Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde **70** (3/4): 453 - 464, 2008

Zur Wedelentwicklung und Heterophyllie bei Pteridospermen aus dem Oberkarbon und Unterperm

Michael Krings, München, Hans Kerp, Münster & Benjamin Bomfleur, Münster

Abstract. Late Paleozoic pteridosperms are gymnosperms with fern-like foliage. The leaves/fronds of many forms have been reconstructed, and frond architecture is today regarded as a significant character in pteridosperm taxonomy. Most reconstructions, however, depict full-grown fronds of adult plants; immature fronds and undersized mature fronds are rarely documented. This paper describes small mature fronds of the peltasperm *Autunia conferta* and the putative peltasperm *Rhachiphyllum schenkii* that provide evidence for heteroblastic development, and juvenile fronds displaying circinate-conduplicate vernation and successive unfolding of the lateral pinnae. Small mature fronds of *Mariopteris muricata* (?Lyginopteridales) and other mariopterids have the same architecture as large mature fronds, but show a lesser extent of pinna differentiation. This suggests that the basic frond bauplan retained unchanged during the ontogeny of these plants.

1 Einleitung

Die Pteridospermen (Samenfarne) sind eine heterogene, heute ausgestorbene Gruppe der Gymnospermen, die im ausgehenden Paläozoikum weit verbreitet war. Das Laub dieser Pflanzen bestand aus ein- bis mehrfach gefiederten, farnartigen Wedeln, die bis zu 7 m lang wurden. Abdrücke von Teilen solcher Wedel machen den größten Anteil an der Gesamtheit jungpaläozoischer Pteridospermenfossilien aus. Diese Abdrücke vermitteln zwar oftmals einen guten Eindruck vom Aussehen der Beblätterung, Informationen über die Anatomie und Histologie sind ihnen aber nicht so ohne weiteres abzugewinnen. Die Klassifikation erfolgt daher in künstlichen Morphotaxa, die auf der Basis makromorphologischer Merkmale der Fiedern und Fiederblättchen (u. a. Ansatz und Form der Blättchen, Nervatur) definiert werden (z. B. ZEILLER 1886, 1888; KIDSTON 1925), aber nicht unbedingt natürliche Verwandtschaftsverhältnisse widerspiegeln.

Durch die Einbeziehung zusätzlicher Merkmale, die als diagnostisch verlässlicher angesehen werden als die Makromorphologie der Fiedern und Fiederblättchen, sind verschiedentlich Vorschläge gemacht worden, das traditionelle Klassifikationssystem partiell auf eine fundiertere Basis zu stellen. Ein Ansatz verwendet die epidermale Anatomie (Kutikularanalyse) zur genaueren Definition der Taxa (z. B. BARTHEL 1962; KERP 1990; KRINGS & KERP 1999, 2000), während ein zweiter versucht, auf der Basis der Wedelarchitektur eine Einteilung in natürliche Gruppen zu entwickeln (z. B. LAVEINE 1967, 1997, 2005; LAVEINE et al. 1993). Während der erste Ansatz nur dort greift, wo von den Fossilien gut erhaltene Kutikulen gewonnen werden können, ist der zweite Ansatz dadurch eingeschränkt, dass von vielen Taxa die Wedelarchitektur nicht bekannt ist. Darüber hinaus ist wenig über die Ontogenese und intraspezifische Variabilität (Heterophyllie) der Pteridospermenwedel bekannt, so dass der diagnostische Wert von Unterschieden in der Architektur oft nur schwer einzuschätzen ist. Zwar sind in der

Literatur durchaus komplette Wedel abgebildet, und weitere sind zeichnerisch rekonstruiert worden, diese zeigen allerdings fast ausschließlich ausgewachsene Wedel adulter Pflanzen (vgl. KRINGS et al. 2006). Gut bestimmbare Fossilien juveniler Wedel und kleine(re) ausgewachsene Wedel, die es ermöglichen würden, die Wedelentwicklung und intraspezifische Variabilität zu erfassen, sind vergleichsweise selten bzw. selten beschrieben worden.

Der *fossil record* ermöglicht detailliertere Aussagen zur Wedelentwicklung und Heterophyllie nur für wenige jungpaläozoische Pteridospermen, zum Beispiel für die überwiegend oberkarbonischen Mariopteriden, die unterpermische Peltasperme *Autunia conferta* (STERNBERG) KERP und die vermutlich auch zu den Peltaspermen gehörige *Rhachiphyllum schenkii* (HEYER) KERP. Zudem fehlt bislang eine zusammenfassende Darstellung des aktuellen Wissensstandes. In dieser Arbeit soll nun ein kurzer Überblick über die Wedelentwicklung und Heterophyllie bei Mariopteriden, *A. conferta* und *R. schenkii* gegeben werden.

2 Mariopteriden (?Lygniopteridales, ?Callistophytales)

Die mariopteridischen Pteridospermen (z. B. *Karinopteris* BOERSMA, *Mariopteris* ZEILLER, und *Pseudomariopteris* DANZÉ-CORSIN) sind eine systematisch heterogene Gruppe kleinerer Kletterpflanzen, die sich mit Hilfe von Kletterhaken oder Dornen in der umgebenden Vegetation verankerten (KRINGS et al. 2001, 2003a,b). *Karinopteris* und *Mariopteris* waren in den oberkarbonischen Steinkohlenwäldern Europas und Nordamerikas (Westfalium) weit verbreitet, während *Pseudomariopteris* im jüngsten Karbon und lokal im Unterperm recht häufig war. Das Laub der Pflanzen bestand aus kleinen, kompakten Wedeln (bis 45 cm lang), die am Stamm spiralig angeordnet waren (ZEILLER 1886, 1888; DANZÉ-CORSIN 1953; BOERSMA 1972).

Der mariopteridische Wedel hat einen nackten Stiel und eine bi- (z. B. *Karinopteris*, *Pseudomariopteris*) oder quadripartite (*Mariopteris*) Spreite. Bipartite Wedel zeichnen sich durch eine distale Gabelung des Stiels aus, durch die eine zweiteilige Spreite mit zwei Rhachiden entsteht; quadripartite Wedel (Abb. 1d) entstehen durch zwei Gabelungen des Stiels (der ersten folgt nach kurzer Distanz eine zweite), wodurch sich eine vierteilige Spreite mit vier Rhachiden bildet. Die Rhachiden tragen wechselständig äußere und innere Fiedern. Diese Fiedern können entweder wechselständige Fiedern zweiter Ordnung (in tripinnaten Spreiten) oder Fiederblättchen (in bipinnaten Spreiten) produzieren.

Größere Wedelteile im Juvenilzustand (Abb. 1a) zeigen, dass alle Spreitenteile zunächst eingerollt waren und sich im Verlauf der Maturation sukzessive entrollten. Bei dem abgebildeten Stück erkennt man darüber hinaus, dass die Erstarkung der Rhachiden der Maturation der Fiedern vorausgeht, da der proximale Teil der Rhachis seine endgültige Dicke bereits erreicht hat, während die Fiedern noch weitgehend eingerollt sind. Vergleichbare Juvenilzustände sind auch von neuropteridischen Formen bekannt (Abb. 1b).

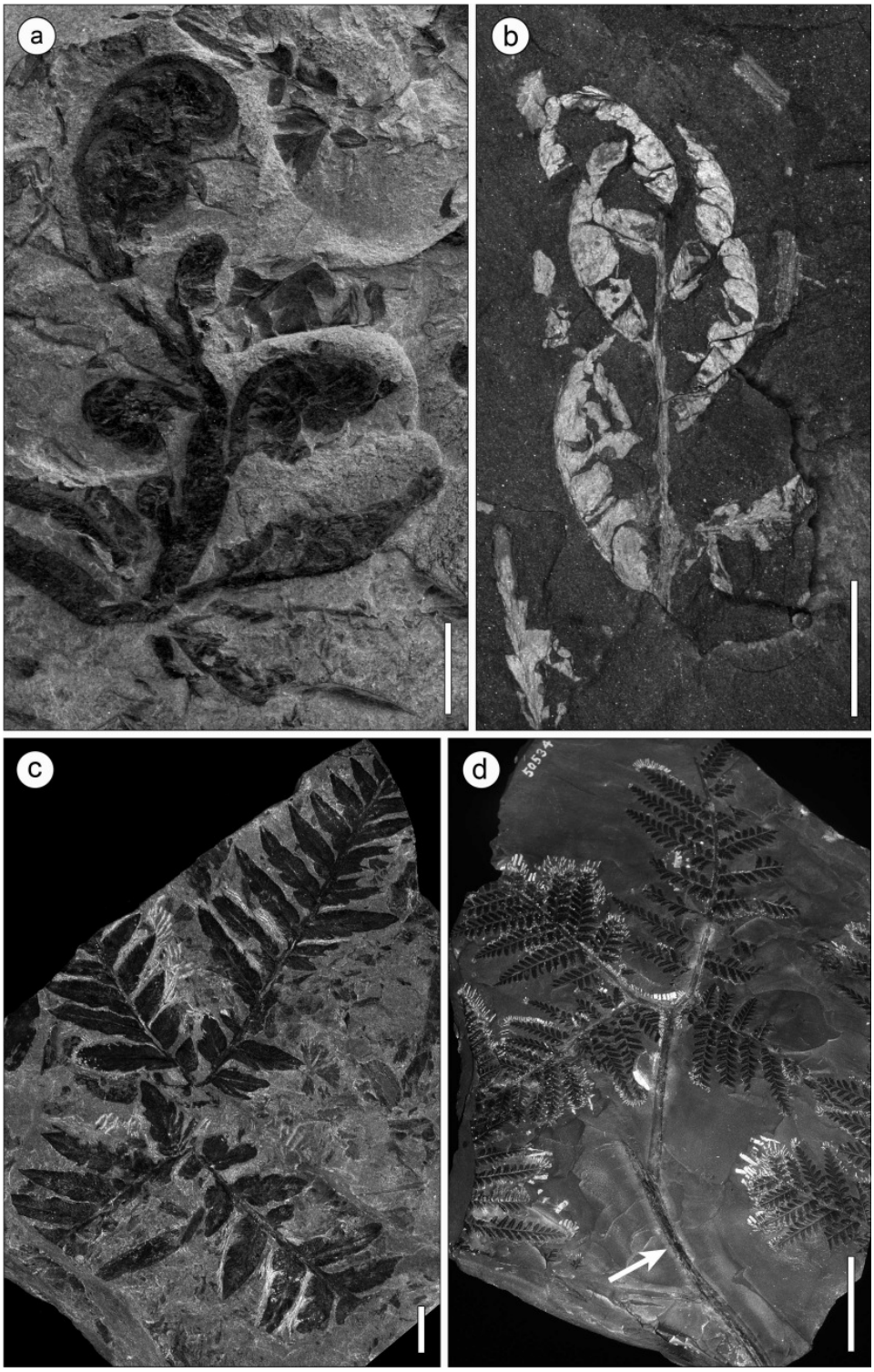

a
b
c
d

Abb. 1: (a) Teil eines juvenilen Wedels einer Mariopteride (*Karinopteris* sp.). Westfal (Oberkarbon), Fundort unbekannt. Slg. Stratmann, Witten (ohne Nummer). (**b**) Juvenile Fieder einer Neuropteride. Westfal (Oberkarbon), Piesberg bei Wallenhorst, Deutschland. Forschungsstelle f. Paläobotanik, WWU Münster (ohne Nummer). (**c**) Kleiner ausgewachsener Wedel von *Mariopteris muricata*. Westfal (Oberkarbon), Grube Maybach bei Bildstock, Deutschland. Bay. Staatsslg. f. Paläont. u. Geol., München (BSPG 1953 VIII 9). (**d**) Großer ausgewachsener Wedel von *Mariopteris muricata*. Westfal B (Oberkarbon), Staatsmijn Emma, Süd-Limburg, Niederlande. Naturalis, Leiden (50534). Maßstab = 10 cm. [Maßstäbe = 1 cm, sofern nicht anders angegeben]

Fig. 1: (**a**) Portion of a juvenile frond of a mariopterid (*Karinopteris* sp.). Westphalian (Upper Carboniferous), provenance unknown. Coll. Stratmann, Witten (without number). (**b**) Juvenile pinna of a neuropterid. Westphalian (Upper Carboniferous), Piesberg near Wallenhorst, Germany. Forschungsstelle f. Paläobotanik, WWU Münster (without number). (**c**) Small full-grown frond of *Mariopteris muricata*. Westphalian (Upper Carboniferous), Quarry Maybach near Bildstock, Germany. Bay. Staatsslg. f. Paläont. u. Geol., Munich (BSPG 1953 VIII 9). (**d**) Large full-grown frond of *Mariopteris muricata*. Westphalian B (Upper Carboniferous), Staatsmijn Emma, South Limburg, The Netherlands. Naturalis, Leiden (50534). Bar scale = 10 cm. [Bar scales = 1 cm, unless otherwise indicated]

Die beiden abgebildeten Stücke lassen vermuten, dass die Fiederblättchen sowohl bei Mariopteriden als auch bei Neuropteriden konduplikat angelegt waren. Während bei der Mariopteride (Abb. 1a) die jungen Fiedern eingerollt und quer zur Rhachis angeordnet waren, scheinen sie bei der neuropteridischen Form (Abb. 1b) nach dem Erstarken zunächst der Achse in Längsrichtung angelegen zu haben.

Heterophyllie ist für mehrere Mariopteriden belegt (z. B. KIDSTON 1925; BOERSMA 1972; KRINGS & KERP 2000; KRINGS et al. 2001, 2003a) und zeichnet sich dadurch aus, dass die einzelnen Wedel zwar in Bezug auf die Gesamtgröße sowie den Differenzierungsgrad der Fiedern stark variieren, die bi- bzw. quadripartite Grundarchitektur aber nicht variabel ist. Abb. 1d zeigt einen ausgewachsenen Wedel einer adulten Pflanze (noch am Stamm ansitzend [Pfeil]). Im Vergleich dazu ist der in Abb. 1c dargestellte ausgewachsene Wedel derselben Art wesentlich kleiner. Er zeigt dieselbe quadripartite Architektur, nur sind die Fiedern weniger stark differenziert. Während im großen Wedel einzelne Fiederblättchen in allen Fiedern ausgebildet sind, fehlen diese in dem kleinen Wedel; die Fiedern stellen hier im Prinzip einheitliche, zum Teil lobierte Fiederblättchen dar.

3 *Autunia conferta* (Peltaspermales) und *Rhachiphyllum schenkii* (?Peltaspermales)

Autunia conferta und *Rhachiphyllum schenkii* sind zwei im europäischen und nordamerikanischen Unterperm häufige Taxa (z. B. KERP 1988; DIMICHELE et al. 2005); die Gattung *Autunia* KRASSER ist ein früher Vertreter der Peltaspermales, und wahrscheinlich gehört auch *Rhachiphyllum* KERP zu dieser Ordnung. *Autunia conferta* und *R. schenkii* sind heute in Bezug auf die Wedelmorphologie und Ökologie gut bekannt (z. B. BARTHEL & HAUBOLD 1980; KERP 1988; KERP & HAUBOLD 1988). Beide Pflanzen hatten vermutlich einen buschförmigen Wuchs und waren laubwerfend; in ihren Habitaten waren sie nicht selten bestandbildend.

Die Wedelarchitektur beider Taxa ist durch KERP (1988) detailliert beschrieben und diskutiert worden. Die Wedel von *Autunia conferta* (auch bekannt unter dem alten Namen *Callipteris conferta* [STERNBERG] BRONGNIART) sind denen von *Rhachiphyllum schenkii* sehr ähnlich; anhand der Morphologie der Fiederblättchen sind die beiden Taxa oft nur schwer zu unterscheiden. Lediglich die dünne Lamina und die lockere, dünne und mehrfach gegabelte Nervatur gelten als diagnostisch relevante Merkmale für *R. schenkii* (KERP 1988; BARTHEL 2006). Der typische Wedel adulter Pflanzen ist 50-60 cm lang, von mesoton-akrotoner Form und doppelt bis dreifach katadrom gefiedert. Er hat einen robusten, nackten, basal verbreiterten Stiel und eine kräftige Rhachis mit interkalaren Fiederblättchen (Abb. 4b[Pfeile]). Die Rhachis trägt Fiedern, welche wechselständig oder subopposit anstehen und entweder wechselständige Fiedern zweiter Ordnung (in tripinnaten Wedeln) oder Fiederblättchen (in bipinnaten Wedeln) produzieren. In der Mittelregion der Spreite haben die Fiedern letzter Ordnung zungenförmige, ganzrandige bis lobierte, an der Achse herablaufende Fiederblättchen; in den proximalen und distalen Fiedern der Spreite sind die einzelnen Fiederblättchen meist miteinander verwachsen (Abb. 4a,b).

In sehr jungen *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* Wedeln sind alle Spreitenteile eingerollt (Abb. 2c). Da bereits sehr junge Wedel über eine kräftige Rhachis verfügen, kann man davon ausgehen, dass auch bei diesen Pflanzen, wie bei den Mariopteriden, die Erstarkung der Rhachis dem kompletten Entrollen und der Maturation der Fiedern und konduplikat angelegten Fiederblättchen vorausgeht (Abb. 4c). Die entrollten Fiedern lagen der Rhachis zunächst an (Abb. 3b[Pfeil],c,d), durch späteres Abwinkeln erreichten sie ihre endgültige Position (Abb. 3b). Nach der vollständigen Entwicklung der Fiedern und Fiederblättchen waren die Wedel zunächst meist noch recht gedrungen (Abb. 3a,b, 4d,e); durch ein sich anschließendes Streckungswachstum der Rhachis rückten die einzelnen Fiedern auseinander und in ihre endgültige Position (Abb. 4a,b). Da in juvenilen bzw. nicht (voll) ausgewachsenen Wedeln die Lamina der Fiederblättchen noch nicht komplett entwickelt und die Kutikula dünn war, sehen diese Wedel im Abdruck oft etwas welk oder „gerupft“ aus (Abb. 3a,b, 4e), da sie gegenüber biologischem Abbau und mechanischer Zerstörung vor der Fossilisation weniger widerstandsfähig waren als die ausgewachsenen Wedel.

Sehr kleine (<10 cm) ausgewachsene Wedel (Abb. 2d) besitzen, wie die großen Wedel, einen robusten, basal verbreiterten Stiel und eine kräftige Rhachis. Die Spreite besteht allerdings aus nur wenigen, kurzen, dicht stehenden Fiedern. Einzelne Fiederblättchen sind in solchen Wedeln nicht entwickelt. Vielmehr stellen die Fiedern große, ganzrandige oder randlich lobierte Fiederblättchen dar. Etwas größere (<15-20 cm) ausgewachsene Wedel (Abb. 2a,b,e) zeigen bereits die Grundarchitektur großer bipinnater Wedel, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, dass einzelne Fiederblättchen (inklusive der interkalaren Fiederblättchen) nicht oder nur unvollständig ausgebildet sind. Die Fiedern in solchen Wedeln sind entweder als lang-zungenförmige, teils lobierte und an der Rhachis herablaufende Fiederblättchen ausgebildet (Abb. 2b) oder tragen einzelne Fiederblättchen, die aber mehr oder weniger stark miteinander verwachsen sind (Abb. 2a,e).

Erläuterungen zu den Abbildungen auf den folgenden Seiten:

Abb. 2: *Autunia conferta* (**a–c**) und *Rhachiphyllum schenkii* (**d**,**e**). (**a**,**b**) Ausgewachsene Wedel junger Pflanzen. Unterperm, Lebach, Deutschland. (a): Forschungsinst. Senckenberg, Frankfurt a. M. (B13667); (b): Mus. f. Naturkunde, Berlin (1980/613). (**c**) Juveniler Wedel. Unterperm, Bad Sobernheim, Deutschland. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (ohne Nummer). (**d**) Sehr kleiner ausgewachsener Wedel. Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (ohne Nummer). (**e**) Ausgewachsener Wedel einer jungen Pflanze. Unterperm, Bad Sobernheim, Deutschland. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (ohne Nummer). [Maßstäbe = 1 cm]

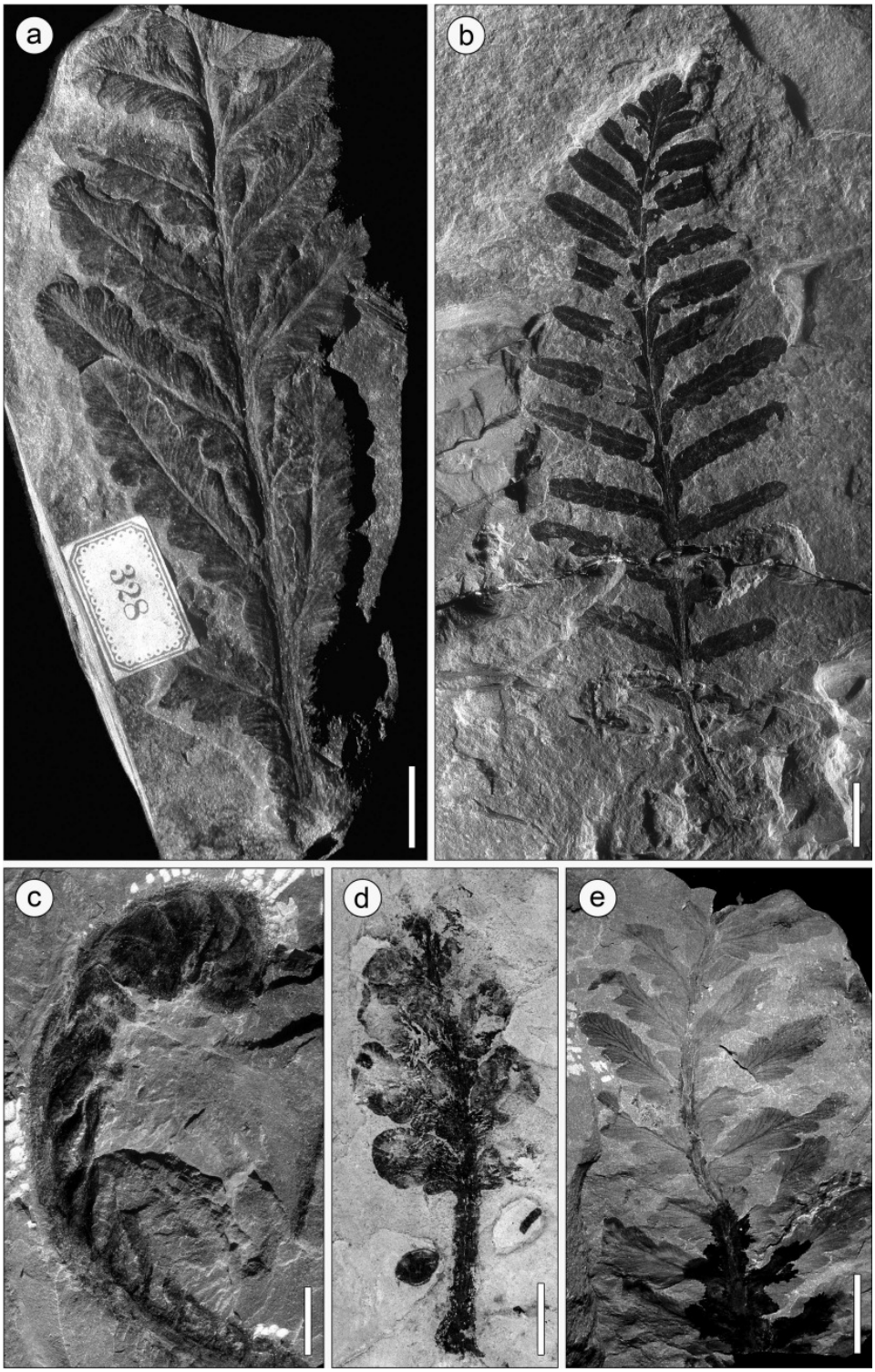
Fig. 2: *Autunia conferta* (**a–c**) and *Rhachiphyllum schenkii* (**d**,**e**). (**a**,**b**) Full-grown fronds of young plants. Lower Permian, Lebach, Germany. (a): Forschungsinst. Senckenberg, Frankfurt a. M. (B13667); (b): Mus. f. Naturkunde, Berlin (1980/613). (**c**) Juvenile frond. Lower Permian, Bad Sobernheim, Germany. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (without number). (**d**) Very small full-grown frond. Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (without number). (**e**) Full-grown frond of a young plant. Lower Permian, Bad Sobernheim, Germany. Geol. Inst., JGU Mainz (without number). [Bar scales = 1 cm]

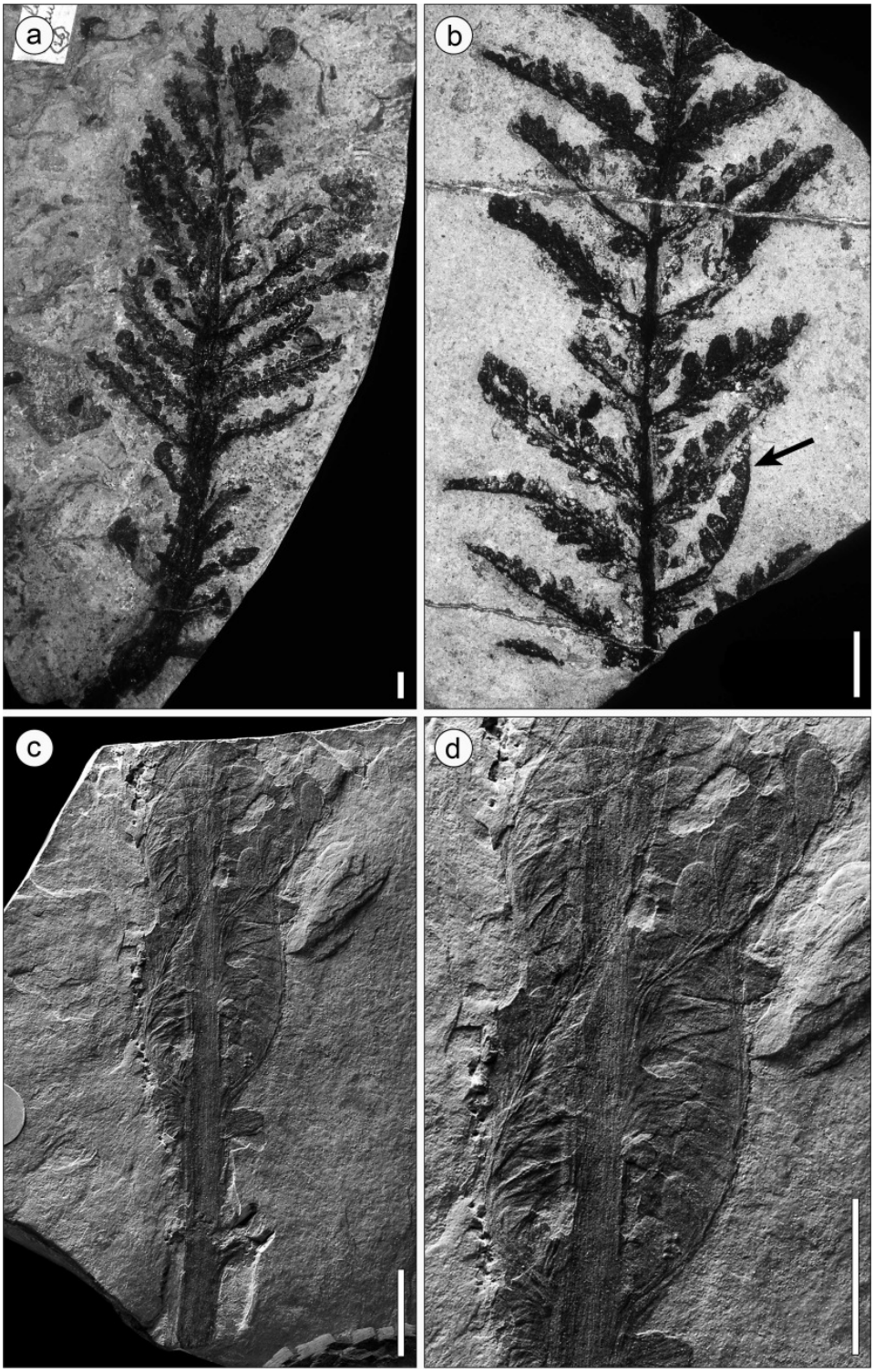
Abb. 3: *Rhachiphyllum schenkii.* (**a**,**b**) Fast ausgewachsene Wedel adulter Pflanzen. (a): Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Géné 26, ohne Nummer); (b): Unterperm, Niederwörresbach, Deutschland. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (ohne Nummer). (**c**) Teil eines juvenilen, großen Wedels mit noch angelegten Fiedern. Unterperm, Sperbersbach, Deutschland. Mus. f. Naturkunde, Berlin (Slg. Gimm 4/c/10). (**d**) Detailansicht aus Abb. 3c. [Maßstäbe = 1 cm]

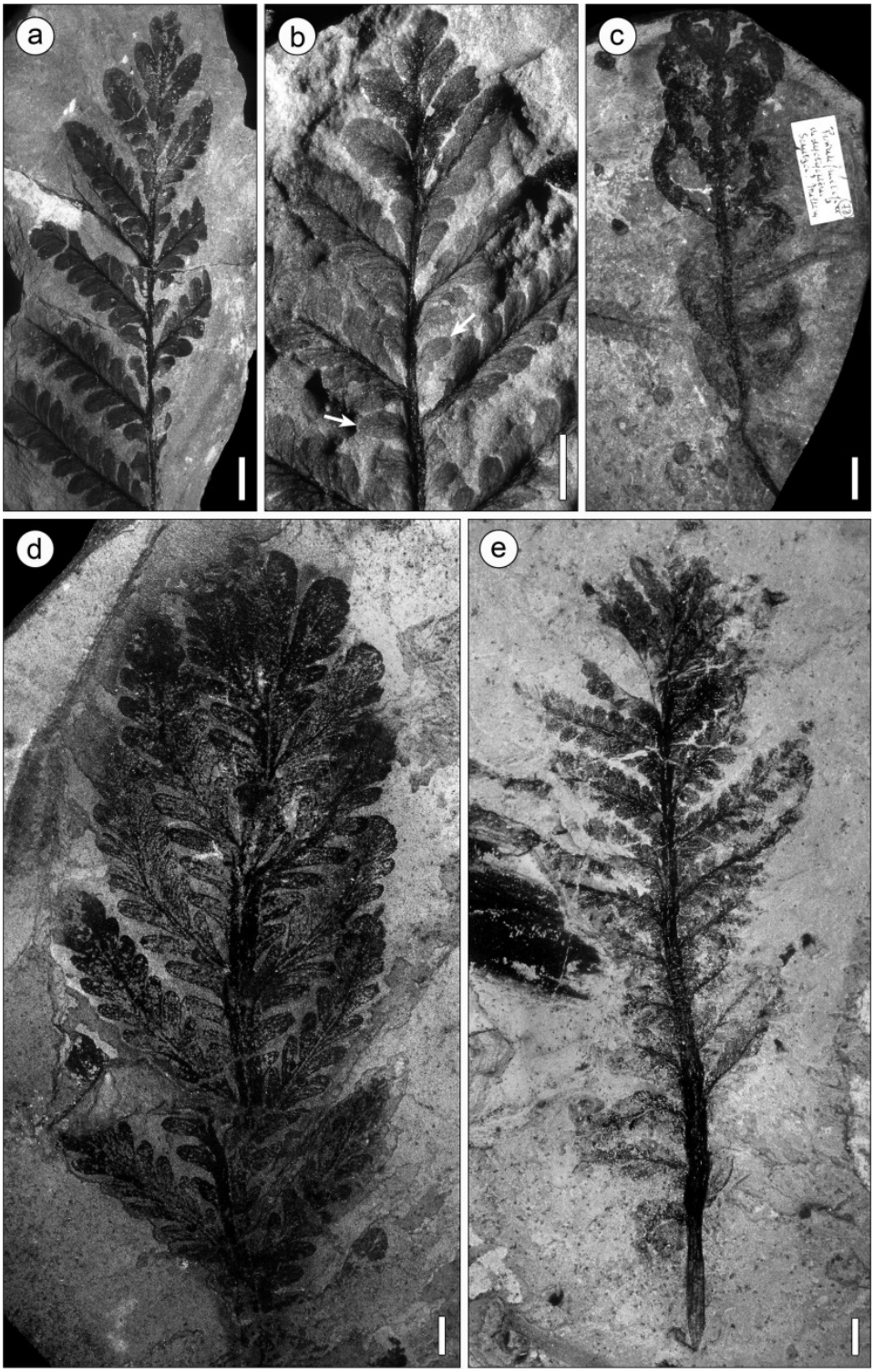
Fig. 3: *Rhachiphyllum schenkii*. (**a**,**b**) Nearly full-grown fronds of adult plants. (a): Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Géné 26, without number); (b): Lower Permian, Niederwörresbach, Germany. Geol.-Pal. Inst., JGU Mainz (without number). (**c**) Portion of a juvenile frond with pinna abutting the rachis. Lower Permian, Sperbersbach, Germany. Mus. f. Naturkunde, Berlin (Coll. Gimm, 4/c/10). (**d**) Detail of Fig. 3c. [Bar scales = 1 cm]

Abb. 4: *Rhachiphyllum schenkii*. (**a**,**b**) Distale Teile zweier ausgewachsener Wedel von adulten Pflanzen. Unterperm, Bad Sobernheim, Deutschland. Lab. Palaeobot. Palynol., Univ. Utrecht (LPPU 13752A, LPPU 13752B). (**c**) Juveniler Wedel einer mittelgroßen Pflanze. Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Géné 78). (**d**,**e**) Fast ausgewachsene Wedel adulter Pflanzen. Unterperm, Millery, Frankreich. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Géné 28, 29). [Maßstäbe = 1 cm]

Fig. 4: *Rhachiphyllum schenkii*. (**a**,**b**) Distal portions of full-grown fronds of old, mature plants. Lower Permian, Bad Sobernheim, Germany. Lab. Palaeobot. Palynol. Utrecht (LPPU 13752A, LPPU 13752B). (**c**) Juvenile frond of a medium-sized plant. Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Géné 78). (**d**,**e**) Nearly full-grown fronds of adult plants. Lower Permian, Millery, France. Mus. Hist. Nat. d'Autun (Coll. Géné 28, 29). [Bar scales = 1 cm]


a
b
c
d
e
328


a
b
c
d


a
b
c
d
e

4 Diskussion

Die juvenilen Wedel der Mariopteriden, *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* ähneln den Wedeln heutiger Farne und vieler Cycadeen hinsichtlich der Vernation. Ein interessanter Aspekt ist, dass bei *A. conferta* und *R. schenkii* die Fiedern letzter Ordnung nach dem Entrollen der Rhachis zunächst längs anlagen, und erst in einem späteren Stadium in ihre endgültige Position gelangten (Abb. 3b[Pfeil],c,d). Ein ähnliches Bild vermittelt die abgebildete juvenile Fieder einer Neuropteride (Abb. 1b); bei *Karinopteris* sp. (Abb. 1a) war dies aber offensichtlich nicht der Fall. KERP (1988) listet eine Reihe von Merkmalen auf, anhand derer späte(re) Stadien juveniler *A. conferta* und *R. schenkii* Wedel von ausgewachsenen Wedeln unterschieden werden können (vgl. dazu Abb. 3a,b und 4d,e mit 4a,b): Wedel mit einer robusten Rhachis, dicht stehenden Fiedern, nicht voll entwickelten interkalaren Fiederblättchen sowie nicht komplett ausdifferenzierten einzelnen Fiedern und Fiederblättchen werden als juvenil bzw. nicht (voll) ausgewachsen interpretiert. Ist eines dieser Merkmale nicht vorhanden, handelt es sich um einen ausgewachsenen Wedel. Dies ist beim in Abb. 2d gezeigten Stück besonders gut nachvollziehbar: dieser Wedel besitzt eine robuste Rhachis und dicht stehende Fiedern, und es fehlen interkalare Fiederblättchen. Auf Grund dieser Merkmalskombination könnte man annehmen, es handele sich um einen juvenilen Wedel. Da aber alle Fiedern voll entwickelt sind, stellt dieses Fossil einen sehr kleinen ausgewachsenen Wedel dar. Die späte(re)n Stadien der mariopteridischen Wedelentwicklung sind nicht bekannt.

Die Heterophyllie der Mariopteriden, *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* ist schwer zu interpretieren, da das Auftreten von Heterophyllie durch verschiedene Mechanismen bedingt sein kann (STEEVES & SUSSEX 1989). Heterophyllie kann Ausdruck heteroblastischer Entwicklung sein, bei welcher kleine bzw. einfach(er) gebaute Wedel von jungen Pflanzen produziert werden. Dies ist vermutlich der Fall bei *A. conferta* und *R. schenkii* (KERP 1988). Die sehr kleinen Wedel (Abb. 2d) wurden demnach von Keimlingen produziert; im Zuge der weiteren Entwicklung der Pflanze nahm die Wedelgröße sowie der Differenzierungsgrad der Fiedern und Fiederblättchen (vgl. Abb. 2b mit 2e,a) graduell zu. Ähnliches könnte auch für die Mariopteriden zutreffen. Da eine Pflanze normalerweise nur während einer relativ kurzen Phase zu Beginn ihrer Entwicklung kleine Blätter/Wedel produziert, eine adulte Pflanze aber über einen langen Zeitraum große Blätter/Wedel bilden kann, spricht die Tatsache, dass die kleinen Wedel im *fossil record* erheblich seltener sind als große Wedel, für eine heteroblastische Entwicklung. Andererseits kann Heterophyllie aber auch ein Mechanismus der Adaptation sein. Viele tropische Kletterpflanzen und Lianen durchwachsen im Laufe ihres Lebens Waldbereiche mit verschiedenen Lichtregimen, wobei sie auf solche mit ungünstigen Lichtverhältnissen zum Beispiel mit verlängerten Internodien und/oder reduzierten Blättern bzw. verlangsamter Blattausbildung reagieren können (z. B. PEÑALOSA 1983). Da die oberkarbonischen Mariopteriden Kletterpflanzen waren, ist es durchaus möglich, dass diese Pflanzen mit Heterophyllie auf lokale Unterschiede in den Lichtverhältnissen reagiert haben (KRINGS et al. 2001, 2003b). Ob auch bei *A. conferta* und *R. schenkii* externe Faktoren die Wedelmorphologie beeinflusst haben, lässt sich nicht sicher sagen. KERP (1988) vermutet jedoch, dass gewisse Unterschiede in der Morphologie der Fiederblättchen bei *A. conferta* auf die Existenz von Sonnen- und Schattenblättern hinweisen. Auch scheinen Pflanzen, die in armen mineralischen Böden wurzelten, generell kleinere

und/oder weniger differenzierte Wedel gehabt zu haben als solche, die in nährstoffreichen Böden wurzelten.

Bei den bipinnaten Mariopteriden variieren die Wedelgröße und der Differenzierungsgrad der Fiedern, die Wedelarchitektur verändert sich jedoch nicht (Abb. 1c,d). Ob in tripinnaten Mariopteriden (z. B. *Karinopteris acuta* [BRONGNIART] BOERSMA) kleine ausgewachsene Wedel auch tripinnat gewesen sind, oder ob diese Formen kleine(re) bi- und große tripinnate Wedel produziert haben, ist bislang unbekannt. Von *Autunia conferta* und *Rhachiphyllum schenkii* ist dahingegen bekannt, dass sehr große Wedel tripinnat sein können, während kleinere Wedel üblicherweise bipinnat sind (KERP 1988). Ähnliche Unterschiede in der Wedelarchitektur wurden auch von einigen anderen Pteridospermen beschrieben. Zum Beispiel hat die oberkarbonische *Odontopteris brardii* (BRONGNIART) STERNBERG (?Medullosales) sowohl bi- als auch tripinnate Wedel (KRINGS et al. 2006). Unklar bleibt hier allerdings, ob dies vom Alter der Pflanzen abhängt oder (auch) auf andere Ursachen zurückzuführen ist, da zwar in den meisten Lokalitäten sowohl bi- als auch tripinnate Wedelteile auftreten, es aber bei Parkville in Missouri (USA) eine Lokalität gibt, in der diese Spezies häufig vorkommt, dort bislang aber ausschließlich bipinnate Wedel gefunden wurden.

Juvenile Wedel und intraspezifische Variabilität in der Wedelmorphologie können wichtige Anhaltspunkte liefern für Überlegungen zur Entwicklungsbiologie und Ökologie jungpaläozoischer Pteridospermen. Notwendige Voraussetzung dafür ist jedoch, dass der *fossil record* eine detaillierte Rekonstruktion der Wedelentwicklung und Heterophyllie erlaubt. Nur dann kann auch in der Taxonomie die Architektur der Wedel als diagnostisch verlässliches Merkmal verwendet werden.

Danksagung. Den verantwortlichen Kuratoren der in den Abbildungsunterschriften genannten Instituts- und Museumssammlungen sowie Herrn W. Stratmann (Witten) sind wir für die Bereitstellung der Fossilien zu Dank verpflichtet.

5 Literatur

BARTHEL, M. (1962): Epidermisuntersuchungen an einigen inkohlten Pteridospermenblättern des Oberkarbons und Perms. – Geologie **11** (Beih. 33): 1-140.

BARTHEL, M. (2006): Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Teil 4: Farnsamer und Farnlaub unbekannter taxonomischer Stellung. – Veröffentl. Naturhist. Mus. Schleusingen **21**: 33-72.

BARTHEL, M. & H. HAUBOLD (1980): Zur Gattung *Callipteris* Brongniart. Teil 1: Die Ausbildung von *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart im mitteleuropäischen Rotliegenden. – Schriftenr. Geol. Wiss. Berlin **16**: 49-105.

BOERSMA, M. (1972): The Heterogeneity of the Form Genus *Mariopteris* Zeiller – A Comparative Morphological Study with Special Reference to the Frond Composition of West-European Species. – Drukkerij Elenkwijk, Utrecht.

DANZE-CORSIN, P. (1953): Les *Mariopteris* du Nord de la France. – Service Géologique H.B.N.P.C., Études géologiques pour l'atlas de la topographie souterraine. 1. Flore fossile. Contribution à l'étude des Marioptéridées. – Douriez-Bataille, Lille.

DIMICHELE, W. A., H. KERP, M. KRINGS & D. S. CHANEY (2005): The Permian peltasperm radiation: evidence from the southwestern United States. – New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. **30**: 67-79.

KERP, H. (1990): The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. – Palaios **5**: 548-569.

KERP, J. H. F. (1988): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermaceae) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage). – Rev. Palaeobot. Palynol. **54**: 249-360.

KERP, J. H. F. & H. HAUBOLD (1988): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. VIII. On the reclassification of the West- and Central European species of the form-genus *Callipteris* Brongniart 1849. – Rev. Palaeobot. Palynol. **54**: 135-150.

KIDSTON, R. (1925): Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain. – Mem. Geol. Surv. GB, Palaeontol. **2**: 523-670.

KRINGS, M. & H. KERP (1999): Morphology, growth habit and ecology of *Blanzyopteris praedentata* (Gothan) nov. comb., a climbing neuropteroid seed fern from the Stephanian of central France. – Int. J. Plant Sci. **160**: 603-619.

KRINGS, M. & H. KERP (2000): A contribution to the knowledge of the pteridosperm genera *Pseudomariopteris* Danzé-Corsin nov. emend. and *Helenopteris* nov. gen. – Rev. Palaeobot. Palynol. **111**: 145-195.

KRINGS, M., H. KERP, E. L. TAYLOR & T. N. TAYLOR (2001): Reconstruction of *Pseudomariopteris busquetii*, a vine-like Late Carboniferous-Early Permian pteridosperm. – Amer. J. Bot. **88**: 767-776.

KRINGS, M., A. GREWING & T. N. TAYLOR (2003a): Mariopterid pteridosperms, scrambling and climbing vines of the Late Carboniferous swamp forest: a case study from the Namurian B of Hagen-Vorhalle (Germany). – Bot. Jahrb. Syst. **124**: 427-448.

KRINGS, M., H. KERP, T. N. TAYLOR & E. L. TAYLOR (2003b): How Paleozoic vines and lianas got off the ground: on scrambling and climbing Carboniferous-Early Permian pteridosperms. – Bot. Rev. **69**: 204-224.

KRINGS, M., S. D. KLAVINS, T. N. TAYLOR, E. L. TAYLOR, R. SERBET & H. KERP (2006): Frond architecture of *Odontopteris brardii* (Pteridospermopsida, ?Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A. – J. Torrey Bot. Soc. **133**: 33-45.

LAVEINE, J. P. (1967): Contribution à l'étude de la flore du terrain houiller. Les Neuroptéridées du Nord de la France (Études Géologiques pour l'Atlas de Topographie Souterraine, Vol. 5). – Le Service Géologique des Houilléres du Bassins du Nord et du Pas-de-Calais, Lille.

LAVEINE, J. P. (1997): Synthetic analysis of the Neuropterids. Their interest for the decipherment of Carboniferous palaeogeography. – Rev. Palaeobot. Palynol. **95**: 155-189.

LAVEINE, J. P. (2005): The *Cyclopteris* of *Laveinopteris* (Late Carboniferous pteridosperm). Fancies and facts: methodological and taxonomical implications. – Rev. Paléobiol. **24**: 403-487.

LAVEINE, J. P., A. BEHLIS, Y. LEMOIGNE & S. ZHANG (1993): Frond architecture in the genera *Neuralethopteris* Cremer, *Alethopteris* Sternberg and *Lonchopteris* Brongniart (Carboniferous pteridosperms). – Rev. Paléobiol., vol. spéc. **6**: 149-166.

PEÑALOSA, J. (1983): Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell.) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. – Ann. Bot. **52**: 737-754.

STEEVES, T. A. & I. M. SUSSEX (1989): Patterns in plant development. – Cambridge University Press, Cambridge.

ZEILLER, R. (1886): Flore fossile du bassin houiller de Vallenciennes. Études des Gîtes Minéraux de France. – Maison Quantain, Paris.

ZEILLER, R. (1888): Études sur le terrain houiller de Commentry. 2. Flore fossile. I. – In: RENAULT, B. & R. ZEILLER (1888–1890) – Bull. Soc. Ind. Min. **II** (II): 1-366 + atlas.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Michael Krings; Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie und GeoBio-Center[LMU], Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München, Germany

Prof. Dr. Hans Kerp & Dipl.-Geol. Benjamin Bomfleur; Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Hindenburgplatz 57, 48143 Münster, Germany

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: 70_3-4_2008

Autor(en)/Author(s): Krings Michael, Kerp Hans, Bomfleur Benjamin

Artikel/Article: Zur Wedelentwicklung und Heterophyllie bei Pteridospermen aus dem Oberkarbon und Unterperm 453-464