

BERICHTE DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT DER OBERLAUSITZ

Band 3

Ber. Naturforsch. Ges. Oberlausitz 3: 27– 42 (1994)

ISSN 0941–0627

Manuskriptannahme am 24. 5. 1993

Erschienen am 15. 9. 1994

Vortrag zur 3. Jahrestagung der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz am 6. März 1993 in Görlitz

Entwicklung der Fagaceae (Buchengewächse) im Tertiär Mitteleuropas

Von HARALD WALTHER

Mit 3 Tafeln, 4 Abbildungen und 1 Tabelle

1. Einleitung

Zu den wesentlichen Aufgaben der tertiärpaläobotanischen Forschungen gehören die Rekonstruktion der Vegetation und die Darstellung der Entwicklung von Sippen in Raum und Zeit. Aus der Vielfalt der Taxa sollen die Fagaceen (Buchengewächse) aus dem Tertiär des nördlichen Mitteleuropas vorgestellt werden. Der relativ häufige Nachweis fossiler Belege (Blätter, Früchte, Samen und Pollen) aus den tertiären Sedimentationsräumen Nordwestsachsens und der Lausitz ermöglichen die Bearbeitung einiger Gattungen dieser Familie in Raum und Zeit. Nach blattmorphologischen und blattanatomischen sowie karpologischen Untersuchungen sollen einige Gattungen vorgestellt werden. In jüngster Zeit gelang es, auch die auf den Blättern verschiedener fossiler Fagaceen haftenden Pollen zu differenzieren (WALTHER & ZETTER 1993). Die Ergebnisse sind wie bei allen Pflanzengruppen der Vorzeit lückenhaft, zeigen aber eine bestimmte Tendenz der Entwicklung innerhalb der einzelnen Gattungen. Neben den direkten Vorläufern heutiger Fagaceen-Gattungen, wie z.B. *Fagus* L., *Quercus* L., *Lithocarpus* Blume, kommen mit diesen heute ausgestorbene intermediäre Formen vor. Diese ursprünglichen Sippen zeichnen sich durch die Kombination von Merkmalen heutiger Fagaceen-Gattungen aus.

Die Fagaceae werden nach CREPET (1989) in die Unterfamilien Castanoideae (mit den Gattungen *Castanea* Mill., *Chrysolepis* Hjelmqu., *Castanopsis* (D.Don) Spach., *Lithocarpus* Blume) und Fagoideae (mit den Gattungen *Fagus* L., *Trigonobalanus* Forman s.l., *Quercus* L.) unterteilt. Mit weit über 900 Arten ist die Familie heute in den gemäßigten Breiten der Nord- und Südhemisphäre in den von ozeanischem Klima beeinflussten Teilen der Kontinente und des südostasiatischen Raumes verbreitet. Die Fagaceen fehlen völlig in Afrika südlich der Sahara und in Australien. In vielen Fällen sind Sippen der Familie die dominierenden Gehölzarten weit verbreiteter Waldformationen der sommergrünen Laubwälder und der immergrünen Hartlaub- und Lorbeerwälder und stellen wichtige Elemente der zonalen Vegetation dar.

Das erste erdgeschichtliche Auftreten der Fagaceae wird vielfach in die Oberkreide gestellt (z.B. WOLFE 1973, WHEELER et al. 1987). Nach dem derzeitigen Kenntnisstand gibt es aber sichere Nachweise für Europa erst ab dem Alttertiär (Paläogen). Vertreter der Fagaceen erweckten schon seit Beginn der paläobotanischen Forschung das Interesse der Autoren umfangreicher Florenmonographien im vergangenen Jahrhundert (z.B. UNGER 1847, GOEPPERT 1855, HEER 1855-1859).

Die Bedeutung der fossilen Fagaceen spiegelt sich unter anderem darin wider, daß sie als prädominante Arten in vielen tertiären Floren zur Charakterisierung von Waldgesellschaften angeführt werden (z.B. "Wald aus immergrünen Eichen und Lorbeergewächsen", SAPORTA 1891, "Foret mesophile de *Castanopsis* - *Lauraceae*", ANDREANSZKY 1959a, *Trigonobalanus*-Eichen-Lauraceen-Wald", MAI 1970b, 1981, MAI & WALTHER 1985, "Carpinus-Tilia-Quercus-Wälder mit vielen Eichen", GIVULESCU & RÜFFLE 1971, "Eichen-Hainbuchen-Ahorn-Mischwald", MAI 1981, "Bucheneichen-Hainbuchen-Mischwälder", MAI & WALTHER 1988).

2. Vorläufer rezenter Fagaceen-Gattungen aus dem Tertiär des nördlichen Mitteleuropas

2.1. *Fagus* L.

Taf. 1, Fig. 1, 2, Taf. 2, Fig. 3, 4

Die Buche besitzt heute ein fast extratropisches Areal auf der Nordhemisphäre mit der Südgrenze in Ostmexiko, Südchina und Taiwan. Im Himalaja fehlt *Fagus* völlig. Ihre Arealbildung ist nach MEUSEL et al. (1965) ein typisches Beispiel für eine ozeanische Laubwald-Disjunktion der Nordhemisphäre. Die rezenten Buchen-Arten kommen in Klimazonen von 4,5 - 20 °C Jahresmitteltemperaturen mit jährlichen Niederschlägen von durchschnittlich 600 bis 1000 mm ohne ausgeprägte Trockenzeiten vor (YIM 1983). In Abhängigkeit von der Auffassung des Artbegriffes der einzelnen Autoren bei der Buche werden 10 bis 15 Arten unterschieden. Die größte Artenkonzentration tritt in Ostasien (China - Taiwan - Japan) mit 6 bis 9 Arten auf, von denen einige kleinere Populationen bilden und zum Teil wichtige Akzessorien der Mixed-Mesophytic-Forests sind. Andere, z.B. *Fagus crenata* Blume, *F. japonica* Maxim. bilden ebenso wie die europäische Rotbuche und die nordamerikanische Buche charakteristische Wälder (Fageten).

Fossile Belege für *Fagus* sind Blätter, einschließlich deren Epidermisstruktur, Kupulen (Fruchtbächer), Früchte, Pollen und Hölzer. In nachfolgender Studie sollen in erster Linie die Blätter berücksichtigt werden. Eine gründliche Revision von *Fagus*-Blättern aus unterschiedlichen stratigraphischen Horizonten des Tertiärs Mitteleuropas (Oligozän bis Oberpliozän) führte zur Aufstellung einer Reihe "kleiner Arten", die überraschenderweise die evolutionäre Abfolge einer Gattung in Raum und Zeit demonstrieren (Abb.1). Die mit den Blättern assoziierten Kupulen und Früchte bestätigen diese gleitenden Übergänge (KVAČEK & WALTHER 1991).

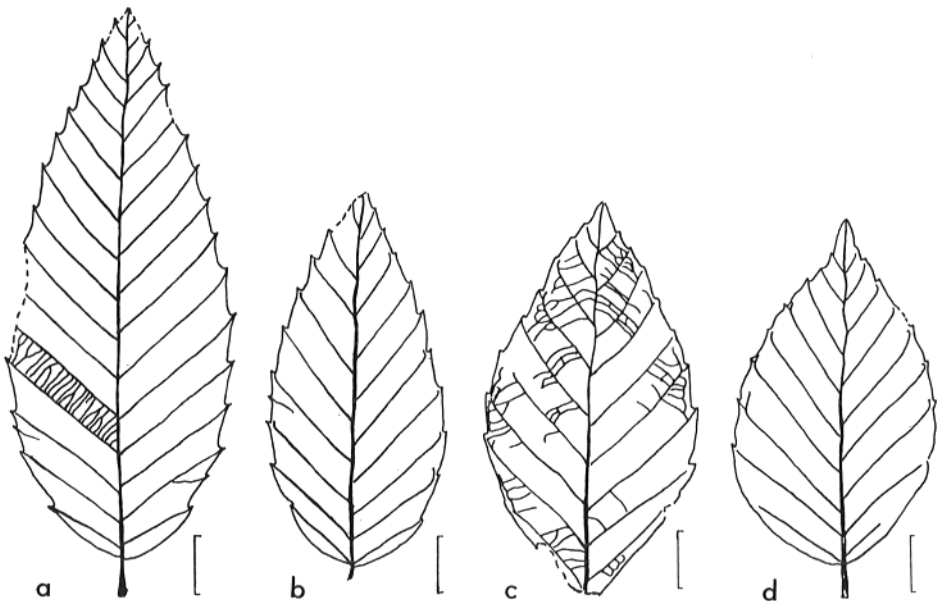


Abb. 1 Tertiäre *Fagus* - Blätter aus dem nördlichen Mitteleuropa (Maßstab = 1 cm)

- a *Fagus saxonica* Kvaček & Walther, Bockwitz b. Borna, Oberoligozän
- b *Fagus menzelii* Kvaček & Walther, Kausche b. Senftenberg, Mittelmiozän
- c *Fagus silesiaca* Walther & Zastawniak, Sośnica b. Wrocław (Schoßnitz b. Breslau, Polen) Obermiozän
- d *Fagus krauselii* Kvaček & Walther, Niederrad b. Frankfurt/M., Unterpliozän

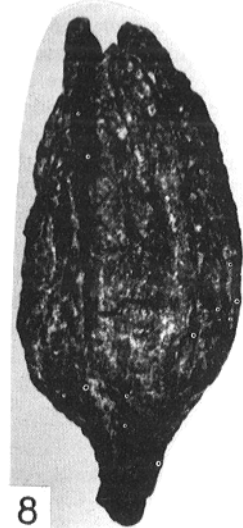
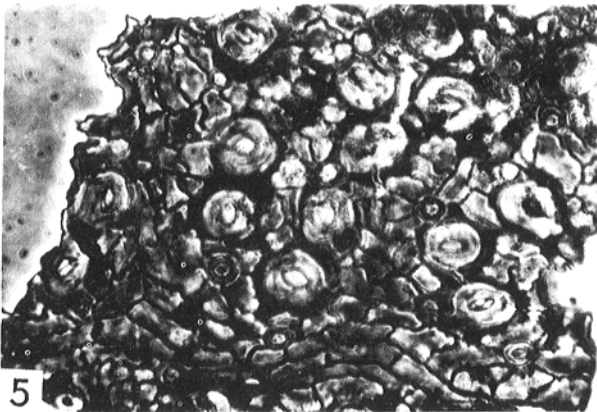
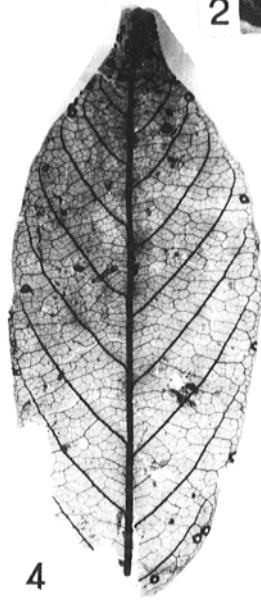
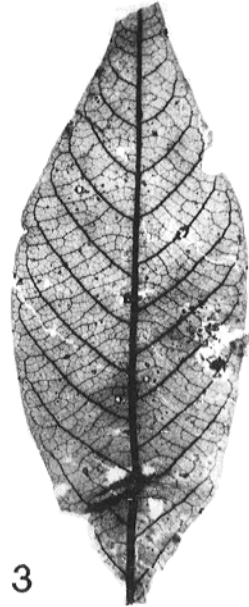
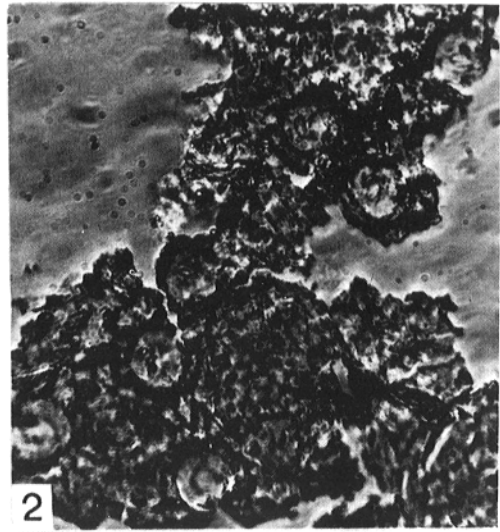
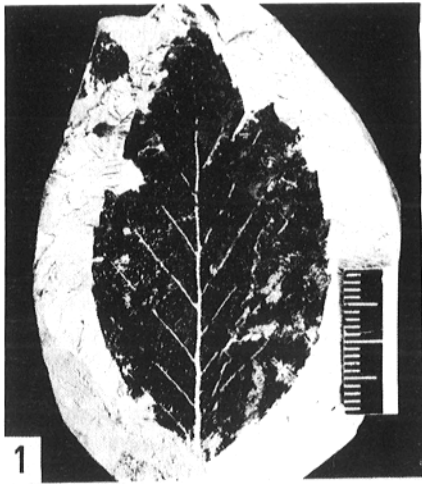
Vom höheren Oligozän (Nordwestsachsen, Diatomite von Kleinsaubermitz b. Bautzen) bis tiefstes Miozän kommt *Fagus saxonica* Kvaček & Walther gemeinsam mit den langgestielten, kleineren Kupulen von *Fagus deucalionus* Unger vor. Diese Arten, sind als die bisher ältesten Buchen im Tertiär Mitteleuropas anzusehen. *F. saxonica* gilt als eine primitive Form. Das zeigt sich in der craspedodromen Nervatur (Sekundärnerven münden in Blattzahnsitzen aus), der relativ hohen Anzahl an Sekundärnerven (12 - 16), der stark ausgebildeten Randzählung mit vereinzelter Zwischenzählung und der kleineren Stomata (Spaltöffnungen) von unvollkommen cyclozytischem Typus. Dabei umgeben die schmalen Nebenzellen die Stomata nur unvollständig.

In den oberoligozänen Floren Nordwestsachsens (Florenkomplex Thierbach, Mai & Walther 1983, 1991) dominieren in den Taphozöosen Auenwaldelemente der periodisch überschwemmten Biotope (*Taxodium*, *Nyssa*, *Populus*, *Alnus*) und Elemente fließbegleitender Auenwälder mit temporären Überflutungen (*Cyclocarya*, *Eurya*, *Platanus*, *Acer*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*). Hier, außerhalb des Einflusses von Staunässe und auf trockenfallenden Standorten, wie teilweise gut entwässerte Erhebungen im Uferbereich, dringen einige mesophytische Elemente vor. Neben *Fagus* (*F. saxonica*, *F. deucalionus*), gehören *Betula*, *Carpinus*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Mastixia*, *Acer*, *Magnolia*, *Liriodendron* und *Pseudotsuga* zu dieser Vergesellschaftung. In den vulkanischen Ablagerungen (Tuffe) des Sokolov-Beckens (Počerny, Podlesi, HOLÝ 1984, KVAČEK et al. 1989) in Nordböhmen hingegen ist *Fagus saxonica* ein wichtiges Element eines Mischwaldes (Mixed-Mesophytic-Forest), der einem hohen Anteil an immergrünen Arten (Mastixiaceae, Symplocaceae, Lauraceae) aufweist. Zu einer derartigen Vergesellschaftung von Mastixiaceae (die Familie ist heute in den subtropischen Gebieten Südostasiens beheimatet) mit *Fagus* gibt es keine rezenten Vergleiche. Das könnte ein Hinweis sein, daß diese Gattung sich im Verlauf ihrer Evolution von einer immergrünen zu einer laubwerfenden Sippe entwickelt hat (LÄMMERMAYER 1923). Eine weitere *Fagus*-Art, *F. menzelii* Kvaček & Walther, kommt im Unter- bis Mittelmiozän in Zentraleuropa vor. Diese Art weist eine geringere Sekundärnerven-Zahl (10 - 13) auf, ihr Blattrand ist fein entfernt gezähnt, Zwischenzählungen gehören zu Seltenheiten. Die Epidermisstruktur stimmt mit der der vorgenannten Art überein, nur, daß die Stomata etwas größer sind. Auch aus dem Untermiozän von Hradek (Zittauer Becken, ČR) ist diese Art bekannt, wo sie vergesellschaftet mit *Sequoia* (Mammutbaum), *Ilex*, *Magnolia*, *Symplocos*, *Trigonobalanopsis*, verschiedenen Lauraceen und *Mastixia* auftritt. Diese Vergesellschaftung weist auf den Übergang vom mesophytischen Mischwald zum immergrünen breitblättrigen Wald (Broad-leaved Evergreen Forest) hin, wie er heute in Südchina vorkommt und an warm-humides Klima gebunden ist. Im mittleren Miozän des Senftenberger Raumes (Welzow, Kausche, Rauno) ist *Fagus menzelii* eine Element der Mischwälder mit einem hohen Anteil an sommergrünen Gehölzen (z.B. *Acer*, *Quercus*, *Carpinus*, *Pinus* und *Sequoia*).

Eine weitere Reduzierung der Sekundärnerven-Zahl, verbunden mit einer Größenzunahme der Spaltöffnungen, kommt bei der obermiozänen bis unterpliozänen *Fagus silesiaca* Walther & Zastawniak (1991) vor. Diese Buchenart ist mit *Betula* und *Quercus*, seltener mit Auenwaldelementen, wie *Populus*, *Carya*, *Fraxinus* und *Myrica*, vergesellschaftet. *Fagus silesiaca* tritt als wichtiges Akzessorium in der klassischen Tertiär-Flora Sosnica (Schoßnitz bei Breslau) auf.

Eine noch geringere Sekundärnerven-Zahl bei größeren Stomata besitzt die von nördlichen, mitteleuropäischen Fundpunkten wie Niederad bei Frankfurt/Main, Berga (Thüringen), Willershausen (Harz) oder aus den Travertinen der Mittelslowakei (Drevnik) bekannte Buchenart *Fagus kraeuselii* Kvaček & Walther (1991). Stratigraphisch gehören diese Lokalitäten in die jüngste Stufe des Tertiärs, ins Pliozän. Diese Form stellt ein wichtiges Element der tertiären Buchen-Eichen-Hainbuchen-Mischwälder dar.

Die tertiären *Fagus*-Arten scheinen am Ende des Tertiärs auszusterben. Die europäische Rotbuche, *Fagus sylvatica* L., gilt als progressive Form. Dies zeigt sich in ihrer Areal-Erweiterung und der Neigung zur Bildung dichter Wälder (Fageten). Ihre Ableitung von Ahnenformen bleibt nach wie vor unklar, obwohl bei ihr noch "ursprüngliche Merkmale" (cyclozytische Stomata, vereinzelter Zwischenzählung) auftreten können. Ihre Entwicklung dürfte in der Nacheiszeit, wie es auch durch palynologische Daten zum Ausdruck kommt (ŠRODON 1985), begonnen haben.



Tafel I

2.2. *Quercus Linné*

Taf. 2, Fig. 1, 2, Abb. 2

Die Eichen kommen mit etwa 450 Arten in Nordamerika, dem westlichen tropischen Südamerika, im temperaten und subtropischen Eurasien und in Nordamerika vor. Sie sind immergrün und laubwerfend, sommergrün. Taxonomisch gehört die Gattung *Quercus* zu den schwierigsten Fagaceen-Sippen, deren Artenumfang bis heute noch nicht befriedigend geklärt ist (CAMUS 1934-1954, SCHWARZ 1936, SEOPADMO 1968). Fossile *Quercus*-Arten werden schon seit Beginn der paläobotanischen Forschung von zahlreichen tertiären Fundorten beschrieben. Meist beziehen sich die Untersuchungen allein auf die Beschreibung der polymorphen Blätter. Die daraus resultierenden "Arten" lassen vielfach Zweifel zu, ob es sich tatsächlich um Eichen handelt oder ob Konvergenzen zu anderen Sippen vorliegen. Hinzu kommt die schwierige Gewinnung der Kutikula und die teilweise unsicheren epidermalen Merkmalskomplexe. Die karpologischen Untersuchungen werden durch die mangelhafte fossile Überlieferung der Kupulen und Eicheln eingeschränkt.

Fossile Eichen werden schon im letzten Jahrhundert aus dem arktischen Alttertiär beschrieben (z.B. Heer 1868). Nach modernen Revisionen (BOULTER & KVAČEK 1989) handelt es dabei aber um ausgestorbene Fagaceen-Gattungen (*Fagopsis*). Aus dem mitteleuropäischen Tertiär kann nach dem derzeitigen Kenntnisstand *Quercus* nach Kutikularuntersuchungen erstmals im Eozän nachgewiesen werden. Da es sich um Einzelbelege handelt, ist eine bestimmte Unsicherheit, ob es sich wirklich um "echte" Eichen handelt, anzunehmen (z.B. *Quercus nerifolia* A. Braun var. *moselensis* Walther in MAI & WALTHER 1985, *Quercus subhercynica* Walther & Kvaček 1989). Es sind immergrüne, ganzrandige Formen, wie auch die ab höherem Oligozän bis mittleren Miozän in Mitteleuropa verbreiteten *Quercus rhenana* (Kräusel & Weyland) Knobloch & Kvaček. Die Blätter dieser charakteristischen fossilen Art sind ganzrandig, lanzettlich bis schmal ovat. Die Sekundärnerven stehen dicht, zwischen ihnen können 1 bis 3 Intersekundärnerven ausgebildet sein. Die Kutikula ist sehr kräftig und besitzt Wachsauflagerungen. Auf der Blattunterseite kennzeichnen die dichtstehenden cyclozytischen Spaltöffnungen gemeinsam mit den verstreut vorkommenden Sternhaarbasen die Epidermisstruktur. Diese fossile Art gilt als wärmeliebendes Element und kommt besonders häufig in den untermiozänen, vorrangig immergrünen, Mastixioideen-Floren vor (JÄHNICHEN 1966). Sie ist aus dem Oberoligozän Nordwestsachsens (MAI & WALTHER 1991) als akzessorisches Element in den vorwiegend aus Auenwaldsippen bestehenden fossilen Waldgesellschaften bekannt. Im Untermiozän des Zittauer Beckens (Harthau, Olbersdorf) gehört sie zu dem Bestand der wärmeliebenden Mastixioideen-Flora (hier werden nur einige Floren als Beispiele genannt).

Quercus rhenana wird zu der Untergattung *Erythrobalanus* (Oerst.) Schwarz gestellt, in der rezente wintergrüne bis immergrüne, ganzrandige Eichen zusammengefaßt werden (z.B. *Quercus mexicana*, *Q. laurifolia*).

Von jüngerem geologischen Alter sind *Quercus*-Arten mit gezähntem oder gelapptem Blattrand. Bereits im Oligozän kommt *Quercus lonchitis* Unger vor. Ihre lanzettlichen bis oval lanzettlichen mittelgroßen Blätter weisen eine scharfe Randzähnung auf. Die Zähne können in Stachelspitzen enden. Die Epidermisstruktur wird durch cyclozytische Stomata und dicht stehende Büschel- und Sternhaare charakterisiert. Bisher konnte diese Art aus dem Mitteloligozän von Seiffenhnersdorf, aus den oligozänen Diatomiten der Bohrung Kleinsaubernitz bei Bautzen und aus dem Oberoligozän der Thierbacher Schichten in Nordwestsachsen (MAI & WALTHER 1991) nachgewiesen werden. Diese tertiäre Eiche kommt als akzessorisches Element in den Mixed-Mesophytic-Forests vor, bei denen, wie z.B. in Kleinsaubernitz, laurophyll Formen oder am Beispiel der Thierbacher Schichten (Bockwitz bei Borna) sommergrüne Sippen vorherrschen können.

Tafel 1

- Fig. 1, 2 *Fagus silesiaca* Walther & Zastawniak, Sosnica b. Wrocław (Schoßnitz b. Breslau, Polen), Obermiozän
Fig. 1 Blattrest, Vergr. nat. Gr. Fig. 2 Untere Epidermis mit semicyclozytischen Stomata, Vergr. 400x
Fig. 3-5 *Trigonobalanopsis rhamnoides* (Rossmässler) Kvaček & Walther, Wiesa b. Kamenz, Untermiozän
Fig. 3, 4 In Struktur erhaltene Blattreste, die mit Wasserstoffperoxid gebleicht wurden, Vergr. nat. Größe
Fig. 5 Untere Epidermis mit cyclozytischen Stomata und einzelligen Haarbasen, Vergr. 400 x
Fig. 6-8 *Trigonobalanopsis exacantha* (Mai) Kvaček & Walther, Wiesa b. Kamenz, Untermiozän
Fig. 6 Kantige Schließfrucht, Vergr. 5 x Fig. 7, 8 Kupulen, bei Fig. 7 mit geöffneten Klappen, Vergr. 5 x

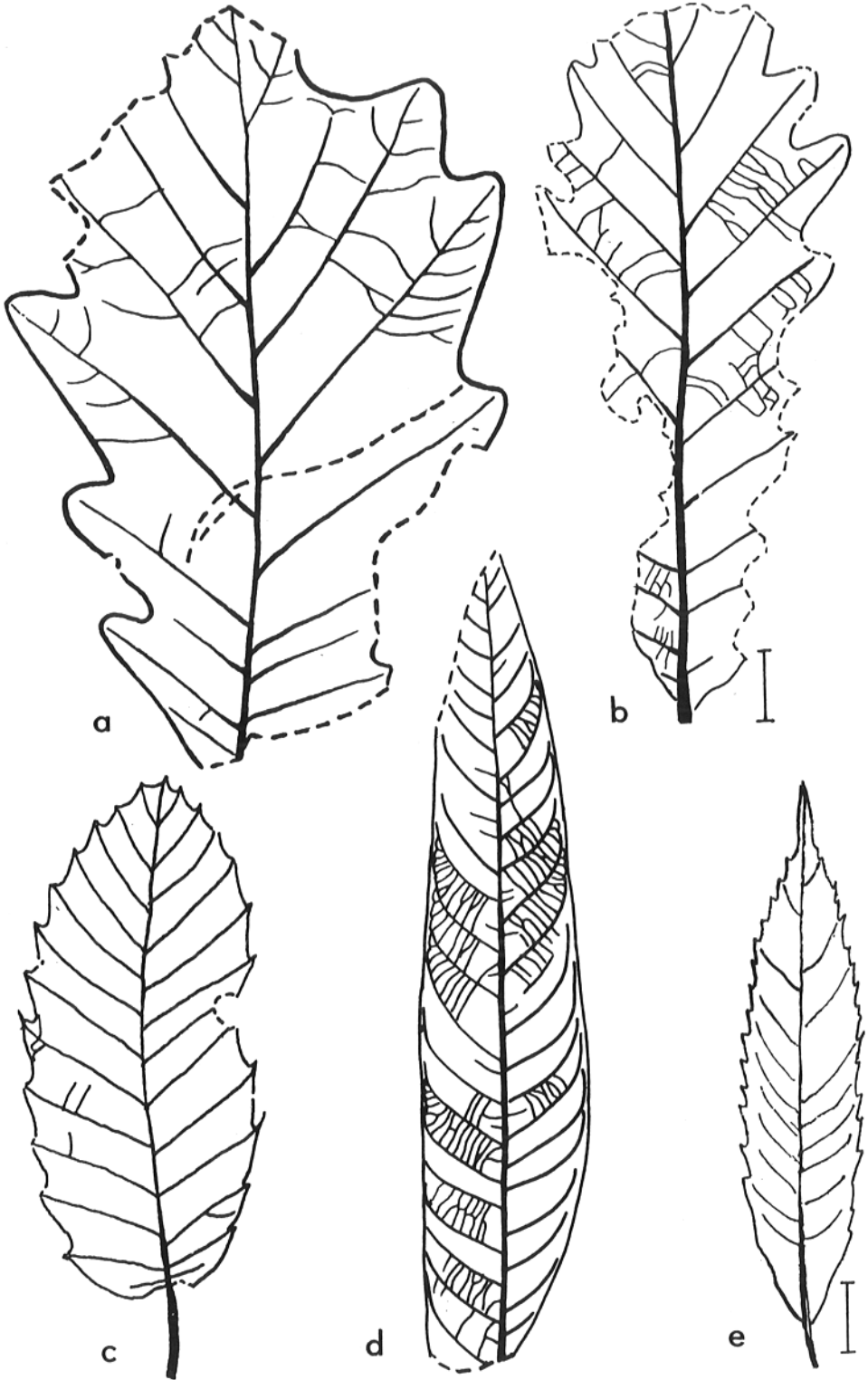


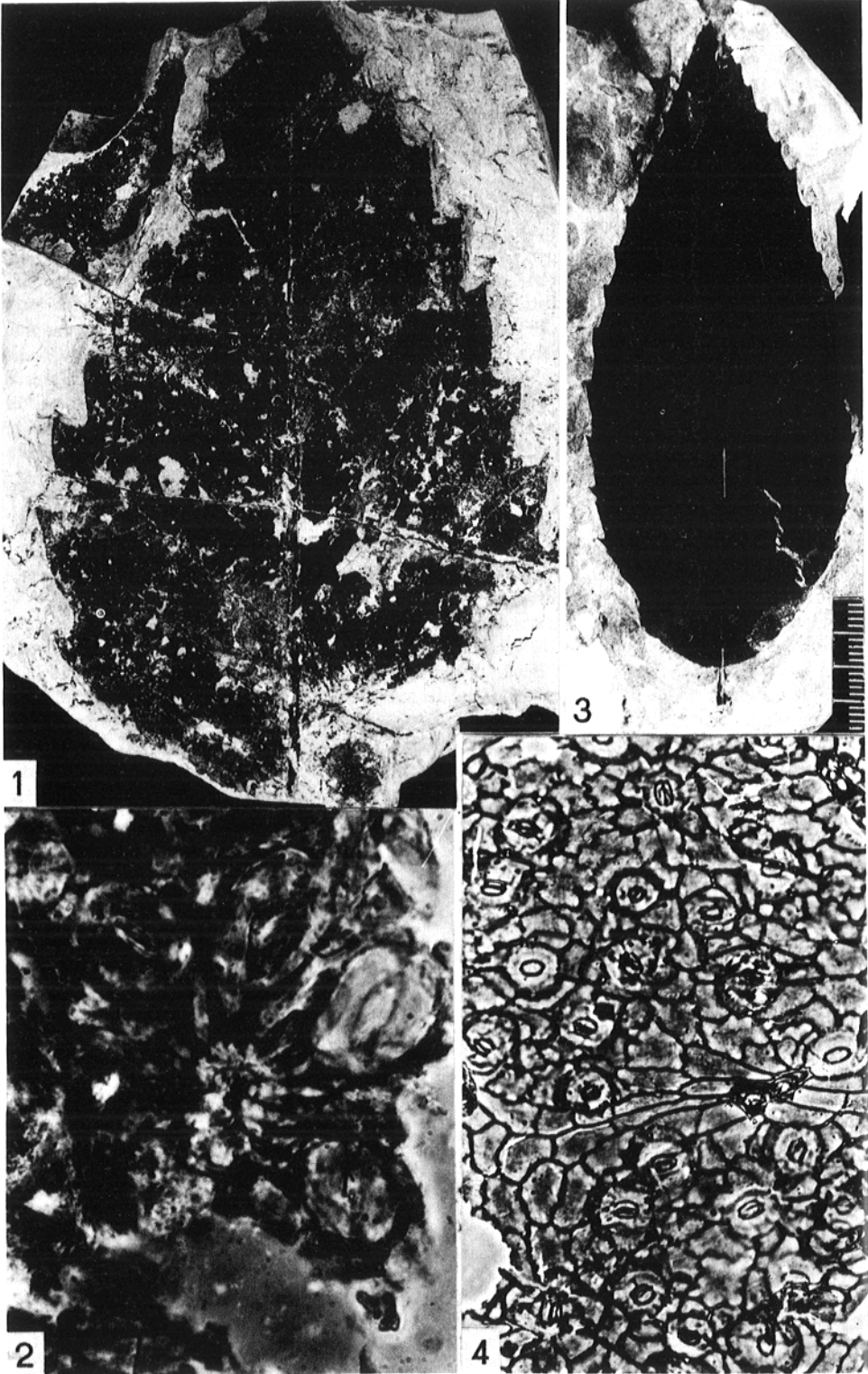
Abb. 2

Vom Untermiozän bis zum Unterpliozän sind in Mitteleuropa unter verschiedenen Artnamen Eichen beschrieben worden, die sich durch elliptische bis schmal ovate, mittelgroße bis große, dicht unregelmäßig gezähnte Blätter auszeichnen. Dabei können die Zähne in Stachelspitzen enden. Eine Unterteilung dieser *Quercus*-Arten ist äußerst schwierig. Mit Hilfe blattanatomischer Merkmalskomplexe lassen sich bestimmte Formenkreise unterscheiden. Danach wird ein Formenkreis zu *Quercus gigas* Goepfert emend. Walther & Zastawniak gestellt. Charakteristisch ist bei dieser fossilen Art die merkmalsreiche untere Epidermis mit den vielzelligen Sternhaarbasen, die 4, 6, meistens aber 8 bis 12, seltener 18 Trichomarme besitzen können. Daneben kommen auch einzellige Deckhaare und mehrzellige, einreihige Drüsentrichome vor. Die Spaltöffnungen stehen in Gruppen und sind meist von einem Ring, der aus bis zu 5 Nebenzellen bestehen kann, umgeben (cyclozytisch). Unter *Quercus pseudocastanea* Goepfert emend. Walther & Zastawniak werden schmal-ovate, obovate, seltener elliptische Blätter mit buchtig gezähntem Rand und bis zu 19 schwach gegenständigen bis wechselständigen Sekundärnerven, die in die Zahnspitzen ausmünden (craspedodrom), zusammengefaßt. Sie weisen etwa die gleiche stratigraphische Verbreitung wie die oben genannte fossile Art auf, lassen sich aber, neben der Blattgestalt, nach den Merkmalen der unteren Epidermis (abaxiale Kutikula) von dieser unterscheiden. Die Spaltöffnungen sind dicht über die gesamte untere Epidermis verbreitet, teils sind sie vom anomozytischen, teils vom cyclozytischen Typ mit stärker kutinisierten Nebenzellen. Verbreitet kommen zwei- bis vierarmige Deckhaare, die bis 70 µm Länge erreichen, vor. Nach SCHWARZ (1934-1939) soll es sich bei diesen Formen mit den engen Winkeln zwischen den Blattzähnen und dem Fehlen von Intersekundärnerven um primitive Vorläufer der echten roburoiden Eichen handeln (s. MAI & WALTHER 1988, WALTHER & ZASTAWNIK 1991). Vergesellschaftet mit den Blättern kommen Fruchtbecher (Kupulen) vor, die in ihrem Bau (pfriemliche, sparrig abstehende Kupulen-Schuppen) mit den Fruktifikationen von Eichenarten, die in der Sektion Cerris Oersted vereinigt werden, Ähnlichkeit zeigen. Auch bei den Blättern können Analogien zu Vertretern dieser Sektion festgestellt werden (MAI & WALTHER 1988).

Roburoide Eichen mit teils tief gelappten Blättern treten in Mitteleuropa im Obermiozän, hauptsächlich aber im Plioizän auf. Ihre artliche Differenzierung ist äußerst kompliziert und bis heute noch nicht zufriedenstellend gelöst. Ihre Bestimmung kann nur nach der Blattarchitektur erfolgen, da kutikularanalytische Untersuchungen auf Grund der meist fehlenden organischen Blattsubstanz nicht möglich sind. Teils werden sie von *Quercus pseudorobur* Kovats abgeleitet und unter diesem Namen (SCHWARZ 1936-1939) geführt, teils mit offener Nomenklatur (z.B. WALTHER in MAI & WALTHER 1988) beschrieben. Eine eingehende Untersuchung dieser Problematik ist einer besonderen Studie vorbehalten (Kvacek & Walther in Vorber.). Diese *Quercus*-Formen sind prädominante Elemente in den oberpliozänen Buchen-Eichen-Hainbuchen-Mischwäldern, wie sie z.B. aus Berga bei Sangerhausen (MAI & WALTHER 1988) bekannt sind.

Abb. 2 Auswahl tertiäre *Quercus* - Arten (Maßstab = 1 cm)

- a *Quercus* sp. aff. *Q. robur* L., Berga b. Sangerhausen, Oberpliozän
- b *Quercus pseudocastanea* Goepfert emend. Walther & Zastawniak, Sośnica b. Wrocław (Schoßnitz b. Breslau, Polen), Obermiozän
- c *Quercus gigas* Goepfert emend. Walther & Zastawniak, Sośnica b. Wrocław (Schoßnitz b. Breslau, Polen), Obermiozän
- d *Quercus rhenana* (Kräusel & Weyland) Knobloch & Kvacek, Liebertwolkwitz b. Leipzig, Untermiozän
- e *Quercus lonchitis* Unger, Seiffhennersdorf, Mittel-Oligozän



Tafel 2

2.3. *Lithocarpus* Blume

Abb. 3

Diese Fagaceen-Gattung umfaßt etwa 300 Arten mit dem Hauptareal in Ost- und Südostasien sowie Indomalaysien. Eine Art, *Lithocarpus densiflorus*, kommt in Nordkalifornien (USA) vor. Die Abgrenzung von *Lithocarpus* Blume zu *Castanopsis* Spach (Eichenkastanie) und auch zu einem großen Teil der immergrünen Eichen nur nach den Merkmalen der Blattmorphologie ist kaum möglich. Mit Hilfe der Anatomie der Epidermen kann eine gewisse Differenzierung erfolgen (KVAČEK & WALTHER 1987). So kommen auf der unteren Epidermis seitlich angedrückte, handförmige Büschelhaare bei den Fagaceae nur bei einigen Arten der Gattung *Lithocarpus* vor. Nach

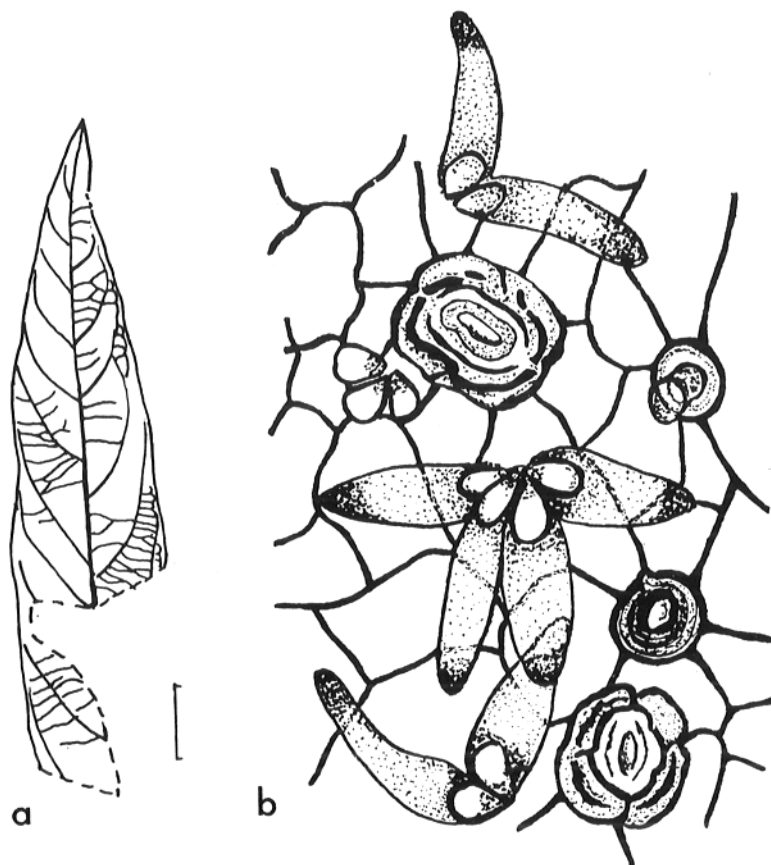


Abb. 3 *Lithocarpus saxonicus* Walther & Kvaček, Kleinsaubernitz b. Bautzen, höheres Oligozän
a Blattrest (Maßstab = 1 cm)
b Untere Epidermis mit cyclozytischen Spaltöffnungen und zwei- bis vierarmigen Büschelhaaren, n. Vergr. 1000 x

Tafel 2

Fig. 1, 2 *Quercus gigas* GOEPPERT emend. Walther & Zastawniak, Sosnica b. Wrocław (Schoßnitz b. Breslau), Obermiozän

Fig. 1 Inkohlter Blattrest, Vergr. nat. Gr.

Fig. 2 Untere Epidermis, Stomata und vielarmiges Büschelhaar, Vergr. 900 x

Fig. 3, 4 *Fagus saxonica* Kvaček & Walther, Bockwitz b. Borna, Oberoligozän

Fig. 3 Inkohlter Blattrest (Holotypus), Vergr. nat. Gr.

Fig. 4 Untere Epidermis mit semicyclozytischen Stomata und Drüsenhaar (auf Neville), Vergr. 400 x

diesem charakteristischen Merkmal, gemeinsam mit dem Auftreten cyclozytischer Stomata mit verdickten Nebenzellen, konnten aus dem höheren Oligozän der Bohrung Kleinsaubernitz bei Bautzen lanzettliche, ganzrandige, laurophylle Blätter als *Lithocarpus saxonicus* Walther & Kvaček bestimmt und mit rezenten Arten analogisiert werden. Ohne die anatomischen Merkmale wäre eine Bestimmung dieser Blattreste nicht möglich gewesen. Es ist bisher der einzige Nachweis in Europa. Diese fossile *Lithocarpus*-Art stellt ein akzessorisches Element eines Mischwaldes mit Dominanz an Fagaceen (*Eotrigonobalanus*, *Trigonobalanopsis*, *Fagus*, *Quercus*) dar, der mit den Mixed-Mesophytic-Forest ostasiatischer Prägung vergleichbar ist.

3. Ausgestorbene, intermediäre Fagaceen-Sippen

Neben den direkten Vorläufern von Fagaceen-Gattungen kommen im Tertiär von Nordamerika und Europa sowie in Westasien, unabhängig vom stratigraphischen Alter, intermediäre Fagaceen-Sippen vor (WALTHER & ZETTER 1993).

3.1. *Eotrigonobalanus* Walther & Kvaček

Taf. 3, Abb. 4

Nach weiblichen Infloreszenzen, Kupulen, Früchten und Blattresten wird nach der gemeinsamen epidermalen Struktur diese Gattung aufgestellt (KVAČEK & WALTHER 1989). Sie kommt als wichtiges Element der tertiären Waldformationen in Europa vom Miozän bis tiefsten Untermiozän vor. Die Blätter weisen in ihrer Form eine außerordentliche Variationsbreite auf (Abb. 4), die von lanzettlich, lanzettlich-oval über elliptisch bis breit-oval reicht. Sie können ganzrandig, gewellt, stumpf, seltener scharf gezähnt sein. Die sekundären Blattnerven variieren von randläufig (camptodrom) über semicraspedodrom zu craspedodromer Nervatur. Häufig gabeln sich die Sekundärnerven in unmittelbarer Randnähe auf (deshalb der Arname "*furcinervis*"). Bei den Blättern treten auch starke Größenunterschiede auf (Längen von 3 cm bis 20 cm). Nur mit Hilfe der epidermalen Merkmalskomplexe wurde es möglich, diese sehr unterschiedlichen Blattformen zu einer Art zu stellen. Charakteristisch ist die abaxiale Kutikula. Je nach Erhaltungszustand kann diese kräftig sein und einen feinen Wachsüberzug besitzen. Die rundlichen, breitovalen bis rechteckigen Stomata stehen in dichten Gruppen und gehören zum cyclozytischen Typ, d.h., sie werden von schmalen Nebenzellen umgeben. Typisch sind auch die zahlreichen rundlichen asymmetrischen Drüsenhaarbasen. Die Trichome selbst sind zylindrisch oval und bestehen aus einer trichterförmigen Basalzelle und einer größeren keulenförmigen Endzelle. Hauptsächlich bei der eoziänen Form, *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček forma *furcinervis* Kvaček & Walther kommen noch dazu zwei- bis vierarmige Büschelhaare vor, die bei der oligozänen Form, *E. furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček forma *haselbachensis* Kvaček & Walther fehlen. Vergesellschaftet mit diesen Blättern treten 3 bis 5 klappige mehr oder weniger weit geöffnete, stark ornamentierte Kupulen auf, die zwei Schließfrüchte tragen. Sehr selten konnten auch die weiblichen Fruchtsände, Kätzchen mit opponierend stehenden kurzgestielten Fruchtblättern, gefunden werden (s. Taf. 3, Fig. 4). Die Epidermisstruktur der Fruktifikationen entspricht der der Blätter, so daß sie als *Eotrigonobalanus andreanszkyi* (Mai) Kvaček & Walther geführt werden. Die phylogenetische Ursprünglichkeit dieser fossilen Gattung kommt dadurch zum Ausdruck, daß wesentliche Merkmale von *Trigonobalanus* Forman und *Lithocarpus* Blume aber auch von *Castanopsis* (D. Don) Spach kombiniert vorkommen (KVAČEK & WALTHER 1991). Die Gattung *Eotrigonobalanus* Walther & Kvaček stellt im Paläogen Eurasiens einen wichtigen Vertreter der waldbildenden Fagaceen dar. Sie gehört in den obereozänen Blattfluren des Weißelster-Beckens in Nordwestsachsen mit zu den charakteristischen Fossil-Resten und kommt in kohligen, tonigen, schluffigen, vereinzelt auch in sandigen Sedimenten vor. Dieses von der Fazies unabhängige Auftreten läßt auf eine breite ökologische Amplitude dieser Gattung schließen. Sie gehört zum Bestand der immergrünen obereozänen "*Trigonobalanus*-Eichen-Lauraceenwald-Gesellschaft", spielt aber auch als teilweise prädominantes Element im Bestand der azonalen Auen- und Bruchwälder eine wichtige Rolle (MAI 1970, MAI & WALTHER 1985, KVAČEK & WALTHER 1989). Im tiefen Mitteloligozän kommt *Eotrigonobalanus* als akzessorisches Element in den mesophytischen Wäldern (Mixed Mesophytic Forest) ostasiatischer Prägung vor (MAI & WALTHER 1978). Ähnliche Beobachtungen liegen von obereozänen und tief mitteloligozänen Fundorten aus dem Sokolev- und Cheb-Becken (Falkenauer- und Eger-Becken) Nordböhmens vor (KVAČEK & WALTHER 1989b). Im höheren Oligozän von

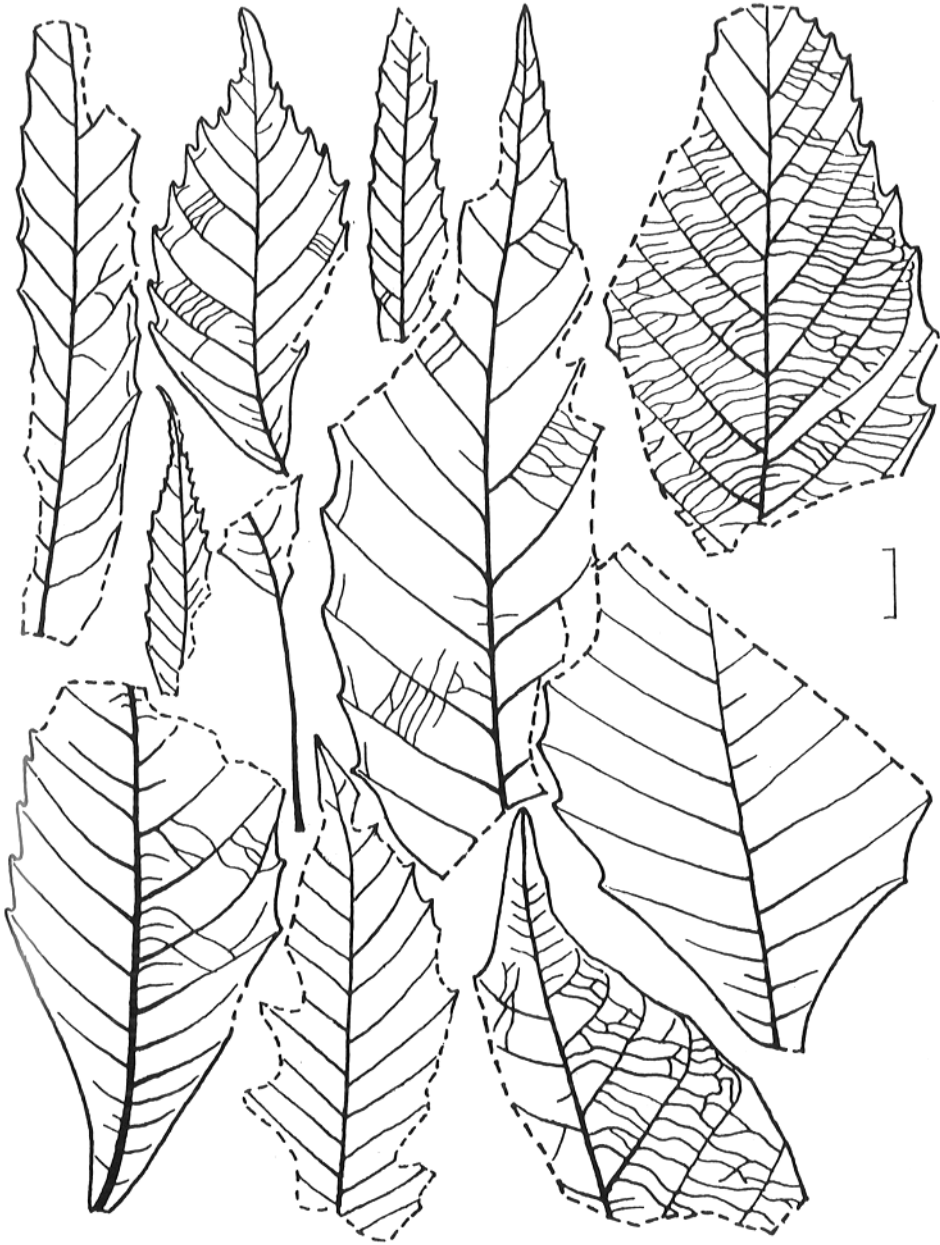
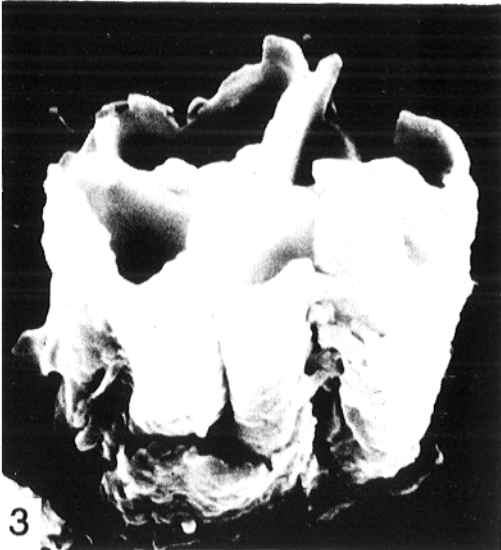
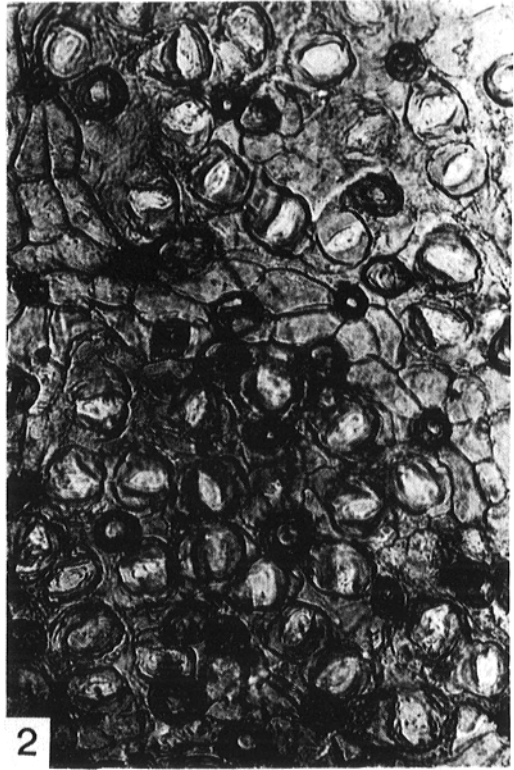


Abb. 4 *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Kvaček & Walther (Maßstab = 1 cm)
Variationsbreite der Blätter von verschiedenen Fundorten aus dem Obereozän des Weißelster-Beckens
südlich von Leipzig



Tafel 3

Kleinsaubernitz kommt diese Gattung als wichtiges Akzessorium in der durch Fagaceen gekennzeichneten mesophytischen Waldgesellschaft vor. Aus dem Grenzbereich Oberoligozän - Untermiozän von Witznitz bei Borna liegen gemeinsam mit mehreren Lauraceen-Arten zahlreiche Belege von *Eotrigonobalanus* vor, die auf eine *Eotrigonobalanus*-Lauraceen- Waldvegetation schließen läßt, in der als Konifere *Cunninghamia* R. Brown ex L.C.M. Rich. (Spießtanne) vorkommt.

3.2. *Trigonobalanopsis* Kvaček & Walther

Taf. 1, Fig. 3–8

Eine weitere intermediäre Fagaceen-Sippe Mitteleuropas ist *Trigonobalanopsis*. Zu ihr gehören ganzrandige, fiedernervige camptodrome bis brochidrome elliptisch ovate bis obovate Blätter, deren Spitzen abgesetzt und verlängert sein können - *Trigonobalanopsis rhamnoides* (Rossmässler) Kvaček & Walther (1988, WALTHER 1988). Gemeinsam mit diesen kommen Kupulen, *Tr. exacantha* (Mai) Kvaček & Walther, mit meist drei Klappen, die eine Schließfrucht, seltener zwei, enthalten können, vor. Auf Grund des gleichen epidermalen Baues (abaxiale Kutikula) zwischen Blättern und Fruktifikationen, (cyclozytische Stomata, 3 bis 5 stärker kutinisierte Nebenzellen, borstenförmige Deckhaare und 3 bis 7zellige einreihige Drüsenhaare) lassen sich diese verschiedenen Pflanzenorgane zu einer Gattung zusammenfassen. Die anatomischen Merkmalskomplexe zeigen Analogien zu verschiedenen *Castanopsis*-Arten, aber auch zu Sippen der Gattung *Trigonobalanus* Forman s.l. bestehen Ähnlichkeiten. Die Gattung kommt vom Obereozän bis oberen Miozän in Europa vor (KVAČEK & WALTHER 1988). Sie stellt ein wichtiges waldbildendes Element der jüngeren Mastixioideen-Floren des Miozäns (z.B. Wiesa bei Kamenz; Hradek, Turów im Zittauer Becken; Wackersdorf in Bayern) dar, während sie im Alttertiär in den immergrünen Lorbeerwäldern (z.B. Stare-Sedlo-Schichten Nordböhmens - Altsattler Schichten, Obereozän), in den Fagaceen reichen Mischwäldern (z.B. höheres Oligozän von Kleinsaubernitz bei Bautzen) und in den durch sommergrüne Formen gekennzeichneten Mixed Mesophytic Forests des höheren Miozäns nur als Akzessorium auftritt. Nach ihrem gemeinsamen Vorkommen mit laurophyllen Sippen in den einzelnen tertiären Floren Europas, ist diese Gattung als wärmeliebendes Florenelement anzusehen.

4. Zusammenfassung

Das Vorkommen von Fagaceen in Mitteleuropa läßt sich vom Eozän bis Pliozän mit mehreren Sippen nach Blättern (einschließlich der Epidermisstruktur), Fruktifikationen und Pollen nachweisen. Neben direkten Vorläufern heutiger Fagaceen-Gattungen, wie z.B. *Fagus* L., *Quercus* L. und *Lithocarpus* Blume, treten teils parallel mit ihnen intermediäre, ursprüngliche Formen, wie *Eotrigonobalanus* Walther & Kvaček und *Trigonobalanopsis* Kvaček & Walther, auf (Tab. 1). Die angeführten Sippen aus Nordwestsachsen und der Lausitz werden nach der Blattmorphologie, -anatomie und Karpologie differenziert. Bei den tertiären *Fagus*- und *Quercus*-Arten läßt sich eine bestimmte Entwicklungstendenz innerhalb ihres geologischen Auftretens erkennen. Die tertiären Fagaceen-Sippen stellen wichtige Elemente der waldbildenden Tertiärvegetation dar und lassen Aussagen über das Paläoklima zu.

Tafel 3





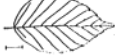





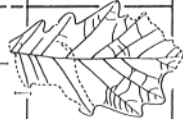

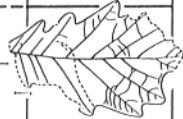


















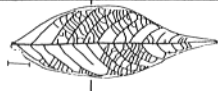
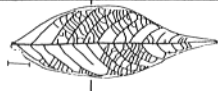
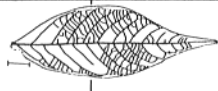
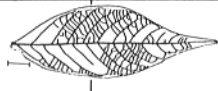
Fig. 1–3 *Eotrigonobalanus furcinervis* (Rossmässler) Walther & Kvaček

Fig. 1 Blattrest mit apikaler Randzählung (f. *furcinervis* Kvaček & Walther), Stare Sedlo b. Sokolov (Altsattel b. Falkenau CR), Obereozän, Vergr. nat. Gr.

Fig. 2 Untere Epidermis, cyclozytische Stomata von Drüsenhaarbasen umgeben (f. *haselbachensis* Kvaček & Walther), Witznitz b. Borna, Oligo/Miozän, Vergr. 400 x

Fig. 3 Büschelhaarbase (f. *furcinervis*), REM Vergr. 4000 x

Fig. 4 *Eotrigonobalanus exacantha* (Mai) Kvaček & Walther, weiblicher Fruchtstand mit ornamentierten Kupulen, Stare Sedlo b. Sokolov (Altsattel b. Falkenau CR) Obereozän, Vergr. 1,7 x

Tertiär										Quartär		Art	
Eozän			Oligozän			Miozän			Pliozän		Pleistozän		Holozän
U	M	O	U	M	O	U	M	O	U	O			
													<i>Fagus saxonica</i>
													<i>Fagus menzelii</i>
													<i>Fagus silesiaca</i>
													<i>Fagus kraeuselii</i>
													<i>Fagus sylvatica</i>
													<i>Quercus subhercynica</i>
													<i>Quercus nerifolia</i> var. <i>moselensis</i>
													<i>Quercus rhenana</i>
													<i>Quercus lonchitis</i>
													<i>Quercus gigas</i>
													<i>Quercus pseudocastanea</i>
													<i>Quercus</i> aff. <i>Q. robur</i> s. l.
													<i>Lithocarpus saxonicus</i>
													<i>Eotrigonobalanus furcinervis</i>
													<i>Eotrigonobalanus andreanszkyi</i>
													<i>Trigonobalanopsis rhannoides</i>
													<i>Trigonobalanopsis exacantha</i>

Tab. 1 Entwicklung von Fagaceen im Tertiär des nördlichen Mitteleuropas (Schema)

5. Literatur

- ANDREANSKY, G. (1959a): Contributions a la connaissance de la flore de l'oligocene inférieur de la Hongrie et un essai sur la reconstruction de la végétation contemporaine. - Acta bot. Acad. Sci.Hung. 5: 1 - 37
- BOULTER, M.C. & Z. KVAČEK (1989): The Palaeocene flora of the Isle of Mull. - Special Papers in Palaeontology 42: 1 - 143
- CAMUS, A.(1934-1954): Les Chêne. Monographie du genre *Quercus* (et *Lithocarpus*). - Paris, Lechevalier
- CREPET, W.L.(1998): History and implications of the early North American fossil record of Fagaceae. - System. Assoc. Spec.Vol.44 B: 45 - 66
- GIVULESCU,R. & L. RÖFFLE (1971): Die altpliozäne (pannonische) Flora von Maramures (SR Rumänien) und ihre Beziehung zur Flora an der Wende Miozän/Pliozän des nördlichen Tethys-Raumes (Teil 1). - Z. Geol. 20: 168 - 188
- GOEPPERT, H.(1855): Die tertiäre Flora von Schoßnitz. - Heyn'sche Buchh. (E. Remer). Görlitz
- HEER, O.(1855 - 1859): Flora tertiaria Helvetiae (Die tertiäre Flora der Schweiz), Bd. I, II, III. - Wurster, Winterthur
- (1868): Flora fossilis Arctica I. Die fossile Flora der Polarländer enthaltend die in Nordgrönland, auf der Melville-Insel, im Banksland, am Mackenzie, in Island und in Spitzbergen entdeckten Pflanzen. - F. Schulthess Zürich
- HOLÝ, F.(1984): *Matixia venosa* (PRESL in STERNBERG 1838) comb. n. - ex strato vulcanico temporis oligocaeni de Bohemia occidentalis. - Acta Univ. Carol. Geol. 1982, 4: 457 - 470
- KVAČEK, Z. & H. WALTHER (1987): Revision der mitteleuropäischen Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. I. T. *Lithocarpus* BLUME - Feddes Repert. 98: 337 - 352
- , - (1988): Revision der mitteleuropäischen Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. II. T. *Castanopsis* (D.DON) SPACH, *Trigonobalanus* FORMAN, *Trigonobalanopsis* KVAČEK & WALTHER. - Feddes Repert. 99: 395 - 418
- , - (1989a): Paleobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary. - Pl. Syst. Evol. 162: 213 - 229
- , - (1989b): Revision der mitteleuropäischen Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken, III. T. *Dryophyllum* DEBEY ex SAPORTA und *Eotrigonobalanus* WALTHER & KVAČEK. - Feddes Repert. 100: 576 - 599
- , - (1991): Revision der mitteleuropäischen Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken, IV. T. *Fagus* LINNÉ. - Feddes Repert. 102: 471 - 534
- , - & BŮŽEK Č. (1989): Palaeogene floras of W. Bohemia (CSSR) and the Weissester Basin (GDR) and their correlation. - Cas. Mineral. Geol. 34: 385 - 402
- LÄMMERMAYER, L. (1923): Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär.- Rep. spec. novi regni vegetale. Beih. XXIV: 1 - 100
- MAI, D.H. (1970b): Die tertiären Arten von *Trigonobalanus* FORMAN (Fagaceae) in Europa. - Jahrb. Geol. 3: 381 - 409
- (1981): Die Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. - Flora 171: 525 -582
- & WALTHER H. (1978): Die Floren der Haselbacher Serie im Weissester Becken (Bezirk Leipzig, DDR) - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden 28: 1 - 101
- , - (1983): Die fossilen Floren des Weissester-Beckens und seiner Randgebiete. - Hall. Jahrb. Geowiss., 8: 58 - 74
- , - (1985): Die obereozänen Floren des Weissester-Beckens und seiner Randgebiete. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden 33: 1 - 260
- , - (1988): Die pliozänen Floren von Thüringen, Deutsche Demokratische Republik. - Quartärpaläontologie 7: 55 - 297
- , - (1991): Die oligozänen und untermiozänen Floren NW-Sachsens und des Bitterfelder Raumes. - Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden 38: 1 - 230
- MEUSEL, H., E. JÄGER & E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. - Fischer-Verlag Jena
- SAPORTA, G. (1881): Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen (deutsche Übersetzung von C. Vogt) Braunschweig
- SCHWARZ, O. (1936): Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung *Quercus* L. - Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 1 - 22
- (1936-1939): Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. 1.: Textbd., Lfg. 2. u. 3: 1 - 200; 2.: Atlas der Blattformen. Lfg. 1 - 4. - In: Feddes Repert., Sonderbeih. - Dahlem b. Berlin

- SEOPADMO, E. (1968): A revision of *Quercus* L. subgen. *Cyclobalanopsis* (COERSTED) SCHNEIDER in Malesia. - *Gardens Bull. Singapore* 22: 355 - 427
- SŔODON, A. (1985): *Fagus* in the forest history of Poland. - *Acta Palaeobot.* 25: 119 - 137
- WALTHER, H. (1988): *Trigonobalanopsis* KVAČEK & WALTHER, eine wichtige Fagaceae der jüngeren Mäxtioxioideenfloren. - *Veröff. d. Museum d. Westlausitz* 12: 13 - 20
- & R. ZETTER (1993): Zur Entwicklung der Paläogenen Fagaceae Mitteleuropas. - *Palaeontographica B* 230: 157 - 168
- WHEELER, E. A., M. LEE & C. MATTEN 1987: Dicotyledonous woods from the Upper Cretaceous of southern Illinois. - *Bot. J. Linn. Soc.* 95: 77 - 100
- WOLFE, J. A. (1973): Fossil forms of Amentifera. - *Brittonia* 25: 334 - 355
- YIM, V.-J. (1983): On the distribution of Beech (*Fagus*, Fagaceae) and Beech-Dominated Forests in the Northern Hemisphere. - *Korean. J. Ecol.* 6, 3: 153 - 166

Anschrift des Verfassers:

Dr. rer. nat. habil. Harald Walther
Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie,
Landesmuseum des Freistaates Sachsen
Augustusstr. 2
D-01067 Dresden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Walther Harald

Artikel/Article: [Entwicklung der Fagaceae \(Buchengewächse\) im Tertiär Mitteleuropas 27-42](#)