

***Equisetites aequicaliginosus* sp. nov., ein Riesenschachtelhalm aus der spättriassischen Formation Santa Clara, Sonora, Mexiko**

Reinhard WEBER¹

Zusammenfassung

Vegetativer *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK kommt in der spättriassischen Formation Santa Clara (Sonora, NW-Mexiko) an drei Fundpunkten vergesellschaftet mit als *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH, sp. bestimmten Sporangienständen (Strobili) vor. Die von diesen Behelfstaxa ausgehend rekonstruierte Gesamtpflanze wird als *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. benannt. Zwei weitere *Equisetites*-Reste von anderen Fundpunkten, die taxonomisch oder taphonomisch verschieden sein können, werden als *Equisetites* sp. 1 und sp. 2 bezeichnet. Die von GRAUVOGEL-STAMM & ASH an die Beschreibung von *Equicalastrobus* geknüpften morphologischen und evolutiven Vorstellungen werden durchgesprochen.

Schlüsselworte

Fossil, Equisetaceae, *Equisetites*, fertil, Rekonstruktion, Obertrias, Mexiko

Abstract

Equisetites aequicaliginosus sp. nov., a tall horsetail from the Late Triassic Santa Clara Formation, Sonora, Mexico.- Vegetative *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK is associated in three collecting sites in the Late Triassic Santa Clara Formation of Sonora, NW-Mexico, with strobili called *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH, sp. Both morphotaxa are reconstructed as a whole plant called *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. Additional *Equisetites* sp. 1 and sp. 2 reported herein from other localities may be different by taxonomy or taphonomy. The morphological concepts and evolutionary understanding derived by GRAUVOGEL-STAMM & ASH from their description of *Equicalastrobus* are discussed.

Key words

Fossil, Equisetaceae, *Equisetites*, fertile, reconstruction, Late Triassic, Mexico.

Resumen

Equisetites aequicaliginosus sp. nov., equiseto de gran talla de la Formación Santa Clara, Triásico Tardío, Sonora, México.- *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK vegetativo se encontró en tres localidades en la Formación Santa Clara (Sonora, Triásico Tardío, NW-México), junto con los estróbilos *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH, sp. La planta reconstruida a partir de estos morfotaxa es *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. Dos fragmentos vegetativos, denominados como *Equisetites* sp. 1 y sp. 2, de otras localidades pueden ser taxonómica o tafonómicamente distintos de los primeros. Las apreciaciones morfológicas y evolutivas deducidas por GRAUVOGEL-STAMM & ASH a partir de su descripción de *Equicalastrobus* se discuten detenidamente.

Palabras clave

Fósil, Equisetaceae, *Equisetites*, fértil, reconstrucción, Triásico Tardío, México.

EINLEITUNG

Die höchst formenreichen paläozoischen Sphenophyten sind aufgrund zahlreicher Funde grossflächiger Fossilien, die öfters mehrere Organe einer Pflanze in organischem Zusammenhang zeigen, fruchtbringend bearbeitet worden. Die Rekonstruktionen werden auch weiter durch anatomische Arbeiten meist an den oberkarbonischen Dolomitknollen ergänzt. Ohne dies wäre ein vertieftes Verständnis von Evolution und Paläoökologie kaum möglich. Seit dem Perm, stärker im Mesozoikum, trat die

Gruppe zurück. Die meist als Abdrücke oder Steinkerne vorliegenden mesozoischen Schachtelhalme zeigen selten anatomische Einzelheiten (cf. RICOUR, 1968), und Strukturhaltung ist noch seltener (cf. ARTABE & ZAMUNER, 1986; OSBORN, PHIPPS, TAYLOR & TAYLOR, 2000; WATSON & BATTEN, 1990; KELBER 1990). So wichtig Rekonstruktionen mesozoischer Formen wären, sind sie doch selten, da die Zapfen (Strobili) nur bei wenigen Arten bekannt und oft schlecht erhalten sind, und da an kleinen Belegen und Sammlungen die Aniso- oder Heteromorphie der Gesamtpflanzen kaum zu erkennen

¹ Instituto de Geología, UNAM, Circuito de la Investigación, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F. E-mail: weber@servidor.unam.mx

ist. *Schizoneura-Echinostachys paradoxa* (SCHIMPER & MOUGEOT) GRAUVOGEL-STAMM aus der unteren Trias Frankreichs ist eine beispielhaft gut bekannte mesozoische Gesamtpflanze. GRAUVOGEL-STAMM (1978) hat ein Fossil mit Achsen und Zapfen in organischem Zusammenhang gezeichnet, also nicht rekonstruiert; aber eine frühere auf Literaturangaben gestützte Rekonstruktion (MÄGDEFRAU, 1942) wurde so widerlegt.

Die folgende Untersuchung hängt zwingend von der Erforschungs- und Rekonstruktionsgeschichte des *Equisetites arenaceus* (JAEGER) SCHENK ab. JAEGER (1827) stellte *Calamites arenaceus* mit zwei Untereinheiten, *Calamites arenaceus major* (Hauptachsen) und *minor* (vor allem Äste) auf. Bis ins erste Drittel des 20. Jahrhunderts konnte man die Achsen für anisomorph halten. KELBER & HANSCH (1995, Abb. 68) haben einen schönen Stamm mit erheblich dünnerem Ast abgebildet. Seit SCHENK (1864) wurden Sporangioformerkmale zur Diagnose verwandt, obgleich seine Fossilien den Zusammenhang sicher nicht zeigten. Indizien können offensichtlich bei der Rekonstruktion richtungweisend sein. Über hundert Jahre nach JAEGER (1827) sah FRENTZEN (1934) den Zusammenhang der vegetativen Teile und der Zapfen der Pflanze, und fügte der Rekonstruktion schlanke fertile Äste hinzu, womit Heteromorphie festgestellt war. KELBER (1990, 1991 und in KELBER & HANSCH, 1995) bereicherte aufgrund von taxonomisch wohl einheitlichem Material FRENTZENS ziemlich richtige Rekonstruktion mit Merkmalen der Blätter, Sporangienstände und fertilen Zweige und deren Zusammenhang.

Von den rekonstruierten mesozoischen Equisetaceae stimmen die teilweise strukturbietenden Arten *Equisetum burchardtii* und *E. lyelli* aus dem britischen Wealden (WATSON & BATTEN, 1990) mit der modernen Gattung *Equisetum* überein. Zur Rekonstruktion der ersteren diente Material aus Grossbritannien und Deutschland. Belege verschiedener geographischer Herkunft (oder von verschiedenen Lokalitäten) können also offensichtlich gemeinsam bei der Rekonstruktion richtungweisend sein.

Problemlage

Die *Equisetites arenaceus* gleichenden Achsen aus Sonora sind mit Sporangienständen, die hier zu *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999, Jahr weiter unten meist nicht zitiert) gestellt werden, eng vergesellschaftet. Ausser morphologischen Gründen werden die Fundumstände als Beweis dafür herangezogen, dass beide zur selben Gesamtpflanze gehörten (siehe unten: Methode). In Hinsicht auf die vegetativen Organe handelt es sich um eins der in der Paläobotanik nicht seltenen wichtigen Doppelgängerprobleme. Etwa ein Jahr vor GRAUVOGEL-STAMM & ASH hatten KELBER & VAN KONINENBURG-VAN CITTERT (1998) junge und reife Sporangienstände (oder Zapfen) von *Equisetites arenaceus* aus der Trias von Deutschland, die denen aus Sonora ebenfalls ähneln, beschrieben und mit Recht den

Namen *Equisetites arenaceus* beibehalten. Zwar ist diese Art wohl uneinheitlich, auf jeden Fall aber muss sich die Arttaxonomie der Gattung an den Achsen orientieren.

Paradoxerweise stimmen die Sporangienstände aus Europa weder mit denen aus Sonora noch mit der Typusart von *Equicalastrobus* überein. Die für diese Gattung kennzeichnenden blattähnlichen Umbospitzen ("leaf-like tips") waren noch an keinem Vertreter der Equisetaceae beobachtet worden und sind bis jetzt nur aus Amerika bekannt. Die Möglichkeit der Zusammengehörigkeit von *Equicalastrobus* mit *Equisetites* wurde von GRAUVOGEL-STAMM & ASH im Dunklen gelassen.

Die Problematik ist dreiteilig: Im Vordergrund steht eine Nomenklaturfrage; dahinter der Konflikt zwischen der stabilisierenden Tendenz der Nomenklaturregeln und der Dynamik des zur Rekonstruktion führenden Erkenntnisprozesses samt seiner Erkenntnistheorie; und im Hintergrund die morphologische Modellbildung, welche die morphologische Deutung der Sporangienstände (Zapfen) semantisch belastet. GRAUVOGEL-STAMM und ASH bauen ihre Interpretationen auf eine recht typologisch vergleichende Morphologie, und postulieren trotz Unkenntnis der Anatomie und Ontogenie von *Equicalastrobus* eine starke, von den *Calamites*-Zapfen ausgehende evolutive Änderung der Zapfentontogenie. Vor der taxonomischen Einordnung der Funde aus Sonora musste (1) der diagnostische Wert der vegetativen Merkmale von *Equisetites arenaceus* und seiner Verwandten geprüft und (2) abgewogen werden, ob *Equicalastrobus* so alleinsteht, wie GRAUVOGEL-STAMM & ASH finden.

Methode

Analyse und Synopsis im gedanklichen Vorgehen, Fossilien und Literatur als Gegenstände sind in dieser Arbeit gleichrangig behandelt. Die Untersuchung erhellender Fossilien ist verzahnt mit einer keineswegs sekundären Fallstudie über die Zuverlässigkeit der benützten paläobotanischen Literatur und der im Fach üblichen methodologischen Gewohnheiten.

Es wird eine neue fossile Art als ganzer Organismus integriert und taxonomisch dementsprechend behandelt. Zugleich wird wieder dazu aufgerufen, Pflanzenfossilien biologisch in ihrer Ganzheit und Umwelt zu verstehen, *conditio sine qua non* für Paläobotaniker und erst recht für Botaniker, die über die Taxonomie hinaussehen und -denken (Phytogeographie, Phytostratigraphie). Dieser Grundsatz muss im Gegenzug auf Taxonomie und Nomenklatur rückwirken. Morphotaxa und besondere Morphogenera für Reproduktionsorgane sind möglichst zu vermeiden, und zu grosse, zweifellos heterogene Morphotaxa abzubauen. Dies heuristische, kaum pragmatische "operative Prinzip" verdient in der Taxonomie der äusserst häufigen und oft nicht gut erhaltenen vegetativen Makrofossilien lebhaft Aufmerksamkeit.

Nach Gewohnheitsrecht, nicht aber einem

methodologischen Gesetz entsprechend, gelten in der Paläobotanik für Rekonstruktionen nur solche Fossilien als beweiskräftig, die organische Zusammenhänge zeigen, während Indizienbeweise abgewiesen werden, obgleich auch sie schlüssig und somit zwingend sein können. Wissenschaftliche Strenge besteht nicht darin, dass Beweiswege versperrt und gewissenhaft gewonnene Erkenntnisse einem Genehmigungsverfahren unterworfen werden. Entgegen der herrschenden Ansicht muss es wie in vielen anderen Fächern auch in der Paläobotanik zulässig sein, eine Rekonstruktion durch Zusammenschau zu erzielen und zunächst mit Indizien zu beweisen, solange besseres Beweismaterial aussteht. Synthetisches Denken darf in der Wissenschaft nicht zurückgestellt werden. Rekonstruktionen sind grundlegend und sollen nicht von seltenen Zufallsfunden abhängig gemacht und somit durch zu schwer erfüllbare methodische Anforderungen behindert oder unmöglich gemacht werden. Nach gewissenhafter Prüfung der Problemlage und der Evidenz ist hier ein Indizienbeweis als schlüssig und für eine taxonomische Entscheidung tragfähig akzeptiert. Weitere Ausführungen zur Nomenklaturmethode finden sich unten (Theoretische Diskussion).

Zur Erklärung seien zwei Präzedenzfälle erwähnt: Das Verständnis des heteromorphen Farns *Tranquilia whitneyi* (NEWBERRY) HERBST aus der Trias von Sonora war anfangs vor allem auf gemeinsames Vorkommen beider Morphen gegründet. Spätere Funde zeigen die sterile und fertile Form gemeinsam in vielen Fiederchen (WEBER, 1985b, 1999). *Dorfiella* WEBER aus der Oberkreide von Mexiko wurde aufgrund von sehr nahe beieinander liegenden, aber getrennten Organen, die an einen organischen Zusammenhang denken liessen, und von Fundumständen als Wasserfarn gedeutet (WEBER, 1976). Durch die Beschreibung von *Hydropteris* ROTHWELL & STOCKEY (1994) ist diese Rekonstruktion bestätigt, und trotz des dürftigen Holotyps aus Sonora ist *Hydropteris* ein jüngeres Synonym für *Dorfiella*, deren Sporen noch unbekannt sind.

Taf. II und V wurden vom Verfasser für eine Diplomarbeit hergestellt (HERNÁNDEZ-CASTILLO, 1995), die keine schlüssige Untersuchung über *Equisetites* enthält. Die Tafeln und die beschreibenden Abschnitte samt der Rekonstruktion belegen trotz der schlechten Erhaltung der Fossilien die von GRAUVOGEL-STAMM & ASH unabhängige morphologische Deutung der vegetativen und fertilen Belege aus Sonora.

Beschreibende Terminologie

Ausser in den Diagnosen, werden hier unkonventionelle Termini gebraucht: (1) der aus den verwachsenen Blattbasen bestehende Kragen oder die Blattscheide von *Equisetum* heisst "Scheide"; (2) der zur Scheide gehörige Teil jedes Blatts wird oft als "Blattbasis" bezeichnet; (3) der freie distale Teil des Blatts, d. h. der Zahn oder die hinfallige Spitze: "Zahn"; (4) der Strobilus oder Sporangienstand: Zapfen; (5) der Sporangiphorstiel oft

nur "Stiel"; (6) der distale verbreiterte Sporangiphorschild einfach: "Schild", (7) eine mehr oder weniger dornartig drehrunde Verlängerung des Schilds: "Dornspitze" oder "Dornfortsatz"; (8) ein ähnlich einem Blatt abgeflachter Fortsatz des Schilds "blattähnliche Umbospitze" oder "blattähnlicher Fortsatz". Diese Termini sind nicht mit morphologischen Deutungen belastet. Hinsichtlich der Interpretation der Sporangiphoren als Sporophylle oder umgeformte fertile Syntelome ist eine neutrale Stellung gewählt.

MESOZOISCHE *EQUISETITES*-FUNDE AUS MEXIKO

Fossile Equisetales sind in Mexiko selten und gewöhnlich in bereits bekannte Gattungen und Arten gezwängt. "*Equisetum* aff. *muensteri*" (AGUILERA & ORDÓÑEZ, 1893) steht in einer Florenliste für die Formation Santa Clara, ist aber weder beschrieben noch abgebildet, und taucht später als "*Equisetites* aff. *E. muensteri* (STERNBERG) BRONGNIART" (*sic*: MALDONADO-KOERDELL, 1950; SILVA-PINEDA, 1979) auf. Dies Vorkommen konnte nicht bestätigt werden (WEBER, 1985a); es dürfte sich um eine Fehlbestimmung von *Asinisetum* handeln (WEBER, in Vorbereitung). Die erste mesozoische *Equisetites*-Art wurde von WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA (1980-1982) aus derselben Formation angegeben und abgebildet. Sie wurde von WEBER (1985 a) als "*Equisetites* aff. *rogersii*" bestimmt und ist hier als *Equisetites aequecaliginosus* beschrieben.

"*Equisetum rajmahalense* OLDHAM & MORRIS", eine kleine Form aus den Formationen Rosario und Zorillo des Mitteljura von Oaxaca (PERSON & DELEVORYAS, 1982; SILVA-PINEDA, 1984) sollte *Equisetites rajmahalensis* heissen. Das Epitheton widerspiegelt eine Verkettung von Missverständnissen. Für Mexiko erschien der Name "*E. rajmahalensis*" bei WIELAND (1914, 1916) unter der Überschrift "*Equisetites (Calamites) Gümbeli* (SCHENK)". Ausser Belegen aus der Mixteca Alta erwähnt WIELAND solche von Atolotitlan bei Tehuacan, Puebla. Er vergleicht mit ähnlichen Fossilien anderer Gebiete: "The resemblance to the European type is so close, that figures confirming their characters are deemed superfluous." Weiter empfiehlt er, die Arbeiten von OLDHAM & MORRIS sowie von FEISTMANTEL über die indische Art *Equisetites rajmahalensis* ... heranzuziehen, und tauft die mexikanische Art im selben Text um: "It is evident, that the *E. rajmahalensis* is ... a dominant form in India, and as well in Central Europe and Oaxaca". Das Epitheton "*rajmahalense*" kommt von einem indischen *Equisetum* bei OLDHAM & MORRIS (1863) (JONGMANS, 1922), "*gümbeli*" aber von einer in Deutschland beschriebenen Art, die SCHENK (1865: 10) für *Calamites* hielt (JONGMANS, 1915). Folglich hätte WIELAND die Überschrift "*Equisetites (oder Equisetum) rajmahalensis* OLDHAM & MORRIS" wählen sollen. Wichtig ist, dass

die Fossilien von Atolotitlan, Puebla, sicher aus dem Unterperm der Formation Matzitzi stammen (Weber, 1997). Schon SILVA-PINEDA (1970) hatte solche Fossilien freilich als pennsylvanische *Calamites*-Arten angesehen. Weder sah WIELAND das paläozoische Alter der Matzitzi-Flora, noch Unterschiede zwischen den Fossilien von Atolotitlan und seinen weder beschriebenen noch abgebildeten Belegen aus dem Jura. WIELAND's etwas unvollständiges Material von der Mixteca Alta enthält keinen *Equisetites* (Aufbewahrungsort: Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Mexiko-Stadt). PERSON & DELEVORYAS (1982) bilden ein kaum 2 cm breites Achsenbruchstück ab. Der Schaft ist *Equisetites arenaceus* ähnlich gefurcht, aber die Furchen sind schmaler und stehen dichter. Weder PERSON & DELEVORYAS noch SILVA-PINEDA (1978, 1984), die stärker fragmentierte Belege abbildet, besprechen WIELAND's (1914) Namenwahl, SILVA-PINEDA (1978) bemerkt aber, dass manche Arten von *Equisetites* ihren Stücken ähneln. Die Diagnose von *Equisetites rajmahalensis* macht in kleinerem Masstab genau dieselben Schwierigkeiten, die unten bei *Equisetites arenaceus* dargestellt sind.

Der Fall führt jedoch zu erstaunlichen Weiterungen. SCHENK (1867: 133) hat selbst festgestellt, dass sein *Calamites guembeli* aus dem tiefsten Jura Frankens mit *Calamites lehmannianus* GOEPPERT, 1844 übereinstimme, und übernahm den älteren Namen. Dies wurde von HALLE (1908) abgelehnt, von KILPPER (1964) aber bestätigt. WIELAND (1914) hätte HALLE (1908) lesen, und sein Material auch vermeintlich richtig zu *Neocalamites* stellen können. WEBER (1968) behandelte "*Calamites Gümbeli*" (SCHENK, 1865 in SCHENK, 1867) und schlug im Gegensatz zu KILPPER (1964), die Neukombination als *Neocalamites lehmannianus* vor. SCHMIDT (1928) hatte bereits das von SCHENK (1867) gewählte Epitheton übernommen, die Art aber grundlos zu *Equisetites* gestellt. Alle taxonomischen Einheiten aus WEBER (1968) wurden von DIJKSTRA & VAN AMEROM (1982-1988) im *Fossilium Catalogus* BRUNO v. FREYBERG zugeschrieben, der jedoch der grossherzige Herausgeber der Erlanger Geologischen Abhandlungen war. WEBER's damals neue Kombination heisst nicht *Neocalamites lehmannianus* (GOEPPERT) v. FREYBERG.

Anders als HUMPHREYS (1916) und WIELAND (1914, 1916) und seine "Bestimmung" von "*Calamites Guembeli*" vermuten lassen, ist *Neocalamites* bisher im unteren und mittleren Mesozoikum von Mexiko nicht bekannt.

Unberührt von den obigen Missgeschicken gedeiht die Paläobotanik auch weil Fehler erkannt und ausgeschieden werden können.

DIE FORMATION SANTA CLARA UND DAS MATERIAL

Die Formation Santa Clara wurde zuletzt von STEWART & ROLDÁN-QUINTANA (1991) und WEBER (1999) besprochen. WEBER (1985 a) stellte die Flora zusammen.

Im Folgenden werden für die Ortsangabe von Fossilfunden drei Termini gebraucht. Ein 'Fundpunkt' ist entweder eine auf geringe Höhe (<30 cm) und Breite (<5 m) beprobte Schicht, oder eine kleine Oberfläche mit Fossilien im Geröll. Als 'Lokalität' sind mehrere Fundpunkte zusammengefasst, wenn sie in einem Bereich von etwa 300 x 300 m beieinander liegen. In einigen Fällen wurden einander sehr nahe Fundpunkte als 'Fundorte' zusammengefasst, ohne dadurch zur Lokalität zu werden.

Equisetites ist in der Formation selten. Die Fossilien wurden in drei Einzelfällen nur beobachtet, meist aber gesammelt, und zwar nur an drei von insgesamt etwa 15 bearbeiteten Lokalitäten, die ost-südöstlich von Hermosillo, der Hauptstadt des Staats Sonora, zwischen 28°/29° N und 109°/110°30' W, in den Untersuchungsgebieten 2-4 von WEBER (1985a, Tab. 1, Text-fig. 1-5) liegen.

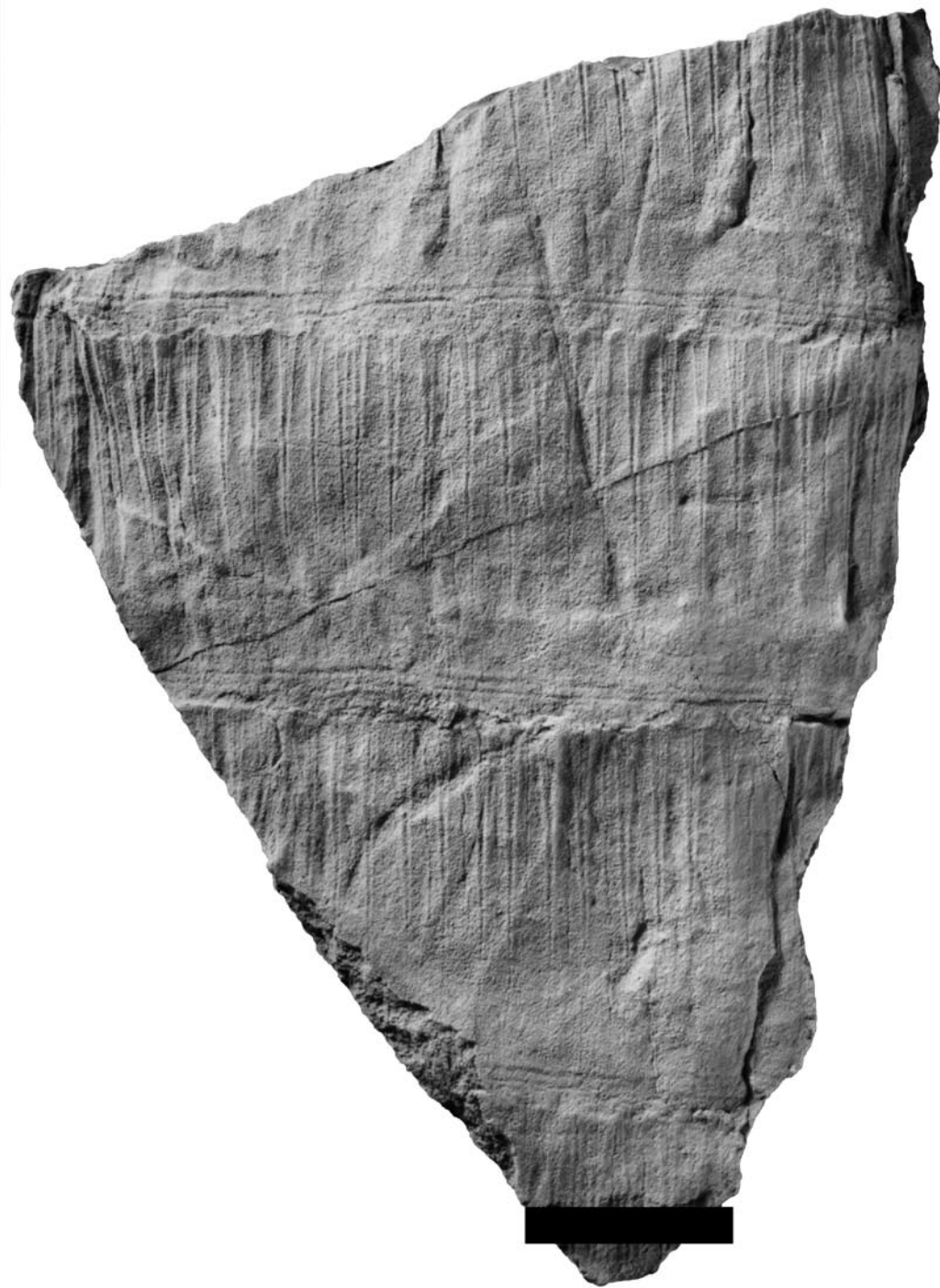
Die Erstlingsfunde, eine Scheide und ein Zapfen (Sporangienstand) von *Equisetites aequicaliginosus* wurden 1973 im Untersuchungsgebiet 2 aus einer anstehenden Schicht gewonnen (Camino El Tule/Chamina; Fundpunkt 509 CLP-IG-UNAM; am Feldweg vom Rancho La Cuesta nach Las Peñitas, etwa 95 km in Luftlinie von Hermosillo; WEBER, 1985a, Text-fig. 2). In der Nähe und etwa gleicher Höhe im Profil, wurde 1981 auf einer anstehenden Schichtoberfläche, Fundpunkt 511 (CLP-IG-UNAM), ein sehr mässig erhaltener Achsenabdruck beobachtet, sowie ein weiterer im Strassenschutt (ohne Fundortsnummer). Von derselben Lokalität stammt *Equisetites* sp. 2. Die Belege aus Untersuchungsgebiet 2 stammen von nur einer von fünf Lokalitäten im weiteren Sinn.

Im Untersuchungsgebiet 3, etwa 130 km in Luftlinie von Hermosillo, wurde ein einziger Achsenrest von *Equisetites* im Strassenschutt beobachtet (WEBER, 1985a, Text-fig. 3, bei Fundpunkt 531 CLP-IG-UNAM).

Die meisten Belege stammen jedoch von nur einer Lokalität im Untersuchungsgebiet 4 (WEBER, 1985a, Text-fig. 4, Fundpunkte 522 und 544 CLP-IG-UNAM). Es handelt sich um zwei Geröllbrocken. Einer fiel beim Bau der Fernstrasse Sonora 16 ins Tal (544), der andere blieb an der Strasse liegen (522). Aus methodischen und kuratorischen Gründen haben diese Blöcke verschiedene Fundortsnummern: 522 bezeichnet Stücke aus dem Strassenschutt nahe der anstehenden Schicht mit Fundpunktnummer 522A. Fossilien aus dem Block von Fundpunkt 522 sind auf Text-fig. 1, Taf. I, fig. 5; Taf. III und IV; und Taf. VI, fig. 1-6 abgebildet. Der andere Block, Fundpunkt 544, enthielt die Fossilien auf Taf. II und V.

Trotz intensiver Sammeltätigkeit im Untersuchungsgebiet 5 (WEBER, 1985a, fig. 5) wurde *Equisetites* dort nicht gefunden.

Die Fundpunkte werden in Text und Tafelerklärungen mit Namen und/oder Nummern zitiert. Die Nummern entsprechen dem Katalog der Paläontologischen



Text-fig. 1: *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK (x 1). Man beachte das Verschwinden der Kommissurfurchen nach unten und die hervorstehenden Kanten entlang den Furchen. Specimen IGM-PB-1176/7; Fundort 522.

Lokalitäten Mexikos (CLP-IGM-UNAM) der Paläontologischen Nationalsammlung (Colección Nacional de Paleontología), Instituto de Geología, UNAM, wo alles Belegmaterial deponiert ist. Die Sammlung wurde nach 1980 neu katalogisiert und die

Nummer des Belegs von Taf. I, fig. 6 (auch WEBER *et al.* 1980-1982 a, fig. 1 a) lautet jetzt GIM-PB-491A-G. Alle hier abgebildeten Stücke sind, ausser wenn ein anderer Masstab angegeben ist, in natürlicher Grösse abgebildet.

TAXONOMIE

Familie: Equisetaceae

Gattung: *Equisetites* STERNBERG 1833

Type species: *Equisetites muensteri* STERNBERG 1833: *Tentamen*, vol II: 43.

Die Gattung *Equisetites* hat eigentlich keine Diagnose, und umfasst viele meist nur vegetativ bekannte, der Gattung *Equisetum* L. ähnelnde Arten, deren Diagnosen den modernen Arten gegenüber schwach sind, oder die mit der Diagnose von *Equisetum* nicht im Einklang stehen, aber wegen Mangel an diagnostischen Merkmalen nicht als eigene Gattungen gefasst werden können. Manche Autoren haben den Namen *Equisetites* gebraucht, um die moderne Gattung von den verwandten fossilen Formen zu trennen (COMPTER, 1922), und andere empfehlen, ihn nur für mesozoische Formen zu gebrauchen (FRENTZEN, 1922). JONGMANS (1922) hat gefordert, durch eine genaue Definition von *Equisetites* den Gebrauch dieses Namens für so viele recht verschiedene Pflanzenreste zu unterbinden¹. STERNBERG's (1833) Typus-Art *Equisetites muensteri* ist von *Equisetites arenaceus* und dessen nahen Verwandten samt *Equisetites aequicaliginosus* sehr verschieden, aber der Versuch, die letztere Gruppe als eine andere Gattung aufzufassen, scheitert am Mangel diagnostischer Merkmale. Man sollte vielleicht, HARRIS (1961) folgend, die Gattung *Equisetites* aufgeben, hätte nicht KELBER (mdl. Mitt., zit. nach SCHWEITZER, VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT & VAN DER BURGH, 1997) kürzlich sekundäres Dickenwachstum bei *Equisetites arenaceus* angegeben.

Historischer Überblick über *E. arenaceus* und verwandte Arten

Die folgenden, auf west- und mitteleuropäischem Material aufbauenden Betrachtungen sollen mehrere Fragen klären: (1) Gibt es eine hinsichtlich der vegetativen Merkmale zuverlässige Diagnose von *Equisetites arenaceus*? (2) In welchen Beziehungen stehen *Equisetites arenaceus* und die als nahe verwandt betrachteten Arten? (3) Gibt es einen zwingenden Grund, das hier beschriebene vegetative Material aus Sonora von *Equisetites arenaceus* zu trennen? (4) Welche Beziehung besteht zwischen *E. arenaceus*, und den vegetativen *Equisetites*-Resten aus Sonora und *Equicalastrobus*? Die letzte Frage führt über den Zusammenhang dieses Abschnitts hinaus.

Ausser den europäischen Arten seien solche aus Nordamerika hier betrachtet. Die meisten sind jedoch wegen schlechter Erhaltung nicht berücksichtigt, zumal das Originalmaterial weitgehend verschollen ist.

¹ JONGMANS, 1922: "Es wäre wünschenswert festzulegen, was eigentlich in der Zukunft als *Equisetites* zu bezeichnen ist, und nicht länger so verschiedene Pflanzen und Pflanzenteile mit dem gleichen Namen zu belegen."

Equisetites arenaceus (JAEGER) SCHENK

E. arenaceus steht im Mittelpunkt der Forschung über Riesenschachtelhalme der Trias und des Jura. Für die Diagnose sind JAEGER's Typusmaterial und Typuslokalität (Feuerbacher Heide bei Stuttgart) sowie das *stratum typicum* durch die Nomenklaturmethode privilegiert. Diese trivial klingende Forderung ist aber nicht so hilfreich, wie es scheint.

Der Protolog von *Equisetites arenaceus*, den JAEGER (1827) "*Calamites arenaceus*" genannt hat, ist antik und enthält Irrtümer. Einer seiner Belege (1827, Tab. 4, fig. 6), angeblich ein Diaphragma von *Equisetites*, ist eine Interclavicula von *Metoposaurus* (CSAKI & URLICHS, 1985). Der Zeit entsprechend hat er mit Angiospermen verglichen, aber nicht mit *Calamus*, einer modernen Palmengattung, sondern mit grosswüchsigen Gräsern wie *Phragmites* ("Schilf"). Diese eher volkstümliche Interpretation ist weithin vergessen, überlebt aber im Namen des *stratum typicum*: Schilfsandstein. Nebenbei hat JAEGER (1827: 28) an *Equisetum*² gedacht. Am Schluss stehen zwei Diagnosen für "*C. arenaceus major*" und "*minor*". Die zweite umfasst Steinkerne oder Abdrücke von verhältnismässig dünnen Achsen mit Leitbündeln; jedoch wurde die erste zur Grundlage aller späteren Versuche, bessere Diagnosen zu erarbeiten: "(1) *a. Calamites arenaceus major. Culmus teres, diametri 2-4 pollicum, saepe compressus articulis brevioribus vix 2-3" excedentibus, epiderme late striata raro autem servata (uti forsitan Tab. II, fig. 3) qua deficiente pars internodia superne striata apparet striis acuminatis (sic!) circ 1/2 ad 1" inter se distantibus, pars inferior autem glabra. Nodi prope articulos interdum conspiciuntur radices vel gemmas procul dubio foventes. Aliquot exemplarium lapidis flavescens superficies medullaris partis internodiae longitudinaliter striata, striis parallelis 1/2 lin. circ. distantibus.* Die Diagnose enthält Merkmale der Knoten (samt Scheiden und Kommissurfurchen) und Erhaltungszustände, aber die freien Blatteile oder Zähne und die Zapfen waren unbekannt. Sie ist somit als Angelpunkt für die Taxonomie schwach. Kein von JAEGER (1827, Taf. I-V) abgebildeter Beleg zeigt "*C. major*" und "*minor*" in organischem Zusammenhang. JAEGER hat jedoch geäussert, sie könnten zu einer einzigen Gesamtpflanze gehören. Aus JAEGER's nach dem zweiten Weltkrieg noch erhaltenem Originalmaterial haben CSAKI & URLICHS (1985) das auf seiner Tab. II, fig. 1 abgebildete Rhizomstück als Lektotyp gewählt.

² JAEGER (1827: 28): "...und es ist allerdings nicht zu mißkennen, daß der Habitus derselben eine große Ähnlichkeit mit manchen *Equisetis* habe, namentlich könnte dafür der Mangel an Blättern angeführt werden ... , jedoch scheint mir kein genügender Grund vorhanden zu seyn, den hier beobachteten Schilf von den übrigen Arundinaceis zu trennen, wenn nicht der Mangel von Blättern als ausgemacht angesehen werden kann."

BRONGNIART (1828/1838 I: 1829: 138-136, *sic*, *i.e.* 136-138) hat "*Calamites arenaceus*" teils nach JAEGER abgebildet, sich aber auf JAEGER's "*minor*" beschränkt. Er hatte wenig Material und nach seiner kurzen Diagnose³ sind die zylindrischen Achsen selten über 5 cm (2 Zoll) dick, die Knotenabstände unterschiedlich, die Äste an den Knoten stehend, und die Rippen der entrindeten Achsen dicht. Ausserden hat er "*Calamites arenaceus*" mit Exemplaren aus der Untertrias von Frankreich (*Grès bigarré* oder Buntsandstein)⁴ erweitert, was SCHIMPER & MOUGEOT (1844) wiederholt haben. In der Diagnose ihres sogenannten *Calamites arenaceus* der Untertrias erwähnen sie einen Achsendurchmesser von 3-8 cm, eine an der Achsenbasis dichte, darüber abnehmend dichte Folge von Knoten. Mit Grund übergeht GRAUVOGEL-STAMM (1978) letztere Fossilien im floristischen Inventar des Voltziensandsteins (Buntsandstein).

Eine weitere sehr alte Diagnose findet sich unter "*Calamites arenaceus*" in STERNBERG's *Tentamen*⁵ (1833: 47), ein paar Seiten nach dessen neuer Gattung *Equisetites*. Wie BRONGNIART's Diagnose, entspricht sie JAEGER's "*C. arenaceus minor*", ausser in der Achsenbreite (bis 5 'Zoll'), die Rhizomen und Hauptachsen entspricht.

Die spätere Literatur spiegelt diese tastenden Beginne. SCHENK (1864) hat gutes Material als *E. arenaceus* bestimmt und eine neue Diagnose geschrieben⁶. Dimensionen sind nicht berücksichtigt, und Erhaltungszustände wurden hinzugefügt. Blätter, Blattscheiden und Kommissurfurchen sind richtig aufgefasst und reproduktive Merkmale sind angefügt. Praktisch alle Merkmale finden sich aber bei mehreren oder vielen Sphenophyten.

Die besprochenen Diagnosen konnten in weitem Sinn verstanden werden, und später ist sicher zu viel Material zu dieser Art gestellt worden (JONGMANS, 1922; JONGMANS & DIJKSTRA, 1970), es herrscht darüber aber Unklarheit, da *E. arenaceus* eine nebelhafte Sammelart ist, die zwar nomenklatorisch, nicht aber als Population an den erwähnten Lektotyp fest gebunden und durch JAEGER's Typusmaterial nicht unbedingt zutreffend repräsentiert ist. Die Gruppe um *Equisetites arenaceus* bedarf einer Revision, vielleicht mit Hilfe quantitativer Methoden, bestärkt den Verfasser aber darin, das *Equisetites cf. arenaceus* genannte vegetative Material aus Sonora nicht bindend zu dieser Art zu ziehen.

Ganzneu ist die Diagnose von KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998: 17), in der vegetative und reproduktive Aspekte im Sinn der Rekonstruktion der Gesamtpflanze ausführlich beschrieben sind. Hier interessieren vor allem die vegetativen⁷. Erneut überwiegen Merkmale, die nicht auf *Equisetites arenaceus* beschränkt oder auch ausserhalb der Sphenophyten zu beobachten sind. Für die vegetativen und reproduktiven Strukturen erwähnt die Diagnose Merkmale, die so selten erhalten sind, dass weder JAEGER (1827) noch irgendein anderer Forscher sie im Verlauf der vergangenen 180 Jahre gesehen hat. Solche Merkmale sind für die Kenntnis der Gesamtpflanze wichtig, aber für die Artunterscheidung bei *Equisetites*, also auch in dessen Diagnose, nicht wirksam.

Im 19. Jahrhundert wurden etliche *Equisetites arenaceus* ähnliche, nicht scharf begrenzte Arten beschrieben, aber schon damals oft als artgleich/synonym betrachtet. *Equisetites columnaris* und *Equisetites myrtharum* seien hier näher besprochen.

Equisetites arenaceus und *E. columnaris*

Die zweite Art, aus dem mittleren Jura von Yorkshire, wurde kurz nach JAEGER (1827) von BRONGNIART (1828) als "*Equisetum columnare*" ohne Abbildung beschrieben. SCHENK (1864), stellte BRONGNIART's Art und andere *Equisetites*-Arten von STERNBERG (1833) zu *E. arenaceus*. Seine Synonymie von *Equisetites arenaceus* galt lange als autoritativ und ist bei SCHIMPER (1869), HEER (1877) und FRENTZEN (1922), die nur *E. austriacus* ETTINGSHAUSEN *ex* UNGER hinzufügten, kaum verändert. LEUTHARDT (1904) kürzte, aber änderte die Synonymie

³ BRONGNIART (1828/1838 I: 1829: 138-136 - *sic!*, statt 136-138) "*C. caudice cylindrico, vel subfusiformi, diametro inaequali, 1-2 pollices rarius excedente; articulis magis minusve distantibus; ramulo ad articulationes quandoque affixo; costis in caule decorticato tenuissimis, linea angustioribus, parallelis, convexis.*"

⁴ BRONGNIART (1828/1838 I: 1829: 138-136 - *sic!*, statt 136-138) "*Cette Calamite paraît très commune dans le grès bigarré et dans le Keuper; nous n'avons pas pu trouver de caractères propres à distinguer les échantillons provenant de ces deux formations, ...*"

⁵ STERNBERG's *Tentamen* (1833: 47): "*C. caule cylindrico, articulis inaequilongis (semipollicaribus - quinquepollicaribus) aequilatis striatis, striis creberrimis tenuissimis aequalibus.*"

⁶ SCHENK (1864): "*Equisetites arenaceus, caulis cylindricus articulatus ramosus corticatus vel ecorticatus longitudinaliter sulcatus, rami verticillati sub articulationibus egredientes, foliati, folia sterilia in vaginam multidentatam coalita, in ramorum apice dense imbricata, dentes acuti aristati vel acuti exaristati vel obtuse rotundati, folia fertilia petiolata, peltata pentagona in paginam inferiorem sporangia gerentia spicam ovato-globosam terminalem basi foliis sterilibus circumdatam formantia.*"

⁷ KELBER und VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998:17): "*Rhizome horizontal with short internodes bearing erect stems and long vertical roots. Internode length gradually decreasing towards basal and apical regions; in the middle region slightly longer than wide. Outer surface of internode smooth. Nodal diaphragm large, continuous, with a finely granular surface. Nodes usually with a large number of leaves (>100), basally united into a leaf sheath, with commissural furrows continuing below leaf sheath. Distal leaf parts folded forming an adaxial cuff (4-6 mm high, ca. 4 mm wide). Raised pyramidal and thick-textured leaf apices terminating abruptly in spine-like teeth.*" Etc.

im Wesentlichen nicht. Dagegen betrachtete FRENTZEN (1933) *E. columnaris* als jüngeres Synonym des nicht abgebildeten "*E. platyodon* (BRONGNIART)", der in Wirklichkeit zu *E. conicus* STERNBERG (1833) gehört und von *E. arenaceus* (KRÄUSEL, 1959; KELBER & HANSCH, 1995) verschieden ist.

Nach BRONGNIART (1828) werden die Achsen von "*E. columnare*" bis 7.5 cm breit, und die Blattscheiden zeigen zahlreiche Zähne mit je einer fädlichen Spitze. Diese Diagnose⁸ erlaubt nicht, *E. columnaris* von *E. arenaceus* zu trennen; aber sie schliesst die Bestimmung als "*E. platyodon*" (heute = *E. conicus*) aus. Eine neue Diagnose von *Equisetum columnare* findet sich bei HARRIS (1961), der diese Art aufrechterhält, ohne mit *Equisetites arenaceus* zu vergleichen. Die Dimensionen der Achsen, die nur 6.5 cm breit werden, nehmen in der Diagnose eine wichtige Stellung ein. Die Meinungen darüber, ob es sich um eine eigene Art handelt, sind also geteilt, der Verfasser neigt jedoch dazu HARRIS rechtzugeben.

Equisetites arenaceus und "*E. mytharum*" (= "*Equisetum mytharum*" HEER)

KELBER (pers. Mitt.) hält die Bearbeitung von *Equisetites arenaceus* durch KRÄUSEL (1959) für zuverlässig. Die von KRÄUSEL abgebildeten Stücke von *Equisetites arenaceus* ähneln *Equisetites mytharum* stark. KRÄUSEL gab keine Diagnose und besprach die Autoren vor HEER (1865) auch nicht, aber er übernahm die Synonymie von SCHENK (1864) in seine eigene, womit die alte Literatur berücksichtigt war. KRÄUSEL (1959) sah "*E. mytharum*" als Synonym von *E. arenaceus* an. HEER (1877) hatte "*E. mytharum*" als neu beschrieben, da der freie Teil des Blatts (oder Zahn) zwei feine Rippen zeigt, die sich einander nähern und einen sehr spitzen Winkel bilden. Eine sichere Trennung von "*E. mytharum*" und *E. arenaceus* ist jedoch aufgrund seiner Diagnose⁹ nicht möglich. Sicherlich hat HEER seine besten Stücke abgebildet, welche klein und für die Achsendicke nicht repräsentativ sind. Die von HEER gemessene Sprossbreite (oder "-dicke") bis 5 cm ist also nicht diagnostisch. RICOUR (1968, Pl. IV, fig. 1) hat ein über 6 cm breites Achsenstück abgebildet. BOUREAU (1964) schliesst wie KRÄUSEL *Equisetites arenaceus* mit "*E. mytharum*" zusammen, nennt die erste Art aber *Equisetites arenaceus* BRONGNIART 1828 (*sic!*), vielleicht in Anlehnung an SEWARD (1898): "*E. arenaceus* BRONN" (*sic!*).

⁸ BRONGNIART (1828): "*E. columnare*": "*E. caule erecto, simplici, leavi, cylindrico, diametro 2-3 poll. aequali; articulis verso basim approximatis, superne distantibus; vaginis erectis, cauli arcte applicatis, multidentatis, dentibus brevibus, sed in acumine filiformi caduco productis.*"

⁹ HEER (1877): "*E. mytharum*" "*E. caule laevigato, 3-5 cm lato, vaginae dentibus 25-50, angustis, acuminatis, in processum subulatum deciduum productis, costulis duabus angulo peracuto conniventibus.*"

Nach dem Protolog ist "*Equisetum mytharum*" ziemlich klein und zeigt die erwähnten feinen Rippen der freien Blattflächen. Dies Merkmal ist, wie HEER's (1877) Taf. XXIX, fig. 2 und 10 zeigen, weder konstant noch immer erhalten. RICOUR (1968) hat "*E. mytharum*" reich abgebildet und schliesst sich hinsichtlich der diagnostischen Merkmale FLICHE (1910) an: "... *cette espèce, ... se distingue, selon FLICHE (1910...) par l'angle très aigu qui forment en se rejoignant les côtes latérales de chaque élément de la gaine et par la largeur relativement faible de chaque feuille: 2 mm environ.*" RICOUR's (und FLICHE's) Terminologie ist in seiner Text-fig. 10 erklärt. Mit den zitierten Worten ist gemeint, dass der Winkel zwischen den Rändern der Kommissurfurchen sehr spitz ist, d.h. dass die Furchen akropetal nur wenig verbreitert sind. Weiter sagt FLICHE, dass die Blätter um 2 mm breit, also schmal sind. In seiner Text-fig 10 (x9: Druckfehler?) zeigt RICOUR aber einen Beleg mit unter 1 mm breiten Blättern, also viel schmaler als 2 mm. Ausserdem zeigt er ein Stück (Pl. XIX, fig. 2) mit 11 mm langen "Ligulae" und 4 mm breiten Blattbasen. Dies entspricht den grösseren Breiten bei anderen grossen *Equisetites*-Arten, vor allem *E. arenaceus* oder dem hier beschriebenen Material aus Sonora.

Tatsächlich zeigen mehrere Figuren von RICOUR vorstehende Kanten entlang den Rändern der Kommissurfurchen, die sich in die freien Blattzähne hinein fortsetzen können, wie HEER (1877) beobachtet hatte. Dies kann aber auch bei anderen Arten der Fall sein, wie etwa bei *E. rogersii* (siehe unten). Auch im Material aus Sonora sind solche Kanten bei den Kommissurfurchen gelegentlich zu sehen.

Weder HEER's (1877) noch RICOUR's (1968) Material sichert die Abgrenzung von *Equisetites mytharum*. Der Dimensionsunterschied zwischen *E. arenaceus* und *E. mytharum* kann mit Aniso-/Heteromorphie zusammenhängen.

Equisetites rogersii (BUNBURY) BOCK [= "*Equisetum rogersii* (BUNBURY) SCHIMPER"]

Diese am besten bekannte Art von *Equisetites* der nordamerikanischen Trias, ist ein Äquivalent der oben besprochenen Arten. *E. rogersii* ging hervor aus frühen Bestimmungen als *Calamites* oder *Equisetum* ("*C. suckowii*, var. δ ": BRONGNIART 1828; "*C. arenaceus*" und "*C. planicostatus*": ROGERS, 1843; "*C. columnare*": EMMONS, 1857). JONGMANS (1922: 596) hat empfohlen, diese Bestimmungen aus der Synonymie von *Equisetites rogersii* auszuschneiden¹⁰.

¹⁰ JONGMANS (1922: 596): "Es empfiehlt sich ... die oben erwähnten Angaben von BUNBURY, ROGERS und BRONGNIART nicht mehr bei *Equisetum rogersii* zu erwähnen, obgleich SCHIMPER und FONTAINE beide sie noch als Synonym anführen."

Folgt man JONGMANS nicht, wird es so gut wie unmöglich und sinnlos, einen Typus zu wählen. Das Specimen von FONTAINE (1883), Pl. II, fig. 1 wird hiermit als Lektotyp vorgeschlagen. FONTAINE (1883) schrieb eine gute Diagnose¹¹. BOCK (1969) hat zusätzliches Material und Illustrationen veröffentlicht. Zwar erschien *Equisetites rogersii* nie in der Synonymie von *Equisetites arenaceus*, kommt aber letzterer Art in jeder Hinsicht nahe. Der Verfasser hat das reiche Material der Smithsonian Institution (National Museum of Natural History, Washington, Material jetzt in Silver Hill) von FONTAINE (1883) und anderen Sammlern durchgesehen. Nur BOCK (1969) scheint Reste fertiler Organe dieser Art gefunden zu haben, sein Material ist jedoch verschollen (SPAMER, 1995).

Equisetites rogersii soll sich von anderen Arten der Gattung darin unterscheiden, dass die Kommissurfurchen der Achsenoberfläche wohl an den Knoten von körnigen Gürtelzonen unterbrochen (BOCK, 1969, fig. 127, 130, 131), und die Internodien nur im oberen Teil gefurcht sind. Die gekörnten Gürtel wurden zuerst von FONTAINE (1883) beschrieben, und ihr diagnostischer Wert später von BOCK (1969) erneut hervorgehoben. Das Originalmaterial in der Smithsonian Institution bestätigte diese Beobachtungen zwar, bestärkten aber auch die Zweifel am Wert des Merkmals für die Diagnose; denn normalerweise sind die Furchen an den Knoten nicht unterbrochen. Die Körnung müsste eine normale, arteigene anatomische Bildung sein. Viele Achsen von *Equisetites arenaceus* und anderen Arten zeigen oft recht breite Gürtel, die die Kommissurfurchen unterbrechen und etwa an den Knoten liegen dürften (KELBER, brieflich, 1996), die aber nicht gekörnt sind. Hier wird aber festgehalten, dass *Equisetites rogersii* in der bisher nicht gedeuteten Körnung ein artdiagnostisches Merkmal besitzt.

Diagnostischer Wert einiger Merkmale

In deskriptiven und diagnostischen Arbeiten über *Equisetites arenaceus* und verwandte Arten herrscht bis heute der "Blick durch die qualitative Brille". Unter-

oder Überschätzung geringfügiger Merkmale führte zu lumping oder splitting, und zwar der Zeit entsprechend ohne statistisch-quantitative Gründe. Die Beschreibungen und Vergleiche von vegetativen *Equisetites*-Resten konzentrierten sich auf Aussenskulptur der Achsen und Blattscheiden und die Gestalt der freien Blattenden, also qualitative Merkmale.

Die Kommissurfurchen bilden ein auffälliges Muster der Achsen und Scheiden und sind meist sehr schmal keilförmig (oder V-förmig) oder distal breit, nach unten aber in einen fein linealischen Teil ausgezogen (Y-förmig). Es ist wichtig festzustellen, dass die Achsen von KELBER's Material häufig extrem schmale Furchen aufweisen (KELBER, 1990, fig. 31 etc.), aber er und andere haben auch Stücke mit V-förmigen Furchen abgebildet (SCHÖNLEIN in SCHENK, 1865, Taf. 3, fig. 2; KRÄUSEL, 1959, Taf. 3, fig. 22, 28, 29; KELBER, 1992, Taf. 1, fig. 1, Taf. 2, fig. 8, etc.). Die Kommissurfurchen durchlaufen die Scheide und das proximale Internodium manchmal bis zum nächstunteren Knoten. Ihre kantigen Ränder können sich in die Blattzähne fortsetzen, aber je linealischer oder stärker ausgetrocknet der Blattzahn ist, umso unwahrscheinlicher wird die Beobachtung solcher Rippen. In KELBER's Material sind Furchen nur in der distalen Hälfte der Internodien vorhanden. Dies könnte zur Diagnose dienen, wenn es keine (oder weniger) Ausnahmen gäbe und wenn dies Merkmal nicht auch bei anderen Arten, wie *Equisetites rogersii* vorkäme. Im Material aus Sonora laufen die Kommissurfurchen gewöhnlich bis zum Grund der Internodien durch, aber beim Exemplar auf Text-fig. 1 ist es vielleicht anders.

Bei *Equisetites arenaceus* reitet der Blattzahn abaxial auf adaxial konkaven Taschen des Scheidenrands. Die Taschen sind vermutlich ein konstantes Merkmal von *Equisetites arenaceus*, sind aber nur an ausgezeichnetem erhaltenem Material zu sehen. Zwischen JAEGER (1827) und KELBER (1990) liegen etwa 165 Jahre, also muss dies Merkmal als diagnostisch kaum wirksam gelten. Eine gründliche Untersuchung zusätzlichen Materials von *Equisetites arenaceus* und nahestehenden Arten dürfte dies klären. Leider ist im Material aus Sonora dies Merkmal nicht zu beobachten.

Die quantitativen Merkmale sind wegen des Heteromorphismus der Gesamtpflanzen sicher sehr variabel. Die Dimensionen sind bisher in einer tastenden, nicht statistischen Weise berücksichtigt worden, aber die Achsendicke und Internodienlänge hängen von der Position der Bruchstücke in der Gesamtpflanze ab, und die Zahl der Blätter je Wirtel und Leitbündel je Internodium variiert dementsprechend.

Es folgt, dass es bisher für die vegetativen Teile von *Equisetites arenaceus* noch keine genaue Diagnose gibt. Die früher veröffentlichten Abbildungen geben kein ganz klares Bild von *Equisetites arenaceus* und sind wegen der meist geringen Zahl der Belegstücke auch nicht repräsentativ. Eine Ausnahme stellen die reichlichen Illustrationen bei KELBER (1990, 1992) und KELBER & HANSCH (1995) dar.

¹¹ FONTAINE (1883: 10): "Stem 6 to 9 cm thick, furrowed below the sheath for about 1½ cms, the rest of the internode smooth. Lower internodes shorter than the upper, with the length gradually increasing in ascending. Sheaths closely appressed, and 12 to 15 millimeters long. Teeth, 70 to 80 in number about 8 mm long, ribbed, linear, and narrow to near the base where they rapidly expand into the summit of the united leaves or ribs. Ribs, or united portions of sheath leaves, linear and separated from one another by a sharply-distinct keeled furrow, concave on the back, the concavity being embraced within two sharply defined raised lines, which at the base of the ribs lie at its outer margin, but gradually approach each other towards the summit of the same. At the summit of the rib they pass into the teeth and soon become approximately parallel, being almost in contact, forming the rib of the tooth."

Die Bestimmung des vegetativen Materials aus Sonora als *Equisetites arenaceus* wäre kaum unrichtig und entspräche der in der Paläobotanik geltenden Begriffslogik und den Nomenklaturregeln. Weiter unten ist dargestellt, dass die in dieser Arbeit vorgelegte Rekonstruktion den Tatsachen entspricht, und somit die Sachlogik zu einem anderen Ergebnis führt. Trotz dieser Entscheidung wird die nebelhafte Natur des Begriffs *Equisetites arenaceus* in die hier aufgestellte Art unvermeidlicherweise eingehen.

***Equisetites* sp. 1**
Taf. I, fig. 1, 2

Vorkommen: La Barranca, Profil 2, Fundpunkt 522. Lithologisch ähnelt das Stück dem Material aus der anstehenden Schicht 522A.

Beschreibung: Taf. I, fig. 1, 2 zeigen den konkaven Abguss eines Steinkerns von 7,5 cm Länge und etwa 9,5 cm Breite. Die Aussenskulptur der Achse ist nicht zu sehen. Die unteren etwa 4,7 cm stellen anscheinend ein ganzes Internodium, die oberen 2,5 cm eine Scheide dar. Distal geht die Scheide in eine Reihe gekappter oder stark verdrückter Zähne über, die auf den Abbildungen nicht zu sehen sind, da sie am Scheidenrand stark abgewinkelt sind.

Die Knotenlinie ist als ausgeprägter Querwulst erhalten, die Internodienfläche undeutlich längsgestreift, und die Streifendichte von rund 10 cm lässt an Leitbündel denken. Die Scheide ist 2,5 cm lang. Im distalen Drittel fällt eine Reihe beiderseits von feinen, flachen Furchen begleiteter, äusserst schmaler Rippchen auf (Taf. I, fig. 2), die sich in der proximalen Hälfte etwas verbreitern, aber nicht über 0,4 mm breit werden, und zur Scheidenbasis schwinden. Es handelt sich um die Kommissurnähte benachbarter Blätter. Distal ist die Scheide entlang einer geraden Querlinie leicht eingeschnürt. Der Übergang zu den Zähnen ist zerdrückt, die Einschnürung scheint aber nicht dem Scheidenrand zu entsprechen. Von den Zähnen sind meist unvollständige Stümpfe erhalten (Taf. I, fig. 2). Nur bei vier ist die Spitze erhalten, sie sind aber durch Kompaktierung seitlich zerdrückt und in der Abbildung nicht zu sehen.

Das Stück dürfte zu *Equisetites aequecalaginosus* gehören und ist mit Taf. III, fig. 1 und 2 vergleichbar. Am unteren Rand des grössten Diaphragmas ist ein schmaler Streifen der Achsenwand in Innenansicht erhalten. Er weist wie das oben beschriebene Stück feine Längsrippen (Kommissurnähte) auf. Selbst die Breite der in der Scheide vereinigten Blattbasen ist bei beiden Stücken ähnlich. Da aber die äussere Achsenkulptur des beschriebenen Fragments, das isoliert gefunden wurde, nicht verglichen werden kann, ist von der Artbestimmung abgesehen. Beachtenswert sind sehr ähnliche Nähte bei einem Stück von *Equisetites arenaceus* bei KELBER (1990, fig. 32).

***Equisetites* sp. 2**
Taf. I, fig. 3, 4

Vorkommen: Am Oberrand eines natürlichen Aufschlusses anstehende Schicht, Arroyo Chamina Sur "*Chiropteris*" (Fundpunkt 443B CLP-IG-UNAM; cf. WEBER, 1985a, fig. 2). Die Fundschicht hat ausser diesem einzigen Rest von *Equisetites* nur wenige Belege geliefert, darunter ein Blatt, das zu *Chiropteris* KURR zu stellen ist. Der vertikale Abstand dieser Schicht von den *Asinisetum*-führenden Schichten am gleichen Fundort ist äusserst gering (Weber, in Vorbereitung).

Beschreibung: Nur ein distales Stück einer Scheide liegt als Druck und Gegendruck vor (Taf. I, fig. 3, 4). Es dürfte die adaxiale Seite einer Scheide zeigen, unter der ein anderes pflanzliches Bruchstück liegt. Die freien Blattenden sind ziemlich vollständig erhalten, etwa dreieckig und ähneln Haifischzähnen. Acht fast vollständig erhaltene Zähne zeigen, wie zu erwarten, an der Basis keine Ansatzlinie, und die etwas unterhalb des Scheidenrands erkennbare hellere und glattere Zone (Taf. I, fig. 4) dürfte durch den erwähnten, nicht zum Fossil gehörigen Pflanzenrest bedingt sein, da ihre Grenzlinie keinen konstanten Abstand von den Buchten zwischen den Zähnen hält.

Sie sind breiter als lang, etwa 8 x 6 mm, die Ränder leicht geschwungen und die Spitzen beschädigt. Die Lage der Mittelnerven ist durch Längsrippen angedeutet, die vor allem zur Blattspitze hin deutlich sichtbar sind. Mehrere Zähne zeigen ausserdem submarginale Falten oder Rippen von unbekannter morphologischer Natur (Taf. I, fig. 4).

Vergleich: Wegen der Blattform kann dies Fossil nicht zu *Equisetites aequecalaginosus* gehören. Die Blattbasen sind auffällig breit. Bei *Equisetites aequecalaginosus* kommen gelegentlich ebenso grosse Abstände zwischen den Kommissurfurchen der Achsenwand vor. *Equisetites platyodon* (BRONGNIART) SCHENK und *E. richmondensis* BOCK zeigen eine geringfügige Ähnlichkeit mit diesem Beleg aus Sonora, dessen Erhaltungszustand aber nahelegt, solche Vergleiche nicht weiter zu verfolgen.

***Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK**
Text-fig. 1, Taf. I, fig. 5, 6; Taf. II, Taf. III, fig. 1, 2

Frühere Benennungen:

1982. *Equisetites* STERNBERG, sp.- WEBER, R. *et al.*: 127, fig. 1a (hier erneut abgebildet auf Taf. I, fig. 6).
1985. *Equisetites* aff. *rogersi* (BUNBURY) BOCK.- WEBER: 117, Tab. 2; 120, Tab. 3.

Material: Der älteste Beleg (Taf. I, fig. 6) vom Fundpunkt Camino Tule-Chamina (Fundpunkt 509 CLP-IG-UNAM) ist ein Stück einer Blattscheide. Die übrigen hier behandelten vegetativen Belege stammen aus nur zwei Geröllbrocken, von einer Lokalität an

der Landstrasse von (Hermosillo)-Barranca-Tónichi (Chihuahua). Genauere Angaben dazu finden sich weiter oben und unten.

Achsen. Alle Achsenfragmente gehörten zum basalen Teil der Pflanze und stellen entweder Rhizome oder aufrechte, grundnahe Achsenstücke dar, wie die kurzen Internodien und die rasche Änderung der Knotenabstände (Taf. II, fig. 1) sowie die zahlreichen Wurzelansätze entlang den erhaltenen Abschnitten zeigen (Taf. I, fig. 5).

Die Achsendicke (oder -breite im Abdruck) liegt zwischen 6 und etwas über 15 cm (Taf. II, fig. 1, 2, links) und die Knotenlänge bei der dünnsten Achse zwischen 1,2 und 2 cm (Taf. II, fig. 2, rechts), bei den breiteren zwischen 2,3 bis 6 cm (Taf. I, fig. 5; Taf. II, fig. 1). Die Pflanze hatte auch schmälere Achsen, was ein Diaphragma von unter 3 cm Durchmesser beweist (Taf. III, fig. 2). Die Internodien werden mit ihrer Entfernung von der Basis oder Spitze der Achse länger. An Wechselzonen werden sie in akropetaler Folge auf kurzer Strecke rasch sehr kurz und zur Achsenspitze hin wieder länger. Die Achse auf Taf. II, fig. 1 besitzt basal einige äusserst kurze Internodien, welche eine vielleicht jahreszeitlich bedingte Ruhephase andeuten. Die Zahl der Blätter pro Zentimeter des Scheidenumfangs oder Blattdichte, die man auch auf den Internodien feststellen kann, wechselt von unten nach oben: 3,5 - 4 - 5 - 4 - 3,5. Der höchste Wert entspricht der dritten klar erhaltenen Scheide von unten. In der obersten Scheide steigt die Dichte wieder auf 4,5 Blätter.

Eine *in situ* gefundene bewurzelte Achse (Taf. I, fig. 5) ist als Steinkern mit Aussenskulptur erhalten. Die Abbildung zeigt die Unterseite. Die Abflachung des Steinkerns lässt auf eine Kompaktierung von höchstens 3:1 schliessen, oder weniger, wenn der Zentralkanal nicht ganz gefüllt war. Das ähnliche Verhältnis von Höhe und Breite der längsten Wurzelbasis weist darauf hin, dass das Verhältnis 3:1 auf die Kompaktierung zurückgeht. Die am Fossil gemessene Achsenbreite dürfte der Dicke zu Lebzeiten nahekommen. Die Internodien der Achsenoberseite sind im zentralen und distalen Teil des Bruchstücks deutlich verschieden lang, und die Knotenlinien sind im basalen Teil gerade, in der Mitte und zum oberen Ende des Fossils aber gebogen. Ausserdem sind die Wände der Internodien auf der Oberseite des Fossils quer nach unten eingeknickt, auf der Unterseite aber nicht. Der basale Teil des Achsenstücks lag im Sediment etwa horizontal, im übrigen aber war es aufsteigend, und es gehört in den Übergangsbereich zwischen Rhizom und vertikalem Luftspross. Der Abstand zweier benachbarter Knotenlinien auf halber Höhe der Oberseite beträgt 3,5 cm, gegenüber 5 cm auf der Unterseite, und das Rhizom ist an dieser Stelle etwa 13 cm breit (oder zu Lebzeiten etwas weniger, je nach der Sedimentfüllung während der Einbettung). Wenn man davon ausgeht, dass die Achsen zylindrisch waren, lässt sich der Radius der Biegung am Achsengrund auf etwa einen halben Meter oder weniger berechnen. Selbst dicke Achsen

konnten also auf unter 50 cm horizontaler Strecke ihre Wachstumsrichtung um 90° ändern.

Wurzeln. Am selben Beleg sind auf der Oberseite fünf und auf der Unterseite acht Ansatzstellen von Wurzeln zu erkennen. Taf. I, fig. 5 zeigt auf halber Höhe links die schon erwähnte Basis einer Wurzel von etwa 5 cm Länge und 2,3 cm grösster Breite. Die Wurzeln sitzen im distalen Teil der Internodien unterhalb der Knotenlinien auf Anschwellungen der Achsenoberfläche, die durch Verdrängung von Achsengewebe während des Wachstums und beim Durchbruch der Wurzeln entstehen.

Das grosse Achsenfragment auf Taf. II, fig. 2 enthält sehr wenig Sedimentfüllung. Rechter Hand trägt es eine Wurzel auf einer Anschwellung, wie beim vorigen Beleg erwähnt. Die Wurzel ähnelt einer anderen, die auf Taf. II, am rechten Rand der fig. 1 liegt, und ist 1,25 cm breit, also ist das grosse Fragment von fig. 2 ein Rhizom oder ein basisnahes Stück eines Luftsprosses. Links zeigt es eine etwa elliptische Vertiefung von etwa 3 cm grösstem Durchmesser. Wie die Ansatzstelle der Wurzel rechter Hand liegt sie an der Knotenlinie in der distalen Hälfte des unten anschliessenden Internodiums. Ihre Tiefe übertrifft die Dicke der kollabierten Achse bei weitem. Die Oberfläche im Inneren der Vertiefung ist am Rand radial gestreift und im Zentrum strukturlos. Zwar könnte es sich um eine Ast- oder Knollennarbe handeln, am wahrscheinlichsten aber ist es der Abdruck eines Höckers, der eine Wurzel trug. Wie die Schatten in der Abbildung zeigen (Beleuchtung mit zwei Lampen), handelt es sich um den äusseren Abguss der zum Gestein gerichteten Achsenoberfläche: Die Kommissurlinien erscheinen positiv als Kanten. Die genannte Streifung befindet sich an der Oberfläche des Wurzelhöckers und der zentrale ungemusterte Bereich entspricht der Wurzel, die nicht vorhanden ist. Die scharfe Umrisslinie, an der die Musterung der Achsenoberfläche abbricht, entspricht demnach der Öffnung, die die Wurzel beim Durchbruch durch die Achsenwand hinterliess. Ein ähnlicher Bruchrand ist am selben Beleg rechter Hand in Seitenansicht zu sehen. Die Tiefe der Narbe zeigt die Festigkeit und damit die Reissfestigkeit des Gewebes der Wurzelbasis, das der Kompaktierung erheblichen Widerstand leistete.

Die meisten Achsenbelege bieten als abgeflachte Abdrücke keinen Einblick ins Achseninnere. Es wurden jedoch einige mehr oder weniger isolierte Diaphragmen gefunden (Taf. III, fig. 1, 2). Das grösste ist unvollständig erhalten und gehörte zu einer Achse von etwa 13 cm Durchmesser (Taf. III, fig. 1). Das kleinste (fig. 2) hat fast 3 cm Durchmesser. Nur aufgrund dieser Bilder steht fest, dass die Achsen der Art aus Sonora sehr verschieden dick, die Pflanzen also wohl verzweigt waren.

Beblätterung. Die Blätter bilden vielzählige Wirtel, ihre basalen Teile sind seitlich konnat und bilden wie bei allen Equisetaceae an den Knoten stehende, der Achse eng anliegende Scheiden oder Krägen. Die auffällige Skulptur der Aussenseite der Scheide setzt sich oft

ohne Unterbrechung über den Knoten hinweg in das zur Achsenbasis folgende Internodium fort. Die Blätter können deshalb als dekurrent angesehen werden.

Wenn der Knoten am Fossil nicht zu sehen ist, kann die Scheidenbasis schwer erkennbar sein. Die Scheidenelemente oder Blattbasen sind rechteckig und weisen in Aussenansicht je einen massiven, mehr oder weniger scharfkantigen Mittelstreifen auf, der am Knoten etwa halb so breit ist, wie die Blattbasis, und sich akropetal verschmälert. Am distalen Ende dieser erhabenen Streifen sitzen bei gut erhaltenen Stücken die freien Blatteile oder Zähne, die man als Spreiten betrachten mag. Sie waren früh ausgewachsen und konnten vorzeitig austrocknen und abfallen. Zusammen mit den Scheiden boten sie dem wachsenden Sprossgipfel Schutz. An den vorliegenden Achsenbelegen sind solche Blattzähne nicht erhalten, es sei denn das Stück auf Taf. I, fig. 1 und 2 gehöre hierher. Es wurde oben als *Equisetites* sp. 1 beschrieben.

Auf Taf. II, fig. 2, rechts unten, ist eine beblätterte, noch wachsende Sprossspitze, möglicherweise mit Blattzähnen, zu sehen. Sie hängt selbstverständlich nicht mit der schon erwähnten Wurzel zusammen. Der Anschein von Blattzähnen kann durch gegenseitige Überprägung der Sprossober- und -unterseite vorgetäuscht sein.

Die Blattbasen sind, wie gesagt, randlich miteinander verwachsen. Die Naht- oder Kommissurlinie liegt in Abaxial- oder Aussenansicht in einer sehr schmal umgekehrt dreieckigen, im Querschnitt V-förmigen, kantig begrenzten Rinne, der Kommissurfurche. Diese Furchen laufen ins untere Internodium herab, verschmälern sich basipetal weiter und enden meist erst am nächstunteren Knoten.

Von innen bietet die Scheide ein ganz anderes Bild. Sie ist im Ganzen flach, und die Kommissurlinien stellen sich als sehr feine scharf begrenzte Rippchen dar. Die vorzeitig ausgewachsenen Scheiden entwickeln sich früh, stellen ihr Wachstum vorzeitig ein und wurden recht starr, wie die Skulptur zeigt. Sie sind höchstens geringfügig zerdehnt.

Die Zähne sind sessil, an der Ansatzstelle fast so breit oder so breit wie das Scheidenelement oder Blattbasis, verschmälern sich vom Grund an rasch und sind distal in eine Spitze ausgezogen. Es bleibt unbekannt, ob die Art aus Sonora *Equisetites arenaceus* in dem von KELBER (1992) beschriebenen Bau des Scheidenrands und den Ansatzstellen der Zähne gleicht.

Die Kommissurfurchen erlauben es, die Blattbreite zu fassen, auch wenn Scheiden nicht erhalten sind. Die Achsen hatten kaum sekundäres Dickenwachstum, für das ausser dem häufigen Fehlen von Scheiden an den dicken Achsen aus Sonora eigentlich nichts spricht. Bei *Equisetites arenaceus* sind sie recht oft erhalten (KELBER & HANSCH, 1995, Abb. 33, 36).

Die hier angegebene, am Internodium gemessene grösste Blattbreite ist aber möglicherweise geringfügig ungenau. Die Blätter werden bis etwa 6 mm breit. Ein extrem grosser Abstand zweier Furchen von 8 mm, an einem

nicht abgebildeten Beleg vom Fundpunkt 522 gemessen, mag ein erhaltungsbedingtes Artefakt darstellen.

Scheiden, die zuverlässigere Messungen gestatten, sind in Sonora kaum gefunden worden. Der einzige ziemlich vollständige Blattzahn (Taf. II, fig. 3) ist 7 mm lang und das entsprechende Element der Scheide ist distal 3 mm breit. Er steht an einem sehr kleinen Scheidenfragment. Das auf Taf. I, fig. 6 gezeigte Stück stellt wohl ein Bruchstück einer abgeworfenen Scheide dar (cf. WEBER *et al.*, 1980-1982: 127, fig. 1 a).

Vergleiche. Die hier als *Equisetites* cf. *arenaceus* beschriebenen Achsen sind von der europäischen Art praktisch nicht zu unterscheiden, gehören aber nicht zu *Equisetites rogersii*. Nach FONTAINE (1883) und BOCK (1969) sollen die Kommissurfurchen dieser Art durch an den Rändern klar definierte und erhabene Linien oder Kanten gekennzeichnet sein. Der diagnostische Wert dieses Merkmals ist oben schon bezweifelt worden. *Equisetites rogersii* unterscheidet sich also eigentlich nur darin, dass sich an den Knoten Gürtelzonen bilden, welche die Furchenornamentation der Achsenoberfläche unterbrechen und eine meist deutlich körnige Oberfläche aufweisen.

Die Belege aus Sonora zeigen dies Merkmal nicht. Die Kommissurfurchen laufen bei *Equisetites rogersii* (FONTAINE, 1883) generell nicht bis zum unterhalb stehenden Knoten herab, sondern enden meist im oberen Drittel des Internodiums. Bei den Stücken aus Sonora ist dagegen so gut wie immer die gesamte Achsenoberfläche gefurcht, was kaum entwicklungs- oder erhaltungsbedingt ist, aber mit der Rhizomnatur der Bruchstücke zusammenhängen kann.

Da die Stücke sonst keine strikt diagnostischen Merkmale besitzen, ist man versucht, dies Merkmal in der Diagnose zu nutzen, was aber nicht zu empfehlen ist, weil KRÄUSEL (1959) ein Exemplar von *Equisetites arenaceus* aus Neuwelt bei Basel gezeigt hat, dessen Äste Internodien mit ganz durchlaufenden Furchen aufweisen (KRÄUSEL, 1959, Text-fig. 2, Taf. 5, fig. 37). Auch SCHOENLEIN in SCHENK (1865, Taf. III, fig. 2 und Taf. IV, fig. 2b) hatte dies Merkmal schon abgebildet. Es scheint deshalb nicht wichtig, dass *Equisetites rogersii* und KELBER's Material von *Equisetites arenaceus* (KELBER, 1990; KELBER & HANSCH, 1995, fig. 33, 44, 74, 186, etc.) einander in der Kürze der Furchen ähneln, während manche andere zur zweiten Art gestellte Stücke eher denen aus Sonora ähneln. Die in Sonora beobachteten Merkmale lassen eine Bestimmung als *Equisetites rogersii* nicht zu, stimmen aber mit denen von *Equisetites arenaceus* sehr weitgehend überein.

Die *Equisetites*-Arten der Formation Chinle, besonders aber *Equisetites bradyi* DAUGHERTY scheinen von den Belegen aus Sonora verschieden zu sein und weisen deshalb darauf hin, dass die unten beschriebenen Sporangienstände nicht zu der von GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999) beschriebenen Art gehören.

**Gattung *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH
1999**

Typusart: *Equicalastrobus chinleana* GRAUVOGEL-STAMM & ASH 1999.

***Equicalastrobus* sp.
Taf. III, fig. 3-6; Taf. IV-VI**

Beschreibung: Die Zapfen (unten als Zapfen 1-11 bezeichnet) und viele abgefallene Schilde, kutikkellos erhalten und verwittert, bieten doch von GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999) nicht beschriebene Einzelheiten. Sie zeigen mindestens drei Reifegrade. Zapfen 1 und wahrscheinlich auch Zapfen 2 (Taf. IV, fig. 1, 2; Einzelheiten der letzteren auf Taf. IV, fig. 3-8) sind ausgereift, abgefallen und enthielten wahrscheinlich keine Sporen mehr. Zapfen 3-9 sind nicht ganz gestreckt und etwas unreif. Ihre Schilde grenzen noch eng aneinander. Zapfen 10 und 11 (Taf. VI) sind am jüngsten. Trotz äusserst schlechter Erhaltung verhalf Zapfen 11 zum Verständnis der hier beschriebenen Reproduktionsorgane.

Zapfen 1 (Taf. IV, fig. 2-8) zeigt unregelmässig angeordnete Sporangioophoren, deren Stiele vielleicht dank unter Wasser einsetzendem Verfall schwach und flexibel waren. Die Achse und ein ganzer Sporangioophor mit Sporangien in Profilansicht sind die auffälligsten Einzelheiten. Die Achse ist gegliedert, aber die Knotenlinien sind wegen der stark herablaufenden Sporangioophorstiele nicht klar zu erkennen.

Die Internodien sind etwa 6 mm lang, 2-3 mm breit und gefurcht. Die Furchen entsprechen der Stele. Der erwähnte vollständige Sporangioophor besitzt einen langen, etwas herablaufenden, gefurchten Stiel, was auf das Vorhandensein von Leitbündeln hinweist, und einen distalen Schild mit einer Reihe schmaler Sporangien auf der Innenseite (Taf. IV, fig. 4-8). Die Sporangien gehören zu einem (oder durch Überlagerung noch zu einem zweiten) Schild, und sind distal ab- und wohl auch aufgebrochen. Weitere stark fragmentierte Sporangien sind auch an anderen Schilden zu sehen. Am vierten Knoten von oben steht ein stark gekrümmter Sporangioophorstiel mit sechs nahezu parallelen Längsstreifen. Sein Schild ist nicht mehr vorhanden. Abdrücke der ausgebreiteten Schilde sind im gesamten Material häufig. Ein gut erhaltener Schild an Zapfen 1 (Taf. IV, fig. 9) ist hexagonal, mit leicht gerundeten, nicht regenschirmartig vorspringenden Ecken, hat einen Durchmesser von 8 mm und zeigt zentral einen scharf abgegrenzten, sechseckigen Umbo von 1,6 mm Durchmesser.

Zapfen 2. Dieser stark zerstörte Zapfen gleicht einer ungeordneten Gruppe von Sporangioophoren mit meist sehr unvollständigen Sporangien an mehreren Schilden (Taf. III, fig. 3-6). Einzelheiten sind auf Taf. III, fig. 4-6 dargestellt. Vor allem fig. 5 zeigt einen Schild mit den basalen Teilen von vier oder fünf Sporangien. Geriefte Pflanzenteile sind an mehreren Stellen zwischen den Schilden zu sehen, und können Sporangioophorstiele oder Sporangien darstellen.

Zapfen 3-9. Dies Exemplar stützt die weiter unten folgende Rekonstruktion. Taf. V, fig. 1 zeigt flache Abdrücke von sieben meist nicht vollständigen Zapfen. Alle Pflanzenreste auf der Platte scheinen miteinander in einem natürlichen Zusammenhang zu stehen, der aber durch Verrottung gelockert und schwer nachzuweisen ist. Sie liegen fast im Halbkreis um ein wie der Querschnitt einer dünnen Achse aussehendes Gebilde von etwa 2 cm grösstem Durchmesser. Die Zapfen bilden zwei Gruppen, und einer liegt ganz isoliert, auf fig. 1 unten.

Zunächst müssen Zapfenbasen und -gipfel unterschieden werden. Drei Zapfen, auf fig. 1 links oben, rechts und ganz unten, haben je ein freies, vollständiges Ende mit mehreren kurzen Fortsätzen, deren Ansatzstellen an den Zapfen zwar nicht deutlich zu sehen sind, die aber zweifellos dazugehören. Der Zapfen auf fig. 2 ganz links trägt einen Fortsatz, der zum Bildrand weist. Die Zapfenenden mit Fortsätzen sind etwas mehr abgerundet, als die entgegengesetzten Enden. Beim isolierten und vollständigen Exemplar, auf fig. 1 unten, weist das Ende ohne Fortsätze nach links. Auch beim links oben liegenden Zapfen ist ein solches Ende vorhanden. Fig. 1 (auf fig. 2: x2) zeigt rechts eine Gruppe von insgesamt drei, aber nur zwei fast vollständig erhaltenen Zapfen, die miteinander zusammenhängen, obgleich ein gemeinsames "Rezeptakulum" nicht zu erkennen ist. Das auf fig. 1 am Bildrand liegende, in fig. 2 nach unten weisende Exemplar besitzt Enden mit im Bild nach oben gerichteten Fortsätzen. Das entgegengesetzte Ende ist grösstenteils weggebrochen.

Wenn die drei Zapfen auf einem gemeinsamen, zentralen "Rezeptakulum" standen, folgt, dass die brakteen- oder blattähnlichen Spitzen am Gipfel der Zapfen stehen. Einen weiteren Hinweis geben die Fortsätze selbst. Wenn sie nicht genau am Zapfenscheitel stehen, sind sie mehr oder weniger deutlich angeschmiegt, nahe den Sporangioophoren am breitesten und distal in eine stachelähnliche Spitze ausgezogen. Keine Struktur der Zapfenbasis (Stele, Blattkranz, Kragen) kann ein solches Bild bieten.

Diese Anordnung lässt an den Bau der dreizähligen Zapfenstände ("Instrobileszenzen") von *Equisetites arenaceus* denken (cf. FRENTZEN, 1933, 1934; KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1998).

Die Schilde bilden auf der Zapfenoberfläche ein bienenwabenartig dichtes Muster. Die Zapfen waren also noch nicht zur Sporendispersion ausgestreckt, sondern unreif. Die vollständigste Zapfen ist ohne Fortsätze 35 mm, mit ihnen 40 mm lang. Die Durchschnittsbreite liegt zwischen 20 und 25 mm. Die maximalen Abmessungen dürften beim erreichten Reifungsgrad bei 4,5 x 2,5 cm liegen. Der übereinstimmende Reifegrad dieser Zapfen weist erneut auf ihre Zusammengehörigkeit.

Die Zapfen tragen um zehn etwas unregelmässig gegeneinander versetzte Sporangioophorwirtel. Die Anzahl der Schilde je Wirtel ist auf 12-15 in der Zapfenmitte berechnet. Die Schilde sind quer zur Achse etwas breiter,

und ihre Ecken sind weder abgerundet noch schirmartig vorspringend. Der Durchmesser erreicht 7 mm.

Zapfen 10 (Taf. VI, fig. 1-6). Dieser hässliche, unvollständige, unreif eingebettete Zapfen vom Fundpunkt 522 ist als Druck (fig. 1-3) und Gegendruck (fig. 4-6) erhalten. Dies Fossil war noch nach vielen Stunden fotografischer Arbeit bei stets wechselnder Beleuchtung nur zum Teil deutbar, wurde aber dennoch zum Schlüssel für die dargestellten Zusammenhänge.

Der Zapfen besteht aus zwei verschiedenen strukturierten Teilen. Der auf fig. 6 am deutlichsten sichtbare basale Teil zeigt bei Streiflicht eine längsgefurchte Achse und eine Wellung mit quer zur Achse liegenden Kämme. Distal folgt ein Schopf brakteenähnlicher Fortsätze, die in lange Spitzen ausgezogen sind und zu einem Punkt hin konvergieren. Die Symmetrieachsen der beiden Teile bilden einen Winkel von etwa 140°; es handelt sich aber nicht um unabhängige Fragmente. Im basalen Teil ist entgegen den oben beschriebenen Zapfen 3-9 die Zapfenachse zu sehen; im distalen Schopf ist keine vorhanden. Der Schopf ist scheinbar gegen den basalen Teil abgewinkelt, an der Kontur des Zapfen auf fig. 1 und 3 ist die Kontinuität der beiden Teile aber erkennbar.

Die Bestandteile des auffällig kleinen Zapfens sind undeutlich erhalten, aber nicht ganz undeutbar. Die Zapfenachse ist, soweit erhalten, gut zu erkennen, und zeigt vier oder fünf Knoten in Abständen von etwa 5 mm. Auf fig. 3 sind zwei Knoten besonders deutlich. Die Internodien sind an der etwas unregelmässigen Längsstreifung zu erkennen (Taf. VI, fig. 3, 4; vgl. Taf. IV, fig. 2). Nur die Wellung des Zapfenkörpers (Taf. VI, fig. 4) weist auf das Vorhandensein von Sporangiothorwirlen hin. Die Konturen der Schilde sind nicht zu erkennen, ein Hinweis darauf, dass der Zapfen beim Sammeln längs gespalten wurde. Auf fig. 4 rechts unten sind Andeutungen von Sporangien zu sehen. Die Abstände der Knoten erlauben es, den Durchmesser der Sporangiothoren auf etwa 6 mm zu schätzen.

Besonders wichtig ist der distale Schopf aus steifen, geraden oder leicht gekrümmten Fortsätzen, die viel zahlreicher und grösser sind, als bei den Zapfen 3-9. Die Richtung der Fortsätze und die Aussenkontur der Ähre gestatten, ihren Ansatz an den Schilden zu vermuten. Eine stark verbreiterte Basis einer solchen Spitze liegt auf fig. 5, links auf halber Höhe, genau wo die beiden Teile des Zapfens ineinander übergehen.

Die Kürze der Fortsätze bei den Zapfen 3-9 kann darauf beruhen, dass nur die der kleinsten Schilde am Zapfengipfel vorhanden sind, während die weniger distalen abgefallen oder durch Abrasion zerstört sind. An dem kleinen Zapfen 10, von allen wohl der jüngste, sind sie noch weitgehend vorhanden. Diese Überlegung stützt sich auf die zahlreichen isolierten Schilde, die den Gesteinsbrocken von Fundpunkt 522 durchsetzen. Sie sind vermutlich von reifen, ausgetrockneten Zapfen abgeworfen oder durch Verrottung getrennt, und allen fehlen klar erkennbare brakteenähnlichen Fortsätze.

Zapfen 11. Dies grösste vorliegende Exemplar (Taf. VI, fig. 7) ähnelt Zapfen 10 im distalen Schopf blattähnlicher Fortsätze. Ein kleiner Teil der Basis ist verloren; der vorhandene Teil misst fast 8 x 3,5 cm mit den Fortsätzen. Die helle Fläche in der Mitte entspricht dem Gipfel des aus Achse und Sporangiothoren bestehenden Zapfenkörpers. Die blattähnlichen Spitzen überragen den etwas über 5 cm langen Zapfenkörper etwa 2 bis 2,5 cm.

Vom Fundpunkt des Zapfens 10 stammt auch das Fossil auf Taf. III, fig. 1. Im unteren Teil des Bilds fällt eine Masse blattähnlicher Gebilde auf, die denen von Zapfen 10 etwas ähneln. In Anlehnung an KELBER & HANSCH (1995; Umschlagbild) könnte man in diesem Gebilde eine beblätterte Sprossspitze vermuten. Die einzelnen Blattzähne sind nicht alle parallel ausgerichtet, könnten also zu mehr als einem oder zu einem zerstörten Sprosscheitel gehören. Die einzelnen "Brakteen" zeigen keine wirtelige Phyllotaxie. Meist nahe dabei liegen viele abgeworfene Schilde. Der besterhaltene liegt fast in der Mitte von fig. 1. Da die Schilde überall im Gestein des Fundpunkts häufig sind, also wahrscheinlich leicht abfielen, kann man dies nicht als Hinweis auf das Vorliegen von Zapfen verwenden. FRENTZEN (1933, Taf. 1, fig. 6; oder 1934, Abb. 5) hat eine grossflächige Masse von natürlich angeordneten Schilden abgebildet, die für einen einzigen Zapfen viel zu gross ist. Es handelt sich um eine Gruppe Zapfen, die teilweise aufeinanderliegen, deren Konturen nicht zu sehen sind und die eine ähnlich grosse Fläche bedecken, wie das Gebilde aus Sonora (FRENTZEN 1933, Taf. 1, fig. 2; 1934, Abb. 3). Ein weiterer Beleg FRENTZEN's (1933, Taf. 1, fig. 2; 1934, Abb. 3) ist seinem vorigen Stück ähnlich, die Grenzen der einzelnen Zapfen sind aber klar zu erkennen. Denkt man sich zu FRENTZEN's Belegen die blattähnlichen Fortsätze von *Equicalastrobus* hinzu, könnte eine solche Zapfengruppe dem hier besprochenen Beleg aus Sonora ähnlich werden. Das Fossil aus Sonora lässt jedoch keine Entscheidung zu.

Vergleiche: Unter den Riesenarten von *Equisetites* der europäischen Trias und des Jura hat *Equisetites arenaceus* die besten Zapfenbelege geliefert (FRENTZEN, 1933; KELBER & VAN KONINENBURG-VAN CITTERT, 1998). Sieht man von den bisher nur aus Amerika bekannten blattähnlichen Spitzen ab, stimmen sie mit *Equicalastrobus* sp. überein. Die als *Equicalastrobus* bezeichneten Zapfen sind etwas grösser als die europäischen, liegen aber in derselben Grössenordnung. Besonders wichtig ist auch die Stellung der Zapfen, die bei *Equisetites arenaceus* nach KELBER & VAN KONINENBURG-VAN CITTERT (1998) gut bekannt ist. Das Abstract ihrer Arbeit beginnt mit den Worten: "*In situ triplet groups of ... strobili ...*". Diese Worte dürften auch auf die oben beschriebenen Zapfen 3-9 zutreffen. Blattähnliche Fortsätze ("leaf-like tips") fehlen selbst an dem sehr jungen Zapfen bei KELBER & VAN KONINENBURG-VAN CITTERT (1998, Pl. II, fig. 6, links). Ihr Zapfen auf Taf. I, fig. 6 zeigt an manchen Schilden Fortsätze, die an "leaf-like tips" erinnern, aber es handelt sich eher um

stark vorspringende, zum Zapfengipfel gerichtete Ecken der Schilde. Der untere Zapfen auf ihrer Taf. I, fig. 9, zeigt einen Fortsatz, der wie der Sporangiothorstiell zur Zapfenachse gerichtet ist. Wahrscheinlich handelt es sich jedoch um ein grosses Sporangium. Es steht fest, dass die Sporangiothoren von *Equisetites arenaceus* in keinem Entwicklungszustand blattähnliche Spitzen hatten.

REKONSTRUKTION

Equisetites aequecaliginosus sp. nov.

Frühere Benennungen :

1982. *Equisetites* STERNBERG, sp.- WEBER, R. *et al.* a, 127, fig. 1a (hier Taf. I, fig. 6).
 1985. *Equisetites* aff. *rogersi* (BUNBURY) BOCK.- WEBER, 1985a, 117, Tab. 2; 120, Tab 3.

Diagnosis: Equisetaceous whole-plant with vegetative organs, mainly rhizome and basis-near vertical axes practically indistinct from *Equisetites arenaceus*. Cones similar to *Equicalastrobus chinleana*, but leaf-like sporangiophore tips present or missing in ripe cones and in detached sporangiophore shields.

Holotyp: Specimen IGM-PB-723 A, B (Taf. II, fig. 2) und Specimen IGM-PB-724 (Taf. V, fig. 1, 2)

Typuspaläodem: Alle zur rekonstruierten Art gehörigen Belege mit Fundortnummer 544, Paratypus: Specimen IGM-PB-722 A, B.

Typuslokalität: Arroyo Barranca 1, Bachrand (544 CLP-IG-UNAM; 28°N34'45"/ 110°W40'00"). Beim Strassenbau abgestürzter Felsbrocken am Bachrand von "La Barranca" etwa 100 m südlich der Basis des von Potter *et al.* (1980) beschriebenen Profils La Barranca, Profil oder Sektion 2.

Stratum typicum und Alter: Formation Santa Clara, Obere Trias (Karn, vielleicht ins Nor gehend), Zentral-Sonora, Nordwest-Mexiko.

Derivatio nominis: *aequecaliginosus*: Dem Namen *Equicalastrobus* ähnliches Kunstwort, zusammengesetzt aus *aeque* (Lat): gleich, gleichermassen (Adv.) und *caliginosus* (Lat.): nebelig, nebelhaft (Adj.).

Beschreibung: Die vegetativen Teile und die Zapfen, die zu dieser Art gehören, sind oben schon als *Equisetites* cf. *arenaceus* und *Equicalastrobus* sp. beschrieben.

Indizienbeweis

Wenn der organische Zusammenhang verschiedener Organe an einem Fossil erhalten ist, wie bei dem oben beschriebenen bewurzelten Achsenstück (Taf. I, fig. 1), bedarf es keiner Rekonstruktion. Ansitzende Sporangienstände (Zapfen) wurden in Sonora nicht gefunden, aber morphologische Fakten und Fundumstände weisen eindeutig darauf hin, dass diese Organe zu einer Gesamtpflanze gehört haben.

Wie in der Beschreibung der Fundstellen geschildert,

wurden die meisten Belege von *Equisetites aequecaliginosus* beim Spalten zweier Gesteinsbrocken aus beim Strassenbau entstandenem Schutt gefunden. Der Block vom Fundpunkt 544 lieferte Achsenfragmente mit sehr gut erhaltener Aussenskulptur sowie eine Platte mit den Sporangienzapfen 3-9 (Taf. II, V), zusammen mit nur einem schlecht erhaltenen Fragment einer schuppenblättrigen Konifere, zwei Blättern von *Laurozamites*, einer Bennettitee, und einige Bruchstücke von *Macrotaeniopteris* sp., *Equicalastrobus* sp. gehört sicher nicht zu diesen Pflanzen. Der zweite Block, vom Fundpunkt 522, lieferte Achsenfragmente (Text-fig. 1, Taf. I, fig. 5), etliche Zapfen (Taf. III, IV und VI, fig. 1-6), und anders als bei 544 sehr viele abgefallene Sporangiothorschilde, aber keine anderen Pflanzen. Der Geröllbrocken von Fundpunkt 522 stammt sicher nicht aus derselben anstehenden Schicht wie das Material von *Asinisetum* (WEBER, in Vorbereitung). Ein Zapfen und ein Achsenstück wurden am Fundpunkt 509 in einer mässig artenreichen, anstehenden Schicht mit massenhaft *Macrotaeniopteris*, *Laurozamites*, anderen Bennettitee(?) und Farnresten gefunden, die alle kaum mit *Equicalastrobus* sp. rekonstruiert werden können. An den genannten Fundstellen kommen neben *Equisetites* cf. *arenaceus* und *Equicalastrobus* sp. keine anderen Equisetales vor.

An Fundpunkt 511 wurde eine schemenhaft erkennbare Achse beobachtet, während *Equicalastrobus* sp. fehlt. Ebenda wurden "*Cladophlebis*", *Asinisetum*?, *Macrotaeniopteris*, *Macropterygium truncatum* und *Pterophyllum*? gesammelt. Diese Reste sind schlecht erhalten und zweifellos transportiert.

Das gemeinsame Vorkommen von Achsen und Zapfen in nur drei verschiedenen Lithosomen und die Beobachtung einer isolierten Achse in nur einer zusätzlichen Schicht stützt die Rekonstruktion, da insgesamt über 50 Pflanzenvorkommen beprobt worden sind.

Die einzigen sicher bestimmbar erhaltenen Sphenophyten der Flora der Formation Santa Clara ausser den hier beschriebenen Belegen gehören zur Gattung *Asinisetum*, die ebenfalls Achsen und Zapfen umfasst (WEBER, in Vorbereitung). Ausserdem sind ein paar sehr kleine Zapfen, einige grössere Achsenfragmente, nicht von *Equisetites*, und kleine Blattwirtelbruchstücke von cf. *Schizoneura* möglicherweise Equisetales, sie stammen aber alle von Fundstellen ohne *Equisetites aequecaliginosus* und sind hier trotz erheblicher Zweifel an der Bestimmung nur der Vollständigkeit halber erwähnt.

Die weit häufigere Gattung *Asinisetum* (WEBER, in Vorbereitung) wurde nur einmal in derselben Schicht wie *Equisetites* notiert, ist jedoch in diesem Fall wegen Fehlens der Blätter und sehr mässiger Erhaltung zweifelhaft. Bei genereller Betrachtung der Lokalitäten kommen *Equisetites* und *Asinisetum* jedoch in verhältnismässig geringem vertikalem Abstand in denselben Schichtpaketen vor, und ihre Umweltsprüche dürften ähnlich gewesen sein. Deshalb stützt das äusserst seltene gemeinsame

Vorkommen der beiden Formen in Einzelschichten die Rekonstruktion zusätzlich. *Equicalastrobus* sp. kann nicht zu *Asinisetum* gehören, da die in diese Gattung gestellten Zapfen von denen der riesigen *Equisetites*-Arten des Mesozoikums klar verschieden sind (WEBER, in Vorbereitung). Es gibt daher kaum eine andere Wahl, als *Equisetites* cf. *arenaceus* und *Equicalastrobus* sp. als zusammengehörig zu betrachten.

Keine Rekonstruktion bei GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999)

GRAUVOGEL-STAMM & ASH haben *Equicalastrobus*-Zapfen von drei Fundorten im Südwesten der Vereinigten Staaten von Amerika vorgelegen, an denen sie wenig eng vergesellschaftet zusammen mit vegetativen Equisetales-Resten vorkommen. Diese Equisetales wurden in der zitierten Arbeit nicht mehr zu Gattungen gestellt. In älteren Publikationen über die Chinle-Flora sind jedoch drei zu den Equisetales gehörige Gattungen nachgewiesen worden, namentlich *Equisetites*, zunächst als *Equisetum* (FONTAINE in FONTAINE & KNOWLTON, 1891), *Neocalamites* (DAUGHERTY, 1941), und *Schizoneura* zusammen mit einem sicherlich dazugehörigen Zapfen (ASH, 1985).

Schizoneura harrisii ASH kommt eindeutig für eine Rekonstruktion mit *Equicalastrobus* nicht in Frage, da der mit dem vegetativen Material vorkommende Zapfen sich von *Equicalastrobus* stark unterscheidet. ASH's Vermutung, dieser Zapfen gehöre zu *Schizoneura harrisii* wird durch seine Ähnlichkeit mit *Schizoneura-Echinostachys paradoxa* (SCHIMPER & MOUGEOT) GRAUVOGEL-STAMM gestützt. Dass ASH trotz vorsichtigster Darstellung an die Zusammengehörigkeit glaubte, beweist der Umstand, dass er für den Zapfen keine besondere Art vorgeschlagen hat.

Die Bestimmung des Belegs von DAUGHERTY (1941: Pl. 11, fig. 1) als *Neocalamites* ist sicher richtig. Was diesen Namen betrifft, hat ASH (1987) früher von ihm als *Equisetites* angesehene, *in situ* erhaltene Reste dicker Achsen in Übereinstimmung mit DAUGHERTY (1941) und HOLT (1947) als *Neocalamites* bezeichnet. Es ist nicht klar, ob die von ASH öfters wiederholte Benennung von *in situ* gefundenen, über 30 cm dick werdenden Achsen aus der Formation Chinle als *Neocalamites* (cf. ASH, 1978, 1987) von GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999) aufgegeben wird. Soweit des Verfassers Fossilien- und Literaturkenntnis reicht, ist das Vorkommen so dicker Achsen bei *Neocalamites* jedoch unwahrscheinlich. Die grösste Breite wurde von ZEILLER (1902-1903) von *N. carrerei* (seiner *Schizoneura carrerei*) mit 12 cm angegeben. Ähnlich dicke Achsen hat der Verfasser in Franken beobachtet (WEBER, 1968). Dieser Wert ist in der neueren Literatur wiederholt als Maximalbreite angegeben worden. ARCHANGELSKY (1970) hingegen hat ohne Quellenangabe geschrieben, dass die Achsen der Gattung ein Mehrfaches von 10 cm erreichen konnten. Die Achsen von *Neocalamites* können nur bestimmt werden, wenn die Blätter oder wenigstens die charakteristischen

Blattnarben an den Knoten erhalten sind. Anderenfalls können Achsen von *Neocalamites* und Steinkerne von Ästen der Gattung *Equisetites* sehr ähnlich oder sogar gleich aussehen und dürfen nicht bis zur Gattung bestimmt werden. Die Zapfen von *Neocalamites* aber sind von *Equicalastrobus* ganz verschieden, kleiner und gestielt, und richtig bestimmte Vertreter von *Neocalamites* können keinesfalls mit *Equicalastrobus* rekonstruiert werden (vgl. BOUREAU, 1964: 228-238, DOBRUSKINA, 1985). Vielleicht dachten GRAUVOGEL-STAMM & ASH an die dicken, noch nicht sicher bestimmten Achsen, als sie von der Rekonstruktion von *Equisetites* mit *Equicalastrobus* absahen.

GRAUVOGEL-STAMM & ASH haben aber auch Abdrücke verhältnismässig dünner Achsen, die an ihren Fundorten 2 und 3 mit *Equicalastrobus* vorkommen, erwähnt. Am Schluss des Abschnitts über "equisetalean stems" stellen sie lediglich fest, man könne wohl an die Rekonstruktion mit "equisetalean stems" denken. Entgegen aller Wahrscheinlichkeit stellen sich diese Autoren auf den Standpunkt, dass die vegetativen Teile der *Equicalastrobus*-Pflanze trotz vieler Jahre intensiven Sammelns möglicherweise nicht gefunden wurden, was sich anbietet, wenn man Morphotaxa gebrauchen will.

Die schön erhaltenen, von ASH (1975) abgebildeten Belege von *Equisetites* sp. aus dem Capitol Reef National Park, Utah, stammen aus dem Shinarump Member der Formation Chinle, nahe Fundort 1 von GRAUVOGEL-STAMM & ASH. Da *Schizoneura* und *Neocalamites* schon als nicht mit *Equicalastrobus* vereinbar erkannt worden sind, bleibt zur Rekonstruktion eigentlich nur *Equisetites* übrig. Obgleich das Material aus Sonora mit den aus den USA bekannten Arten kaum identisch ist, und die in der Formation Chinle vorkommenden *Equisetites*-Reste kaum mit *Equisetites arenaceus* zu verwechseln sind, stützen die besprochenen Verhältnisse als Indizien die hier vorgeschlagene Rekonstruktion.

Rekonstruktion gestützt durch Zapfen anderer *Equisetites* spp.

Die grosse morphologische Ähnlichkeit der Zapfen von *Equicalastrobus* und vor allem *Equisetites arenaceus* stellt Evidenz, nicht nur ein Indiz der Zugehörigkeit dieser beiden Zapfentypen zu *Equisetites* dar, die die Rekonstruktion in kaum anzweifelbarer Weise stützt. Alle Gegenründe überzeugen nicht und wären zusammengefasst äusserst künstlich und wirkungslos. Die hier beschriebenen Zapfen aus Sonora gehören sicher nicht zu einer Art, deren vegetative Teile nirgends gefunden worden sind.

Es ist daher kaum zweifelhaft, dass *Equicalastrobus* sp. aus Sonora zu einem vegetativ von *Equisetites arenaceus* nicht unterscheidbaren Schachtelhalm gehört. GRAUVOGEL-STAMM & ASH kamen einem ähnlichen Gedanken hinsichtlich *Equicalastrobus chinleana* sehr nahe, da ihnen die Ähnlichkeit dieser Art und der Zapfen mehrerer eurasiatischer *Equisetites*-Arten, ausser in den

blattähnlichen Umbospitzen oder “leaf-like tips” von *Equicalastrobus*, erwähnenswert schien¹².

Es sei gestattet, den von GRAUVOGEL-STAMM & ASH besprochenen Vergleichen die folgenden hinzuzufügen: Ausser *Equicalastrobus* haben die Chinle-Flora und andere Triasfloren aus Nordamerika nördlich Mexiko nur gering erhaltene, zu *Equisetites* gestellte Zapfenreste geliefert. BOCK (1969, fig. 132) hat zwei mit kreisrundem Umbo versehene Schilde mit schirmartig vorstehenden Ecken aus dem Osten der Vereinigten Staaten gezeichnet und als *Equisetites rogersii* bestimmt. Sie sind wenig verschieden von *Equicalastrobus*, ausser im Fehlen der Umbospitzen. Europäische Beispiele sind häufiger. RICOUR (1968) bildet einen Zapfen und einen abgefallenen Sporangiochor aus der Spättrias von Frankreich ab und bestimmt als *Equisetum* sp. (entweder *E. arenaceum* oder *E. mytharum* oder eine dritte Art von *Equisetites*). Der von RICOUR (1968, pl. VII, fig. 2) abgebildete Zapfen, den vor ihm schon FLICHE (1910) in einer Diskussion über *Equisetites arenaceus* erwähnt hatte, ist kleiner als der von FRENTZEN (1933) beschriebene Zapfen von *Equisetites arenaceus* und als *Equicalastrobus*. In Umriss und Umbo *Equisetites arenaceus* sehr ähnlich, unterscheidet er sich nur in radialen Rippen vom Umborand zu den sechs wegen der Unreife des Zapfens nicht ausgezogenen Ecken des Schilds. Ähnlich ist RICOUR (1968, pl. VII, fig. 3). Die Ähnlichkeit mit *Equicalastrobus* ist, abgesehen von den “leaf-like tips”, gross. Ein scharf begrenzter Umbo ist auch bei Schilden von *Equisetum columnare* aus dem mittleren Jura von Yorkshire vorhanden (HARRIS, 1961, fig. 4 F, G). Sofern ganze Zapfen vorliegen, ähneln alle hier verglichenen Formen einander ausser in den genannten Merkmalen auch in der wegen ihrer Grösse und geringen Zahl etwas unregelmässigen Anordnung der subhexagonalen Schilde.

Equicalastrobus und alle anderen erwähnten Zapfen sind eng miteinander verwandt. Die grosse Ähnlichkeit der Zapfen untereinander und die der dazugehörigen, aber nur selten in organischem Zusammenhang mit den Zapfen gefundenen Achsen zeigt, dass alle diese Fossilien zu einer natürlichen Gruppe gehören. Das einzige Merkmal, dass diese Feststellung beeinträchtigt, sind die Spitzen von *Equicalastrobus*. Für GRAUVOGEL-STAMM & ASH ist es diagnostisch sehr wichtig, es kann aber überbewertet sein.

¹² GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999: 1404): “The sporangiophore heads of *Equisetites arenaceus* ... also show an umbo in the middle of its outer side, ... (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1998) ... An equisetalean cone from the Middle Jurassic Formation Shemshak in Iran also has sporangiophore discs that have hexagonal umbos (CORSIN & STAMPFLI, 1977) ... Perhaps the umbos on the sporangiophore discs of these fossil equisetaleans are vestigial structures and remnants of this ancestral structure” (sporangiochor with leaf-like tips).

TEORETISCHE DISKUSSION

Nomenklaturmethode

Für die rekonstruierten Achsen, *Equisetites* cf. *arenaceus*, und Zapfen, *Equicalastrobus* sp. aus Sonora wird als aussagekräftiger Name *Equisetites aequicaliginosus* gewählt.

Der ICBN von Saint Louis (GREUTER, MCNEILL, BARRIE *et al.*, 2000) stellt frei, fossile Pflanzenteile als Morphogenera (oder Morphotaxa anderer Kategorien) zu beschreiben und in Familien zu stellen. Diese neue Figur, die die früheren Begriffen Organ- oder Formgattung ersetzt, ist teuer erkaufte. Neben den für alle Pflanzen gültigen Bestimmungen gibt es jetzt noch weniger Mittel, die willkürliche Aufstellung von Morphotaxa zu unterbinden.

Equisetites wurde seit dem 19. Jahrhundert immer zu den Equisetaceae gestellt. Im Sinn des ICBN von Tokyo hatte die Gattung einen Januskopf: als Formgattung konnte *Equisetites* vegetativ erhaltene Equisetaceen enthalten, zu denen sie aber nur illegal gehörten konnten, da Formgattungen ausdrücklich keine Familienzugehörigkeit haben konnten, andererseits aber war es eine “normale” Gattung, da der recht vollständig bekannte *Equisetites arenaceus* unbestritten zu dieser Gattung und Familie gehört. Seit St. Louis kann man aber von einem Morphogenus *Equisetites* für *Equisetum* ähnelnde Achsen mit zusätzlichen Organen sprechen und es zu den Equisetaceae stellen.

Die Achsen von *Equisetites* cf. *arenaceus* aus Sonora sind von der europäischen Art praktisch nicht verschieden. Als Art eines Morphogenus in strengem Sinn verstanden müsste die hier rekonstruierte Pflanze einen eigenen Gattungsnamen erhalten; denn formal betrachtet ist es unlogisch, dass zu zwei verschiedenen Morphogenera gestellte Sporangienstände, *Equicalastrobus* und die nicht besonders benannten Zapfen von *Equisetites arenaceus*, gemeinsam zu *Equisetites*, einem Morphogenus halbwegs rekonstruierter Pflanzen gehören sollen. Die Bearbeitung von *Equisetites arenaceus* durch KELBER & KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998) ändert nichts daran, dass die Gattung vor allem vegetative Achsen- und Blattreste umfasst. Die Arten sollen also aufgrund der vegetativen Organe unterschieden (und typifiziert) werden, aber andere Merkmale mögen interpretativ hinzutreten. Würde man *Equisetites* streng als normale Gattung für Gesamtpflanzen ansprechen, dann müssten die *Equisetites* spp., deren Zapfen nicht bekannt sind, in mindestens einer anderen neuen Gattung untergebracht werden, was zweifellos Verwirrung zur Folge hätte.

Equicalastrobus hätte früher als Name einer Formgattung fertiler Strukturen auf jeden Fall Priorität vor *Equisetites* gehabt. Der Code von Saint Louis (GREUTER, MCNEILL, BARRIE *et al.*, 2000) hat die Paläobotanik jedoch zum Glück von solchem Zwang befreit. Man beseitigt die besprochene nomenklatorische Unstimmigkeit, wenn man der Sachlogik gemäss wegen der erheblichen Übereinstimmung von *Equicalastrobus* mit den

Zapfen von *Equisetites* das hier besprochene Material aus Sonora als neue Art von *Equisetites* beschreibt. *Equicalastrobus* überlebt jedoch als Morphogenus trotz seines tendenziösen Namens.

Die Nennung eines nomenklatorischen Typus von *Equisetites aequicaliginosus* ist hier unter Berufung auf den wesentlich veränderten Code von St. Louis (GREUTER, McNEILL, BARRIE *et al.*, 2000), Artikel 8 und 9, gelöst. Abgesehen davon, dass nach Artikel 7.2 ein nomenklatorischer Typus nicht das 'typischste' oder repräsentativste Element des Taxons sein muss, bestimmt Artikel 8.2, dass in Bezug auf die Typifizierung ein Specimen zwar von einer einzigen Aufsammlung stammen muss, aber Teile mehrerer Individuen oder im Fall kleiner Pflanzen sogar viele Individuen umfassen kann. Nach Artikel 9.1 muss der Holotyp einer Art ein einzelnes ("the one") Specimen oder eine Abbildung sein. Der Holotyp einer fossilen Pflanze kann also aus mehreren Fragmenten oder Fossilien bestehen, also auch aus zwei, wie oben vorgeschlagen. Die gesamten Fragmente von *Equisetites* vom Fundpunkt 544, einem einzigen Gesteinsbrocken, die oben zu Ehren der selbständig denkenden Kollegen Anderson auch als Typuspaläodem bezeichnet sind, könnten als Holotyp gelten, sofern man die Rekonstruktion für richtig hält. Es gibt kein Gesetz, nach dem Rekonstruktionen nur durch Fossilien mit sichtbarem organischem Zusammenhang bewiesen werden dürfen.

Die Verdeutlichung der Typifizierung durch einen interpretativen Epityp soll dem Geist des ICBN entsprechend nur für in älterer Literatur schon veröffentlichte Holo- oder Lektotypen gelten, obgleich dem Wortlaut nach nur im Falle von Neotypen eine solche Einschränkung gelten muss. Das Obige zeigt, dass der ICBN nicht dazu dienen soll, die Publikation von sachlichen Erkenntnissen zu verhindern oder zu erschweren.

Der Name *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH

Die Ableitung der ganz ungewöhnlichen blattähnlichen Spitzen von *Equicalastrobus* aus den Brakteenwirteln, die in den Zapfen von *Calamites* mit den Sporangophorwirteln abwechseln, ist von GRAUVOGEL-STAMM & ASH stark hervorgehoben worden. Der Name *Equicalastrobus* ist unglücklich gewählt, da er einerseits vom ICBN geschützt, andererseits dem Sinn seiner Präambel entgegen eine einzige morphologische Hypothese "verewigt", wo mehrere und bessere gebildet werden können, so wie es auch bei *Calamites* viel früher der Fall war.

DIE EVOLUTIVE HYPOTHESE VON GRAUVOGEL-STAMM & ASH

Ein "missing link"?

GRAUVOGEL-STAMM & ASH scheint *Equicalastrobus* das "missing link" zu sein, das die Equisetaceae enger an

Calamites bindet, als gemeinhin angenommen wird; sie lassen die Calamitaceae und Equisetaceae aber als eigene Familien bestehen. Der Zusammenschluss dieser Familien war von GOOD (1975) vorgeschlagen, aber in die einschlägigen nordamerikanischen Lehrbücher nicht übernommen worden (TAYLOR & TAYLOR, 1993; STEWART & ROTHWELL, 1993).

Die "missing link"-Hypothese ist im Rahmen der morphologischen Theorie, die zwei altehrwürdige Interpretationszusammenhänge bietet, äusserst problematisch. Am ältesten ist die idealistische Lehre, die von der statischen "Urpflanze" ausgeht oder vom neueren typologischen Bauplanbegriff beherrscht wird. Aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts stammt ZIMMERMANN's dynamischere, "realhistorische" Lehre mit dem Telombegriff. Diese herausragenden theoretischen Einstellungen sind in Botanik und Paläobotanik fruchtbar, solange sie undoktrinären Forschern zur Orientierung dienen.

Zapfen mit abwechselnden Brakteen- und Sporangophorwirteln

GRAUVOGEL-STAMM & ASH sind der Ansicht, die wirteligen Brakteen, die in den zu *Calamites* gehörigen Zapfen zwischen die Sporangophorwirtel treten, seien bei *Equicalastrobus* mit den Sporangophoren verwachsen und ihre Enden ritten als blattähnliche Fortsätze auf der Aussenseite der Schilde. Auf dem Weg zur lebenden Gattung *Equisetum* seien die Spitzen reduziert worden, während der Sporangophor weiter ein Verwachsungsprodukt sei. Wer diese morphologische Deutung übernehmen will, muss beachten, dass die Calamitaceae nicht die einzige Bezugsgruppe sind. Brakteen und Sporangophorwirtel wechseln innerhalb der Zapfen oder entlang fertiler Achsenbereiche auch bei anderen paläozoischen Sphenophyten, zum Beispiel bei gewissen Sphenophyllales, und bei solchen "Phyllotheceae", die heute auch Gondwanostachyaceae genannt werden, ab. Besonders bemerkenswert ist der mesozoische *Equisetites bracteosus* KON'NO (1962), der zur Nachuntersuchung reizt.

Sphenophyten mit Dornspitzen des Schilds

Nach GRAUVOGEL-STAMM & ASH sind die blattähnlichen Umbospitzen von den freien Brakteen von *Calamites* abzuleiten, aber sie übersehen dabei Alternativen. Es gibt mehrere mesozoische Equisetales, deren Schilde nicht flach sind wie bei *Equisetum* oder den oben besprochenen Arten von *Equisetites*. Mehrere Gattungen haben brakteenlose Zapfen und Schilde mit Dornfortsätzen. Die Schilde von *Asinisetum*, auch aus der Trias von Sonora, enden in einer mehr oder weniger stark gekrümmten dornartigen Emergenz (WEBER, in Vorbereitung). Ähnlich ist *Echinostachys* BRONGNIART, in der Sporangienstellung deutlich von *Equisetum/Equisetites/Equicalastrobus* verschieden, der nicht in deren nähere Verwandtschaft gehört. Stark gekrümmte Dornfortsätze scheinen auch

bei ASH's (1985) *Schizoneura harrisii* vorhanden. Man kann also anzweifeln, dass die blattähnlichen Umbospitzen bei *Equicalastrobus* durch Verschmelzung entstanden sind. Ebenso gut könnten sie spezialisierte, ursprünglich dornähnliche Umbospitzen sein und Blätter nur vortäuschen. Dennoch sei die von GRAUVOGEL-STAMM & ASH bevorzugte Beweisführung näher betrachtet.

Teratologie bei GRAUVOGEL-STAMM & ASH

Bei ihren teratologischen Betrachtungen haben GRAUVOGEL-STAMM & ASH BROWNE (1926) zitiert: "... es ist unsicher ob sie für die morphologische Deutung einen grossen Wert haben ..." (übersetzt v. Verf.). KAPLAN (2001), der sich auch auf dies Gebiet begibt, hat die Bedeutung der Morphologen Karl von GOEBEL und Wilhelm TROLL besonders hervorgehoben. Sowohl GOEBEL (1913)¹³ als auch TROLL (1937)¹⁴, ein später Vertreter der typologischen Morphologie, waren so skeptisch wie BROWNE.

Bei *Equisetum* sind teratologische Bildungen nicht selten, und wurden von GRAUVOGEL-STAMM & ASH zur Verdeutlichung ihrer Ansichten herangezogen. Solche Missbildungen wurden schon von GOOD (1975) nach der Entdeckung von Hapteren bei zu *Calamites* gehörigen Sporen (GOOD & TAYLOR, 1975) angeführt, um die enge Verwandtschaft von *Calamites* mit *Equisetum* hervorzuheben.

PAGE (1972, cf. KAPLAN 2001, fig. 25), von GRAUVOGEL-STAMM & ASH zitiert, hat Hinweise auf die Blattnatur der Sporangiphoren von *Equisetum* gegeben. Noch ausdrucksvoller ist ein von ZIMMERMANN (1959, Abb. 121 B) abgebildeter *Equisetum* mit interkalaren Sporangiphorwirteln und einer distalen vegetativen Achsenendung mit vier Blattwirteln. Zwischen die normal ausgebildeten Sporangiphoren und das vegetative Achsenende tritt ein Wirtel Sporangiphoren mit blattähnlichen Fortsätzen. Die von ZIMMERMANN und PAGE mitgeteilten Tatsachen beweisen vielleicht die Blatt- oder Sporophyllnatur der Sporangiphoren, nicht aber, dass die blattähnlichen Umbofortsätze durch Verschmelzung von Brakteen mit Sporangiphoren oder durch eine Verschiebung der Brakteen aus einer interkalaren Stellung zwischen den Sporangiphoren in eine terminale zurückgehen. Genauer beweisen die teratologischen Fakten kaum mehr, als dass *Equicalastrobus* und *Equisetites* mit *Equisetum* wahrscheinlich nahe verwandt

sind, und zur natürlichen monophyletischen Familie Equisetaceae gehören.

Nach ZIMMERMANN und ein Jahr vor PAGE (1972) hatte BIERHORST (1971) vegetativ durchwachsene Zapfen von *Equisetum arvense* L. abgebildet, die mit ZIMMERMANN's Exemplar darauf hinweisen könnten, dass die Vorfahren von *Equisetum* welcher geologischen Etappe auch immer im Normalfall interkalare oder durchwachsene Sporangienstände oder, in anderen Worten, fertile Internodien hatten. Es ist bekannt, dass solche Vorfahren nicht unter den Calamitaceae, sondern vor allem bei den Tchernoviaceae zu suchen wären. Weitere missgebildete *Equisetum*-halme bei BIERHORST haben Äste und Blätter in helicoidaler Stellung und mögen auch zu Interpretationen herangezogen werden, von daher ist aber keine Erhellung über wahre phyletische Beziehungen von *Equisetum* zu erwarten.

Die Bildung der blattähnlichen Spitzen infolge von Parasitismus, zum Beispiel Virose, Pilzbefall oder Gallenbildung sowie metabolische Störungen sind als Ursachen unbeweisbar, aber auch nicht sicher auszuschliessen.

Keine Evidenz zugunsten einer Verschmelzung

GRAUVOGEL-STAMM & ASH's Annahme, die blattähnlichen Spitzen von *Equicalastrobus* seien durch Verschmelzung interkalarer Brakteen mit Sporangiphoren entstanden, wird zwielichtig, wenn die Brakteen und Sporangiphoren im Sinn der Telomtheorie als homolog angesehen, oder wenn die Sporangiphoren, wie in Europa häufig, der typologischen Tradition folgend als Sporophylle betrachtet werden (cf. ZIMMERMANN, 1959; TROLL mit HÖHN, 1973). Die erste Möglichkeit ist etwas abstrakt, die zweite teratologisch gestützt. Auf jeden Fall kann somit die vermutete Verschmelzung mit Hilfe des Beweises der Blattnatur der blattähnlichen Spitzen nicht mehr begründet werden.

GRAUVOGEL-STAMM & ASH haben zur Stützung ihrer Hypothese nebensächlich die Telomtheorie in Betracht gezogen. Implizit aber habensie hinsichtlich der Homologie von Sporangiphoren und Blättern eine ganz undeutliche Stellung eingenommen, da sie die Sporophylle der Lycophyta gegen die übliche Terminologie gelegentlich als Sporangiphoren bezeichnen (cf. GRAUVOGEL-STAMM & ASH, 1999: 1393), während der Sporangiphor von *Equicalastrobus* in den Erklärungen der Abbildungen (cf. GRAUVOGEL-STAMM & ASH, 1999, fig. 1) hin und wieder Sporophyll genannt wird. Dabei handelt es sich um literarische Teratologien.

Die Blattähnlichkeit der Umbospitzen von *Equicalastrobus* allein beweist weder ihre Homologie mit einer Braktee aus dem Zapfen von *Calamites*, also mit einem Blatt, noch dass der Sporangiphor ein Sporophyll ist. Dem Verfasser scheint letztere Homologie nicht evident zu sein. Sie ist hier in Übereinstimmung mit nordamerikanischen Lehrbüchern ausgeklammert (STEWART & ROTHWELL, 1993; TAYLOR & TAYLOR, 1993), weswegen die von

¹³ GOEBEL (1913: 328): "Wenn Mißbildungen überhaupt zu irgendwelchen morphologischen Schlüssen Verwendung finden sollen, so darf die abnorme Bildung keine regellose sein."

¹⁴ TROLL (1937: 38) "... wenn überhaupt den teratologischen Erscheinungen eine Bedeutung für die Erklärung normaler Gestaltungsverhältnisse beizumessen sein soll, so ist das nur möglich unter der Voraussetzung, dass über dem teratologischen Vorgehen die höhere Frage nach den typischen Zusammenhängen nicht vergessen wird."

GRAUVOGEL-STAMM & ASH vorgebrachten Beweise der Blattnatur der blattähnlichen Spitzen besprochen werden muss.

Kein Beweis der Blattnatur der Umbospitzen bei GRAUVOGEL-STAMM & ASH

Die Blätter primitiver Sphenophyten, wie *Pseudobornia*, die Sphenophyllales, *Archaeocalamites*, sind oft dichotom geteilt oder haben eine dichotome Nervatur; sie werden deshalb hier als Makrophylle betrachtet. Man kann also sagen, dass möglicherweise alle Sphenophytenblätter Makrophylle sind, oder Mikro- und Makrophylle in der Gruppe nebeneinander gegeben sein können. Im Gegensatz zu einer Überlegung von KAPLAN (2001) sind die Sporangiothoren jedoch nicht fraglos makrophyllisch. Dieser Terminus enthält die griechische Wurzel 'phylon', und meint daher ein Blatt, nicht ein Organ, das potentiell im Lauf der Evolution wohl ein Blatt hätte werden können, aber nie ein Trophophyll war. Es ist wahrscheinlich, dass in die Evolution des Sphenophytenporangiothors keine Trophophyllphase eingeschaltet war und die Grundprozesse der Planation und Verwachsung im Sinne der Telomtheorie von ZIMMERMANN durch simultane Reduktion abgeschwächt oder ausgeschaltet wurden. *Eviostachys* ist wohl nicht das geeignetste Beispiel, aber der Zapfen der moderneren *Phyllothea australis* dürfte ein deutlicher Hinweis sein (TOWNROW, 1955; zit. nach BOUREAU, 1964). Der Sporangiothor dieser nicht strikt equisetiden Art hat durchaus nichts mit einem Blatt gemein. Daneben gibt es aber auch Sphenophyllales, deren Zapfen eher an Sporophylle denken lassen. Obleich ihre Verwandtschaft mit den Equisetales nicht eng ist, seien sie zur Vermeidung von Einseitigkeit hier erwähnt.

Der evolutive Weg von den interkalaren Brakteen bei *Calamites* zu den blattähnlichen Spitzen von *Equicalastrobus* durch Fusion oder Verschiebung liegt, falls es ihn gibt, im Dunklen. Ebenso mangelt es an Pflanzen, die den Übergang von *Equicalastrobus* zu *Equisetum* veranschaulichen.

GOOD (1975) hat *Pendulostachys*, einen Calamitenzapfen mit basal verwachsenen Sporangiothoren und Brakteen, beschrieben und beobachtet, dass die Leitbündel nicht miteinander verschmelzen. GOOD (pers. Mitt., 2001) findet, "keinerlei signifikanten anatomischen Unterschiede zwischen Sporangiothoren von *Calamites* und *Equisetum*. Wären die Sporangiothoren von *Equisetum* durch Fusion mit einer Braktee entstanden, sollte es sich in der Sporangiothoranatomie zeigen, vielleicht im Vorhandensein eines zusätzlichen Leitbündels" (Übersetzung d. Verf.).

Zum Beweis einer Versetzung oder "Springen" der Brakteen aus einer interkalaren in eine terminale Stellung auf dem Umbos wäre keine anatomische Evidenz erforderlich. Eine solche Umordnung ist nicht auszuschliessen, aber wenig wahrscheinlich, da sie eine erhebliche Änderung der Determination und Differenzierungsfolge von Organen voraussetzt.

Auf KAPLAN's (2001) Hypothese von der Megaphyllnatur der Sporangiothoren zielt die Frage, warum es unmöglich sein soll, Organe verschiedenen evolutiven Ursprungs oder dem Bauplan entsprechend verschiedene Organe gemeinsam und jeweils in Wirteln an einer Zapfenachse zu finden? Es ist binsenwahr, dass bei *Equisetum* regelmässig Wurzeln, sowie vertizillate Blätter, Äste und Sporangiothoren an ein und derselben kontinuierlichen Achse stehen. Wenn ausser Blättern Äste an vegetativen Achsen stehen können, dann können und dürfen die Sporangiothoren von *Calamites* als modifizierte Syntelome mit Achsenatur, die Brakteen aber selbstverständlich als Blätter angesehen werden.

Weiter ist die Verschmelzung von Brakteen und Sporangiothoren keineswegs der einzige Weg, die Zapfen von *Equicalastrobus* morphologisch zu deuten. Die Blattnatur der Umbospitzen ist trotz ihrer Abflachung und Faltung, trotz vermutlicher Mittelrippen und selbstverständlich auch trotz ihrer früheren Verwechslung mit Sporophyllen von *Lycostrobus* noch unbewiesen.

Vaskularisierung und Neuinterpretation der blattähnlichen Umbospitzen

GRAUVOGEL-STAMM & ASH's Material ist fast ohne organische Substanzerhalten. Ihre glänzenden Fotografien zeigen sicher alle erhaltenen Merkmale der Zapfen und der Umbospitzen.

GRAUVOGEL-STAMM & ASH äussern: "Einige blattähnliche Umbospitzen sind deutlich in der Mittellinie gefaltet, was implizit bedeutet, dass sie eine Mittelrippe hatten und bilateralsymmetrisch waren" (Übers. des Verf.). Ihre Abflachung weist jedoch nicht unbedingt auf Blattnatur hin (vgl. auch Kladodien), und Bilateralsymmetrie ist nicht dasselbe wie Dorsiventralität. Feine Längslinien der blattähnlichen Fortsätze in GRAUVOGEL-STAMM & ASH's fig. 5 und 7 markieren möglicherweise entweder "abaxiale" Kanten, oder "adaxiale", durch die Faltung der Hälften entstandene Furchen, oder beides, wenn zwei subparallele Linien zu sehen sind. Diese Linien sind Oberflächenbildungen. Solche Kanten zeigen oft Mittelrippen an, aber nicht immer. Eine kurze "adaxiale Mittelfurche", ist auf fig. 26 am besten zu sehen, darüber hinaus aber kann man das Vorhandensein "adaxialer" Furchen nur vermuten. Der blattähnliche Fortsatz könnte also auch einen flach dreieckigen Querschnitt und nur eine abaxiale, mehr oder weniger scharfe Kante gehabt haben. Schliesslich kann die Faltung auch erst durch Druck nach der Einbettung der Zapfen zustande gekommen sein.

Physisch vorhandene Mittelrippen sind an den Belegen nicht zu erkennen, und die 'implizite Bedeutung', an die sich die Interpretation GRAUVOGEL-STAMM & ASH's knüpft, enthält ungewisse Annahmen. Ihre fig. 24, scheint unten Mittelrippen zu zeigen. In der oberen Hälfte zeigt das Bild dagegen, dass die wirkliche Breite der Umbospitzen nur zu sehen ist, wenn sie bei der Einbettung horizontal zu liegen kamen, und dann zeigen sie keine Spur einer Faltung und noch weniger eine Mittelrippe. Die

Zeichnungen der Sporangioophoren bei GRAUVOGEL-STAMM & ASH (fig. 1, 2) sollen zeigen, dass die "Mittelrippen" am Umborand entspringen. An dieser Stelle ist jedoch in ihren Fotografien keinerlei Blattspurnarbe zu erkennen. GRAUVOGEL-STAMM & ASH's Meinung hinsichtlich des Vorhandenseins einer solchen ist nicht begründet.

Ein Leitstrang beweist die Blattnatur auch bei Equisetales nur, wenn er dorsiventral ist. Weitere Betrachtungen über Achse und Blatt führen in den Bereich der Semantik, und letztlich vielleicht zu der von GOETHE stammenden Vermutung, wenigstens bei höheren Pflanzen sei alles Blatt (cf. KAPLAN, 2001).

Es ist einfacher, die blattähnlichen Umbofortsätze von *Equicalastrobus* mit den Dornfortsätzen anderer mesozoischer Sphenophyten in Verbindung zu bringen und sie als eine vor allem im Mesozoikum vorkommende Umgestaltung des Schilids anzusehen, die evolutiv erfolglos blieb.

Beziehung zwischen Umbo und blattähnlicher Umbospitze

Leider gibt es keinen Weg, die Ontogenie von *Equicalastrobus* objektiv zu untersuchen. Der junge Zapfen brauchte Schutz gegen Austrocknung, worauf der vorzeitige Abschluss des Wachstums des Umbos bei modernen *Equisetum* spp. hinweist. Die Umbospitzen von *Equicalastrobus* entwickelten sich sicher vor der Expansion des Schilids mit Sporangien und waren zunächst dem proximalen Teil des Sporangioophors ähnlich. Sie wurden aber früh zum Schutz der Sporangioophoren gegen den Stiel abgewinkelt, an den jungen Zapfen angedrückt und abgeflacht, also blattähnlich. Die Umbospitzen ebenso wie die Schilde bei *Equicalastrobus* sp. aus Sonora dürften während oder nach der Zapfenreife leicht abgefallen oder abgebrochen sein.

Die Zapfen anderer grosser *Equisetites*-Arten, vor allem *Equisetites arenaceus*, besaßen jedoch keine solchen Fortsätze. Auch die jungen Zapfen von *Equisetites arenaceus* hatten solche Spitzen nicht (KELBER & KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1998, Taf. II, fig. 1-3, 5, 6). Die kleinen Blättchen, die bei *Equisetites arenaceus* unterhalb der Zapfen an den dünnen fertilen Ästen standen, boten den vor der Sporenreife recht gross werdenden Zapfen wenig Schutz. Die Besonderheit von *Equicalastrobus* weist vielleicht auf ein trocken-heisses Klima.

***Pinus*, ein Präzedenzfall**

Die Reproduktionsorgane der Pflanzen werden gern als "konservativ" und unter Umweltseinflüssen weniger variabel angesehen, als die vegetativen. In der paläobotanischen Taxonomie waren sie privilegiert durch die noch vor Kurzem bei Rekonstruktion verpflichtende Priorität der Namen auf Reproduktionsorgane gegründeter Gattungen gegenüber solchen vegetativer Organe. Evolutiv waren aber alle Organe gleichermassen veränderlich. Der Präzedenzfall *Pinus* (MARTÍNEZ,

1948; GAUSSEN, 1960) erhellt, dass die blattähnlichen Spitzen von *Equicalastrobus* sowie deren Fehlen bei *Equisetites* und den übrigen Equisetaceae nicht unbedingt gattungsdiagnostisch sein müssen. Die Untergattungen *Haploxyylon* oder *Cembrapinus* (GAUSSEN, 1960) und *Diploxyylon*, werden primär mit Hilfe von anatomischen Merkmalen vegetativer Organe unterschieden.

Viele *Pinus*-Arten haben Samenschuppenkomplexe mit gestutzten Apophysen und unansehnlichem Umbo (*Pinus halepensis*; *ponderosa*-Gruppe). Bei manchen Arten dieser Gruppe finden sich aber viel grössere, spitze Umbos, die wie Dornen aussehen können (*P. muricata* und *pungens*; *taeda*-Gruppe). Bei *Diploxyylon*-Arten finden sich auffällige Apophysen, die manchmal abgeflacht, sehr lang und an der Basis breit sind, und distal in eine zungenförmige Endigung mit feinem Umbo übergehen (*Pinus veitchii* der *ayacahuite*-Gruppe aus Mexiko).

Eine Homologie der Zapfen der Equisetaceae mit den Kiefernzapfen kommt selbstverständlich nicht in Betracht. Letztere dienen als Beispiel grosser Formvariabilität reproduktiver Elemente in einer vegetativ weniger vielgestaltigen Gattung. Es ist bemerkenswert, dass sich die Untergattungen von *Pinus* nicht in erster Linie auf das Vorkommen voluminöser, essbarer Samen bei *Haploxyylon* oder *Cembrapinus* oder deren Fehlen bei *Diploxyylon* stützt, und dass die drastischen Proportionsunterschiede bei den Samenschuppen nur für losere Gruppierungen unterhalb des Rangs der Untergattungen gebraucht werden. In der geläufigsten Klassifikation von *Pinus* werden vegetative Merkmale über die reproduktiven gestellt, und *Pinus* ist als Gattung heil und ganz geblieben.

Die Sporangioophoren von *Echinostachys* und *Asinisetum* (WEBER, in Vorbereitung) mit Dornfortsätzen, von *Equicalastrobus* mit blattähnlichen Spitzen und diejenigen ohne Spitze, wie bei *Equisetites* oder *Equisetum*, zeigen keine grösseren Unterschiede, als die Samenschuppenkomplexe von *Pinus*. Die im vegetativen Bereich schmale Formenpalette bei *Equisetum* und *Equisetites* dient oft als Lehrbeispiel, die wachsende Zahl fossiler Equisetales-Zapfen mit diversen terminalen Emergenztypen weist jedoch darauf hin, dass die Merkmale der Reproduktionsorgane nicht starr konservativ sind.

Diversität und Verwandtschaft der mesozoischen Riesenschachtelhalme

Riesenhafte *Equisetites*-Arten sind in der Trias und dem Jura von Laurasien nicht selten, aber eine genaue Artenzahl kann nicht genannt werden. Ihr Vorkommen in verhältnismässig "kurzer" Zeit, ihre offenbar begrenzte geographische Verbreitung, und ihre morphologische Ähnlichkeit untereinander deuten an, dass es sich um eine besondere, natürliche Gruppe innerhalb der Gattung gehandelt hat. Die Typusart der Gattung, *Equisetites muensteri*, ist recht verschieden von den "Riesen" wie *Equisetites arenaceus*, und könnte als eigene Gattung

gelten. Es ist aber besser, die Kirche im Dorf zu lassen und allenfalls an eine Untergattung zu denken.

SCHLUSSBEMERKUNGEN

1) Fundumstände erlauben *Equicalastrobus* sp., Schachtelhalmzapfen aus Sonora, und die eng assoziierten Achsenreste, *Equisetites* cf. *arenaceus*, als eine Gesamtpflanze anzusehen, obgleich der Zusammenhang der Teile nicht beobachtet werden konnte. Ausserdem spricht für die Rekonstruktion: (a) Es ist unmöglich, die vegetativen und reproduktiven Organe je mit einer dritten Art der Flora aus Sonora zu rekonstruieren. (b) Von den drei aus der Chinle-Formation bekannten Gattungen der Equisetales steht nach dem Ausscheiden von *Schizoneura* und *Neocalamites* nur *Equisetites* für die Rekonstruktion der Gesamtpflanze mit *Equicalastrobus* zur Wahl. (c) Die Zapfen der Typusart von *Equicalastrobus*, die Zapfen aus Sonora und die von *Equisetites arenaceus* sind morphologisch sehr ähnlich. Auf diese Indizienkette gestützt, betrachtet der Verfasser die Rekonstruktion als zwingend bewiesen. Die Gesamtpflanze ist ein abstrakter Konstrukt, der induktiv und deduktiv zustandekam und der Wirklichkeit entspricht. Es handelt sich nicht um eine Morpho-Species

2) Die Unterschiede zwischen *Equicalastrobus chinleana* GRAUVOGEL-STAMM & ASH, aus den USA, und den Zapfen aus Sonora, Mexiko, können wegen verschiedener Erhaltung kaum abgewogen werden. Der Gebrauch einer offenen Nomenklatur im Falle von *Equicalastrobus* sp. aus Sonora erlaubt, die Identifikation mit *Equicalastrobus chinleana* zu vermeiden. *Equicalastrobus* wurde von GRAUVOGEL-STAMM & ASH als Morphogenus für Zapfen aufgestellt, wobei offen blieb, zu welchen vegetativen Equisetales sie gehören. Anders als die Art aus den

USA umfasst das Material aus Sonora Achsen- und Zapfenreste. Der Vergleich der Pflanze aus Sonora mit *Equicalastrobus chinleana* kann nicht auf die vegetativen Teile ausgedehnt, und die Identität dieser Zapfen nicht voll verifiziert werden. Der hier gewählte Name der Gesamtpflanze aus Sonora trägt dem Rechnung.

3) Um die Achsenreste aus Sonora gleich wie die Zapfen zu behandeln, sind sie hier als *Equisetites* cf. *arenaceus* bezeichnet, was ebenfalls ein methodischer Kunstgriff ist. Es ist in *Equisetites aequicaliginosus* aufgenommen, obgleich die Achsen aus Sonora diagnostisch kaum von *Equisetites arenaceus* aus Mitteleuropa abgetrennt werden können.

4) *Equisetites arenaceus* ist ein empirischer, etwas nebelhaft abgegrenzter, ursprünglich auf vegetative Fragmente gegründeter Artbegriff, der sich nach und nach ohne befriedigende diagnostische Abstützung entwickelte. Diese Art kann als Beispiel für die Schwierigkeiten dienen, die ANDERSON & ANDERSON (1983, 1985, 1989) veranlasst haben, zusätzlich zur üblichen Typenmethode Typus-Paläodeme zu benennen. *Equisetites arenaceus* stellt nach einer langen Entdeckungsgeschichte heute eine Gesamtpflanze mit sehr variablen Achsen, Wurzeln, samt den jetzt sehr gut bekannten, von *Equicalastrobus* verschiedenen, aber nicht mit einem besonderen Gattungsnamen bedachten Zapfen dar. *Equisetites arenaceus* teilt mit den meist nur vegetativ bekannten *Equisetites*-Arten den Zug, dass vegetative Merkmale zur Artdiagnose dienen müssen, während *Equicalastrobus* auf Zapfen bezogen ist. Beide Gattungen sind Morphogenera, sollten also "eigentlich" keine Gesamtpflanzen einschliessen. Ambivalenz bei mit Zapfen bekannten Arten von *Equisetites* ist zu tolerieren.

5) (a) Die vegetativen Reste von *Equisetites arenaceus* aus Europa sind mit denen aus Sonora durch grosse

Tafelerklärungen

(Wenn nicht anders angegeben sind die Fossilien in natürlicher Grösse wiedergegeben)

Tafel I

Equisetites sp. 1, 2 und *Equisetites* cf. *arenaceus* oder *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov.

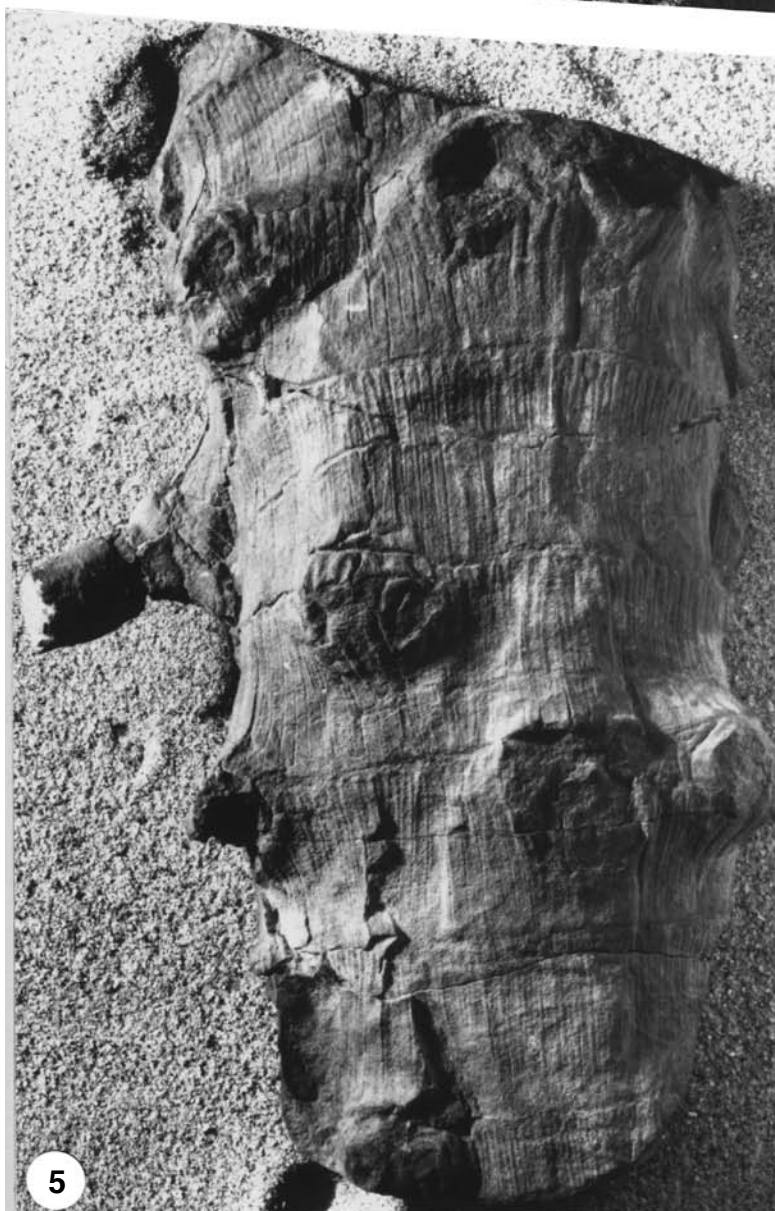
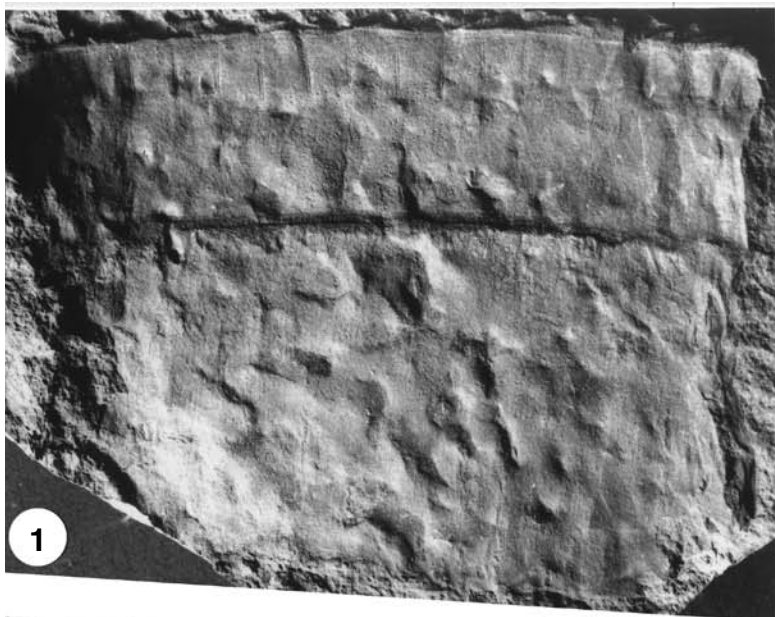
Fig. 1-2: *Equisetites* sp.1. Grosses Achsenfragment mit distaler Blattscheide (Specimen IGM-PB-1186; Fundort 522, jedoch aus einer anderen Schicht, als der Geröllblock mit *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. Fig. 2: x 2).

Fig. 3-4: *Equisetites* sp. 2. Kleines Fragment einer Blattscheide mit dreieckigen Blattscheitelzähnen (Specimen IGM-PB-1186; Fundpunkt 543 B, Chamina Sur. Fig. 4: x 2).

Fig. 5-6: *Equisetites* cf. *arenaceus*.

5: *In situ* erhaltenes Rhizom mit Wurzelnarben und einer ansitzenden Wurzelbasis (Specimen IGM-PB-1178; aus einem Geröllblock vom Fundort 522 La Barranca; x 0.5).

6: Abgelöste Blattscheide (Specimen IGM-PB-491A-G), Fundpunkt 509 Camino El Tule-Chamina).



Ähnlichkeit verknüpft, und tatsächlich gibt es keinen diagnostisch wirksamen Unterschied zwischen diesen Achsen. (b) Das hier beschriebene Achsenmaterial ist mit den *Equicalastrobus* sp. genannten Zapfen aus Sonora durch einen schlüssigen Indizienbeweis verbunden. (c) Dieselben Zapfen aus Sonora sind bei Gattungsidentität auch mit *Equicalastrobus chinleana* aus den USA verknüpft. GRAUVOGEL-STAMM & ASH betrachten die Zapfen von *Equisetites arenaceus* und *Equicalastrobus* als so verschieden, dass ihnen ihr neues Morphogenus gerechtfertigt schien. Diese logisch unhaltbare Lage erforderte eine sachliche oder begriffliche Erklärung. Eine (oder mehrere) der genannten Verknüpfungen könnte(n) trügerisch sein, obgleich sie alle gründlich abgewogen wurden: (a) Die Bestimmung der Zapfen aus Sonora als *Equicalastrobus* könnte falsch sein. (b) Die Diagnose von *Equisetites arenaceus* könnte hinsichtlich der vegetativen Merkmale versagen und die Trennung des Materials aus Europa und Sonora verhindern. (c) Die Rekonstruktion könnte irrig sein.

Es muss aber auch geprüft werden, ob der Unterschied zwischen den Zapfen von *Equisetites arenaceus* und *Equicalastrobus* von GRAUVOGEL-STAMM & ASH richtig bewertet wurde.

6) Es ist unlogisch, dass *Equisetites arenaceus* mit verschiedenen Zapfentypen, dem nicht besonders benannten aus Europa und, vermittelt durch das Material aus Sonora, mit *Equicalastrobus* in Verbindung gebracht wird. Zweifellos muss eine biologische Art in dem als *Equisetites arenaceus* bezeichneten Konglomerat der Fossilien und der Collage der Beschreibungen in der Literatur existieren. Diese gute Art muss in Europa gelebt haben. Da in Europa bisher nie Zapfen von *Equicalastrobus* zusammen mit Achsen von *Equisetites arenaceus* gefunden wurden, ist die Rekonstruktion durch FRENTZEN (1934) und KELBER (1990, 1991) gültig. Trotz der Achsen, die *Equisetites arenaceus* gleichen, kann die rekonstruierte Gesamtpflanze aus Sonora nicht zu dieser Art gestellt werden.

7) Selbst wenn man entscheidet, *Equisetites arenaceus* könne wie ein Puzzle in regionale Arten unterteilt werden,

bleiben die Fragen: Warum sollte eine mesozoische, sehr grosse Art von *Equisetites* nicht Zapfen vom *Equicalastrobus*-Typ haben können? Der Verfasser findet nach sorgfältigem Abwägen der paläobotanischen Tatsachen und der nomenklatorischen Alternativen den Unterschied zwischen den Zapfen von *Equisetites arenaceus* und *Equicalastrobus* durch GRAUVOGEL-STAMM & ASH überbewertet und ihre Beschreibung eines neuen Morphogenus unnötig. Um dies zu erhärten wurden die *Equicalastrobus*-Zapfen hier morphologisch neu interpretiert und der Präzedenzfall *Pinus* angeführt.

8) GRAUVOGEL-STAMM & ASH halten die interkalaren Brakteen der Zapfen von *Calamites* und die blattähnlichen Spitzen der Sporangiphoren von *Equicalastrobus* für homolog, und die distale Stellung der letzteren für das Ergebnis einer Verwachsung. Zum Beweis werden Betrachtungen über die Blattnatur der Umbospitzen angeführt. Diese Argumente sind überflüssig, wenn die Sporangiphoren als Blätter (Sporophylle) betrachtet werden, oder wenn entsprechend der Telomtheorie für Brakteen und Sporangiphoren ein wesensmässig gleicher Ursprung angenommen wird. Wenn man die Homologie ablehnt, könnte man GRAUVOGEL-STAMM & ASH friedfertig zustimmen. Andererseits ist eine *de novo*-Entstehung von dorn- oder blattähnlichen Emergenzen des Schilds als Alternative attraktiv. Dornspitzen kommen bei *Schizoneura-Echinostachys* und *Asinisetum*, sowie bei *Schizoneura* aus den südwestlichen USA vor. Die hypothetischen Möglichkeiten der Evolution der blattähnlichen Spitzen bei *Equicalastrobus* durch Verschmelzung, Verschiebung (oder Sprung) von ehemals unabhängigen Brakteen, oder die Annahme einer Modifikation dornartiger Emergenzen sind zunächst gleichwertige Arbeitshypothesen. Die hier verfochtene Emergenzhypothese ist am einfachsten, und wurde auch deshalb hier vorgeschlagen. Der Name *Equicalastrobus* empfiehlt eine einzige morphologisch-evolutive Interpretation und widerspricht daher dem Geist der Präambel des ICBN.

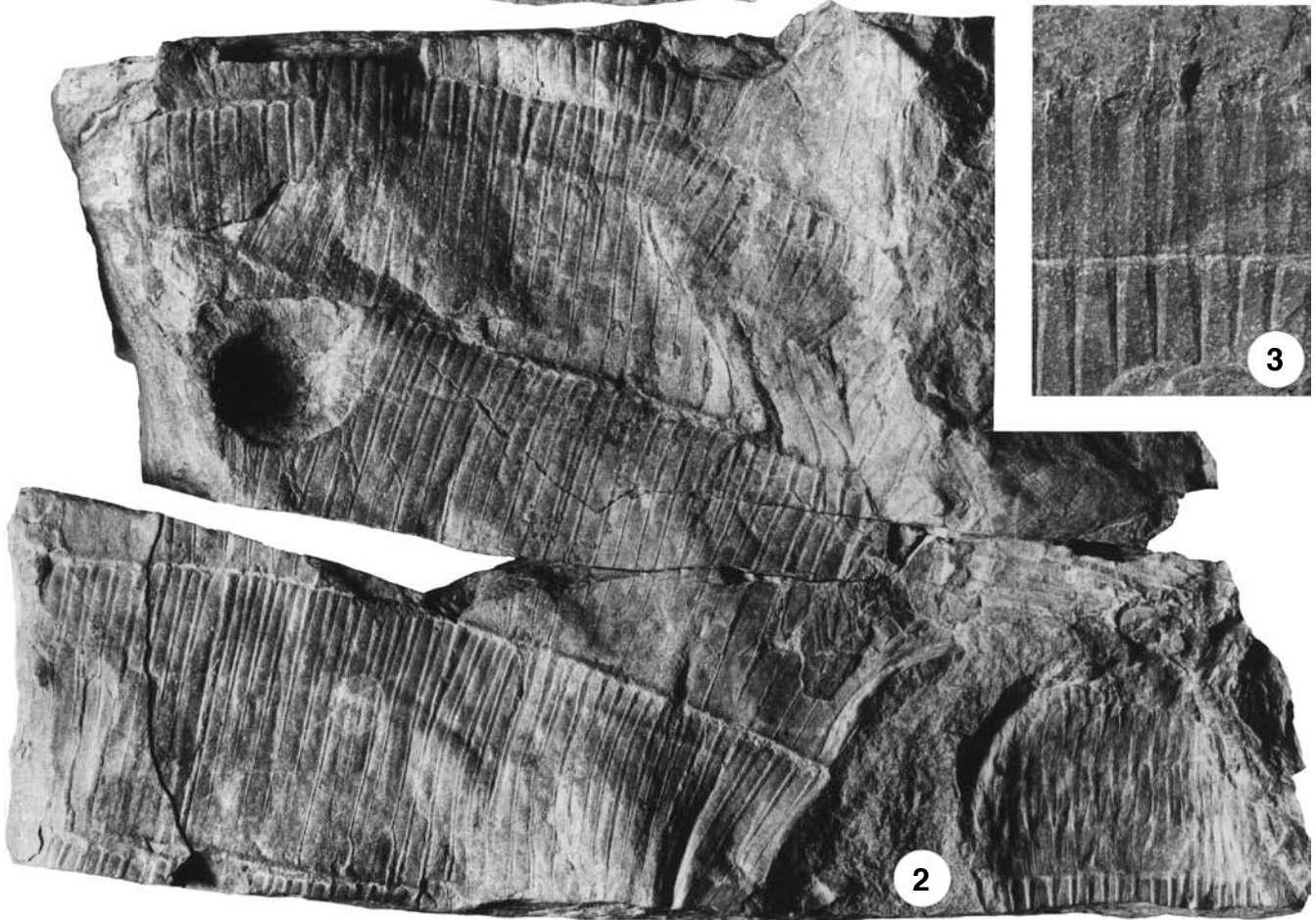
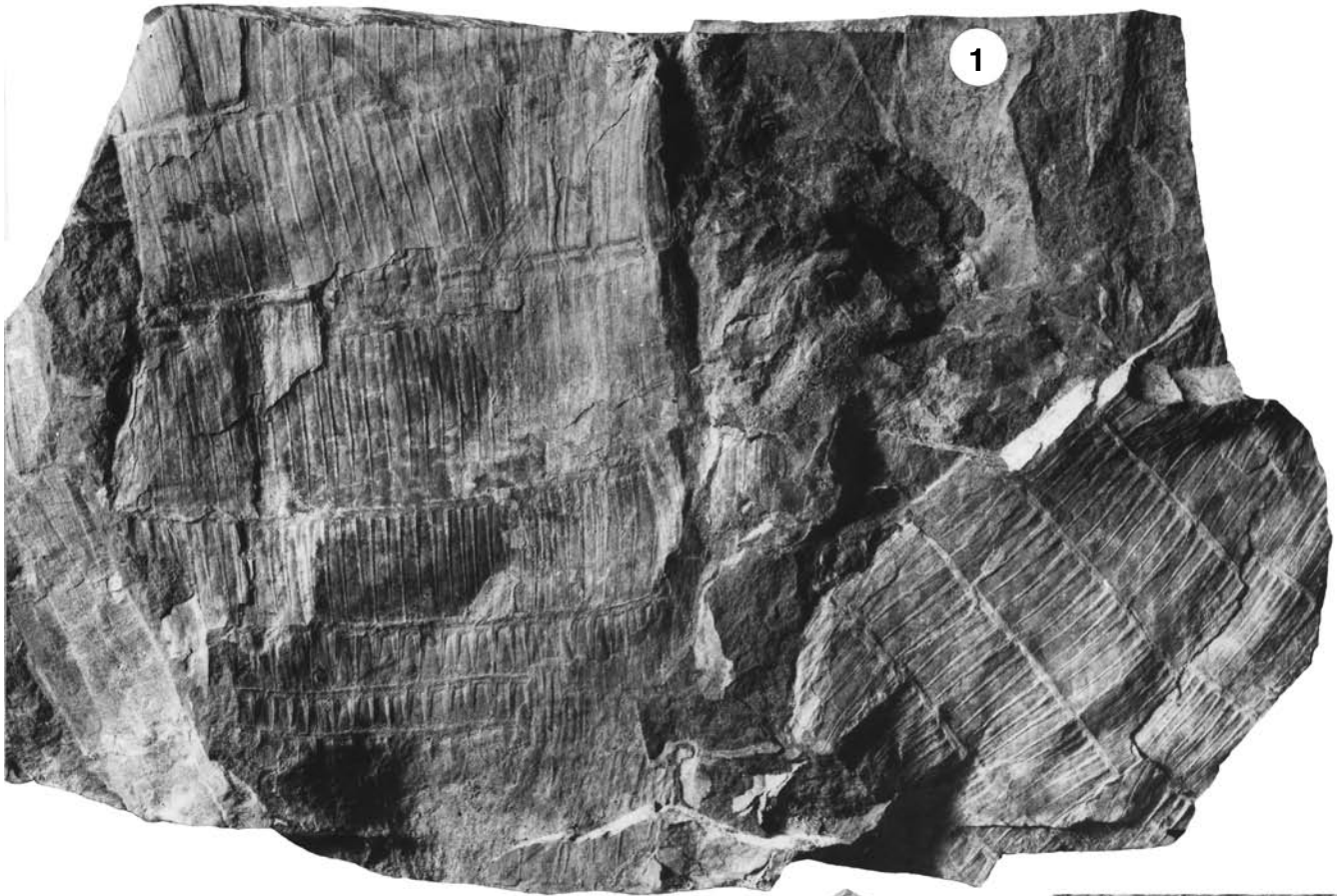
Tafel II

Equisetites cf. *arenaceus* oder *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov.

Fig. 1: Achsen. Beachte die sehr kurzen Internodien einer Wechselzone bei dem grösseren Bruchstück (Zum Holotyp von *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. gehörig. Specimen IGM-PB-722 A; Fundpunkt 544 (Typuspaläodem), La Barranca. Arroyo (x 0.75).

Fig. 2: Achse mit scheinbar vertiefter Wurzelnarbe (links) und basalem Teil einer Wurzel (rechts). Rechts unten dünnere Achse. (Holotyp von *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. Specimen IGM-PB-723A, oberes Teilstück, und 723B, unteres Teilstück, Fundpunkt 544 (Typuspaläodem), La Barranca, Arroyo (x 0.75).

Fig. 3: Rinden- und Scheidenfragment mit einem erhaltenen Blatzzahn (Specimen IGM-PB-544-724; Fundpunkt 544 (Typuspaläodem), La Barranca. Arroyo (x 2).



DANK

Allen Förderern und Freunden sei gedankt. Viele Studenten haben unter der Anleitung des Verfassers gesammelt. Besonders genannt seien Alfonso TORRES-ROMO, Ricardo TREJO-CRUZ, Angel ZAMBRANO-GARCÍA und Raúl CONTRERAS-MEDINA. Die Fotografien wurden stets mit dem Verfasser von Armando ALTAMIRA-GALLARDO und Héctor HERNÁNDEZ-CAMPOS hergestellt, denen diese Arbeit gewidmet sei. Das spanische, dann englisch gefasste Manuskript hat viele Revisionen durchlaufen. Susana MAGALLÓN-PUEBLA und Charles W. GOOD verbesserten die erste englische Fassung. Schwierigkeiten bei der Ermittlung, was eigentlich die englische Sprache sei, zwangen den Verfasser schliesslich, das Manuskript in sein "geliebtes Deutsch zu übertragen". Wichtige sachliche Hinweise gab Léa GRAUVOGEL-STAMM. Der Autor übernimmt die Verantwortung für seine Ansichten, die er aufrecht halten möchte. 1992-1995 und 1996-1998 wurde diese Arbeit im Rahmen der Projekte IN205392 und IN221196 von der Dirección General de Asuntos del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México, finanziert.

ZITIERTE LITERATUR

- AGUILERA, J. G. & E. ORDÓÑEZ (1893) - *Datos para la geología de México*. Tacubaya, México, D.F.: 88 S.
- AGUILERA, J. G. & E. ORDÓÑEZ (1896) - Bosquejo geológico de México. Instituto Geológico de México, *Boletín*, 4-6: 270 S.
- ALENCÁSTER, G. (1961a) - Estratigrafía del Triásico Superior de la parte central de Sonora. In: G. ALENCÁSTER (Ed.), *Paleontología del Triásico Superior de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 11 (1): 1-18.
- ALENCÁSTER, G. (1961b) - Fauna fósil de la Formación Santa Clara (Cárnico) del Estado de Sonora. In: G. ALENCÁSTER (Ed.), *Paleontología del Triásico Superior de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 11 (III): 1-45.
- ANDERSON, J. M. & H. M. ANDERSON (1983) - *Palaeoflora of Southern Africa. Molteno Formation (Triassic)* Vol. 1. Part 1. Introduction. Part 2. *Dicroidium*. Bot. Res. Inst. Balkema, Rotterdam: 227 S., 223 Taf.
- ANDERSON, J. M. & H. M. ANDERSON (1985) - *Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South African megaflores. Devonian to Lower Cretaceous*. Bot. Res. Inst., Balkema, Rotterdam: 423 S., 226 Taf.
- ANDERSON, J. M. & H. M. ANDERSON (1989) - *Palaeoflora of Southern Africa. Molteno Formation (Triassic)*. Vol. 2. Gymnosperms (excluding *Dicroidium*). Bot. Res. Inst. Balkema, Rotterdam: 567 S., 331 Taf.
- ANDREWS, H. N. JR. (1970) - Index of generic names of fossil plants, 1820-1965. *US Geological Survey Bulletin*, 1300: 354 S.
- ARCHANGELSKY, S. (1970) - *Fundamentos de paleobotánica*. Univ. Nac. de La Plata. Fac. Ciencias Naturales y Museo. Ser. Técnica y Didáctica, 11: 347 S., 22 Taf.
- ARTABE, A. E. & A. B. ZAMUNER (1986) - Una Calamitaceae del Triásico de Cacheuta, Argentina, con estructura interna preservada. *IV Congr. Argentino Paleont. Bioestr. Mendoza, 1986. Actas*, 3: 131-132.
- ASH, S. R. (1975) - *The Chinle (Upper Triassic) flora of Southern Utah*. Four Corners Geol. Soc. Guidebook, 8th Field Conf., Canyonlands, 1975: 143-148.
- ASH, S. R. (1978) - Plant Megafossils. In: S. R. ASH (Ed.), *Geology, paleontology and paleoecology of a Late Triassic lake in western N. México*. *Brigham Young University Geological Studies*, 25 (2): 21-26.
- ASH, S. R. (1985) - First record of the Gondwana plant *Schizoneura* (Equisetales) in the Upper Triassic of North America. In: R. WEBER, (Ed.), *Simposio sobre floras fósiles del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. III Congr. Latinoamericano Paleont. México. Memoria*. México, D.F.: 59-65.
- ASH, S. R. (1987) - The Upper Triassic red bed flora of the Colorado Plateau, Western United States. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 22: 95-105.
- BIERHORST, D. W. (1971) - *Morphology of vascular plants*. Macmillan, New York, 560 S.
- BOCK, W. (1969) - The American Triassic flora and global

Tafel III

Equisetites cf. *arenaceus* und *Equicalastrobus* sp.
oder *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov.

Fig. 1-2: Diaphragmen (Fundort 522, La Barranca Profil 2; aus einem Geröllblock).

1: Grosse Diaphragmen. Beachte die zahlreichen isolierten Schilde (Specimen IGM-PB-1179/80).

2: Diaphragma einer dünnen Achse, vielleicht eines Asts (Specimen IGM-PB-1181).

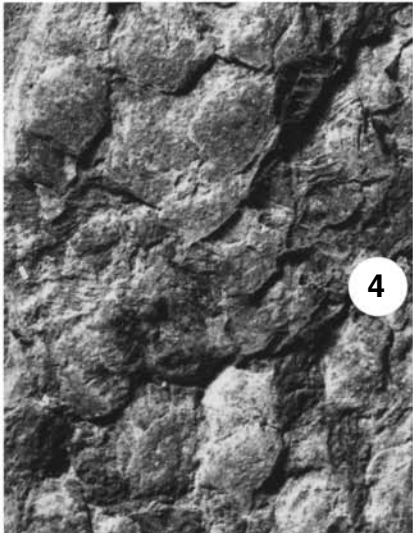
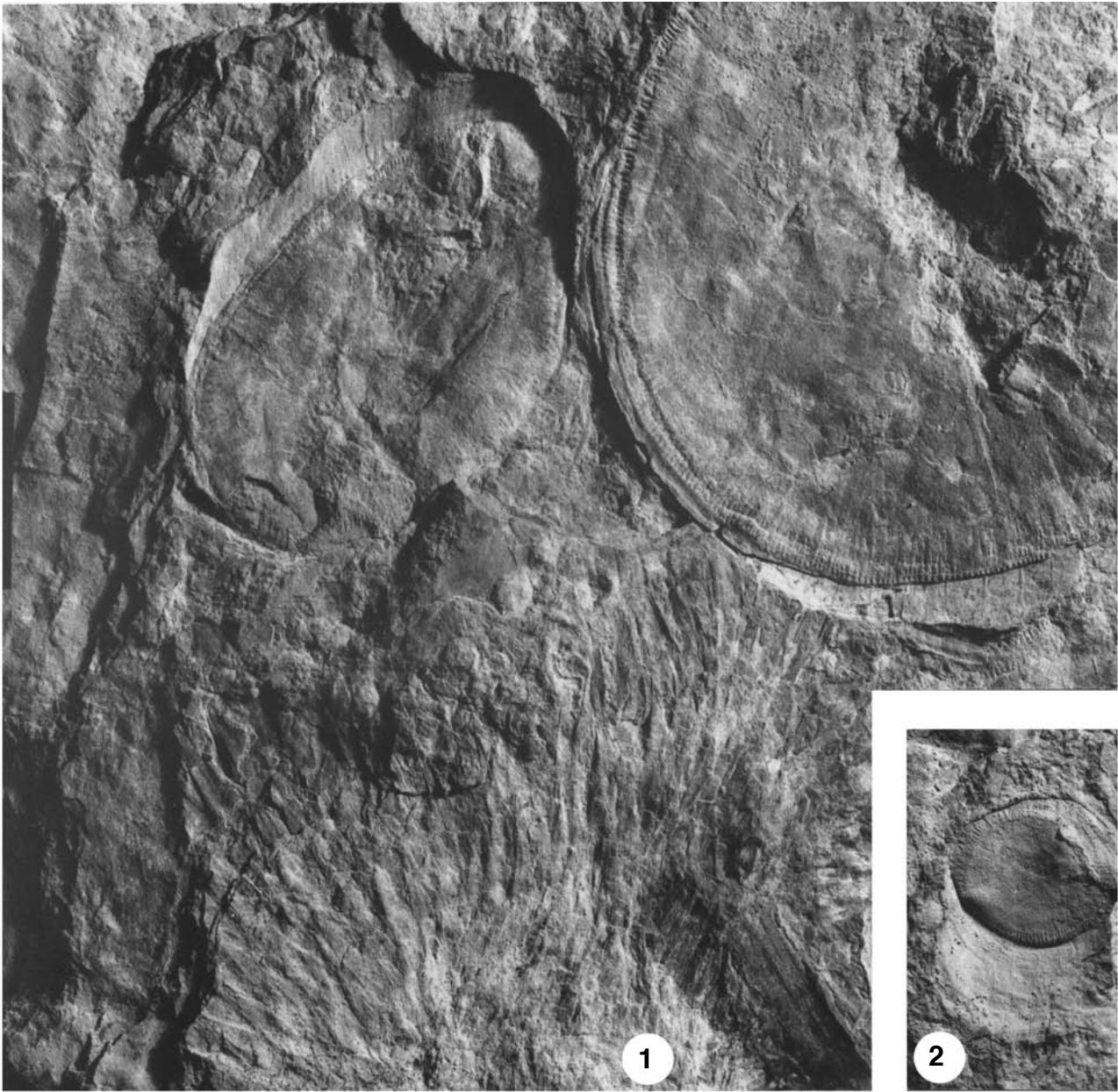
Fig. 3-6: Gering erhaltener Zapfen (Specimen IGM-PB-1182; Fundort 522, La Barranca, Profil 2; aus einem Geröllblock).

3: Übersicht.

4: Detail. Schilde, einige mit gekappten Sporangien. Einer der Sporangiphoren aus der unteren linken Ecke vergrössert auf fig. 5 (x 2).

5: Schild mit mehreren Sporangienbasen (x 5).

6: Ähnliche Sporangiengruppe (x 5).

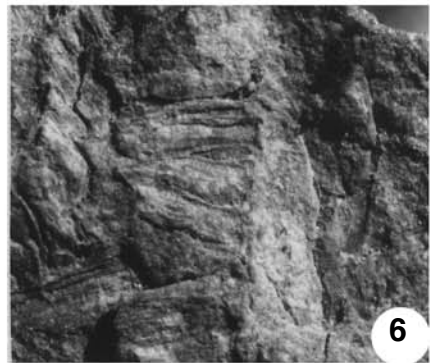
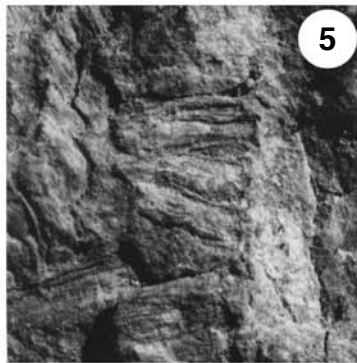
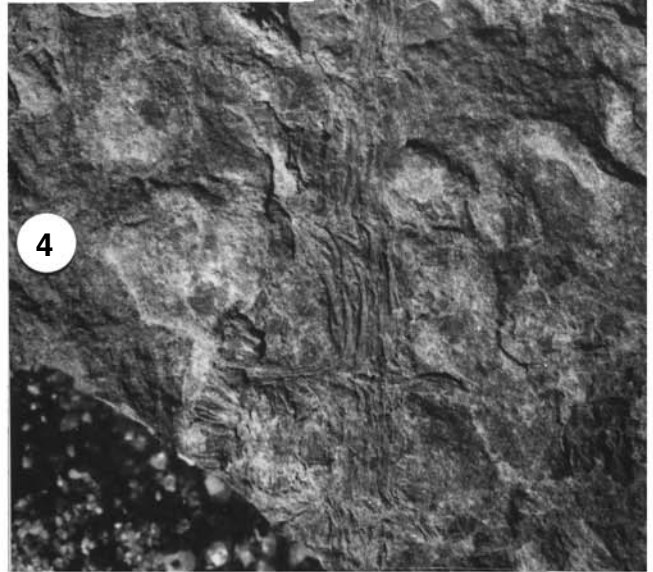
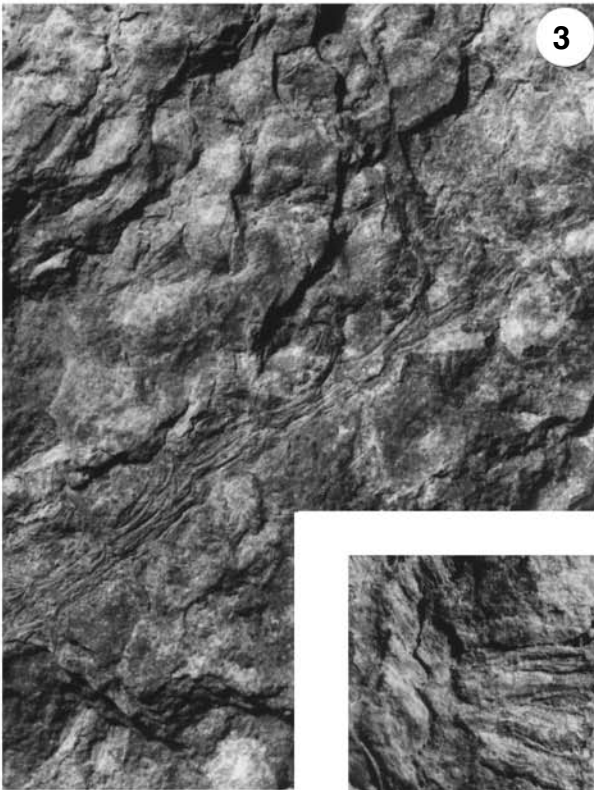
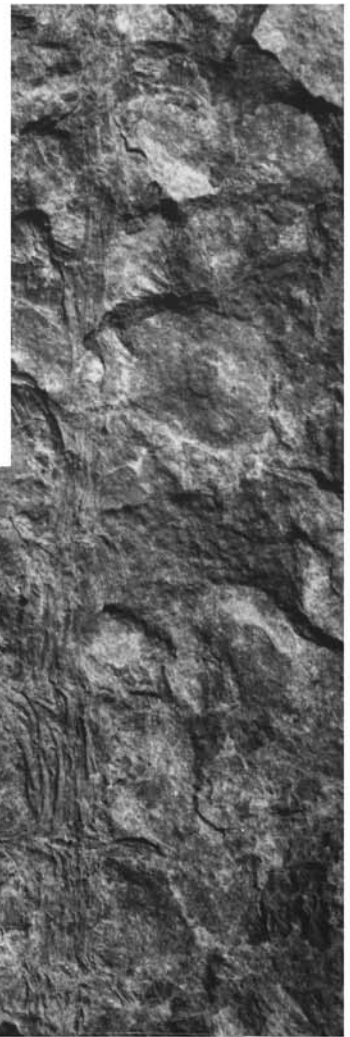


- distribution. *Geological Center Research Series*, 3-4: 406 S.
- BOUREAU, E. (1964) - *Traité de paléobotanique III. Sphenophyta Noeggerathiophyta*. Paris, Masson: 544 S.
- BRONGNIART, A. DE (1828-1838) - *Histoire des végétaux fossiles*. Paris: 488 S. (Erscheinungsjahre der Lieferungen: siehe ANDREWS, 1970).
- BROWNE, I.M.P. (1926) - A new theory of the morphology of the calamarian cone. *Annals of Botany*, 51-52: 301-320 (nicht gesehen, zitiert nach GRAUVOGEL-STAMM & ASH, 1999)
- COMPTER, G. (1922) - *Aus der Urzeit der Gegend von Apolda*. Leipzig: 122 S.
- CORSIN, P. & G. STAMPLI (1977) - La formation de Shemshak dans l'Elburz oriental (Iran). Flore-Stratigraphie-Paléogéographie. *Géobios*, 10: 509-571.
- CSAKI, CH. & M. URLICHS (1985) - Typen und Originale im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. *Paläobotanik. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, ser. B*, 114: 1-52.
- DAUGHERTY, L. H. (1941) - The Upper Triassic flora of Arizona. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 526: 108 S.
- DIJKSTRA, S. K. & A.J.W. VAN AMEROM (1982-1988) - *Fossilium Catalogus. Plantae. Pars 88-93. Filicales etc. 2. Suppl.*
- DOBRSUKINA, I. (1985) - The Madygen flora (USSR, Middle Asia) as a typical representative of Keuper floras. In: R. WEBER (Ed.). III Congr. Latinoamericano Paleont. México. *Símpoio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología, Memoria*: 11-19.
- EMMONS, E. (1857) - *American geology*. Albany, N.Y., Part 6, Vol. 3: 155 S.
- FLICHE, P. (1910) - Flore fossile du Trias de la Lorraine et Franche-Comté. *Bulletin de la Société des Sciences Nancy, ser. 3*, 11(2): 222-286.
- FONTAINE, W. M. (1883) - Contributions to the knowledge of the Older Mesozoic flora of Virginia. *U.S. Geol. Surv., Monogr.* 6: 144 S.
- FONTAINE, W. M. & F. H. KNOWLTON (1891) - Notes on Triassic plants from New Mexico. *Proceedings U.S. National Museum*, 13: 281-285.
- FONTAINE, W. M. (1900) - Notes on fossil plants collected by Dr. EBENEZER EMMONS from the older Mesozoic rocks of North Carolina. In: L.F. WARD (Ed.). Status of the Mesozoic floras of the United States: *US. Geol. Survey Annual Report*, 20: 241-289.
- FRENTZEN, K. (1922) - Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora des südwestlichen Deutschlands. Letten-Kohle und Schilfsandsteinflora. *Jahresbericht und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins, N.F.*, 11: 8-18.
- FRENTZEN, K. (1933) - Equisetaceen des Germanischen Keupers. *Paläontologische Zeitschrift*, 15 (1): 31-37.
- FRENTZEN, K. (1934) - Über die Schachtelhalmgewächse des Keupers. *Aus der Heimat*, 47: 48-151.
- GAUSSEN, H. (1960) - *Les gymnospermes actuelles et fossiles*. Fascicule VI, Chapitre XI. Généralités, Genre *Pinus*. Faculté des Sciences, Toulouse: 272 S.
- GOEBEL, K. (1913) - *Organographie der Pflanzen*. 2. Auflage. Erster Teil: Allgemeine Organographie. Fischer Verlag, Jena: x, 513 S.
- GOOD, CH. W. (1975) - Pennsylvanian-age calamitean cones, elater-bearing spores, and associated vegetative organs. *Palaeontographica*, 153, Abt. B(1-3): 28-99.
- GOOD, CH. W. & T. N. TAYLOR (1975) - The morphology and systematic position of calamitean elater-bearing spores. *Geoscience and Man*, 11: 133-139.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. (1978) - La flore du grès à Voltzia (Buntsandstein Supérieur) des Vosges du nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. Univ. L. Pasteur de Strasbourg, *Inst. Géol., Mém.*, 50: 225 S.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & S. R. ASH (1999) - "*Lycostrobus*" *chinleana*, a new equisetalean cone from the Upper Triassic of the southwestern United States and its phylogenetic implications. *American Journal of Botany*, 86 (10): 1391-1405.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & L. GRAUVOGEL (1975) - *Aethophyllum* Brongniart 1828, conifère (non équisétale) du Grès à Voltzia (Buntsandstein Supérieur) des Vosges (France), note préliminaire. *Géobios*, 8 (2): 143-146.
- GREUTER, W., F.R. BORRIE, H.M. BURDET, W.G. CHALONER, V. DEMOULIN, D.L. HAWKSWORTH, P.M. JOERGENSEN, D.H. NICOLSON, P.C. SILVA J. MCNEILL (Eds.) (1994) - *International code of botanical nomenclature* (Tokyo

Tafel IV

Equicalastrobus sp.oder *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov.

- Fig. 1: Im Text nicht beschriebener Zapfen. Nur die Achse ist deutlich zu erkennen. Mehrere Schilde sind bei der Achse zu erkennen, scheinen aber abgetrennt zu sein. (Specimen IGM-PB-1181; Fundort 522, La Barranca Profil 2; aus einem Geröllblock). Dieser Zapfen befindet sich auf derselben Platte wie der folgende.
- Fig. 2-9: Zapfen 1 (im Text) (Specimen IGM-PB-1181; Fundort 522, La Barranca Profil 2; aus einem Geröllblock).
- 2: Übersicht.
- 3: Zapfenachse mit mehr oder weniger gut erhaltenen Sporangioophoren (x 2).
- 4: Zapfenachse und Sporangioophorstiele (x 3). Der vollständige Schild unten rechts ist auf fig. 5-8 stärker vergrößert.
- 5-6: Detail des auf fig. 4 dargestellten vollständigen Sporangioophors mit Stiel und Schild. Sporangienspitzen etwas beschädigt. Stereoskopisches Bildpaar (x 4). Detail der fig. 7-8.
- 7-8: Derselbe Sporangioophor mit einem zusätzlichen, sehr grossen Schild. Stereoskopisches Bildpaar (x 3).
- 9: Einzelner Schild mit zenralem, sechseckigem Umbo (x 5).



- Code). Regnum Vegetabile 131, Koeltz, Königstein (zit. aus Internet).
- GREUTER, W., J. MCNEILL, F.R. BARRIE, H.M. BURDET, V. DEMOULIN, T.S. FILGUEIRAS, D.H. NICHOLSON, P.C. SILVA, J.E. SKOG, P. TREHANE, N.J. TURLAND, D.L. HAWKSWORTH (Eds) (2000) - *International code of botanical nomenclature* (Saint Louis Code). Regnum Vegetabile 138, Koeltz, Königstein: XVIII, 474 S.
- HALLE, T. G. (1908) - Zur Kenntnis der mesozoischen Equisetales Schwedens. *Kgl. Svensk Vetenskaps Akademiens Handlingar*, 43 (1): 1-37.
- HARRIS, T. M. (1961) - *The Yorkshire Jurassic flora. I. Thallophyta-Pteridophyta*. British Museum, London: 212 S.
- HEER, O. (1865) - *Die Urwelt der Schweiz*. Zürich, 622 S.
- HEER, O. (1877) - *Flora fossilis Helvetiae*. Wurster, Zürich: 182 S., 70 Taf.
- HERNÁNDEZ-CASTILLO, G. R. (1995) - Esfenofitas de la Formación Santa Clara, Triásico Tardío, Sonora. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM., México, D.F.: 63 S., 5 Taf. (unveröffentlichte Prüfungsarbeit).
- HOLT, E.L. (1947). Upright trunks of *Neocalamites* from the Upper Triassic of western Colorado. *Journal of Geology*, 55: 511-513.
- HUMPHREYS, E. W. (1916) - Triassic plants from Sonora, Mexico, including a *Neocalamites* not previously reported from North America. *New York Botanical Garden Memoirs*, 6: 75-78.
- JAEGER, G. F. (1827) - *Über die Pflanzen-Versteinerungen, welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen*. Stuttgart: 46 S., 8 Taf.
- JONGMANS, W. (1915) - *Fossilium Catalogus. II: Plantae*. W. Junk, Berlin. Pars 5: 195-447.
- JONGMANS, W. (1922) - *Fossilium Catalogus. II: Plantae*. W. Junk, Berlin Pars 9: 513-742.
- JONGMANS, W.J. & S.J. DIJKSTRA, 1970. *Sphenophyta II. Fossilium Catalogus. Plantae*. W. Junk, s'Gravenhage. Pars 76: 107-202.
- KAPLAN, D. R. (2001) - The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany*, 88: 1711-1741.
- KELBER, K.-P. (1990) - Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren. *Beringeria*, Würzburg, Sonderheft 1: 99 S. (Ausstellungskatalog).
- KELBER, K.-P. (1992) - Der dreidimensionale Bau der Blattspitzen bei *Equisetites arenaceus* (Equisetopsida, Equisetales) aus dem Unteren Keuper (Trias, Ladin). In: KOVAR-EDER, J. (Ed.). *Palaeovegetational development in Europe. Proc. Pan-European Palaeobot. Conf. Vienna*, Vienna (PEPC 1991): 289-296.
- KELBER, K.-P. & W. HANSCH (1995) - Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. *Museo. Städtische Museen Heilbronn*, 11: 157 S. (Ausstellungskatalog).
- KELBER, K.-P. & J. H.A. VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998) - *Equisetites arenaceus* from the Upper Triassic of Germany with evidence for reproductive strategies. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 100: 1-26.
- KILPPER, K. (1964) - Über eine Rät/Lias-Flora aus dem nördlichen Abfall des Alburs-Gebirges in Norirran, Teil 1. Bryophyta und Pteridophyta. *Palaeontographica*, 114, Abt. B: 1-78.
- KING, R.E. (1939) - Geological reconnaissance in northern Sierra Madre Occidental of Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 50: 1625-1722.
- KON'NO, E. (1962) - Some species of *Neocalamites* and *Equisetites* in Japan and Korea. *Tohoku University Science Report Special Volume 5*: 21-47.
- KRÄUSEL, R. (1959) - Keuperflora von Neuwelt bei Basel. III: Equisetaceen. *Paläontologische Abhandlungen*, Schweiz, 77: 1-19.
- LEUTHARDT, F. (1904) - Die Keuperflora von Neue Welt bei Basel. *Abhandlungen Schweizerische Paläontologische Gesellschaft*, 30/31: 1-42.
- MÄGDEFRAU, K. (1942) - *Paläobiologie der Pflanzen*. Fischer Verlag, Jena: 396 S.
- MALDONADO-KOERDELL, M. (1950) - Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas fósiles. Universidad Nacional Autónoma de México. *Instituto de Geología. Boletín*, 55: 72 S.
- MARTÍNEZ, M. (1948) - *Los pinos mexicanos*. 2ª edición. Botas, México, 367 S.
- MARTÍNEZ-JIMÉNEZ, R. (1984) - Prospección geológica del grafito microcristalino de la porción norte del municipio de Álamos, Sonora. Tesis Prof. ESIA "Ciencias de la Tierra. I.P.N., México, D.F.: 199 S. (unveröffentlichte Prüfungsarbeit).
- MEYEN, S. V. (1987) - *Fundamentals of paleobotany*. Chapman and Hall, London, New York: 432 S.
- NEWBERRY, J. S. (1876) - Descriptions of fossils. In: J. N. MACOMB, 1859. *Report of the exploring expedition from*

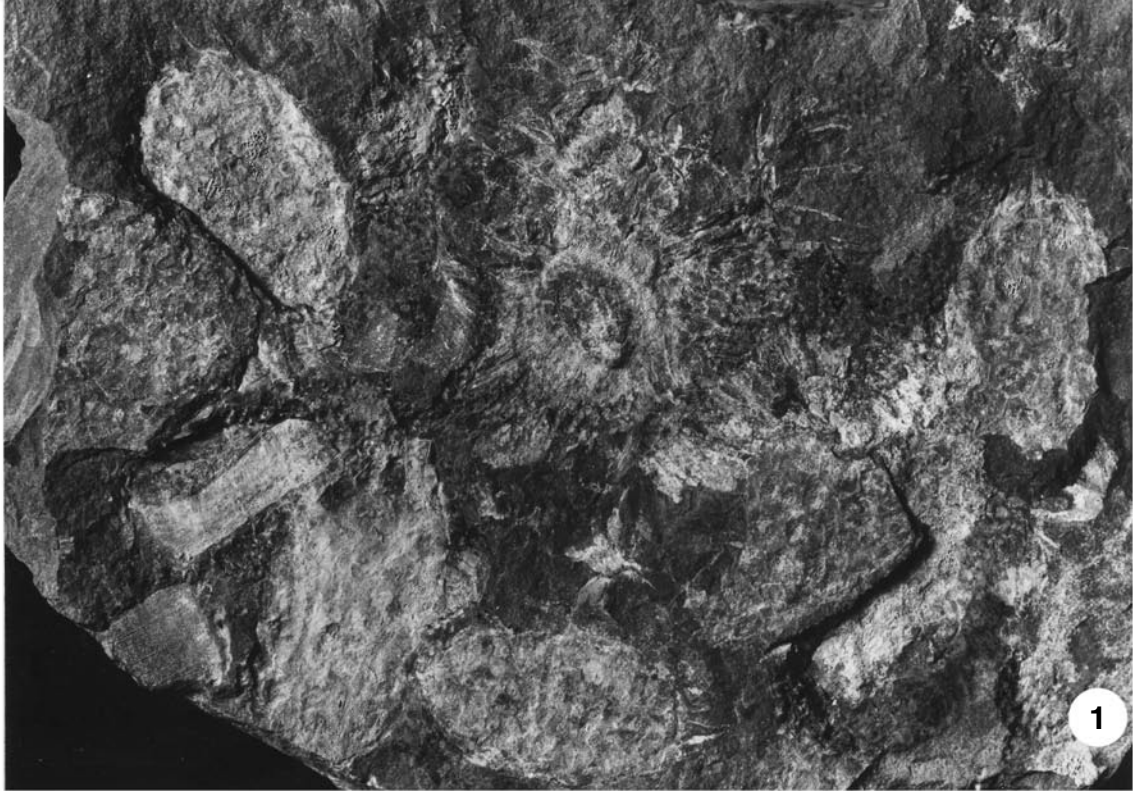
Tafel V

Equicalastrobus sp.oder *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov.

Fig. 1, 2: Gruppe nicht ganz ausgereifter Zapfen, die als Zapfen 3-9 im Text ausführlich erklärt sind [Zum Holotyp von *Equisetites aequicaliginosus* sp. nov. gehörig. Specimen IGM-PB-724; Fundpunkt 544 (Typuspaläodem), La Barranca, Section 2, Arroyo; Fundortsnummer für einen Geröllblock; stark kontrastierte Präparationsspuren meist abgedunkelt].

1: Übersicht. Rechter Hand eine Gruppe von drei Zapfen, die in fig. 2 um etwa 110° gegen den Uhrzeigersinn gedreht sind.

2: Vergrößerung aus dem Beleg zu fig. 1 (x 2).



- Santa Fe, New Mexico, to the junction of the Grand and Green Rivers...* Washington, D.C.: 137-148.
- OLDHAM, T. & J. MORRIS (1863) - The fossil flora of the Rajmahal Series, Rajmahal Hills, Bengal. *Memoirs of the Geological Survey of India, Ser. 2, pt. 1*: 52 S.
- OSBORN, J. M., C. J. PHIPPS, T. N. TAYLOR & E. L. TAYLOR (2000) - Structurally preserved sphenophytes from the Triassic of Antarctica: reproductive remains of *Spaciinodum*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 111: 197-235.
- PAGE, C.N. (1972) - An interpretation of the morphology and evolution of the cone of *Equisetum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 65: 359-397.
- PERSON, CH. P. & T. DELEVORYAS (1982) - The Middle Jurassic flora of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica*, 180, Abt. B: 82-119.
- PLUMSTEAD, E.P. (1952) - Description of two new genera and six new species of fructifications borne on *Glossopteris* leaves. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, 55: 221-328.
- POTTER, P. E., F. VERDUGO, F. GONZÁLEZ, J. GONZÁLEZ, J. AGUIRRE & M. PÉREZ (1980) - *Breve informe de actividades ...* Dir. Min. Geol. Energ., Gobierno Edo. Sonora. Hermosillo: 6 S. und Anhänge (unveröffentlicht).
- POTTER, P. E. & I. COJAN (1985) - Description and interpretation of the section of Barranca Group east of Rancho La Barranca, municipio de San Javier, Sonora. In: R. WEBER (Ed.). III Congr. Latinoamericano Paleont. México. *Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología Mem.*, México, D.F.: 101-105.
- RICOUR, J. (1968) - Flore fossile du Keuper moyen de la bordure orientale du Bassin de Paris et de la Vanoise. *Bulletin du Bureau de Recherche Géologique et Minière*, (2) I (4): 19-35.
- RODRÍGUEZ-CASTAÑEDA, J. L. (1981) - Notas sobre la geología del área de Hermosillo, Sonora. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 8: 30-36.
- ROGERS, W. B. (1843) - On the age of the coal rocks of Eastern Virginia. *Rept. Assoc. Amer. Geol. Nat.*, Boston: 298-316.
- ROLDÁN-QUINTANA, J. & C. GONZÁLEZ-LEÓN (1985) - Notas sobre el Triásico Superior de la Sierra de la Flojera, Sonora. In: R. WEBER (Ed.). III Congr. Latinoamericano Paleont. México. *Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Memoria*. México, D.F.: 83-85.
- ROTHWELL, G. W. & R. A. STOCKEY (1994) - The role of *Hydropteris pinnata* gen. et sp. nov. in reconstructing the cladistics of heterosporous ferns. *American Journal of Botany*, 81(4): 479-492.
- SCHENK, A. (1864) - Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg*, 7: 58-74.
- SCHENK, A. (1865) - Über die Flora der schwarzen Schiefer von Raibl. *Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschrift*, 6: 13-15.
- SCHENK, A. (1867) - *Die fossile Flora der Grenzschichten des Keuper und Lias Frankens*. Text und Atlas. Wiesbaden (1865-1867) (Publikationsjahre der Lieferungen: siehe KILPPER, 1964).
- SCHIMPER, W. PH. (1869) - *Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif*. vol. I. Cryptogames ou acotylédonées. Baillière, Paris: 740 S., 56 Taf.
- SCHMIDT, M. (1928) - *Die Lebewelt unsererer Trias*. Hohenlohische Buchhandlung Ferdinand Rau, Öhringen: 461 S.
- SCHÖNLEIN, J. L. (1865) - In: A. SCHENK. *Abbildungen von fossilen Pflanzen aus dem Keuper Frankens*. Wiesbaden: 22 S., 13 Taf.
- SCHWEITZER, H.-J., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT & J. VAN DER BURGH (1997) - The Rhaeto-Liassic flora of Iran and Afghanistan. 10. Bryophyta, Lycophyta, Sphenophyta, Pterophyta – Eusporangiatae and Protoleptosporangiatae. *Palaeontographica B*, 243: 103-192.
- SEWARD, A. C. (1898) - *Fossil plants for students of botany and geology*. Vol. 1, Cambridge Univ. Press (Reprint 1963, Hafner, New York, London): viii, 452 S.
- SILVA-PINEDA, A. (1961) - Flora fósil de la Formación Santa Clara (Cárnico) del Estado de Sonora. In: G. ALENCÁSTER (Ed.). *Paleontología del Triásico Superior de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 11 (II): 1-36.
- SILVA-PINEDA, A. (1970) - Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 29: 1-109.

Tafel VI

Equicalastrobus sp.oder *Equisetites aequecaliginosus* sp. nov.

Fig.1-6: Druck und Gegendruck eines unreifen Zapfens mit distalem Schopf blattähnlicher Umbospitzen; Zapfen 10 im Text) (Specimen IGM-PB-1183/84; Fundort 522, La Barranca, Profil 2; aus einem Geröllblock).

1: Übersicht (Gegendruck von fig. 4).

2: Apikaler Teil mit Schopf des Stücks von fig. 1 (x 2).

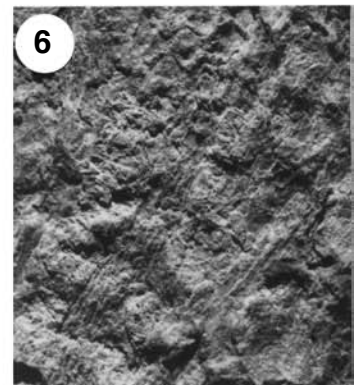
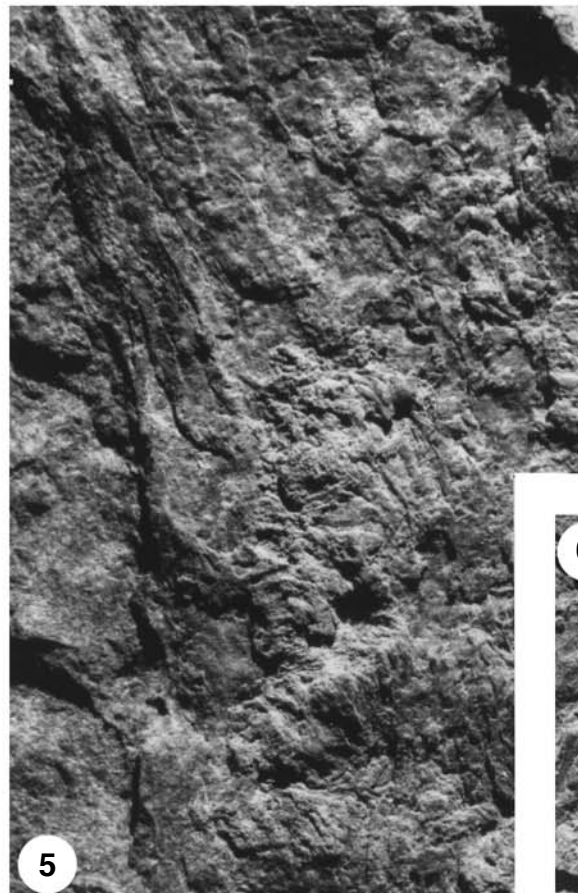
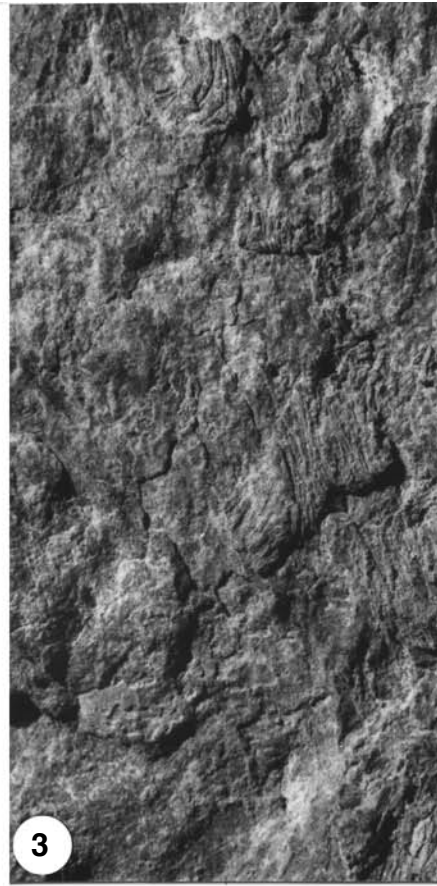
3: Zapfenachse desselben Stücks (x 2).

4: Gegendruck von fig. 1; Schopf hervorgehoben. Beachte die Basis der blattähnlichen Spitze an der Zapfenkontur am linken Rand der Photographie.

5: Derselbe Gegendruck. Beachte die Basis der blattähnlichen Spitze an der Zapfenkontur (x 2).

6: Derselbe Gegendruck; Achse hervorgehoben.

Fig. 7: Zapfen 11 im Text. Beachte den gut erhaltenen Schopf blattähnlicher Umbofortsätze (Specimen IGM-PB-1187a; Fundpunkt 509 Camino El Tule-Chamina).



- SILVA-PINEDA, A. (1978) - Plantas del Jurásico Medio del sur de Puebla y noroeste de Oaxaca. *In*: Contribuciones a la paleobotánica del Jurásico de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 44 (3): 1-57.
- SILVA-PINEDA, A. (1979) - La flora triásica de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 3 (2): 138-145.
- SILVA-PINEDA, A. (1984) - Revisión taxonómica y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por WIELAND (1914) en la región de El Consuelo, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana*, 49: 103 S.
- SPAMER, E. E. (1995) - The surviving component of the WILHELM BOCK collection of fossils (Invertebrates, vertebrates and plants) Held at the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. *Notulae Naturae*, 473: 1-16.
- STERNBERG, K. (1833) - *Versuch einer geognostisch botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. Prag, 2 (5-6): 43 S.
- STEWART, J. H. & J. ROLDÁN-QUINTANA (1991) - Upper Triassic Barranca Group. Non-marine and shallow-marine rift-basin deposits of northwestern Mexico. *Geological Society of America, Special Paper*, 254: 19-36.
- STEWART, W. N. (1983) - *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge Univ. Press, Cambridge etc.: 405 S.
- STEWART, W. N. & G. W. ROTHWELL (1993) - *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge Univ. Press, New York: 521 S.
- TAYLOR, T. N. & E. L. TAYLOR, 1993 - *The Biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs: 982 S.
- TOWNROW, J. A. (1955) - On some species of *Phyllothea*. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, 89 (1): 39-63.
- TROLL, W. (1937) - *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Erster Band: Vegetationsorgane. 1. Teil. Gebr. Borntraeger, Berlin: 955 S.
- TROLL, W. u. Mitarb. v. K. HÖHN (1973) - *Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage*. 4. Auflage. Verlag Ferdinand Enke, Stuttgart: 994 S.
- WATSON, J. & D. J. BATTEN (1990) - A revision of the English Wealden flora, II. Equisetales. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, 46 (1): 37-60.
- WEBER, R. (1968) - Die fossile Flora der Rhät-Lias-Übergangsschichten von Bayreuth (Oberfranken) unter besonderer Berücksichtigung der Coenologie. *Erlanger Geologische Abhandlungen*, 73: 73 S., 17 Taf.
- WEBER, R. (1976) - "*Dorfiella auriculata*" f. gen. nov. sp. nov. Un género nuevo de helechos acuáticos del Cretácico Superior de México. *Bol. Asoc. Latinoamericana Paleobot. Palinol.*, 3 (1976): 1-13.
- WEBER, R. (1985a) - Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora, México). Estado actual de las investigaciones. *In*: R. WEBER (Ed.). III Congr. Latinoamericano Paleont. México. *Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Memoria*. México, D.F.: 107-124.
- WEBER, R. (1985 b) - Helechos nuevos y poco conocidos de la Tafoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora) NW – México. I. Marattiales. *In*: R. WEBER (Ed.). III Congr. Latinoamericano Paleont. México. *Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Memoria*. México, D.F.: 125-137.
- WEBER, R. (1996) - Review of *Macropterygium* SCHIMPER ("Cycadophyta", presumed Bennettitales) and a new species from the Upper Triassic of Sonora, northwestern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 13 (2): 201-220.
- WEBER, R. (1997) - How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14 (2): 225-243.
- WEBER, R. (1999) - New and poorly known ferns from the Santa Clara Formation, Late Triassic, Sonora, NW Mexico; III, Marattiales. *Tranquilia* HERBST - a panamerican dimorphic genus. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16 (2): 175-186.
- WEBER, R. (in Vorbereitung) - *Asinisetum* gen. nov. (Equisetaceae) from the Late Triassic of Sonora, Mexico.
- WEBER, R., A. ZAMBRANO-GARCÍA & F. AMOZURRUTIA-SILVA (1980-1982a) - Nuevas contribuciones al conocimiento de la Tafoflora de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío) de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México, *Instituto de Geología, Revista*, 4 (2): 125-137.
- WEBER, R. & G. ZAMUDIO-VARELA (1995) - *Laurozamites*, a new genus and new species of bennettitalean leaves from the Late Triassic of North America. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12 (1): 68-93.
- WIELAND, G. R. (1914, 1916) - La flora liásica de la Mixteca Alta. Secretaría de Fomento, *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31. Texto (1914): 165 p. Atlas (1916): 24 S, 50 Taf. (I-L).
- WILSON, I. F. & U.S. ROCHA (1946) - Los yacimientos de carbón de la región de Santa Clara, municipio de San Javier, Estado de Sonora: *Consejo de Recursos Naturales No Renovables, Boletín*, 9: 108 S.
- ZAMBRANO-GARCÍA, A & R. WEBER (1985) - Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la tafoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora). *In*: R. WEBER (Ed.). III Congr. Latinoamericano Paleont. México. *Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Memoria*. México, D.F.: 153-163.
- ZEILLER, R. (1902-1903) - *Flore fossile des gîtes de charbon du Tonkin*. Ministère des Travaux Publics, Etudes sur les gîtes minéraux de la France. Colonies Françaises. Imprimerie Nationale, Paris. Atlas (1902). 56 pl. Texte (1903) : 320 S., Indices.
- ZIMMERMANN, W. (1959) - *Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme*. Gustav Fischer, Jena: 777 S.