

Carinthia II	179./99. Jahrgang	S. 111–125	Klagenfurt 1989
--------------	-------------------	------------	-----------------

# Über das Keilblatt-Gewächs *Sphenophyllum*

Von Miente BOERSMA

Mit 14 Abbildungen und 1 Tafel

## EINLEITUNG

*Sphenophyllum* ist eine Pflanzengattung, die in oberdevonischen bis einschließlich permischen Gesteinsschichten (360–230 Millionen Jahre) sehr oft gefunden wird, jetzt aber ausgestorben ist. Leider, muß ich sagen, denn diese Formen gehören zu den schönsten, die ich aus dem Karbon kenne.

Bei den paläobotanisch-stratigraphischen Nachforschungen von Prof. Dr. Adolf FRITZ und mir in Kärnten sind die Vertreter der Gattung *Sphenophyllum* von besonderer Bedeutung. In diesem Artikel möchte ich daher diese Gattung kurz abhandeln.



Abb. 1:  
*Sphenophyllum cuneifolium* als Kristall in LEIGH  
(1700). Aus Edwards  
(1976).

## HISTORISCHES

*Sphenophyllum* ist seit langem bekannt; die älteste Abbildung befindet sich meines Wissens in einer Publikation von LEIGH (1700), der aber der Auffassung war, es handle sich um eine Kristallform (Abb. 1)! Auch in SCHEUCHZER (1723, Taf. 4, Fig. 1) wird die Pflanze abgebildet. SCHEUCHZER vergleicht *Sphenophyllum* mit dem Wiesen-Labkraut (*Galium mollugo*).

Der Gattungsname wurde 1828 von dem berühmten französischen Paläobotaniker Adolphe BRONGNIART vorgeschlagen. Seit dieser Zeit sind 175 Arten und weiter noch viele Unterarten und Varietäten bekanntgeworden.

Die Gattung *Sphenophyllum* wird gegenwärtig von den meisten Paläobotanikern zu den schachtelhalmartigen Pflanzen (Equisetophyta = Articulatae = Sphenopsida) gerechnet. Ehe es soweit war, gab es die verschiedensten Auffassungen. Über die Anfangsphase (1700–1900) will ich nicht ins Detail gehen und zusammenfassend nur sagen, daß die Sphenophyllen u. a. mit Wasserfarnen, *Ginkgo*, Palmen und dergleichen in Verbindung gebracht wurden. Oder man war der Auffassung, daß *Sphenophyllum* mit keiner der bekannten Pflanzengruppen etwas zu tun hätte. Selbst am Anfang des 20. Jahrhunderts tappte man immer noch im dunkeln. Hier eine Auswahl aus der deutschsprachigen Literatur:

SCHENK (1888, 105): „Ich will gerne zugeben . . ., daß man die Sphenophyllen als eine gesonderte Gruppe auffaßt und eine Nothwendigkeit, sie zu den Lycopodiaceen anzureihen, nicht vorliegt. Wie früher aber scheint es mir unwahrscheinlich, daß die Sphenophyllen Wasserpflanzen waren, ihr ganzer Bau spricht dagegen.“

GOTHAN (1909, 38): „Es waren auf dem Wasser nach Art unserer Laichkräuter schwimmende Gewächse, die am ehesten mit unseren Wasserfarnen verglichen werden könnten.“

FRAAS (1910, 46): „*Sphenophyllum* bildet eine selbständige Gruppe, die aber am besten an die Calamarien angegliedert wird. Es sind nach POTONIÉ kleine Wasserpflanzen . . .“

JONGMANS (1911, 14): Eigene „große Gruppe“ Sphenophyllales zwischen Equisetales (Schachtelhalm) und Lycopodiales (Bärlappgewächse).

GOTHAN (1912, 77): „Die Vorfahren dieser Familie\* oder wenigstens mehr oder minder nahe Verwandte glaubt man in einer höchst eigentümlichen Pflanzengruppe des Paläozoikums zu erblicken, den Sphenophyllen (Keilblattgewächsen).“

POTONIÉ (1921, 148): „LIGNIER (. . . 1908 . . .) hat nach meinem Erachten recht glücklich die Sphenophyllales, Pseudoborniales, Equisetales und Calamariales in die Gruppe Articulatae, Gliederpflanzen, zusammengefaßt.“

Damit sind wir bei der gegenwärtigen Auffassung. Immerhin, es sind noch keine 70 Jahre her!

Die Auffassung, es seien untergetaucht lebende Wasserpflanzen gewesen, wobei nur die Fruktifikationen über den Wasserspiegel hinaus geragt

\* Gemeint sind die Hydropterides (Wasserfarne)

---

Abb. 2: Karbonlandschaft nach POTONIÉ (1899); *Sphenophyllum* im Wasser.

---





hätten, kam in die Welt durch eine gewisse Ähnlichkeit mit bestimmten Wasserpflanzen, z. B. mit dem Wasser-Hahnenfuß (*Ranunculus aquatilis*) oder mit dem Tausendblatt (*Myriophyllum*). Abb. 2 zeigt eine der wichtigsten Rekonstruktionen der Karbonvegetation, worauf *Sphenophyllum* als Wasserpflanze zu sehen ist. Sie wurde 1899 von POTONIE veröffentlicht und ist als Ausgangspunkt für fast alle später erschienenen zu betrachten. Man vergleiche z. B. mit DABER (1978) in BOERSMA (1988, Abb. 10). Heute weiß man, daß es sich bei den Sphenophyllen um Landpflanzen handeln muß, da die Blätter auf der Ober- und Unterseite Atemöffnungen (Stomata) besitzen; untergetaucht würden diese sinnlos sein. DABER (1978) hat eine vorsichtige Zwischenlösung getroffen und zeichnet die Pflanze am Wasserrand (in der Abbildung rechts unten). BATENBURG (1977, 95) ist jedoch der Meinung, es handle sich um Kletter- oder am Boden kriechende Pflanzen.

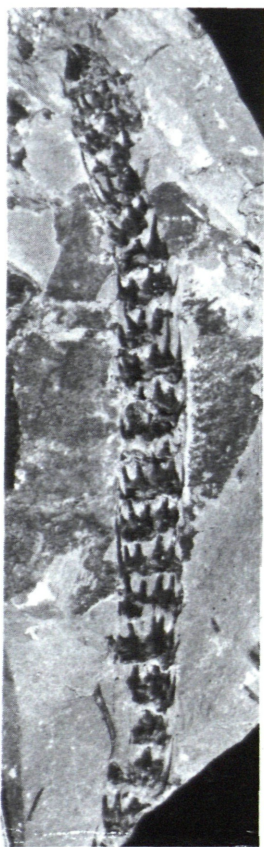


Abb. 3: *Sphenophyllostachys* sp. Ober-Stefan, Hinzweiler (BRD, Rheinland-Pfalz), x2.



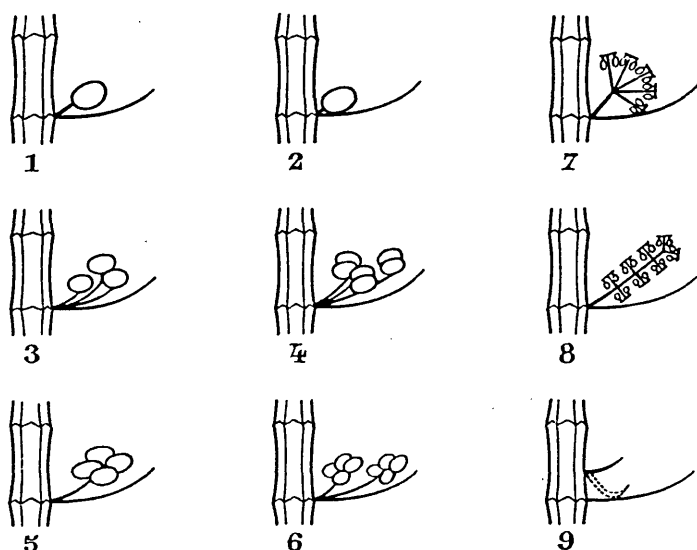


Abb. 4: Fruktifikationstypen bei *Sphenophyllum*. Aus BOUREAU (1971) nach REMY (1955). 1–6: *Koinostachys*; 7: *Aspidostachys*; 8: *Tristachya*; 9: *Anastachys*.

## BESCHREIBUNG DER PFLANZE

*Sphenophyllum* sind Sporenpflanzen mit in Knoten und Gliedern geteilten Achsen und im Wirtel stehenden Blättern. Die Blätter haben im Prinzip einen keilförmigen Umriß, daher der Name *Spheno-phyllum* (= Keil-Blatt). Die Blattanzahl pro Wirtel beträgt 6, 9, 12 bis 21 (*Sphenophyllum myriophyllum*). Auch der anatomische Bau der Achse unterliegt der Dreizahl (BOERSMA, 1988, Abb. 4).

Die Aderung des Blattes besteht aus einer Ader, die an der Basis des Blattes eintritt und sich mehrmals gabelig (dichotom) aufteilt. Falls der Vorder- rand des Blattes gezähnt ist, tritt in jeden Blatzzahn eine Endverzweigung der Aderung ein (BOERSMA, 1988, Abb. 6 und 10).

Die Achsen sind überwiegend glatt, in seltenen Fällen aber auch behaart oder stachelig (z. B. *Sphenophyllum trichomatosum*). Meistens sind sie an den Knoten in charakteristischer Weise verdickt. Die Achsen sind weiters schlank und dünn, Durchmesser von mehr als einem Zentimeter sind Ausnahmen.

Die Fruktifikationen sind ährenförmig (Abb. 3) und bestehen aus im Wirtel stehenden, meist miteinander verwachsenen Brakteen (= in der Blütenregion angeheftete Deckblätter), welche die gestielten Sporensäcke schützen. Es gibt ein oder mehrere Sporensäckchen pro Braktee. Für fertile *Sphenophyllum*-Arten gibt es nach der Sporensäckchenanzahl pro Braktee



Abb. 5: *Sphenophyllum alatifolium*, Ober-Stefan, Schulterkofel, Kärnten. Abb. 1 aus FRITZ und BOERSMA (1983a).

ein spezielles System, wobei die Arten separaten Gattungen zugewiesen werden (Abb. 4). Da die Fruktifikationen ihre Sporensäckchen auf der Oberseite der Brakteen tragen – das wird axiale Stellung genannt –, gibt es Paläobotaniker, die *Sphenophyllum* als ein Bindeglied zwischen Schachtelhalmen und Bärlappgewächsen betrachten (z. B. Dr. M. FAIRON-DEMARET aus Lüttich).

## SPHENOPHYLLUM IN KÄRNTEN

Kollege Prof. Dr. Adolf FRITZ und ich haben bisher aus Kärnten vier Arten abgebildet:

*Sphenophyllum alatifolium* (Abb. 5),  
*Sphenophyllum angustifolium* (Abb. 6),  
*Sphenophyllum incisum* (Abb. 7) und  
*Sphenophyllum oblongifolium* (Abb. 8).

## STRATIGRAPHISCHER WERT

*Sphenophyllum* ist für die Altersbestimmung paläozoischer Sedimente von ganz besonderer Bedeutung:

1. Die Pflanze wuchs an Stellen, die für die fossile Erhaltung recht gut

Abb. 6:

*Sphenophyllum angustifolium*, Unter-Perm, Köttschach, Gailtaler Alpen, Kärnten. Abb. 6 aus FRITZ und BOERSMA (1987).



geeignet waren (z. B. in Sümpfen der Karbonzeit). Das führt dazu, daß es eine große Menge an *Sphenophyllum*-Resten gibt.

## 2. Die Gattung hat eine große geographische Verbreitung:

Ostasien (*S. kawasakii*, *S. orientale*, *S. sinocoreanum*).

Indien (*S. indicum*).

UdSSR (*S. kemerovoense*, *S. osipoviense*, *S. tomiense*).

Afrika (*S. sakoense*, *S. wankianum*).

Südamerika (*S. brasiliensis*, *S. sanctae-barbarae*).

USA (*S. arkansanum*).

CSSR (*S. svogense*).

BRD (*S. osnabrugense*, *S. saarensis*).

DDR (*S. sachseni*, *S. saxonicum*, *S. zwickaviense*).

Frankreich (*S. miravallense*).

Ich habe bewußt Arten ausgewählt, deren Namen die weite geographische Verbreitung zum Ausdruck bringen. Man soll aber nicht vergessen, daß es auch Arten mit weiter geographischer Verbreitung gibt, welche dies im Namen nicht andeuten, wie z. B. *Sphenophyllum oblongifolium*.





Abb. 7: *Sphenophyllum incisum*, Ober-Stefan, Rudnigsattel, Karnische Alpen, Kärnten. Abb. 11 aus FRITZ und BOERSMA (1983b).



Abb. 8: *Sphenophyllum oblongifolium*, Ober-Stefan, Rudnigsattel, Karnische Alpen, Kärnten. Abb. 12 aus FRITZ und BOERSMA (1983:324).

3. Selbst kleine Teile einer Pflanze – ein einziger Blattwirtel, manchmal sogar ein einziges Blatt – sind sicher zu bestimmen, so daß z. B. Proben von Bohrkerngröße dazu genügen.

4. Seit dem Ober-Devon hat es innerhalb der Gattung Entwicklungsreihen gegeben, wodurch aufeinanderfolgende Sedimentschichten durch die Verschiedenartigkeit der Formen zeitlich gut charakterisiert sind.

## ENTWICKLUNGSTENDENZEN INNERHALB *SPHENOPHYLLUM*

Wenn man die ältesten Arten, die uns bekannt geworden sind, betrachtet, sieht man ein Blatt von keilförmigem Umriß, aber fast ohne Blattspreite; der Wirtelumriß ist dabei annähernd kreisrund (Taf. 1, Fig. L und M<sub>1</sub>, sowie Abb. 9: *Sphenophyllum tenerimum* und Taf. 1, Fig. H: *Sphenophyllum myriophyllum*).

Etwa ab dem Ober-Namur (siehe Tab. 1 in BOERSMA, 1988) findet man Formen, bei denen der Blattwirtel immer noch kreisrund ist, die Blattspreite jedoch völlig zur Ausbildung kommt (Taf. 1, Fig. K: *Sphenophyllum cuneifolium* und Taf. 1, Fig. G: *Sphenophyllum majus*). Zu Beginn des Stefan tritt eine neue Form in Erscheinung: sechs Blättchen pro Blattwirtel mit „trizygoidem“ Wirtelumriß; der Blattwirtel ist symmetrisch geformt und besteht aus drei Blattpaaren. Das unterste Blattpaar ist dabei kleiner als die beiden anderen, welche seitlich abstehen (Taf. 1, Fig. C und Abb. 8; BOERSMA, 1988: Abb. 11, *Sphenophyllum oblongifolium*).

Somit ist *Sphenophyllum oblongifolium* stratigraphisch eine sehr wichtige Art. Sedimente, in denen diese Art vorkommt, haben ein Stefan-Alter oder sind sogar noch etwas jünger (was speziell in Kärnten der Fall ist).

Arten mit Trizygia-Muster sind auch im asiatischen Raum gut bekannt. Dort vereinigte man sie früher sogar zu einer eigenen Gattung „*Trizygia*“. Es gibt im Stefan auch Formen mit deutlichem Trizygia-Muster, bei denen das unterste Blattpaar nur wenig kleiner entwickelt ist als die beiden anderen Blattpaare (Taf. 1, Fig. E und Abb. 10: *Sphenophyllum verticillatum*). In der Figurenreihe M<sub>1-3</sub> der Taf. 1 ist die Entwicklung zum Trizygia-Muster schematisch dargestellt. Man soll dabei beachten, daß einige der Westfal-Arten auch im Unter-Stefan immer noch vertreten sind (Taf. 1, Fig. F: *Sphenophyllum emarginatum*).

Neben der Herauentwicklung des Trizygia-Musters findet im Stefan noch eine andersartige Entwicklung statt, nämlich die Entwicklung hin zu Formen mit relativ sehr großen Einzelblättchen. Diese Formen werden als typisch für das Ober-Stefan betrachtet. Abgesehen von dem bereits abgebildeten *Sphenophyllum alatifolium* aus Kärnten (Abb. 5), ist das beste Beispiel *Sphenophyllum thonii*. In tieferen Stefan-Schichten hat die Art



Abb. 9: *Sphenophyllum tenerrimum*, Namur, UdSSR (Donetz-Becken).

noch Blätter von normaler Größe (*Sphenophyllum thonii* var. *minor*; Abb. 11). Im Ober-Stefan tritt dann die Riesenform auf: *Sphenophyllum thonii* var. *thonii* (Abb. 12 und Taf. 1, Fig. B).

Auch bezüglich der Blattaderung gibt es im Stefan etwas Neues. Alle Ober-Devon bis einschließlich Westfal-Arten besitzen eine Aderung, bei der die Endverzweigungen auf den Vorderrand treffen (siehe Taf. 1, Fig. A und C–L, sowie BOERSMA, 1988, Abb. 6). Im Unter-Stefan jedoch tritt erstmals ein Aderungstyp auf, bei dem einige der Adern auch am Seitenrand enden. Eine erste Form, bei der das beobachtet werden kann, ist das schon abgebildete *Sphenophyllum thonii* var. *minor* (Abb. 11).

- Tafel 1: Schemazeichnungen aus BOUREAU (1964, L und M<sub>1–3</sub>) und BOUREAU (1971).  
Die bei jeder Tafelfigur angegebene Strecke bedeutet die Länge von 5 mm.
- A: *Sphenophyllum angustifolium*
  - B: *Sphenophyllum thonii* var. *thonii*
  - C: *Sphenophyllum oblongifolium*
  - D: *Sphenophyllum longifolium*
  - E: *Sphenophyllum verticillatum*
  - F: *Sphenophyllum emarginatum*
  - G: *Sphenophyllum majus*
  - H: *Sphenophyllum myriophyllum*
  - K: *Sphenophyllum cuneifolium*
  - L: *Sphenophyllum tenerrimum*
  - M<sub>1</sub>: *Sphenophyllum tenerrimum*
  - M<sub>2</sub>: Kreisrunder Wirteltyp
  - M<sub>3</sub>: Trizygia-Muster



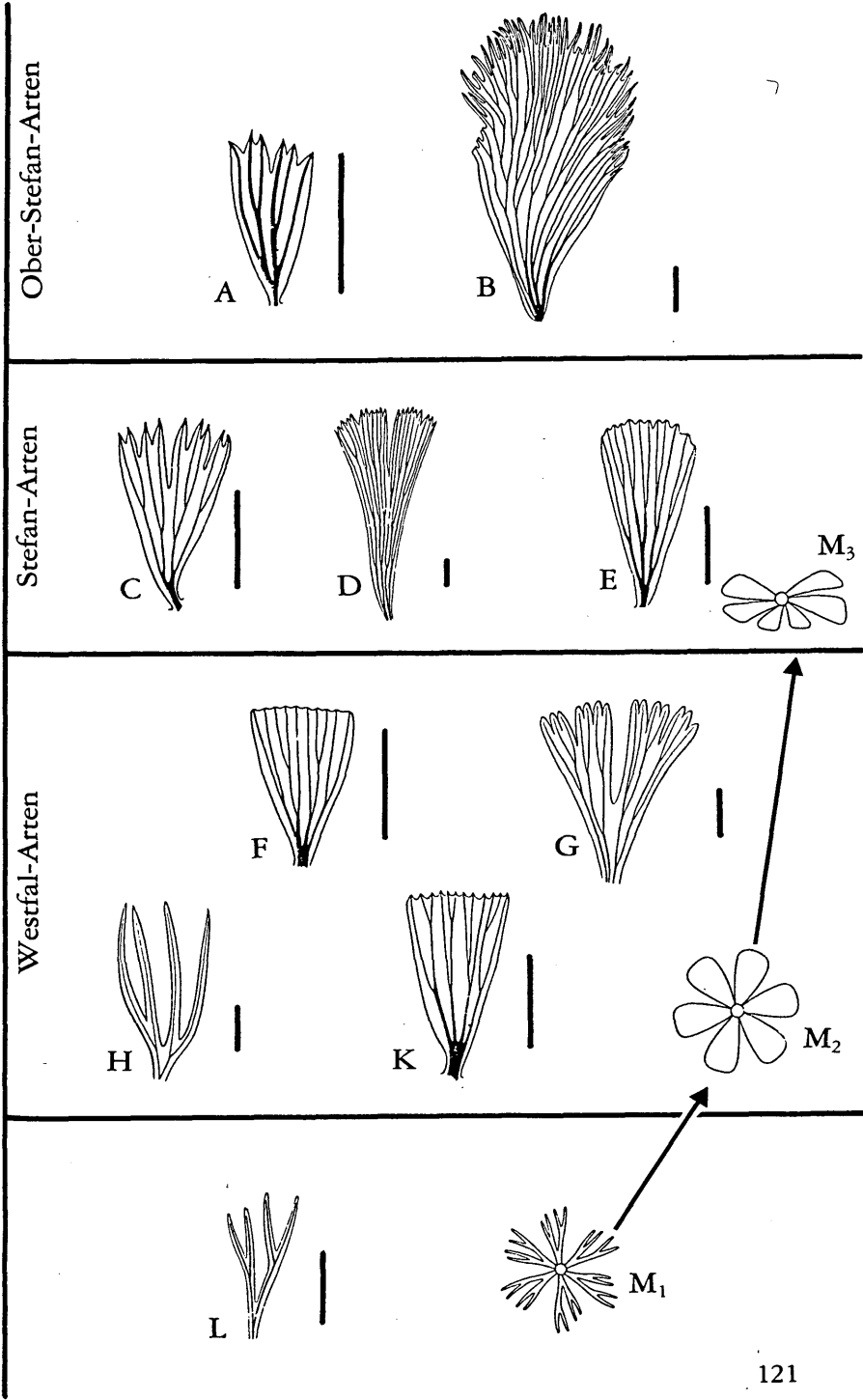




Abb. 10: *Sphenophyllum verticillatum*, Ober-Stefan, Hinzweiler (BRD, Rheinland-Pfalz), x2.



Abb. 14: *Sphenophyllum longifolium*, Ober-Stefan, Hinzweiler (BRD, Rheinland-Pfalz), x1,5.

## STRATIGRAPHISCH WICHTIGE ARTEN

Wie bereits oben angegeben, sind bis jetzt 175 *Sphenophyllum*-Arten bekanntgeworden. Naturgemäß sind nicht alle stratigraphisch von Bedeutung. Es gibt eine Anzahl von Exemplaren, von denen man nur das ursprünglich abgebildete kennt oder, noch schlimmer, von denen nur eine Beschreibung oder sogar nur ein Name vorliegt. Die meisten für Europa wichtigen Arten wurden bereits genannt:

<i>Sphenophyllum alatifolium</i>	(= <i>S. costae</i> , eine Ober-Stefan-Art)
<i>Sphenophyllum angustifolium</i>	(eine Ober-Stefan/Unter-Perm-Art)
<i>Sphenophyllum cuneifolium</i>	(eine Westfal-Art)
<i>Sphenophyllum emarginatum</i>	(eine Westfal/Stefan-Art)
<i>Sphenophyllum majus</i>	(eine Ober-Westfal/Unter-Stefan-Art)
<i>Sphenophyllum myriophyllum</i>	(eine Namur/Unter-Westfal-Art)
<i>Sphenophyllum oblongifolium</i>	(eine Stefan/Unter-Perm-Art)
<i>Sphenophyllum tenerrimum</i>	(eine Ober-Devon/Namur-Art)
<i>Sphenophyllum thonii</i> var. <i>minor</i>	(eine Stefan-Art)
<i>Sphenophyllum thonii</i> var. <i>thonii</i>	(eine Ober-Stefan/Unter-Perm-Art)
<i>Sphenophyllum verticillatum</i>	(eine Stefan-Art)

Abb. 11:  
Aderungsschema von  
*Sphenophyllum*  
*thonii* var. *minor*.

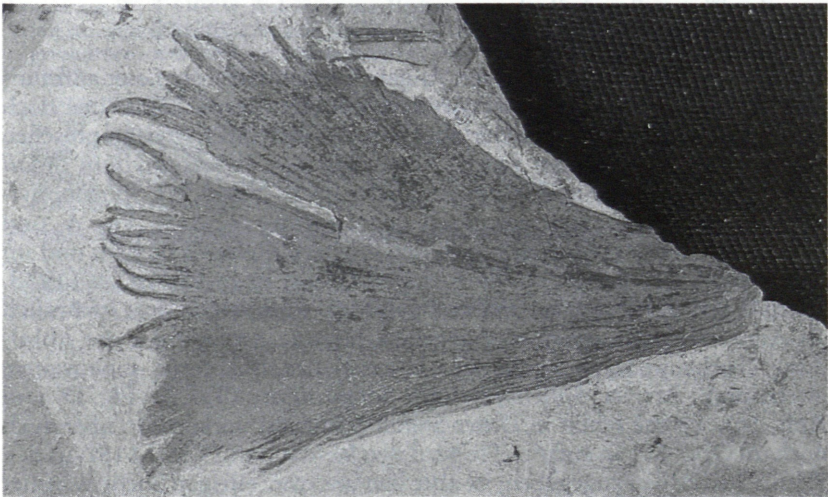
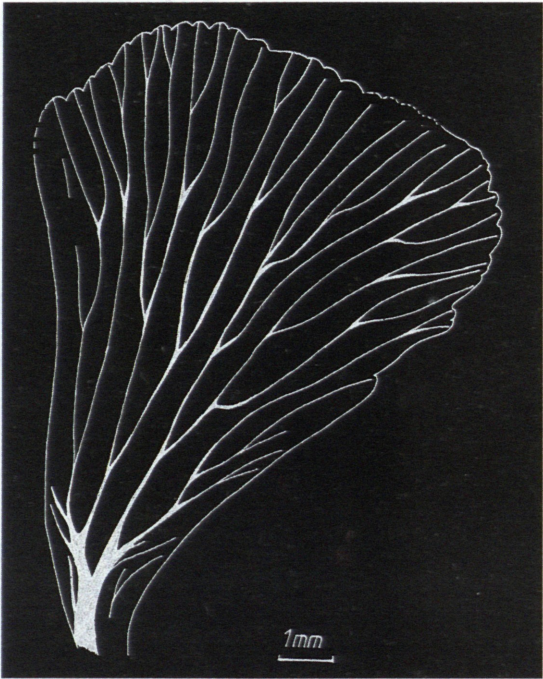


Abb. 12: *Sphenophyllum* *thonii* var. *thonii*, Rotliegendes, DDR. Manebacher Schichten  
(Unter-Perm von Manebach, DDR. Kollektionsnummer 1977/246b der  
Sammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin,  
DDR).





Abb. 13:  
*Sphenophyllum*  
*angustifolium*,  
Ober-Stefan,  
Hinzweiler (BRD,  
Rheinland-Pfalz),  
x2.

Durch diese relativ ausführlichen Angaben möchte ich die Leser aufmuntern, ebenfalls in Kärnten nach Arten zu suchen, die wir bisher hier noch nicht gefunden haben, welche aber auf Grund ihres stratigraphischen Vorkommens zu erwarten wären. Abgesehen von *Sphenophyllum thonii* var. *thonii* und *Sphenophyllum verticillatum* ist besonders *Sphenophyllum angustifolium* stratigraphisch sehr wichtig (Taf. 1, Fig. A und Abb. 13). Diese Art kommt nur in den jüngsten Stefan-Schichten und im Unter-Perm vor. *Sphenophyllum angustifolium* ist in JONGMANS (1938, Abb. 4) von der Turracher Höhe abgebildet, wird jedoch dort irrtümlich als *Annularia pseudostellata* angegeben, als eine Art, mit der die Abbildung überhaupt keine Ähnlichkeit hat (siehe auch Abb. 6). Eine weitere interessante Art ist *Sphenophyllum longifolium* (Taf. 1, Fig. D und Abb. 14), welche schon in Unter-Stefan-Schichten vorkommt, aber auch noch im Ober-Stefan auftritt. Sie wird von JONGMANS (1936: 1118) aus den Karnischen Alpen angegeben, ist aber von uns trotz eifrigen Suchens bisher erst ein einziges Mal, und zwar Stefan am Rudnigsattel (Aufsammlung 1988), gefunden worden. Falls von Sammlern Arten dieser Wichtigkeit aufgefunden werden sollten, wären wir sehr dankbar, davon in Kenntnis gesetzt zu werden.

## LITERATUR

- BATENBURG, L. H. (1977): The *Sphenophyllum* species in the Carboniferous flora of Holz (Westphalian D, Saar Basin, Germany). Review Palaeobot. Palynol., 24:69–99.
- BOERSMA, M. (1988): Wie und warum man Pflanzenfossilien sammelt; einführende Gedanken zur Paläobotanik. Carinthia II, 178./98.:239–253.
- BOUREAU, E. (1964, Herausgeber): Traité de paléobotanique. 3. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. Masson, Paris, 544 S.
- (1971): Les Sphénophytes. Biologie et histoire évolutive (Cours de Botanique). Vuibert, Paris, 167 S.
- BRONGNIART, A. (1828): Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. Levraut, Paris, 223 S.
- EDWARDS, W. N. (1976): The early history of palaeontology. British Museum (Nat. Hist.), London, 58 S.
- FRAAS, E. (1910): Der Petrefakten-Sammler – ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands. Lutz, Stuttgart, 249 S.
- FRITZ, A., und M. BOERSMA (1983a): Fundberichte über Pflanzenfossilien aus Kärnten 1983. Beitrag 3. Pflanzengroßreste aus dem Stefan (Oberkarbon) der Schulter, Karnische Alpen (Nachtrag 1981). Carinthia II, 173./93.:315–337.
- (1983b): Fundberichte über Pflanzenfossilien aus Kärnten 1983. Beitrag 5. Beschreibung der Pflanzengroßreste aus dem Stefan des Rudnigsattels, 1900 m NN, Karnische Alpen. Carinthia II, 173./93.:315–337.
- (1987): Fundberichte über Pflanzenfossilien aus Kärnten 1987. Beitrag 16. Kötschach, Gailtaler Alpen (Unterperm). Carinthia II, 177./97.:395–407.
- GOTHAN, W. (1909): Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Laufe der geologischen Epochen. In: W. Schoenichen (Herausgeber), Die Natur, eine Sammlung naturwissenschaftlicher Monographien. Zickfeldt, Berlin, 127 S.
- (1912): Aus der Vorgeschichte der Pflanzenwelt. Quelle und Meyer, Leipzig, 180 S.
- JONGMANS, W. J. (1911): Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europas mit besonderer Berücksichtigung der in den Niederlanden und den benachbarten Ländern gefundenen oder noch zu erwartenden Arten. Craz und Gerlach, Freiberg (Sachsen), 482 S.
- (1936): Pars 21, Lycopodiales V (incl. Hydropteridae, Psilophytales, Sphenophyllales). In: W. J. Jongmans (Herausgeber), Fossilium Catalogus. II. Plantae. Junk, 's-Gravenhage, S. 999–1188.
- (1938): Die Flora des „Stangalpe“-Gebietes in Steiermark. C. R. 2. Congr. Avancement Etud. Stratigr. Carbonifère, 3: 1259–1298.
- POTONIÉ, H. (1899): Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Dümmler, Berlin, 402 S.
- (1921): Lehrbuch der Paläobotanik. Borntraeger, Berlin, 537 S. (2. Auflage, umgearbeitet von W. GOTHAN).
- REMY, W., und R. REMY (1977): Die Floren des Erdaltertums. Glückauf, Essen, 468 S.
- SCHENK, A. (1888): Die fossilen Pflanzenreste. Trewendt, Breslau, 284 S.
- SCHUCHER, J. J. (1723): Herbarium Diluvianum. Van der Aa, Leiden, 119 S.