinburg (RICHTER 1909; MÄGDEFRAU 1932; KARRFALT 1984).

Da Lycophytenabdrücke aus dem „Rhät/Lias“ Oberfrankens nicht bekannt sind, ist jeder Neufund von Interesse. Aus der Umgebung von Bayreuth und Kulmbach wird in dieser Arbeit ein Vertreter der Gattung *Lepacyclotes* (Isoetales, Brachsenkrautartige) beschrieben, der das erste Lycophyten-Makrofossil aus dem Unteren Jura Oberfrankens – vermutlich sogar ganz Deutschlands – darstellt. Zwar weist KELBER (2005: S. 33) bereits kurz auf die Existenz von *Lepacyclotes* (als *Annalepis*) im Unteren Jura Deutschlands hin, liefert aber keine Beschreibung und Abbildung von Fossilien. Der einzige, bislang aus Deutschland beschriebene Vertreter der Gattung *Lepacyclotes*, *L. zeilleri* aus der Mittleren Trias (s.o.), unterscheidet sich deutlich von den hier beschriebenen Exemplaren, und daher werden letztere als neue Art angesehen, für die der Name *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. vorgeschlagen wird. Die Entdeckung von *L. kirchneri* ist wichtig, da sie den Erstnachweis der Gattung *Lepacyclotes* aus dem Jura weltweit darstellt, und damit belegt, dass diese Gattung das Massenaussterben an der Trias/Jura-Grenze überlebt hat.

## 2. *Lepacyclotes* EMMONS und *Annalepis* FLICHE

---

<sup>1</sup> Da der Begriff ‚Lias‘ zwischenzeitlich chronostratigraphisch durch ‚unteres Jura‘ ersetzt worden ist,

setzen wir die Bezeichnung „Rhät/Lias“ in Anführungsstriche.

Die Gattung *Lepacyclotes* wurde von E. EMMONS 1856 für längliche, schuppenartige Blätter mit dreieckiger Spitze eingeführt, welche entweder isoliert vorliegen oder (selten) um eine zentrale Achse offenbar wirtelig angeordnet sind. *Lepacyclotes* wurde ursprünglich als Zapfen einer Konifere gedeutet (EMMONS 1856; FONTAINE 1883), und später als Blattwirtel eines Schachtelhalms (WARD 1900) bzw. als basaler Teil einer *Williamsonia*-„Blüte“ (DAUGHERTY 1941) angesehen. In 1910 beschrieb P. FLICHE isolierte Schuppen ähnlicher Morphologie aus der Mittleren Trias von Frankreich, allerdings ohne diese botanisch zuzuordnen; für die Schuppen führte er eine neue Gattung, *Annalepis*, ein. Erst viel später wiesen BROWN (1958) sowie GRAUVOGEL-STAMM & DURINGER (1983) nach, dass es sich bei *Annalepis* um Sporophylle eines isoetalen Lycophyten handelt, die in ihrem zentralen Bereich ein längliches Sporangium mit Mikrosporen vom *Aratrisporites*-Typ bzw. Megasporen vom *Tennellisporites*-Typ tragen (vgl. auch PIGG 1992; GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001). KUSTATSCHER et al. (2010) konnten belegen, dass die isolierten, als *Annalepis* bezeichneten Sporophylle Teile der als *Lepacyclotes* beschriebenen Struktur sind. Da *Lepacyclotes* Priorität hat über *Annalepis*, muss folglich dieser Gattungsname auch für die vormals als *Annalepis* bezeichneten Sporophylle verwendet werden, auch wenn einige Kollegen diesbezüglich anderer Meinung sind (z.B. YU et al. 2010).

Die Gattung *Lepacyclotes* (inkl. *Annalepis*) umfasst zurzeit weltweit ca. 20 Taxa, die meisten davon aus China (KUSTATSCHER et al. 2010). Vom einzigen, aus Deutschland bislang bekannten Vertreter der Gattung, *L. zeilleri* aus der Mittleren Trias (z.B. GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON 2001), sind bis heute ausschließlich isolierte Sporophylle beschrieben worden. Diese Schuppen, die in den fossilführenden Schichten oft in großer Zahl vorkommen, sind morphologisch variabel. Sie werden zwischen 15 und 46 mm lang und bis zu 20 mm breit, sind zungenförmig, weisen auf der Unterseite eine mediane Längsleiste auf und besitzen eine breit-dreieckige Spitze (KELBER & HANSCH 1995: S. 54–56). Der fertile Bereich ist langgezogen und schmal; Makro- und Mikrosporophylle unterscheiden sich morphologisch kaum. Neben Deutschland ist *L. zeilleri* auch aus der Unteren und Mittleren Trias Chinas (MENG 1994, 1996, 1998, 2000; YU et al. 2010), der Mittleren Trias von Frankreich (z.B., GRAUVOGEL-STAMM & DURINGER 1983) sowie aus der oberen Trias von Kirgizstan (MOISAN & VOIGT 2013) bekannt.

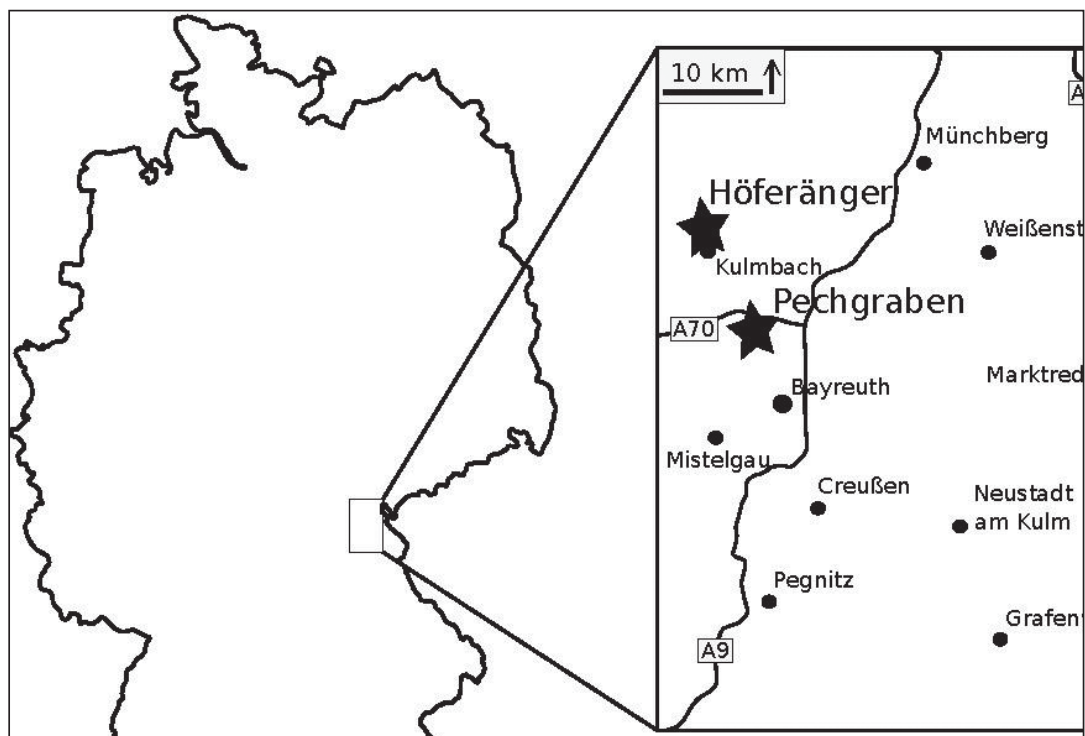
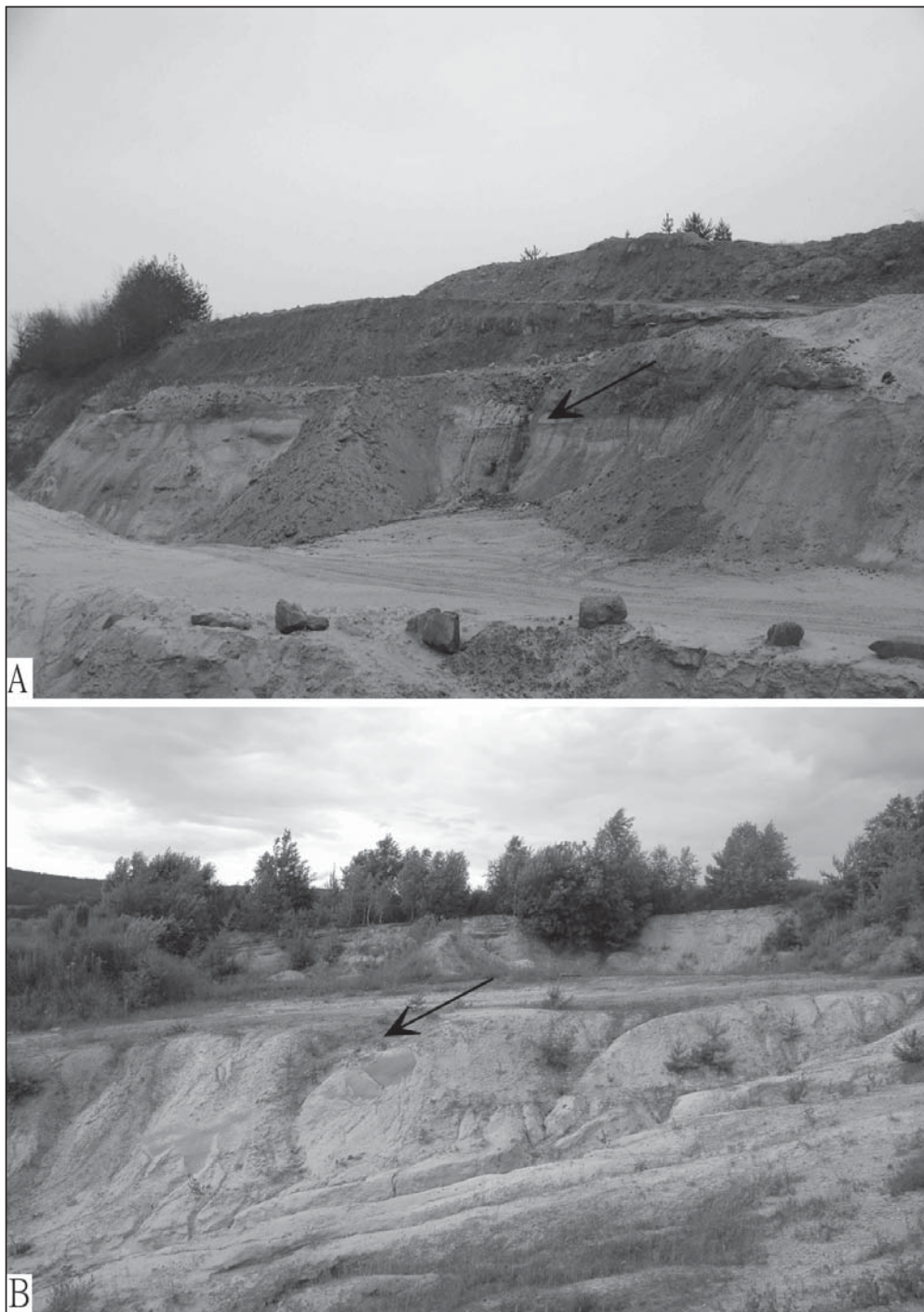


Abb. 1: Geographische Lage der Fundstellen Pechgraben und Höferänger (schwarze Sterne)





**Abb. 2:** **A** Sandgrube Künfner, Pechgraben; **B** Sandgrube am Heidelberg Höferänger (Fundpunkte markiert mit schwarzen Pfeilen).

### 3. Material und Methoden

Die in dieser Arbeit beschriebenen Fossilien stammen aus dem Unteren Jura von Pechgraben, ca. 15 km nördlich von Bayreuth, und Höferänger bei Kulmbach. Der Steinbruch Pechgraben (Sandgrube Künfner; TK 1:25000 Blatt 5935 Marktschorgast, R<sup>44</sup> 67225, H<sup>55</sup> 40780) liegt im östlichen Teil des Landkreises Kulmbach, Oberfranken (Abb. 1, 2). In den fluviatilen Sandsteinen des Unteren Jura, die in diesem Steinbruch anstehen, sind gelegentlich Tonlinsen von bis zu 3 m Mächtigkeit eingelagert, welche als Relikte von Altwasserarmen interpretiert wer-

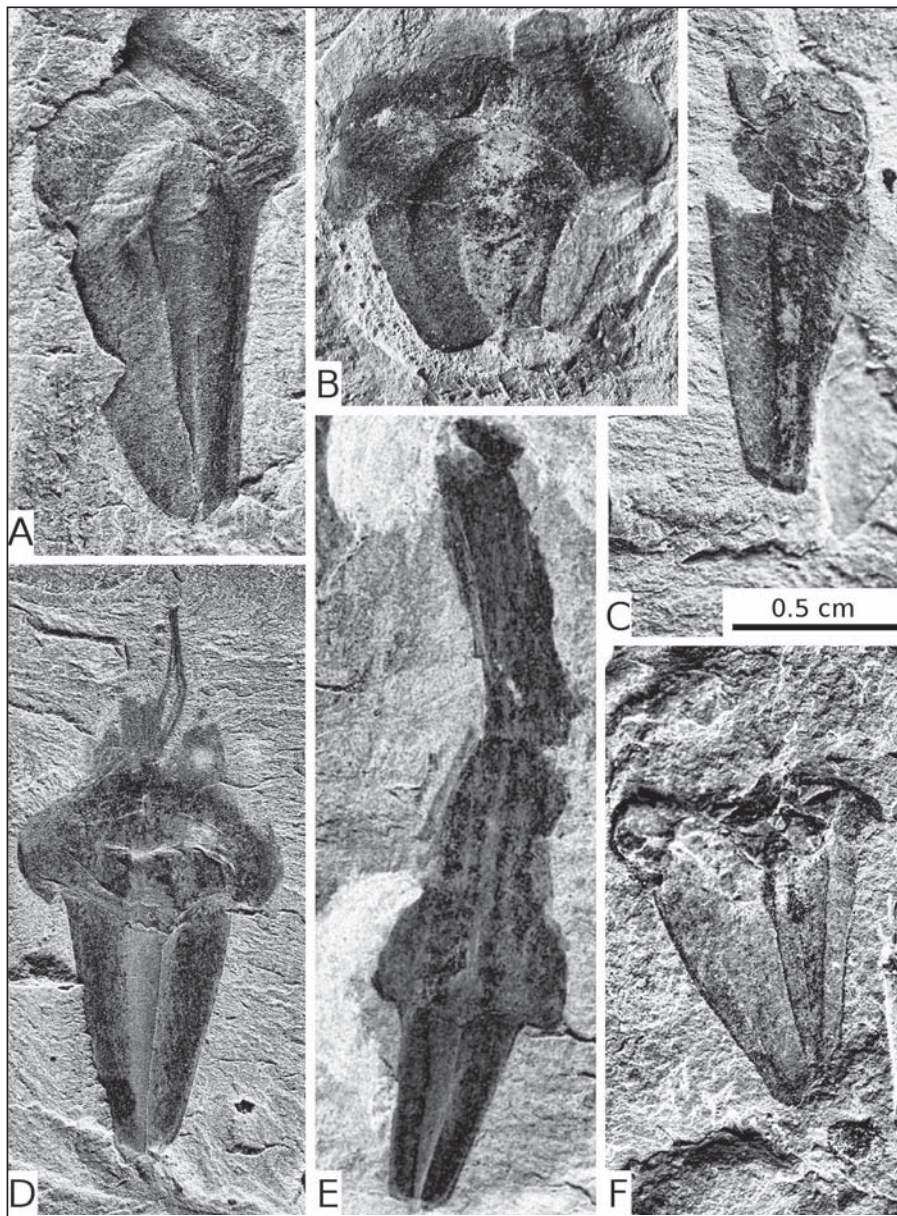
den (WEBER 1968; SCHMEISSNER & HAUPTMANN 1998; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT et al. 2001). Die in dieser Arbeit beschriebenen Exemplare von *Lepacyclotes kirchneri* stammen aus den sehr feinen, bisweilen leicht rötlichen Tonsteinen, welche von WEBER (1968) als „Pflanzen-ton“ bezeichnet werden. Die Sandgrube am Heidelberg (TK 1:25 000 Blatt 5834 Kulmbach, R<sup>44</sup> 53625, H<sup>55</sup> 55630), Höferänger bei Kulmbach, ist eine kleine Grube, in welcher eben solche Tonlinsen vorkommen (Abb. 2B). Die Sporophylle sind in beiden Lokalitäten als braune Abdrücke (*impressions*) in der feinen Matrix bis ins Detail hinein erhalten; sogar Einzelheiten der epidermalen Anatomie lassen sich mit Hilfe von Latexabgüssen rasterelektronenmikroskopisch (REM) dokumentieren.

Die Beschreibung von *Lepacyclotes kirchneri* basiert auf 10 Exemplaren vollständiger bzw. fast vollständiger Sporophylle sowie 17 Fragmenten, die in verschiedenen öffentlichen und privaten Sammlungen aufbewahrt werden: Der Holotyp (UU 23809) und Paratyp (UU19769 A) sowie die Latexabgüsse (UU19769 D) werden an der Universität Utrecht aufbewahrt. Weitere Stücke (auch Abbildungsbelege) befinden sich in der Bayerischen Staatsammlung für Paläontologie und Geologie (BSPG) in München, der Paläobotanischen Sammlung der Universität Utrecht (UU) sowie in den Sammlungen von Stefan Schmeißner (Untersteinach) und Günther Dütsch (Kulmbach). Zum Vergleich werden auch einige Stücke von *Lepacyclotes bechstaedtii*, *L. sp.* und *L. zeilleri* aus verschiedenen Sammlungen abgebildet (Abb. 7). Herkunftsangaben und Sammlungsnummern der abgebildeten Stücke sind in den Abbildungsunterschriften angegeben.



**Abb. 3:** A *Lepacyclotes kirchneri* n. sp., Paratypus (UU 19769A); Pfeil bezeichnet dreieckige Marke (?Rest der Ligula oder Ligulargrube); B, C Druck und Gegendruck von *Lepacyclotes kirchneri* n. sp.; B: Holotypus (UU 23809A); C: Gegendruck vom Holotypus (UU 23809B); Pfeil bezeichnet Einriss im Übergang zwischen proximalem und distalem Teil des Sporophylls.





**Abb. 4:** **A** *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Slg. DÜTSCH, 09K04); **B** *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Slg. DÜTSCH, 06K04); **C** *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Slg. DÜTSCH, 03K04+); **D** *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Slg. DÜTSCH, 04K04-); **E** *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Slg. DÜTSCH, 05K04); **F** *Lepacyclotes kirchneri* n. sp. (Slg. DÜTSCH, 109KI99).

#### 4. Systematische Paläobotanik

Division Lycophyta  
 Ordnung Isoetales PRANTL, 1874  
 Familie Isoetaceae REICHENBACH, 1828

Gattung *Lepacyclotes* EMMONS, 1856

Typusart: *Lepacyclotes circularis* EMMONS, 1856 aus der Trias von North Carolina, U.S.A.

*Lepacyclotes kirchneri* sp. nov.  
 (Abbildungen 3–5)

Diagnosis<sup>2</sup>: Sporophylls spatulate, >11 mm long (exclusive apical process) and up to 12.5 mm wide, with sturdy, abaxially protruding midrib (= vein) and prominent elongate-triangular or linear apical process; process as long or longer than lamina; distal portion of lamina crescent-shaped, wider than proximal portion; proximal lamina portion tapering towards basis; epidermal cells rectangular to quadratic, arranged in irregular rows; stomata scattered, (4–)5–6 subsidiary cells; sporangium adaxial, narrow triangulate; microspores monolet.

[Übersetzung: Sporophylle spatelförmig, >11 mm lang (apikaler Fortsatz nicht eingeschlossen) und bis zu 12.5 mm breit, mit kräftiger abaxial hervortretender Mittelrippe (=Ader) und langgezogen-dreieckigem oder linearem apikalen Fortsatz, der so lang oder länger ist als die Lamina; distaler Teil der Lamina halbmondförmig, breiter als proximaler Teil; proximaler Teil zur Basis hin schmaler werdend; Epidermiszellen rechteckig bis quadratisch, in unregelmäßigen Reihen angeordnet; Stomata verstreut, (4–)5–6 Nebenzellen; Sporangium adaxial, schmal-dreieckig; Mikrosporen monolet.]

Ethymologie: Zu Ehren von Dr. MARTIN KIRCHNER (München), für seinen wichtigen Beitrag zur Erforschung der „Rhät/Lias“-Flora Oberfrankens.

Holotyp: UU 23809A, Abb. 3B, Paläontologische Sammlung der Universität Utrecht, hier designiert, Gegendruck (UU 23809 B) Abb. 3C

Paratypen: UU19769 A (Abb. 3A) und D (Abgüsse der Epidermis, Abb. 5A–C), in dieser Arbeit designiert.

Locus typicus: Sandgrube am Heidelberg (TK 1:25 000 Blatt 5834 Kulmbach, R<sup>44</sup> 53625, H<sup>55</sup> 55630), Höferanger bei Kulmbach.

Stratum typicum: Bayreuth Formation, mittlere bis obere Hettangium, Unterer Jura.

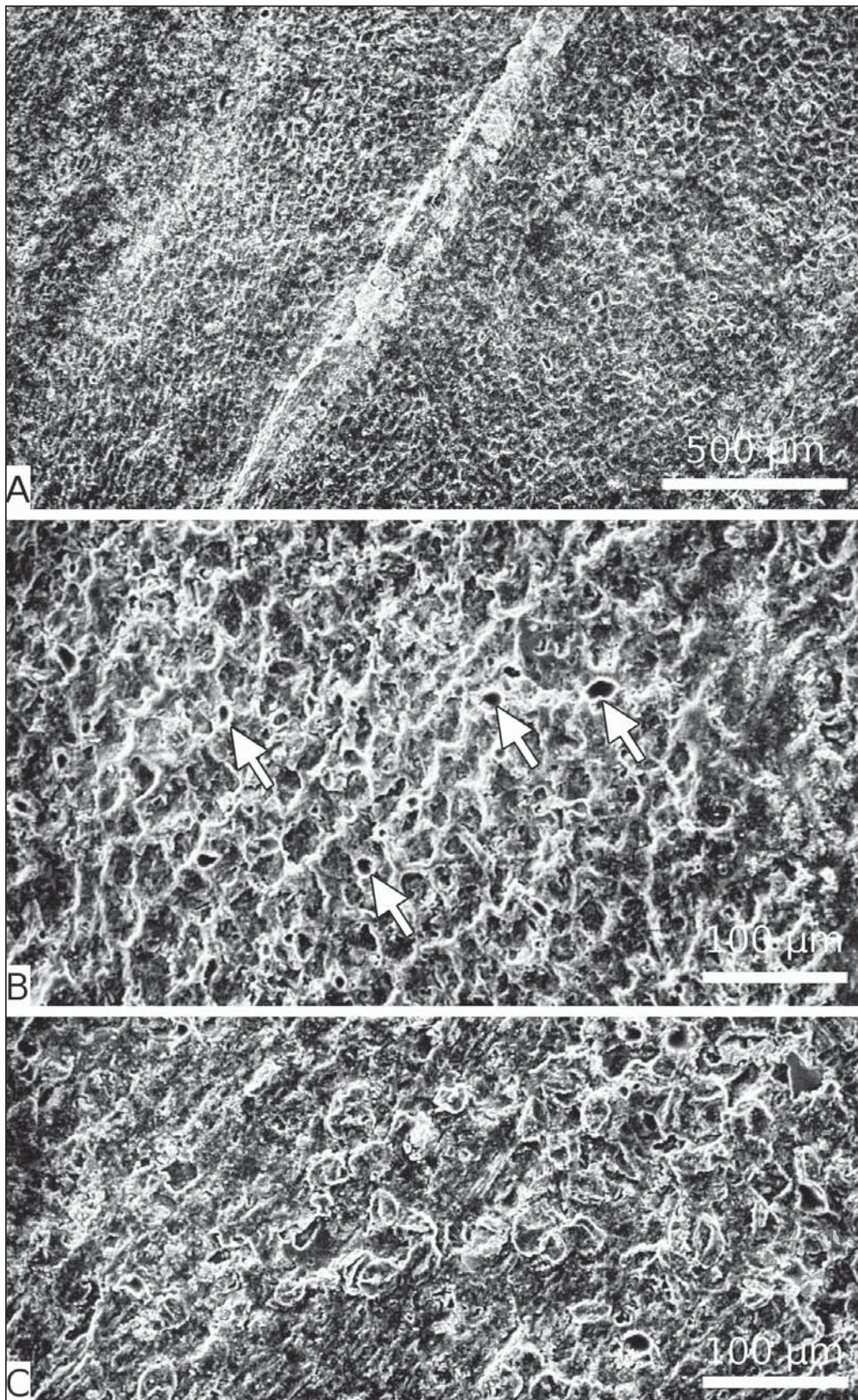
Beschreibung: Die Sporophylle (Abb. 3, 4) sind im Umriss in etwa spatelförmig, insgesamt 11–25 mm lang und 4–12.5 mm breit. Der proximale Teil des Sporophylls ist länglich trapezförmig, und weist adaxial einen schmal-dreieckigen fertilen zentralen Bereich auf, welcher 5–19 mm lang und 3–7 mm breit ist (Abb. 3B, 4C, F); distal an den fertilen Bereich anschließend sieht man in einigen Stücken eine in etwa dreieckige Marke (Abb. 3A, Pfeil), welche wahrscheinlich einen Rest der Ligula oder die Ligulargrube darstellt. Auf der Rückseite (abaxial) verläuft eine markante, unverzweigte zentrale Rippe. Der distale Teil des Sporophylls ist annähernd halbmondförmig und deutlich breiter (und wohl auch kräftiger) als die Oberkante des proximalen Teils, und ragt dadurch zu beiden Seiten über die Oberkante des proximalen Teils hinaus, wodurch ein kleiner Absatz zwischen proximalem und distalem Bereich entsteht (Abb. 3B, C, 4A, B, D, F). Bei vielen Exemplaren ist das Sporophyll im Übergang zwischen proximalem und distalem Teil randlich eingerissen (z.B. Abb. 3C, Pfeil, 4B, D). Bei kompletten Exemplaren ist die Spitze des Sporophylls in einen schmalen, langgezogen-dreieckigen oder linealischen, vaskularisierten Fortsatz ausgezogen, der bis zu 24 mm lang und distal bis zu 4 mm breit sein kann. Langgezogen-dreieckige Fortsätze sind im Bereich der Mittelrippe recht kräftig, während die Flanken eher dünn (eventuell sogar häutig) sind. Gemessen an der Größe der eigentlichen Schuppe bedeutet dies, dass der Fortsatz so lang oder sogar länger als die Schuppe selbst sein kann (Abb. 3B, C, 4E). Da *L. kirchneri* nur als Abdruckfossil ohne Kutikula erhalten ist, ist eine *in situ* Analyse der epidermalen Anatomie bzw. der Sporen nicht möglich. Glücklicherweise ist die umgebende Gesteinsmatrix aber derart fein, dass das Relief der Epidermis im Sediment erhalten geblieben ist und mit der Hilfe von Latexabgüssen zumindest zum Teil analysierbar gemacht werden kann (Abb. 5A–C).

Die Abgüsse zeigen, dass die Epidermiszellen quadratisch bis rechteckig sind, mit einer Grö-

---

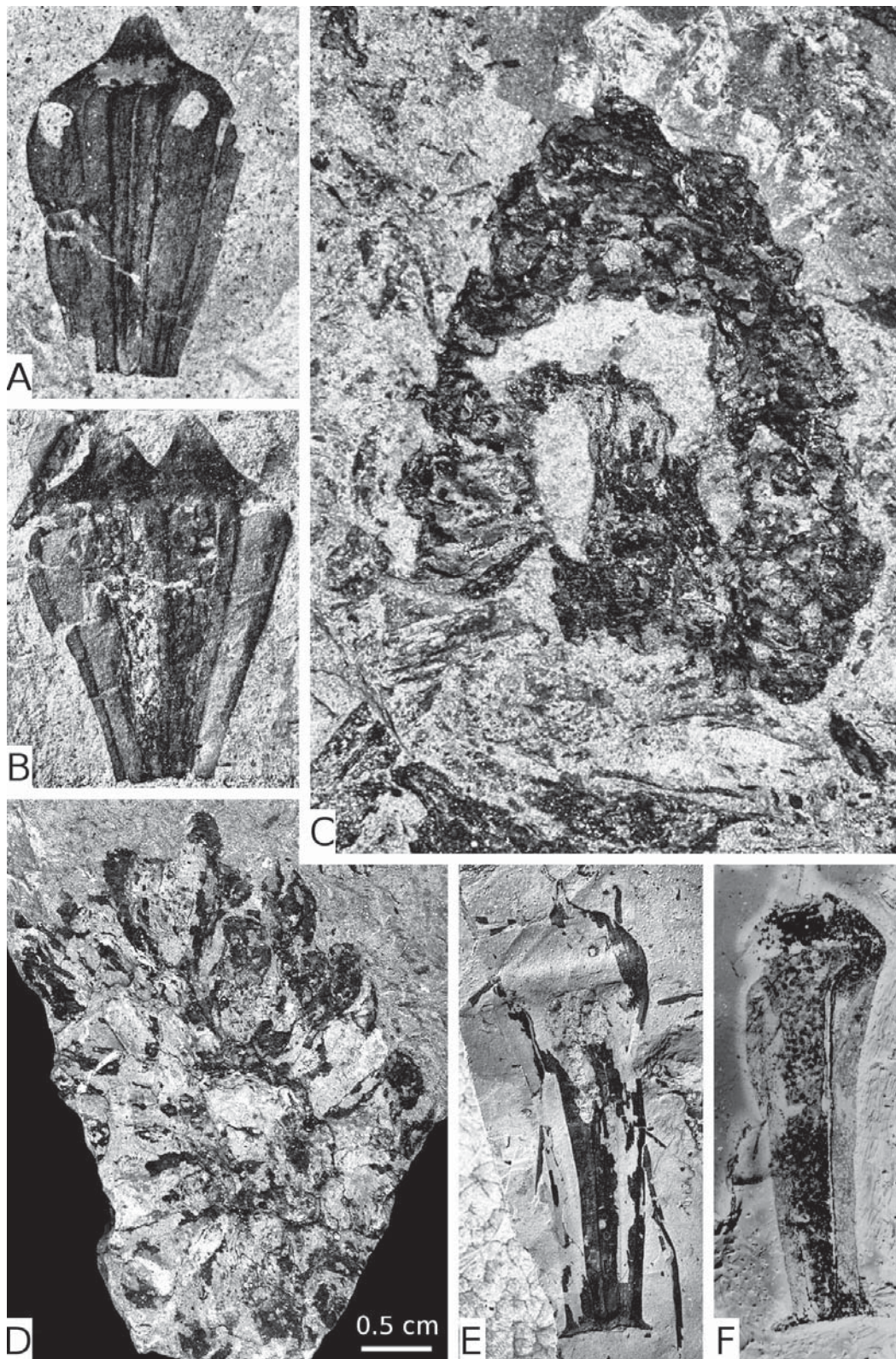
<sup>2</sup> Um den Richtlinien des ICN (International Code of Nomenclature for Plants, Algae, and Fungi; Melbourne Code 2011) zu entsprechen, wird die Diagnose zunächst in Englisch gegeben.





**Abb. 5:** A–C REM Aufnahmen von *Lepacyclotes kirchneri* n. sp., Latexabguss vom Paratypus (UU19769D), **A** Abdruck der Epidermis, **B** Detail der Epidermis mit Stomata (Pfeile); **C** Detail der Epidermis mit Mikrosporen.





**Abb. 6:** **A, B** *Lepacyclotes (Annalepis)* sp., Erfurt Formation, Ladin, obere Mittlere Trias, Deutschland (**A**: München, BSPG 1972 I; **B**: KELBER 2005: Taf. 4.1.1-1, Fig. H); **C, D** *Lepacyclotes bechstaedtii*, Anis, untere Mittlere Trias, Italien (Bozen, **C**: NMS PAL1167, Holotyp, KUSTATSCHER et al. 2010: Taf. 5, Fig. 1; **D**: NMS PAL1142, Paratyp, KUSTATSCHER et al. 2010: Taf. 5, Fig. 2); **E, F** *Lepacyclotes (Annalepis) zeilleri*, Anis, untere Mittlere Trias, Frankreich (Strasbourg, Slg. GRAUVOGEL-STAMM o.N.).



ße von 23 x 25 µm; sie sind in unregelmäßigen Reihen, die parallel zu den Seitenrändern des Sporophylls verlaufen, angeordnet. Die Spaltöffnungsapparate (Abb. 5B, Pfeile) sind verstreut angeordnet; die Nebenzellen einzelner Spaltöffnungen berühren sich nie. Jede Spaltöffnung ist von 5–6, seltener 4, Nebenzellen umgeben, die sich von den normalen Epidermiszellen nicht in ihrer Morphologie oder Größe unterscheiden. Die Mikrosporen, die in einigen der Abdrücke sichtbar sind (Abb. 5C), sind breit oval bis rundlich (22 x 25 µm) und besitzen eine monolete Öffnung. Megasporen konnten bislang nicht nachgewiesen werden.

Vergleiche: Der lange apikale Fortsatz unterscheidet *Lepacyclotes kirchneri* von den anderen europäischen Vertretern der Gattung, bei welchen die Sporophylle bestenfalls apikal kurz zugespitzt bzw. stachelspitzig sind. Darüber hinaus ist die neue Art deutlich kleiner und schmaler als *L. bechstaedtii* und *L. zeilleri*. Zudem ist in *L. bechstaedtii* der fertile Bereich breit-oval und der Apex dreieckig bis dreilobig (Abb. 6C, D). Während die Morphologie der *L. bechstaedtii*-Pflanze recht gut bekannt ist, da neben isolierten Sporophyllen auch sterile Mikrophyllie, die Sprossachse sowie Wurzeln gefunden wurden (siehe KUSTATSCHER et al. 2010), liegen von der neuen Art lediglich die isolierten Sporophylle vor. *Lepacyclotes zeilleri* (Abb. 6E, F) unterscheidet sich von *L. kirchneri* durch das Vorkommen von markanten, länglichen Seitendepressionen auf den Sporophyllen sowie den lang-ovalen Umriss des fertilen Bereiches. Darüber hinaus ist der fertile Bereich bei *L. zeilleri* deutlich breiter. Die neue Art unterscheidet sich auch von Stücken (Abb. 6A, B), die von KELBER & HANSCH (1995: S. 54, 96, Fig. 112–115, 199–200) als *Annalepis zeilleri* bestimmt, später aber von GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON (2001: S. 132, Fig. 6) als weitere neue Art aufgefasst, jedoch nicht formal beschrieben wurden. Im Vergleich zu diesen Stücken sind die Sporophylle von *L. kirchneri* schmaler, und der fertile Bereich von *L. kirchneri* ist dreieckig, nicht schmal-oval. Von den triassischen Formen, die außerhalb Europas nachgewiesen wurden, ähnelt *L. kirchneri* am ehesten *A. sangzhiensis* MENG (1995). Die Sporophylle dieser Art sind allerdings lanzettlicher und der schmale Fortsatz ist keine Verlängerung des eigentlichen Apex, sondern entspringt etwas unterhalb der eigentlichen Spitze. Die Sporophylle von *Lepacyclotes circularis* aus der Trias von Nordamerika (EMMONS 1856) sind wesentlich größer. Die Seitenränder der Sporophylle von *L. circularis*, sowie die von *A. brevicystis* MENG (1996), *A. latiloba* MENG (1998) und *A. furongqiaoensis* MENG et al. (2000) sind gewellt oder durch Falten gekennzeichnet; dies ist bei *L. kirchneri* nicht der Fall. *Lepacyclotes convexus* (BRIK) RETALLACK (1997) ist insgesamt wesentlich breiter als *L. kirchneri* und besitzt einen scharfen Apex. Die Sporophylle von *A. brevicystis* sind zudem mehr lanzettförmig, und jene von *A. latiloba* und *A. furongqiaoensis* breiter und größer als *L. kirchneri*. *Annalepis angusta* MENG (1995) hat schmale Sporophylle mit einem schmalen apikalen Fortsatz, der jedoch weitaus weniger auffällig ist, als bei *L. kirchneri*. Die Sporophylle von *L. ermayinensis* (WANG) RETALLACK ähneln denen von *L. zeilleri*.

## 5. Diskussion

Die hier beschriebenen Sporophylle aus der Umgebung von Bayreuth, Oberfranken, stellen den ersten Nachweis der Gattung *Lepacyclotes* aus dem Jura dar, und sind dadurch auch übergeordnet von Interesse. Da die Sporophylle geologisch jünger sind und sich morphologisch von denen der anderen europäischen Arten in *Lepacyclotes* deutlich unterscheiden, ist die Form aus Oberfranken als neue Art anzusehen, für die wir den Namen *L. kirchneri* vorgeschlagen haben. Das auffälligste Unterscheidungsmerkmal ist der apikale Fortsatz der Sporophylle. Dieser Fortsatz, so er denn erhalten ist, ist langgezogen-dreieckig, mit kräftigem Zentralteil und häutig wirkenden Flanken, oder linealisch (vgl. Abb. 3B, C, 4E). Vermutlich sind die zarten Flanken des Fortsatzes hinfällig gewesen, und bei einigen Exemplaren entweder bereits zu Lebzeiten vertrocknet oder im Zuge der Einbettung/Fossilisation zerstört worden. Der distale Teil des Sporophylls von *Lepacyclotes kirchneri* war in vivo offenbar stark aufwärts gebogen, während der trapezförmige proximale Teil der Achse mehr oder weniger waagrecht anstand. Diese Schlussfolgerung basiert auf der Tatsache, dass die proximalen und distalen Teile der Sporophylle im Abdruck sehr unterschiedlich breit sind, und dass zwischen beiden Teilen oftmals randliche Einrisse erkennbar sind (Abb. 3C, Pfeil, 4B, D). Zu einem



ähnlichen Schluss kommen auch GRAUVOGEL-STAMM & LUGARDON (2001: Fig. 5d) für *Annalepis zeilleri*. Die Funktion der aufwärts gebogenen Spitzen lässt sich für *L. kirchneri* nicht direkt ersehen, da nur isolierte Sporophylle vorliegen. Eventuell haben die Sporophyllspitzen eine Schutzfunktion für die sich entwickelnden Sporangien gehabt, indem sie die fertilen Teile der Pflanze im unreifen Zustand schuppenartig bedeckt haben. Eine Schutzfunktion wird auch ganz ähnlich aufwärts gebogenen Sporophyllen anderer Gefäßkryptogamen zugeschrieben (z.B. *Selaginella*, siehe SYKES & STILES 1910)

Zusammenhängende Achsenfragmente mit ansitzenden Mikrophyllen und Sporophyllen von *Lepacyclotes bechstaedtii* aus der Mittleren Trias der Dolomiten (KUSTATSCHER et al. 2010) vermitteln einen Eindruck vom Aussehen und von der Wuchsform dieser Pflanze. Die anderen *Lepacyclotes*-Arten haben wahrscheinlich ähnlich ausgesehen. Demnach waren die Vertreter der Gattung *Lepacyclotes* krautige Pflanzen mit einer kurzen kräftigen Sprossachse, an welcher im oberen Teil ein dichter Schopf bestehend aus länglichen, mehr oder weniger senkrecht aufwärts gerichteten sterilen Mikrophyllen ansaß, während sich im unteren Teil der Achse zahlreiche Sporophylle, waagrecht und dachziegelartig überlappend angeordnet, befanden. Der unterirdische Teil (das so genannte Rhizomorph) war, ähnlich wie bei *Pleuromeia* (vgl. MÄGDEFRAU 1931), in mehrere Wurzeln tragende Loben unterteilt. Laut MENG (1996) war *Lepacyclotes* ein Bewohner aquatischer Lebensräume, entweder von Sumpfgeländen in der Nähe der Küste oder am Küstenstreifen. Es wurde auch vermutet, dass die dachziegelartige Anordnung der Sporophylle dazu geeignet war, die Pflanze bei Flut oder Hochwasser schwimmen zu lassen (MENG et al. 2000). Die amphistomatischen (mit Spaltöffnungen auf beiden Seiten) Sporophylle mit kräftigen Kutikulen von *L. bechstaedtii* weisen allerdings zumindest für diese Form eher auf eine terrestrische Lebensweise hin (siehe KUSTATSCHER et al. 2010). Leider sind von *L. kirchneri* keine Kutikulen bekannt. Die Latexabzüge lassen jedoch vermuten, dass auch bei *L. kirchneri* Spaltöffnungen auf beiden Seiten vorkamen, was eher für eine vorwiegend terrestrische Lebensweise spricht. Dies deckt sich mit FECHNER (1998), der an Hand palynologischer Untersuchungen für das Untere Jura von Pechgraben einen terrestrisch geprägten Lebensraum mit gelegentlichen Überflutungen, wie sie in einer Delta-Ebene zu erwarten sind, postuliert.

*Lepacyclotes kirchneri* aus dem Unteren Jura der Umgebung von Bayreuth gehört zu einer Pflanzengruppe, die bislang aus der Makroflora Oberfrankens nicht bekannt war. Lycophyten-Sporen, wie zum Beispiel *Aratrisporites* LESCHIK sind dagegen aus der Mikroflora des Unteren Jura Deutschlands gut bekannt. *Aratrisporites minimus* SCHULZ wird sogar als Marker für das tiefere Hettangium (unterster Jura) angesehen (ROGALSKA 1976; pers. Mittlg. C. HEUNISCH 2013). Die monoleten, ovalen Sporen, deren Abdrücke auf den Latexabgüssen von *L. kirchneri* erkennbar sind (Abb. 5C), lassen sich mit einiger Sicherheit auch der Gattung *Aratrisporites* zuordnen, allerdings kann an Hand der Abdrücke nicht festgestellt werden, ob die Sporen cavat (ausgehöhlt) sind. *Aratrisporites*-Typ Sporen wurden auch in *L. zeilleri*-Sporophyllen gefunden (GRAUVOGEL-STAMM & DURINGER 1983), sind jedoch nicht auf Vertreter der Gattung *Lepacyclotes* beschränkt, da sie auch aus *Cyclostrobos* und *Lycostrobos* bekannt sind (HELBY & MARTIN 1965; vgl. auch BALME 1995). Da aus Pechgraben selbst (FECHNER 1998) sowie aus dem „Rhät/Lias“ der näheren und weiteren Umgebung noch andere, den Lycophyten zugeordnete Sporentypen beschrieben worden sind (z.B. JUNG 1958, 1960; ACHILLES 1981; BONIS et al. 2010; HEUNISCH et al. 2010), gehen wir davon aus, dass im Laufe der Zeit auch die Makroflora des Unterjura von Deutschland um weitere Lycophyten-Taxa ergänzt werden wird. JUNG (1960: S. 128) stellt sogar fest, dass die den Lycophyten zugeordneten Sporentypen die „weitaus größte Menge aller gefundenen Megasporen und einen recht ansehnlichen Teil der Mikro- und Isosporen“ im fränkischen „Rhät/Lias“ ausmachen. Aus dem Unterjura von Polen wurde erst vor Kurzem *Odrolepis liassica* BARBACKA et ZIAJA beschrieben, ein Blattfossil unsicherer systematischer Zugehörigkeit, welches mit *L. zeilleri* verglichen wurde, sich jedoch von diesem morphologisch unterscheidet (BARBACKA et al. 2010).

Die Funde von *Lepacyclotes kirchneri* aus dem Unteren Jura Oberfrankens belegen, dass die Gattung *Lepacyclotes* am Ende der Trias nicht verschwunden ist. Die Trias-Jura Grenze gilt

als eines der fünf großen Aussterbeereignisse der Erdgeschichte. Schätzungen gehen davon aus, dass zwischen 80 und 95% der terrestrischen Pflanzenarten am Ende der Trias ausstarben (z.B. MCELWAIN et al. 1999, 2007; VAN DE SCHOOTBRUGGE 2009). Die maximale Verbreitung wies die Gattung *Lepacyclotes* mit mehr als 10 verschiedenen Arten in der Mittleren Trias auf, während aus der Oberen Trias zumindest noch zwei Taxa bekannt sind. Ob diese Abnahme an Taxa allerdings mit dem Aussterbeereignis an der Trias-Jura-Grenze zusammenhängt oder vielleicht einfach nur auf unterschiedlich gute Erhaltungsbedingungen und Fossilberichte zurückzuführen ist, lässt sich momentan nicht sagen.

Da nach wie vor ein sehr reges Interesse der Sammler vor Ort und Wissenschaft an den „Rhät-Lias“ Floren Oberfrankens besteht, kann man davon ausgehen, dass in der Umgebung von Bayreuth noch viele interessante Fossilien geborgen werden und vielleicht sogar auch von *Lepacyclotes kirchneri* weitere Exemplare auftauchen, die dann nicht nur die Morphologie der Sporophylle sondern auch den Habitus und die epidermale Anatomie dieser besonderen Pflanze des Unteren Jura zeigen.

### Danksagung:

Wir danken Giuseppina Forte (Bozen), Eelco Kruidenier (Leiden), Klaus-Peter Kelber (Würzburg) und Lea Grauvogel-Stamm (Strasbourg) für die Abbildungen der *Lepacyclotes* Sporophylle sowie Helmuth Zapf (Creussen) für Mithilfe bei der Literaturrecherche. KB und EK danken der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bayreuth für die finanzielle Unterstützung bei der Bearbeitung der Sammlungen aus der Umgebung von Bayreuth. EK dankt der Alexander von Humboldt-Stiftung (3.3-ITA / 1141759STP) für die finanzielle Unterstützung.

### Literatur

- ACHILLES, H. (1981): Die rhätische und liassische Mikroflora Frankens. *Palaeontographica*, Abt. B **179**: 1–86.
- BARBACKA, M., ZIAJA, J. & WCISŁO-LURANIEC, E. (2010): Taxonomy and palaeoecology of the Early Jurassic macroflora from Odrowąż, central Poland. *Acta Geologica Polonica* **60**: 373–392.
- BALME, B.E. (1995): Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology* **87**: 81–323.
- BONIS, N.R., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A. & KÜRSCHNER W.M. (2010): Changing CO<sub>2</sub> conditions during the end-Triassic inferred from stomatal frequency analysis on *Lepidopteris ottonis* (Goepfert) Schimper and *Ginkgoites taeniatus* (Braun) Harris. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **295**: 146–161.
- BRAUN, C.F.W. (1843): Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. Beschreibung des Vorkommens von fossilen Pflanzen bei dem Orte Hart ohnweit Schloß Fantaisie. Programm zum Jahresbericht der königlichen Kreis- Landwirtschafts- und Gewerbeschule zu Bayreuth für das Schuljahr **1843**: 1–46.
- BRAUN, C.F.W. (1847): Die fossilen Gewächse aus den Gränzsichten zwischen dem Lias und Keuper des neu aufgefundenen Pflanzenlagers in dem Steinbruche von Veitlahm bei Kulmbach. *Flora* **30**: 81–87.
- BRAUN, C.F.W. (1849): Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. Num. VI. *Weltrichia*. Programm zum Jahresbericht der königlichen Kreis- Landwirtschafts- und Gewerbeschule zu Bayreuth für das Schuljahr **1849**: 1–9.
- BROWN, R.W. (1958): Paleobotany. – New occurrences of the fossil quillworts called *Isoetites*. *Journal of the Washington Academy of Sciences* **48**: 358–361.
- DAUGHERTY, L.H. (1941): The Upper Triassic flora of Arizona. Carnegie Institute, Washington Publication **526**: 1–108.
- EMMONS, E. (1856): Geological report of the Midland Counties of North Carolina. – 352 S., New York (George P. Putnam & Co.).
- FECHNER, G.G. (1998): Eine Mikroflora aus Pechgraben und ihre stratigraphische Stellung

- im Lias von Franken (S-Deutschland). *Documenta naturae* **117**: 35–51.
- FLICHE, P. (1910): Flore fossile du Trias en Lorraine et Franche-Comté avec des Considerations finales par M.R. Zeiller. – 297 S., Paris, Nancy (Ed. Berger-Levrault).
- FONTAINE, W. M. (1883): Contributions to the Knowledge of the Older Mesozoic Flora of Virginia. – 144 S., Washington (Government Printing).
- FUCHS G., GRAUVOGEL-STAMM L. & MADER D. (1991): Une remarquable flore á *Pleuromeia* et *Anomopteris* in situ du Buntsandstein moyen (Trias inferieur) de l'Eifel (R. F. Allemagne), Morphologie, Paleoeologie et Paleogeographie. *Paleontographica*, Abt. B **222**: 89–120.
- GOTHAN, W. (1914): Die unterliassische (rhätische) Flora der Umgegend von Nürnberg. *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft von Nürnberg* **19**: 89–186.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. (1993): *Pleuromeia sternbergii* (Münster) Corda from the Lower Triassic Germany – further observations and comparative morphology of its rooting organ. *Review of Palaeobotany and Palynology* **77**: 185–212.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & DURINGER, P. (1983): *Annalepis zeilleri* Fliche 1910 emend., un organe reproducteur de Lycophyte de la Lettenkohle de l'Est de la France. Morphologie, spores in situ et paléoécologie. *Geologische Rundschau* **72**: 23–51.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & LUGARDON, B. (2001): The Triassic lycopsids *Pleuromeia* and *Annalepis*: Relationships, evolution, and origin. *American Fern Journal*, **91**: 115–149.
- HALLE, T.G. (1907): Einige krautartige Lycopodiaceen paläozoischen und mesozoischen Alters. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* **7**: 1–17.
- HARRIS, T.M. (1935): The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. *Meddelelser om Grønland*, **112**: 1–176.
- HELBY, R.M. & MARTIN, A.R.H. (1965): *Cyclostrobus* gen. nov. cones of lycopsidean plants from the Narrabeen Group (Triassic) of New South Wales. *Australian Journal of Botany* **13**: 389–404.
- HEUNISCH, C., LUPPOLD, F.W., REINHARDT, L. & RÖHLING, H-G. (2010): Palynofazies, Bio-, und Lithostratigraphie im Grenzbereich Trias/Jura in der Bohrung Mariental I (Lappwaldmulde, Ostniedersachsen). *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* **161**: 51–98.
- JUNG, W.W. (1958): Zur Biologie und Morphologie einiger disperser Megasporen, vergleichbar mit solchen von *Lycostrobus scottii*, aus dem Rhät-Lias Frankens. *Geologische Blätter für Nordost-Bayern und angrenzende Gebiete* **8**: 114–130.
- JUNG, W.W. (1960): Die dispersen Megasporen der Fränkischen Rhät-Lias-Grenzsichten. *Palaeontographica*, Abt. B. **107**: 127–170.
- JUNG, W.W. (1967): Die Erforschungsgeschichte der Rhät/Lias-Flora Frankens. *Geologische Blätter für Nordost-Bayern und angrenzende Gebiete* **17**: 84–92.
- KARRFALT, E.E. (1984): Further observations on *Nathorstiana* (Isoetaceae). *American Journal of Botany* **71**: 1023–1030.
- KELBER, K.P. (1998): Phytostratigraphische Aspekte der Makroflora des süddeutschen Keupers. *Documenta naturae* **117**: 89–115.
- KELBER, K.P. (2005): Makroflora (Die Keuperflora). In: BEUTLER, G., HAUSCHKE, N., NITSCH, E. & VATH, U. (Hrsg.), Deutsche Stratigraphische Kommission, Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* **253**: 32–41.
- KELBER, K.P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. *Museo* **11**: 1–157.
- KIRCHNER, M. (1992): Untersuchungen an einigen Gymnospermen der fränkischen Rhät-Lias-Grenzsichten. *Palaeontographica*, Abt. B **224**: 17–61.
- KIRCHNER, M. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. (1994): *Schmeissneria microstachys* (Presl 1833) comb. nov. und *Karkenienia hauptmannii* Kirchner et van Konijnenburg-van Cittert sp. nov., plants with ginkgoalean affinities from the Liassic of Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology* **83**: 199–215.
- KUSTATSCHER, E. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. (2008): Lycophytes and horsetails from the Triassic Flora of Thale (Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **250**: 65–77.
- KUSTATSCHER, E., WACHTLER, M., & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. (2010): Lycophytes from the Middle Triassic (Anisian) locality Kühwiesenkopf (Monte Prà



- della Vacca) in the Dolomites (Northern Italy). *Palaeontology* **53**: 595–626.
- LUNDBLAD, B. (1948): A selaginelloid strobilus from East Greenland (Triassic). *Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening* **11**: 351–363.
- LUNDBLAD, B. (1950): On a fossil *Selaginella* from the Rhaetic Hyllinge, Scania. *Svensk Botanisk Tidskrift* **44**: 475–487.
- MÄGDEFRAU, K. (1931): Zur Morphologie und phylogenetischen Bedeutung der fossilen Pflanzengattung *Pleuromeia*. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* **48**: 119–140.
- MÄGDEFRAU, K. (1932): Über *Nathorstiana*, eine Isoëtaee aus dem Neokom von Quedlinburg a. Harz. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* **49**: 706–718.
- MCELWAIN, J.C., BEERLING, D.J. & WOODWARD, F.I. (1999): Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science* **285**: 1386–1390.
- MCELWAIN, J.C., POPA, M.E., HESSELBO, S.P., HAWORTH, M. & SURLYK, F. (2007): Macroecological responses of terrestrial vegetation to climatic and atmospheric change across the Triassic/Jurassic boundary in East Greenland. *Paleobiology* **33**: 547–573.
- MENG, F. (1994): Discovery of *Pleuromeia-Annalepis* flora in South China and its significance. *Chinese Science Bulletin* **39**: 130–134.
- MENG, F. (1995): Flora of the Badong Formation. In MENG F., XU A., ZHANG Z., LIN J. & YAO H. (Hrsg.), *Nonmarine biota and sedimentary facies of the Badong Formation in the Yangzi and its neighbouring area*. China University of Geosciences Press (Wuhan): 6–27. [in Chinese; English abstract]
- MENG, F. (1996): Middle Triassic lycopsid flora of South China and its palaeoecological significance. *Palaeobotanist* **45**: 334–343.
- MENG, F. (1998): Studies on *Annalepis* from Middle Triassic along the Yangtze Valley and its bearing on the origin of *Isoetes*. *Acta Botanica Sinica* **40**: 768–774.
- MENG, F. (2000): Advances in the study of Middle Triassic plants of the Yangtze Valley of China. *Acta Palaeontologica Sinica* **39**: 154–166.
- MOISAN, P. & VOIGT, S. (2013): Lycopsids from the Madygen Lagerstätte (Middle to Late Triassic, Kyrgyzstan, Central Asia). *Review of Palaeobotany and Palynology* **192**: 42–64.
- NATHORST, A.G. (1886): Om floran i Skånes kolförande bildningar. *Floran vid Bjuf*. Sveriges Geologiska Undersökning **85C**: 85–132.
- NATHORST, A.G. (1908): *Paläobotanische Mitteilungen*, 3. *Lycostrobus scotti*, eine grosse Sporophyllähre aus den rhätischen Ablagerungen Schonens. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* **43**: 1–9.
- PIGG, K.B. (1992): Evolution of Isoetalean Lycopsids. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **79**: 589–612.
- RESTALLACK, G.J. (1997): Earliest Triassic origin of *Isoetes* and quillwort evolutionary radiation. *Journal of Paleontology* **71**: 500–521.
- RICHTER, P.B. (1909): Beiträge zur Flora der unteren Kreide Quedlinburgs, II. Die Gattung *Nathorstiana* und *Cylindrites spongioides*. – 12 S., Leipzig.
- ROGALSKA, M. (1976) *Stratygrafia a jury dolnej i środkowej na obszarze Niziny Polskiego na podstawie badań sporowo-pyłkowych* (Stratigraphy of the Lower and Middle Jurassic in the Polish Lowlands on the basis of spore and pollen analysis). *Prace Instytutu Geologicznego* **78**: 1–61.
- SCHENK, A. (1864): Beiträge zur Flora des Keupers und der rhaetischen Formation. *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Bamberg* **7**: 51–142.
- SCHENK, A. (1867): Die fossile Flora der Grenzsichten des Keupers und Lias Frankens. – 232 S., Würzburg.
- SCHMEISSNER, S. & HAUPTMANN, S. (1998): Ein Blattschopf von *Nilsonia acuminata* (PRESL) GOEPPERT aus dem Unteren Lias Oberfrankens. *Documenta naturae* **117**: 1–11.
- STERNBERG, K.M GRAF VON (1820–1838): Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. – 1(1): 1820, Leipzig und Prag, 24 S.; 1(2): 1822, Leipzig und Prag, 33 S.; 1(3): 1823, Regensburg, 39+1 S.; 1(4): 1825, Regensburg, 48+XLII S. + Index; 2(5–6): 1833, Prag, 80 S.; 2(7–8): 1838, Prag, S. 81–200.
- SYKES, M.G. & STILES, W. (1910): The cones of the genus *Selaginella*. *Annals of Botany* **24**: 523–536.
- VAN DE SCHOOTBRUGGE, B., QUAN, T.M., LINDSTRÖM, S., PÜTTMANN, W., HEU-

- NISCH, C., PROSS, J., FIEBIG, J., PETSCHIK, R., RÖHLING, H.-G., RICHOSZ, S., ROSENTHAL, Y. & FALKOWSKI, P.G. (2009): Floral changes across the Triassic/Jurassic boundary linked to flood basalt volcanism. *Nature Geoscience* **2**: 589–594.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A., SCHMEISSNER, S. & DÜTSCH, G. (2001): A new *Rhaphidopteris* from the Lower Liassic of Bavaria, Germany. *Acta Palaeobotanica*, **41**: 107–113.
- VAN KONIJNENBURG–VAN CITTERT, J.H.A., SCHMEISSNER, S., HAUPTMANN, S. & HAUPTMANN, T. (1998): Neue Ergebnisse zu *Ctenozamites wolfiana* (Pteridospermae) und *Pseudoctenis prossii* nov. spec. (Cycadophyta) aus dem unteren Lias (Jura, Bayern). *Documenta naturae* **117**: 13–33.
- WARD, L.F. (1900): Status of the Mesozoic floras of the United States. First paper: The older Mesozoic. – 430 S., Twentieth Annual Report of the Survey, Washington (Government printing office).
- WEBER, R. (1968): Die fossile Flora der Rhät-Lias-Übergangsschichten von Bayreuth (Oberfranken) unter besonderer Berücksichtigung der Coenologie. *Erlanger Geologische Abhandlungen* **72**: 1–73.
- YU, J., BROUTIN, J., HUANG, Q. & GRAUVOGEL-STAMM, L. (2010): *Annalepis*, a pioneering lycopsid genus in the recovery of the Triassic land flora in South China. *Comptes Rendus Palevol* **9**: 479–486.

**Anschriften der Verfasser:**

siehe vorne