Journal of Central European Geology

© Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, 2015.

SENCKENBERG

Ein Stamm- und Wurzelholzfossil der Morphogattung *Ginkgoxylpropinquus* Savidge aus dem Tertiär der sächsischen Braunkohle, mit Bemerkungen über die Stellung der Ginkgoales innerhalb der Gymnospermen aus holzanatomischer Sicht

A stem- and root wood fossil of the morphogenus *Ginkgoxylpropinquus* Savidge from the Tertiary of the Lignite of Saxony, with remarks over the position of the Ginkgoales within the Gymnosperms over wood anatomical sight

Herbert Süss<sup>1</sup> und Lutz Müller<sup>2</sup>

<sup>1</sup> c/o Museum für Naturkunde Berlin, Invalidenstraße 43, 10115 Berlin, Deutschland; — <sup>2</sup> Museum für Naturkunde und Vorgeschichte Dessau, Askanische Straße 32, 06842 Dessau-Roßlau, Deutschland

Revision accepted 20 November 2015.

Published online at www.senckenberg.de/geologica-saxonica on 14 December 2015.

## Kurzfassung

Aus dem Unteroligozän des Böhlener Oberflözes der sächsischen Braunkohle wird ein verkieseltes Stamm- und Wurzelholz untersucht und als *Ginkgoxylpropinquus saxonicum* sp. nov. beschrieben. Es ist der erste Nachweis eines Holzfossils der Ginkgoales im Tertiär der sächsischen Braunkohle. Über das Vorkommen von Trabeculae wird berichtet und über die Stellung der Ginkgoales innerhalb der Gymnospermen nach holzanatomischen Gesichtspunkten wird in einem eigenen Abschnitt diskutiert.

## Abstract

From the Lower Oligocene of the Böhlener Upper Seam of the Lignite of Saxony are investigated a silicified wood of stem and root and described as *Ginkgoxylpropinquus saxonicum* sp. nov. It is the first record of a wood fossil of the Ginkgoales in the Tertiary of the Lignite of Saxony. Over the occurrence of trabeculae are reported, and over the position of the Ginkgoales within the Gymnosperms after wood anatomical point of view are discussed in a separate chapter.

## Einleitung

Fossiles Stamm- und Wurzelholz aus dem Unteroligozän des Böhlener Oberflözes wird an Hand von Dünnschliffen untersucht und als *Ginkgoxylpropinquus saxo*- *nicum* sp. nov. beschrieben. Damit werden für das Tertiär der sächsischen Braunkohle das erste Mal Holzfossilien der Familie Ginkgoaceae Engl. nachgewiesen. Bisher



sind von dieser Familie in Mitteleuropa nur Blattfunde von *Ginkgo adiantoides* (Unger) Heer als seltenes Akzessorium bekannt (Walther & Eichler 2010).

Nach der Beschreibung und Bestimmung des Holzes wird über das Vorkommen von Trabeculae berichtet und in einem eigenen Kapitel über das innerhalb der Gymnospermen nur bei den Ginkgoales vorkommende Längenwachstum der Tracheiden mit seinen Auswirkungen auf die Holzstruktur diskutiert.

## Ginkgoxylpropinquus Savidge

Generotypus: Ginkgoxylpropinquus hewardii 2006

Der Name wurde für fossile Hölzer aufgestellt, deren Anatomie dem Holz von *Ginkgo biloba* L. ähnlich ist.

<u>Diagnose</u> (nach Savidge 2006): "Pycnoxylic secondary xylem; in cross section, oft-disorganized tracheid radial files, tracheids of varied tangential diameter, axial parenchyma; in radial section, ray cells long, swollen, uniformly thin-walled with ergastic contents, cross-field pits (1-3) cupressoid with openings inclined c. 60°, long uniseriate chains of abietinoid bordered pits separated by weak crassulae, occasionally biseriate chains of nonaraucoid pits arranged alternately sometimes oppositely; in tangential section, high frequently uniseriate rays to 16 cells in height, single-celled rays common, 1-2 biseriate cells rarely within uniseriate rays, cells upright of variable width."

#### Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov.

Abb. 1; Taf. I, Fig.1–5; Taf. II, Fig.1–4; Taf. III, Fig.1–5

Zur Bearbeitung liegen die Dünnschliffe von zwei fossilen Holzresten mit der Bezeichnung Dessau 1 (MNVD-G27.275) und Dessau 3 (MNVD-G27.276) aus dem Unteroligozän des Böhlener Oberflözes (Flöz IV) vor. Die Stücke werden in Dessau am Museum für Naturkunde und Vorgeschichte aufbewahrt. Das Holz von Dessau 1 besitzt Stammholzstruktur. Dessau 3 zeigt durch die geringen Zuwachsbreiten, das nahezu fast vollständige verschwinden des Spätholzes, die undeutlichen Zuwachsgrenzen, die längeren Tracheiden als im Holz von Dessau 1, die auf den radialen Tracheidenwänden zweireihig übereinanderstehenden Hoftüpfel und die höheren Holzstrahlzellen als im Holz von Dessau 1, dass dieses Holz aus einer Wurzel stammen muss. In ihren qualitativen Merkmalen stimmen beide Holztypen jedoch vollkommen überein und werden deshalb zu ein und derselben Art gestellt.



Abb. 1. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov.

Die Überlappung der Tracheidenenden im Stamm- (I) und Wurzelholz (II) in Radialansicht. Links von I und II das bipolare Spitzenwachstum der Tracheiden mit den Überlappungen in schematischer Darstellung. × 200.

#### Fig. 1. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov.

The overlapping of tracheid ends in stem (I) and root wood )II) in radial view. Left o I and II schematic illustration of the bipolar tip growth of tracheids with the overlapping.  $\times$  200.

#### Holzbeschreibung

<u>Topographie</u>: Sekundäres Stamm- und Wurzelholz mit Gymnospermenholzstruktur, aus Tracheiden, Holzparenchym und Holzstrahlen zusammengesetzt. Zuwachszonen im Stammholz deutlich, 0,4-1,4 mm breit, Frühholz nahezu die gesamte Breite einnehmend, Spätholz unterschiedlich breit, durch 1-10 radial stark verkürzter Tracheidendurchmesser gebildet, falsche Zuwachszonen und multiple Zuwachsringe (inter-annuelle Dichtschwankungen) gelegentlich vorhanden; im Wurzelholz Zuwachszonen sowohl deutlich als auch undeutlich vorkommend, 0,14-0,50 mm breit, Grenzen meist nur durch 1-2 Spätholztracheiden markiert, falsche Zuwachsringe vorhanden; gekammerte Tracheiden mit dunklen Inhalt-

stoffen über den Querschnitten spärlich zerstreut vorkommend und so Holzparenchym vortäuschend (Taf. I, Fig. 1-3; Taf. III, Fig. 1, 2). Tracheiden die Grundmasse des Holzes bildend, auf dem Querschnitt mit unterschiedlich großen Durchmessern in 1-12 radialen Reihen zwischen den Holzstrahlen liegend, Tracheidenspitzen in kurzen Reihen oder auch einzeln zwischen den größeren Tracheiden vorkommend, in den Zwickeln aneinanderstoßender Tracheiden häufig kleine Interzellularen, auf Längsschnitten Tracheiden leicht, im Wurzelholz zuweilen auch auffällig geschlängelt und sich weit überlappend verlaufend (Taf. I, Fig. 1-3; Taf. II, Fig. 1, 2; Taf. III, Fig. 1-4). Holzparenchym unmittelbar an den Zuwachsgrenzen im letzten Spät- und erstem Frühholz vorhanden, aus mehrgliedrigen Strängen zusammengesetzt (Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 2, 3; Taf. III, Fig. 4, 5). Holzstrahlen auf Querschnitt in radialen Reihen verlaufend, im Spätholz, an den Zuwachsgrenzen und im Bereich multipler Zuwachsringe deutlich verbreitert, einreihig; im Stammholz 1-12, meist 2-6, im Wurzelholz 1–17, meist 2–8 Zellen hoch; 3–4 Strahlen je mm (Taf. I, Fig. 1-3; Taf. II, Fig. 1-3; Taf. III, Fig. 1-3). Kristalle und Kristallidioblasten nicht vorhanden.

Im Stammholz ist eine 1,4 mm breite Zuwachszone durch einen Fraßgang, der vermutlich durch eine Insektenlarve verursacht wurde, bis auf das Spätholz vollständig mit mulmartigen Fraßrückständen und Kristallbildungen ausgefüllt (Taf. I, Fig. 3, 4).

Im Wurzelholz werden zahlreiche Tracheiden von einer Trabeculae-Reihe in radialer Richtung überquert (Taf. III, Fig 2) (siehe auch S. 458).

Holzelemente: Tracheiden des Stammholzes im Querschnitt meist kreisförmig radial oval, im Wurzelholz neben kreisförmig auch quadratisch bis rechteckig radial gestreckt vorkommend, kreisförmige Tracheiden im Frühholzes des Stammholzes 35-105 µm, im Mittel 60 μm im Durchmesser, im Wurzelholz 40-90 μm, im Mittel 65 µm im Durchmesser, Wände bis 5 µm dick, Tracheiden des Frühholzes im Stammholz 4,4 mm, im Wurzelholz 5,5 mm lang (Abb. 1), Tracheidenenden in Tangentialansicht zugespitzt, in Radialansicht stumpf abgerundet, Tracheiden mit gekammerten Teilabschnitten vorhanden, Querwände der Kammern 1-2 µm dick, häufig dunkle Inhaltsstoffe führend, im Spätholz Längswände der Tracheiden häufig spiralstreifig zersetzt (Taf. I, Fig. 1-3; Taf. II, Fig. 1, 2; Taf. III, Fig. 1-4); Hoftüpfel auf radialen Wänden im Stammholz ein-, im Wurzelholz zweireihig opponiert locker übereinanderstehend vorkommend, Höfe 12-15 µm im Durchmesser, Porus 5 µm im Durchmesser, tangentiale Wände gelegentlich betüpfelt (Taf. II, Fig. 4; Taf. III, Fig. 4). Holzparenchym 15-35 µm radial und 30-45 µm tangential ausgedehnt, 80-185 µm im Mittel 130 µm hoch, meist mit dunklen Inhaltsstoffen erfüllt (Taf., Fig. 1-3; Taf. II, Fig. 2; Taf. III, Fig. 4-5). Holzstrahlzellen in Tangentialansicht mit meist kreisförmigen bis radialovalen Querschnittsformen, Endzellen zugespitzt; im Stammholz Mittelzellen 17-30 µm, im Mittel 25 µm hoch, Endzellen 30–40 µm, im Mittel 36 µm hoch, 150–325 µm, im Mittel 230 µm lang, in Radialansicht sind von kurzen, linsenförmigen bis langen Zellen mit stumpfen rundlichen oder langen schmalen Enden alle Übergänge vorhanden; im Wurzelholz Mittelzellen 25–40 µm, im Mittel 33 µm hoch, Endzellen 35–55 µm, im Mittel 45 µm hoch, 75–200 µm, im Mittel 145 µm lang; Breite der Zellen sowohl im Stamm- als auch im Wurzelholz von 20–40 µm variierend, horizontale und tangentiale Wände glatt, im Kreuzungsfeld 2–5 kleine cupressoide Tüpfel (Taf. I, Fig. 5; Taf. II, Fig. 1, 3; Taf. III, Fig. 3, 4).

#### Bestimmung

Das vorliegend beschriebene Fossil mit Gymnospermenholzstruktur erweist sich wegen den auf dem Holzquerschnitt in radialen Reihen unmittelbar nebeneinanderliegenden Tracheiden mit unterschiedlich großen Durchmessern, den auf den radialen Tracheidenwänden abietoid angeordneten Hoftüpfeln, den auf den Längsschnitten häufig etwas geschlängelt verlaufenden Tracheiden und den sich überlappenden Tracheidenenden ohne Zweifel als ein Fossil mit einer ginkgoalen Holzstruktur.

In nahezu allen anatomischen Merkmalen zeigt unser Fossil, vor allem aber wegen des Fehlens von Kristallen und Idioblasten, Übereinstimmung mit der Formgattung *Ginkgoxylpropinquus* Savidge. Es wird deshalb zu dieser Morphogattung gestellt.

Die einzige zu dieser Morphogattung gestellte Art *G. hewardii* Savidge stammt aus der triassischen Chinle Formation, USA. Dieses Holz hat keine Zuwachszonen, im Holz aus dem sächsischen Tertiär sind die Zuwachszonen dagegen gut ausgebildet und Tracheiden mit den gekammerten Teilabschnitten, häufig noch dunkle Inhaltstoffe führend, sind in der triassischen Art unbekannt.

Von einigen Autoren (Bailey 1936, Brown et al. 1949, S. 139) werden gekammerte Tracheiden als Übergangselemente zwischen Holzfasern und Holzparenchym gedeutet.

Die Anlage von gekammerten Tracheiden, die die Bildung von Querwänden voraussetzt, ist innerhalb der Gymnospermen anscheinend bereits bei den Ginkgoales vorhanden. So berichtet Srivastava (1963) von Spätholztracheiden mit transversalen Wänden im Holz von Ginkgo biloba und Greguss (1961), dass sich im Holz von Baieroxylon implexum an den Tracheidenenden Querwände bilden können. Bei Baieroxylon schuessleri Süss & Kelber dient das Merkmal "gekammerte Tracheiden" als Unterscheidungsmerkmal gegenüber allen anderen Baieroxylon-Arten (Süss & Kelber 2011). Ein gelegentliches Vorkommen von Querwänden in den Tracheiden im Holz von Ginkgoxylon lesboense beschreibt Süss (2003). Tracheiden mit Querwänden sind auch im Holz von Ginkgomyeloxylon tanzanii vorhanden, die von Giraud et Hankel (1986) fälschlicher Weise als Trabekel gedeutet werden. Im Holz von Ginkgophytoxylon permiense Broutin (in Vozenin-Serra et al. 1991) werden in der Beschreibung Tracheiden mit Querwänden zwar nicht er-



wähnt, auf der Abbildung des Tangentialschnittes jedoch dargestellt (Taf. 6, Fig. 5).

Für Fossilien mit ginkgoalen Holzstrukturen sind bisher außerdem noch folgende Morphogattungen bekannt: *Baieroxylon* Greguss 1961, *Caenoxylon* Zalesky 1911, *Ginkgomyeloxylon* Giraud & Hankel 1986, *Ginkgophytoxylon* Broutin (in Vozenin-Serra et al. 1991), *Ginkgoxylon* Saporta emend. Süss 2003 ex PHILIPPE & BAMFORD 2008, *Palaeoginkgoxylon* Feng, Wang & Rößler 2010, *Primoginkgoxylon* Süss, Rößler, Boppré & Fischer 2009, *Protoginkgoxylon* Chudajberdyev 1971 emend. Zheng & Zhang 2000 sowie die von Scott et al. (1962) und Wheeler & Manchester (2002) auf die rezente Gattung *Ginkgo* L. bezogenen Arten. Wegen des Fehlens von Kristallen und Idioblasten mit oder ohne Kristalle unterscheidet sich das hier beschriebene Fossil von den Arten der Morphogattungen *Ginkgoxylon*, *Palaeoginkgoxylon*, *Primoginkgoxylon*, *Protoginkgoxylon* und den zur Gattung *Ginkgo* gestellten Arten. *Baieroxylon* besitzt spiralig verdickte Tracheiden und in *Ginkgomyeloxylon*, eine Formgattung mit großem Markanteil, ist kein Holzparenchym vorhanden. Bei der paläozoischen Morphogattung *Caenoxylon* sind die Tracheiden araucarioid betüpfelt

Das vorliegend beschriebene Fossil wird wegen seines Vorkommens in der sächsischen Braunkohle *Ginkgoxylpropinquus saxonicum* sp. nov. benannt.

- ← Tafel I. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov., Holotypus Dessau 1 (MNVD-G27.275), Stammholz.
- 1. Übersichtsbild vom Querschnitt mit vier Zuwachsgrenzen zeigt die Anordnung der Tracheiden in radialen Reihen, die radial verlaufenden Holzstrahlen und, oben im Bild, eine Zone mit multiplen Zuwachsringen. × 50.
- Ausschnitt aus Fig. 1 mit zwei unterschiedlich breiten Spätholzzonen, die in radialen Reihen unmittelbar nebeneinanderliegenden unterschiedlich großen Tracheiden und die im Spätholz verbreiterten Holzstrahlen. × 100.
- Übersichtsbild vom Querschnitt mit einem Fraßgang, der die gesamte Zuwachszone bis auf das Spätholz ausfüllt und drei Zuwachszonen. × 50.
- 4. Übersichtsbild vom Radialschnitt zeigt einen, die gesamte Zuwachszone ausfüllenden Fraßgang, drei Zuwachsgrenzen, den Verlauf der Tracheiden und der Holzstrahlen und das in unmittelbarer Nachbarschaft der Zuwachsgrenzen vorhandene Holzparenchym. Rechts im Bild, aufeinander stoßende Tracheidenenden. × 50.
- 5. Radialansicht zeigt einen Holzstrahl mit cupressoiden Tüpfeln im Kreuzungsfeld.  $\times$  200.
- ← Plate I. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov., Holotype Dessau 1 (MNVD-G27.275), stem wood.
- 1. Cross section view with four growth layer boundaries showing the arrangement of tracheids in radial rows, the radial course of rays, above in the picture, one zone with multiple growth rings. × 50.
- 2. Detail of figure 1 with two different broad late wood zones, immediately adjacent tracheids of different sizes and widened rays in the late wood. × 100.
- **3.** Cross section view with one feed canal filling up to the whole growth zone up to the late wood.  $\times$  50.
- 4. Radial section view showing a feed canal filling up to the whole growth zone, three growth layer boundaries, the course of tracheids and ray as well as the wood parenchyma immediately adjacent to the growth layer boundary. On the right-hand side of picture the colliding ends of tracheids.  $\times$  50.
- 5. Radial view showing one ray with cupressoid pits in the cross-field.  $\times$  200.

Diagnose: Sekundärholz der Formgattung Ginkgoxylpropinquus SAVIDGE mit Stamm- und Wurzelholzstruktur, Zuwachszonen deutlich, Übergang vom Früh- zum Spätholz mehr oder weniger abrupt, Spätholz unterschiedlich breit (1-10 Zellen), auf dem Querschnitt Reihen verschieden großer Tracheiden unmittelbar nebeneinander liegend, Tracheiden auf den Längsschnitten leicht bis auffällig geschlängelt und sich überlappend verlaufend, Tracheiden mit gekammerten Teilabschnitten vorhanden, oft dunkle Inhaltsstoffe führend, Hoftüpfel auf radialen Tracheidenwänden abietoid, im Stammholz einreihig, im Wurzelholz zweireihig opponiert angeordnet, Holzparenchym spärlich vorhanden und nur unmittelbar an den Zuwachsgrenzen vorkommend, Holzstrahlen im Spätholzbereich und an den Zuwachsgrenzen deutlich verbreitert, einreihig, im Stammholz bis 12, im Wurzelholz bis 17 Zellen hoch, Mittelzellen im Stammholz im Mittel 25 µm, im Wurzelholz im Mittel 33 µm hoch, im Kreuzungsfeld 2-5 cupressoide Tüpfel, Kristalle und Idioblasten nicht vorhanden.

<u>Diagnosis</u>: Secondary xylem of the morphogenus *Ginkgoxylpropinquus* SAVIDGE with a wood structure of stem and root, growth layers distinct, transition from early to late wood more or less abrupt, late wood variable broad (1-10 cells), in transverse section rows of various large tracheids directly lie side by side, in transitional sections

tracheids slight to striking tortuously and overlapped turn out, tracheids frequently with septate partial segments, occasionally with dark contents, bordered pits on radial tracheid walls abietoid, in the stem wood uniseriate, in the root wood in two rows oppositely arranged, axial parenchyma sparsely, only immediately on the growth layers present, rays in the late wood and on the growth layers clearly broadened, uniseriate, in the stem wood to 12, in the root wood to 17 cells high, middle ray cells in the stem wood on an average 25  $\mu$ m high, in the root wood 33  $\mu$ m high, cross-field with 2–5 cupressoid pits, crystals and idioblasts not present.

Holotypus: Verkieseltes Stammholz Dessau 1 aus dem Tertiär der sächsischen Braunkohle mit drei Schliffen (Taf. I, Fig. 1–5; Taf. II, Fig. 1–4). Die Schliffe werden in der Sammlung des Museums für Naturkunde und Vorgeschichte Dessau unter der Bezeichnung MNVD-G27.275 aufbewahrt.

Fundort: Espenhain, Böhlener Oberflöz, Sachsen, BRD.

Alter: Tertiär, Unteroligozän

Weiteres Material: Verkieseltes Wurzelholz Dessau 3 mit drei Schliffen der Bezeichnung MNVD-G27.276 (Taf. III, Fig. 1–5). Aufbewahrungsort, Fundort und Alter wie oben.



## Bemerkungen über das Vorkommen von Trabeculae

Im Querschnitt des Wurzelholzes ist eine stabartige Trabeculae-Reihe vorhanden, die, über 15 Zuwachszonen hinweg, ca. 90 Tracheiden überquert (Taf. III, Fig. 2). Trabeculae sind intrazelluläre Bildungen, die als Stäbe und als Platten vorkommen können (Grosser 1986) und die Zellen des sekundären Holzes von Gymnospermen- und Angiospermen-Arten in radialer Richtung überqueren. Als mögliche Ursachen für ihre Entstehung werden Reize auf die Kambiumzelle wie Frost, Pilze, Viren (Müller-Stoll 1965, Yumoto 1984, Grosser 1986) angenommen. Eindeutige Beweise liegen dafür jedoch nicht vor. Ob diese Bildungen überhaupt eine Bedeutung für die Pflanze haben, ist bisher ebenfalls fraglich geblieben. Die Bildung von Trabeculae wird im Holz fossiler Gymnospermen leicht übersehen. Vermutlich deshalb gibt es in der paläobotanischen Literatur wenige Hinweise über das Vorkommen der Trabeculae. Trabeculae sind bereits im Holz der devonischen Progymnosperme *Callixylon* nachgewiesen (Beck 1970, Taf. I, Fig. 5). Über ihr Vorkommen in Holzarten einiger Koniferen aus dem deutschen Jura und dem Tertiär von Griechenland berichten Müller-Stoll & Schultze-Motel (1989, 1990) und Süss & Velitzelos (1994). Auch im Holz eines von Selmeier & Vogellehner als *Podocarpoxylon triassicum* aus dem Keuper von Franken beschriebenen Fossil sind Trabeculae, die mehrere Tracheiden überqueren, vorhanden (1968, Taf. 5, Fig. 2).

- ← Tafel II. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov. Holotypus Dessau 1 (MNVD-G27.275), Stammholz.
- 1. Verlauf der Tracheiden und Anordnung der Holzstrahlen in Tangentialansicht und gekammerte Tracheidenabschnitte mit Inhaltsstoffen. × 100.
- 2. Radialansicht zeigt den Verlauf der Tracheidenenden an einer Zuwachsgrenze, einen zweistöckigen Holzstrahl und Holzparenchym an einer Zuwachsgrenze. × 100.
- **3.** Radialansicht mit Früh- und Spätholzzonen, Anordnung der Tracheiden und des Holzparenchyms sowie Verlauf der Holzstrahlen zeigend. × 50.
- 4. Anordnung und Betüpfelung der Tracheiden im Früh- und Spätholz in Radialansicht. × 200.
- ← Plate II. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov. Holotype Dessau 1, (MNVD-G27.275) stem wood.
- 1. Course of tracheids and ray arrangement in tangential view and septate tracheid segments with dark contents. × 100.
- 2. Radial view showing the course of tracheid ends at a growth boundary, a two cells high ray and wood parenchyma by an growth boundary. × 100.
- 3. Radial view with early- and late wood zones, showing the arrangement of tracheids and wood parenchyma as well as the course of rays.  $\times$  50.
- 4. Arrangement and pitting of tracheids in early- and late wood in radial view. × 200.

#### Die Stellung der Ginkgoales innerhalb der Gymnospermen nach holzanatomischen Gesichtspunkten

Ein Merkmal von dem sich die Ginkgoales in ihrer Holzstruktur von allen anderen Klassen der Gymnospermen eindeutig unterscheiden, ist die unregelmäßige Anordnung der Tracheiden auf dem Holzquerschnitt, mit den unmittelbar nebeneinanderliegenden Reihen von Tracheiden mit unterschiedlich großen Durchmessern und dem gelegentlichen Vorkommen von Gruppen kleiner Tracheiden, die eingestreut zwischen größeren Tracheiden liegen (Srivastava 1963).

Über die Ursachen, die zu solch einer unregelmäßigen Anordnung der Tracheiden auf dem Holzquerschnitt führen, liegen in der Literatur sehr widersprüchliche Angaben vor. Süss (1967), Süss & Müller-Stoll (1969) und Süss & Lier (1985) konnten an Laubhölzern nachweisen, dass dieses Phänomen durch das Eindringen von sich nachträglich noch verlängernden Holzfasern in einen Gewebeverband verursacht wird.

Wie die folgenden Untersuchungen an den Dünnschliffen von Dessau 1 und Dessau 3 zeigen, können die Tracheiden auch bei den Ginkgoales nach der Abgliederung vom Kambium noch beträchtlich in die Länge wachsen.

Unter der Annahme, dass die in der Literatur für das Holz von *Ginkgo biloba* angegebene mittlere Länge der Kambiuminitialen von 2,20 mm (Esau 1969: 99) auch auf die fossilen ginkgoalen Holzarten übertragen werden kann, sind die Tracheiden in den hier beschriebenen Fossilien im Frühholz des Stammes 4,40 mm und in der Wurzel 5,50 mm lang, denn ihr nachträgliches Längenwachstum beträgt im Frühholz je Tracheidenende im Stammholz ca. 1,1 mm und im Wurzelholz ca. 1,65 mm. Im Verlauf der nachträglichen Verlängerung dringen diese Tracheidenenden zwischen die oberhalb und unterhalb sich anschließenden Tracheiden ein und überlappen sich mit ihnen. Im Stammholz stoßen beide Enden an dem ca. 2,2 mm langen Mittelstück aufeinander (Abb. 1, I; Taf. I, Fig. 4). Im Wurzelholz überlappen sie sich außerdem noch mit den Enden dieser Tracheiden (Abb. 1, II; Taf. III, Fig. 4). Auf diese Weise kommt die unregelmäßige Anordnung der Tracheiden auf dem Holzquerschnitt zustande.

Im Holz der Koniferen verlängern sich die Tracheiden nachträglich nicht oder nur unbedeutend. Bei ihnen sind deshalb auf dem Holzquerschnitt mehr oder weniger gleich große Tracheiden vorhanden. Scott et al. (1962) fanden in Mazeraten eines ausgereiften *Ginkgo*-Holzes kürzere und längere Tracheiden. Die kürzeren waren bis 4 mm und die längeren bis 8 mm lang. Daraus schließen auch sie, dass die auf dem Holzquerschnitt vorhandene regellose Verteilung der Tracheiden von solch unterschiedlicher Größe, nur durch eine apikale Verlängerung der Tracheiden zustande kommen kann.

Im Gewebeverband verlängern sich die Tracheiden vorwiegend in axialer Richtung. Stoßen ihre Spitzen aber auf einen Widerstand, können die Tracheidenenden auch bogenförmig verlaufen. Über die möglichen Ursachen, die zu diesem bogenförmigen Abbiegen auf den Radialschnitten eines Holzes führen könnten, wird von Zimmermann (1953) und Greguss (1961) eingehend diskutiert. Zimmermann erörtert mehrere Möglichkeiten, ist aber schließlich der Meinung, dass diese Erscheinung nur durch ein gleitendes Wachstum der Tracheiden zu erklären ist. Für Greguss ist diese Eigenheit "ein Genusmerkmal, das in dieser Form nur bei den *Ginkgo*-Arten



vorkommt". Nach dem damaligen Kenntnisstand waren beide Autoren jedoch noch nicht in der Lage, dieses Phänomen auf das nachträgliche Längenwachstum der Tracheiden zurückzuführen.

Ein weiteres typisches Merkmal ginkgoaler Holzstrukturen ist die auffällige Verbreiterung der Holzstrahlen im Spätholzbereich und an den Zuwachsgrenzen, dass durch die innerhalb einer Zuwachsperiode sich rhythmisch wiederholende Längenänderung der Tracheiden zustande kommt. Im Frühholz drängen die sich verlängernden Tracheiden den Gewebeverband auf Kosten der Holzstrahlen tangential auseinander. Im Spätholz lässt das Längenwachstum nach und erreicht in den letzten Zellreihen der Zuwachsperiode etwa den Wert Null (Taf. II, Fig. 2). Die Gewebespannungen lassen nach, das Spätholz wird in tangentialer Richtung wieder schmaler ausgebildet, und die Holzstrahlen füllen die dadurch entstandene Gewebelücke wieder aus (Taf. I, Fig. 1–3).

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, dass sich die Vertreter der Ginkgopsida nicht nur durch ihre morphologischen Besonderheiten, sondern auch durch ihre Holzanatomie von allen anderen Klassen der Gymnospermen eindeutig unterscheiden.

- ← Tafel III. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov. Dessau 3 (MNVD-G27.276), Wurzelholz.
- 1. Übersichtsbild vom Querschnitt mit zahlreichen Zuwachszonen zeigt die in radialen Reihen angeordneten Tracheiden, die radial verlaufenden Holzstrahlen und die unterschiedlich deutlich ausgebildeten Zuwachszonen. × 50.
- Querschnittsbild mit fünf Zuwachsringen zeigt die in radialen Reihen unmittelbar nebeneinanderliegenden unterschiedlich großen Tracheiden, einen in radialer Richtung verlaufenden Holzstrahl und eine über sechs Zuwachszonen hinwegreichende Trabeculae-Reihe.
  × 100.
- Verlauf der Tracheiden und Anordnung der Holzstrahlen in Tangentialansicht sowie gekammerte Tracheidenabschnitte mit Inhaltsstoffen. × 100.
- 4. Radialansicht mit zwei Zuwachsgrenzen zeigt den geschlängelten Verlauf der Tracheiden, die Anordnung der Hoftüpfel auf den Längswänden der Frühholztracheiden und das in unmittelbarer Nachbarschaft des Spätholzes vorkommende Holzparenchym. Rechts im Bild, sich überlappende Tracheidenenden. × 100.
- 5. Ausschnitt aus Radialansicht mit zwei radial verlaufenden Holzstrahlen, längsverlaufenden Frühholztracheiden und Holzparenchymzellen; rechts im Bild eine, die Zuwachsgrenze markierende Spätholztracheide. × 200.
- ← Plate III. Ginkgoxylpropinquus saxonicum sp. nov. Dessau 3 (MNVD-G27.276), root wood.
- 1. Overview image of a cross section with numerous growth zones showing the tracheids as ordered in radial rows, the radially running rays and the differently developed growth zones. × 50.
- 2. Cross section view with five growth rings showing the radial rows of different lengths located directly next to each other, a ray running in radial direction and a trabecula row overspanning six grow Zones. × 100.
- 3. Course of tracheids and arrangement of rays in tangential view as well as the chambered tracheidal segments with substances of contents.  $\times$  100.
- 4. Radial view with growth ring boundaries showing the meandering course of tracheids, the arrangement of the bordered pits on the longitudinal walls of the early wood tracheids and the wood parenchyma immediate vicinity of latewood. On the right hand side of the picture the overlapping ends of tracheids. × 100.
- 5. Section of a radial view with two radially running rays, longitudinal course of early wood tracheids and wood parenchyma cells, on the right hand side of picture a late wood tracheid marking the growth boundary. × 200.

### Danksagung

Für die elektronische Bearbeitung des Manuskriptes bedanken wir uns bei Herrn Dr. Stephan Schultka (Berlin) und für die Unterstützung bei den fototechnischen Arbeiten sind wir Frau Sarah Löwe (Berlin) zu Dank verpflichtet.

#### Literatur

- Bailey, I.W. (1936): The problem of differentiating and classifying tracheids, fiber-tracheids and libriform wood fibers. – Tropical woods, 45: 18–23, Yale.
- Beck, Ch.B. (1970): The appearance of Gymnospermous structure. Biol. Rev., **45**: 379–400, Cambridge.
- Brown, H.P., Panshin, A.J. & Forsaith, C.C. (1949): Textbook of wood technology, Vol. I. 166 S., New York, Toronto, London (Mc Graw-Hill Book Company, INC).
- Chudajberdyev, R. (1971): The woody fossil Ginkgoales. In: Sixtel, T. A., Kuzichkina, Y. M., Savitskaya, L. I., Chudajberdyev,

M & Shetsova, E. M. (Eds.): History of development of Ginkgoales in middle Asia. – Paleobot. Uzbekistan, **2**: 98–104, Tazkent. (Russ.).

- Esau, K. (1969): Pflanzenanatomie. 594 S., Jena (VEB Gustav Fischer Verlag).
- Feng, Zh., Wang, J. & Rößler, R. (2010): *Palaeoginkgoxylon zhoui*, a new Ginkgophyte wood from the Guadalupian (Permian) of China and its evolutionary implications. – Rev. Palaeobot. Palynol., **162**: 146–158, Amsterdam.
- Giraud, B. & Hankel, O. (1986): Nouveaux bois fossiles de gymnospermes des depôts du Karroo du Bassin du Luwegu (Tansanie méridionale). – Ann. Paléontol., 72: 1–27, Paris.
- Greguss, P. (1961): Permische fossile Hölzer aus Ungarn. Palaeontographica, B 109: 131–146, Stuttgart.
- Grosser, D. (1986): On the occurrence of trabeculae with special consideration of diseased trees. IAWA Bull. n. s., 7: 319–341, Leiden.
- Müller-Stoll, W.R. (1965): Über intrazelluläre Stabbildungen (Trabeculae) im Holz als anatomische Eigenart bei Gehölzen exponierter Gebirgslagen. – Kulturpflanze, 13: 763–799, Berlin.
- Müller-Stoll, W.R. & Schultze-Motel, J. (1989): Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 2: Die protopinoiden Hölzer. – Z. dt. geol. Ges., 140: 53–71, Stuttgart.

Müller-Stoll, W.R. & Schultze-Motel, J. (1990): Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 3: Abietoid (modern) getüpfelte Hölzer. – Z. dt. geol. Gesellsch., 141: 61–77), Stuttgart.

Philippe, M. & Bamford, M.K. (2008): A key to morphogenera used for mesocoic conifer-like woods. – Rev. Palaeobot. Palynol., 148: 184–207, Amsterdam.

Savidge, R.A. (2006): Xylotomic evidence for two new conifers and a Ginkgo within the Late Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona, USA. In: Parker, W. G. Ash, S. R. & Irmis, R. B. (Eds.): A Century of Research at Petrified Forest Park: Geology and Paleontology. – Mus. North. Arizona Bull., 62: 147–149, Flagstaff.

Scott, R.A., Barghoorn, E.S. & Prakash, U. (1962): Wood of *Gink-go* in the tertiary of western North America. – Am. J. Botany, 49: 1095–1101, Baltimore.

Selmeier, A. & Vogellehner, D. (1968): Podocarpoxylon triassicum n. sp., ein phylogenetisch bedeutsames "modernes" Sekundärholz aus dem Keuper von Franken. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 13: 70–86, Stuttgart.

Srivastava, L.M. (1963): Cambium and vascular derivatives of *Gink-go biloba*. – J. Arn. Arbor., 44: 165–192, Cambridge.

Süß, H. (1967): Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubhölzern im Verlauf einer Zuwachsperiode. – Holz a. Roh- u. Werkstoff, 25: 369– 377, Berlin.

Süss, H. (2003): Zwei neue fossile Hölzer der Morphogattung *Gink-goxylon* Saporta emend. Süss aus tertiären Schichten der Insel Lesbos, Griechenland, mit einer Übersicht über Fossilien mit ginkgoaler Holzstruktur. – Feddes Repert., **114**: 301–319, Weinheim.

Süss, H. & Kelber, K.-P. (2011): Ein neues fossiles Holz der Morphogattung *Baieroxylon* Greguss aus dem Keuper von Franken, Deutschland. – Feddes Repert., **122**: 257–267, Berlin.

Süss, H. & Lier, W. (1985): Das Längenwachstum der Holzfasern und seine Auswirkungen auf den Gewebeverband. – Gleditschia, 13: 47–52, Berlin. Süß, H. & Müller-Stoll, W.R. (1969): Über das Faserwachstum, seine Beziehungen zum jahresperiodischen Dickenwachstum und die Faserüberlappung bei einigen Laubhölzern. – Holzforschung, 23: 145–152, Berlin.

Süss, H. & Velitzelos, E. (1994): Ein neues fossiles Koniferenholz, *Taxaceoxylon biseriatum* sp. nov., aus tertiären Schichten der Insel Lesbos, Griechenland. – Feddes Repert., **105**: 257–269, Weinheim.

Süss, H., Rößler, R., Boppré, M. & Fischer, O.W. (2009): Drei neue fossile Hölzer der Morphogattung *Primoginkgoxylon* gen. nov. aus der Trias von Kenia. Feddes Repert., **120**: 273–292, Weinheim.

Vozenin-Serra, C., Broutin, J. & Toutin-Morin, N. (1991): Bois permiens du Sud-Oest de l'Espague et du Sud-Est la France et la phylogenie des Ginkgophytes. – Palaeontographica, B 221. 1–26, Stuttgart.

Walther, H. & Eichler, B. (2010): Die neogene Flora von Ottendorf-Okrilla bei Dresden. – Geolologica Saxonica, 56: 193–234, Dresden.

Wheeler, E.A. & Manchester, S.R. (2002): Woods of the Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA. – IAWA J., Supplem. 3, Leiden.

Yumoto, M. (1984): The trabeculae and its related structures. Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido, 41: 205–206, Sapporo.

Zalessky, M.D. (1911): Note préliminaire sur le *Caenoxylon Scotti* nov. Ge. Et sp. – Études Paléobotaniques, pt. I: 13–16, St. Petersburg.

Zheng, S.L. & Zhang, W. (2000): Late paleozoic ginkgoalean wood from northern China. – Acta Palaeontologica Sinica, 39 (Supl.): 119–126, Peking.

Zimmermann, G. (1953): Anatomische Untersuchungen an Kieselhölzern aus dem Stubensandstein Württembergs. – Palaeontographica, B 93: 69–102, Stuttgart.

# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Geologica Saxonica - Journal of Central European Geology

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: 60

Autor(en)/Author(s): Süss Herbert, Müller Lutz

Artikel/Article: <u>Ein Stamm- und Wurzelholzfossil der Morphogattung</u> <u>Ginkgoxylpropinquus Savidge aus dem Tertiär der sächsischen Braunkohle, mit</u> <u>Bemerkungen über die Stellung der Ginkgoales innerhalb der Gymnospermen aus</u> <u>holzanatomischer Sicht 451-460</u>