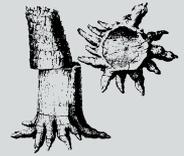


150 Jahre *Dadoxylon*

Zur Anatomie fossiler Koniferen- und Cordaitenhölzer aus dem Rotliegend des euramerischen Florengebietes*



**Robert Noll, Tiefenthal; Ronny Rößler, Chemnitz
& Volker Wilde, Frankfurt a.M.**

Kurzfassung

Koniferen- und Cordaitenhölzer gehören zu den häufigsten Kieselholzfunden aus dem Paläophytikum. Sie aufgrund ihrer anatomischen Merkmale zu unterscheiden ist daher ein seit langer Zeit gehegter Wunsch. Nachdem dies Ende des 19. Jahrhunderts erreicht war, unterbrach die fehlerhafte Interpretation eines Cordaitenholzes aus dem schlesischen Karbon durch WALTHER GOTHAN 1905 die wissenschaftliche Diskussion für lange Zeit. Seither war die Sammelformgattung *Dadoxylon* ENDLICHER scheinbar das einzige, nomenklatorisch korrekte Taxon für die Mehrzahl der Gymnospermen-Kieselhölzer. Zahlreiche Neufunde erstklassiger Erhaltung im Perm Deutschlands (Donnersberg/Rheinland-Pfalz, Kilianstädten/Hessen, Chemnitz/Sachsen) haben dazu beigetragen, die Möglichkeiten der Unterscheidung von Koniferen- und Cordaitenhölzern anhand morphologischer und anatomischer Kriterien erneut zu hinterfragen. Anhand solcher Merkmale, wie der Anlage des Primärxylems, der Tüpfelung des Sekundärxylems, des Aufbaus der Markstrahlen/des Markes sowie der Form und Anordnung der Blattspuren kann eine hinreichende Abgrenzung zwischen Koniferen und Cordaiten erfolgen, die Kombination mehrerer Teilaussagen erhöht die Signifikanz.

Abstract

Fossil logs of conifers and cordaitaleans represent the majority of palaeophytic petrified wood. For centuries people have tried to differentiate these woods based on their anatomy. Although this goal was almost reached through the work of several researchers at the end of the 19th century, the erroneous interpretation of a cordaitalean wood from the Carboniferous of Silesia by WALTHER GOTHAN 1905 has hindered scientific progress for many years. Since this time the form genus *Dadoxylon* ENDLICHER seemed to be the only valid taxon representing the majority of petrified gymnosperm wood. GOTHAN'S scientific authority has also prevented a critical revision of his original material for decades. Many new finds showing excellent preservation from the Permian of Germany (Donnersberg/Rhineland-Palatinate, Kilianstädten/Hesse, Chemnitz/Saxony) have recently contributed to an evaluation of the possibility of distinguishing conifers and cordaitaleans based on anatomical features. Characters like the formation of the primary xylem, the pitting of the secondary xylem, the assembly of the rays and the pith or the arrangement of the leaf traces can offer an adequate delimitation of conifers and cordaitaleans, whereby the significance of these features is increased by multiple observations.

1 150 Jahre *Dadoxylon*

1.1 Episoden der Forschungsgeschichte

Kieselhölzer vom Typ *Dadoxylon* werden weltweit in zahlreichen Schichtfolgen des ausgehenden Paläophytikums (Permokarbon) gefunden. Sie gehören zu den häufigsten Kieselhölzern überhaupt und fanden Eingang in viele wissenschaftliche und private Sammlungen (Abb. 1). Entsprechend breit gefächert ist auch die Literatur über die Gattung *Dadoxylon*, wengleich monographische Bearbeitungen schon Jahrzehnte zurück liegen (FRENTZEN 1931 etc.; SCHULTZE-MOTEL 1962). Von Anbeginn der wissenschaftlichen Paläobotanik beschäftigten sich namhafte Forscher mit der Untersuchung und systematischen Zuordnung dieser Kieselhölzer. Zunächst wurden sie noch als das Holz von Eichen, Buchen und dgl. angesprochen. HEINRICH GOTTLIEB LUDWIG REICHENBACH, Dresdner Naturforscher und Direktor des dortigen

* **Herrn Prof. Dr. HERBERT SÜSS zum 85. Geburtstag gewidmet**

Anschrift der Autoren

Robert Noll, In den Birkengärten 30, D-67311 Tiefenthal

PD Dr. Ronny Rößler, Museum für Naturkunde, Moritzstraße 20, D-09111 Chemnitz

PD Dr. Volker Wilde, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt a.M.

**Abb. 1**

Koniferenholz mit großem Markraum, Querschnitt, Kilianstädten, Slg. SNG, Länge: 140 mm, Breite: 92 mm.

Naturhistorischen Museums, benannte 1836 den berühmten Chemnitzer Stamm (s. Logo des Mus. f. Naturk. Chemnitz) als *Megadendron saxonicum* (REICHENBACH 1836). So ging von diesem Stamm, der bereits 1751 nach Dresden gebracht worden war (URBAN 1970), wenige Jahre vor seiner Zerstörung beim Brand des Zwingers ein wissenschaftliches Signal aus. Die Grundlagen für die Untersuchung permineralisierter Hölzer lieferte HENRY T.M. WITHAM OF LARTINGTON. Unter Nutzung der methodischen Vorarbeit des Optikers WILLIAM NICOL betrachtete er erstmals Dünnschliffe von Kieselhölzern aus dem Karbon von Schottland unter dem Mikroskop und eröffnete der Paläobotanik damit eine völlig neue Dimension (WITHAM 1831).

Der Breslauer Arzt und Paläontologe HEINRICH ROBERT GÖPPERT untersuchte den genannten Stamm aus Chemnitz mit Hilfe mehrerer Dünnschliffe und bestimmte ihn als Konifere (GÖPPERT 1837). Darüber hinaus untersuchte er auch zahlreiche Gymnospermenhölzer anderer Fundorte, so vom Kyffhäuser, aus Böhmen, Schlesien, aus der Pfalz, aus England und den USA und erwarb sich dabei sehr große Verdienste um die Erforschung der permineralisierten Gymnospermenhölzer. Von Anfang an bezog er Vergleiche zur Anatomie rezenter Koniferenhölzer in seine Studien ein, und er war es auch, der zuerst betonte, dass zur Bestimmung eines Holzes „... drei verschiedene Schliffe und Schnitte nötig seien“ (GÖPPERT 1837: 403): ein Transversalschnitt und zwei Longitudinalschnitte, von denen einer tangential im Holzzylinder (Tangentialschnitt), ein zweiter radial, d.h. parallel zu den Markstrahlen liegt (Radialschnitt). Dies ist auch heute noch gängige Untersuchungspraxis. Zeit seines Lebens haben GÖPPERT die Koniferen gefesselt und wohl niemand hat seither ein derart umfangreiches Schrifttum über die „Araucariten“ erstellt (siehe GÖPPERT 1850, 1881). Nur nomenklatorisch hatte er keine glückliche Hand, denn er beharrte mehrfach auf dem illegitimen Begriff *Araucarites*, einer Gattung, die von PRESL in STERNBERG (1838: 203) für fossile, *Araucaria*-ähnliche Reste beblätterter Koniferenzweige und -zapfen vergeben wurde. UNGER hatte demgegenüber 1845 zwei neue Arten von Koniferenhölzern noch unter *Pinites* WITHAM eingeordnet. ENDLICHER gab 1847 eine Übersicht über sämtliche, damals bekannte lebende und fossile Koniferen und vereinigte *Pinites* WITHAM und *Araucarites* GÖPPERT in der neuen Gattung *Dadoxylon*. Dies war nomenklatorisch korrekt, brachte inhaltlich aber keinen Kenntniszuwachs. *Araucarites* hielt er nur im Sinne von PRESL aufrecht. GÖPPERT stellte später trotzdem immer wieder (z.B. 1850, 1864/65, 1881) auch die Hölzer zu *Araucarites*. Zur Abgrenzung von Arten bei den Hölzern benutzte er bereits ein vielseitiges, aber nicht immer signifikantes Merkmalspektrum aus Tüpfeln, Jahresringen, Wanddicke der Zellen und Höhe der Markstrahlen.

Die GÖPPERT'schen Anschauungen erfuhren bald umfassende Kritik durch GREGOR KRAUS, einen Schüler des Leipziger Botanikers AUGUST SCHENK. Viele der GÖPPERT'schen Arten fasste dieser als unnötig auf, weil er sie als verschiedene Erhaltungszustände ihrer Gewebe interpretierte. Völlig zu recht bemerkte er, dass „... wir die bis jetzt aufgestellten Species vorweltlicher Bäume, die auf Holz gegründet sind, als sehr ungleichwerthige Dinge betrachten müssen“ (KRAUS 1866), weil sie echte Arten, Artenkomplexe, Ast- und Wurzelhölzer unterschiedlicher Arten sowie verschiedene Erhaltungszustände repräsentieren. Während die Unterscheidung von Hölzern der Wurzeln, Stämme und Äste einen interessanten neuen Aspekt aufwarf, der kürzlich wieder in das Bewusstsein zurück geholt wurde (FALCON-LANG 2005), mutete die Herleitung der Erhaltungszustände nicht sehr glaubhaft an, da mehrfach in unzulässiger Weise experimentelle Ansätze auf die



Abb. 2
Artisia-Steinkern in Tufferhaltung,
 Zeisigwald-Tuff Chemnitz, Slg. MfNC,
 Länge: 19 cm, Durchmesser: 20 mm.



Abb. 3 *Tylo dendron*-Marksteinkern in Sandsteinerhaltung mit zwei Astwirl-Verdickungen, Birkenfeld, Saar-Nahe-Becken, Original zu WEISS (1871), Slg. MfNB, Länge: 36 cm, Durchmesser: 25-40 mm.



Abb. 4
Tylo dendron-Marksteinkern mit anhaftendem Holz
 in permineralisierter Erhaltung, Birkenfeld, Saar-
 Nahe-Becken, Original zu WEISS (1871) & POTONIÉ
 (1888), Slg. MfNB, Breite: 69 cm, Höhe: 103 cm.

Natur übertragen wurden. 1866 untersuchte KRAUS 8 Kieselhölzer verschiedener Fundorte Thüringens und der Pfalz und wies die hohe Variabilität der von GÖPPERT benutzten Merkmale z.T. an ein und demselben Stück nach, eine Tatsache, die jüngst erneut hervorgehoben wurde (FALCON-LANG 2005). KRAUS (1866) fasste zahlreiche UNGER'sche und GÖPPERT'sche Arten unter *Araucarites Schrollianus* GÖPP. zusammen und bezeichnete die betreffenden Art-Diagnosen lediglich als Individuen-Diagnosen. Umso verwunderlicher war es, dass er andererseits sämtliche GÖPPERT'schen Arten und deren Diagnosen übernahm und mit ihnen die Gattung *Araucarioxylon* begründete (KRAUS 1870). Dieser Begriff fasste als Synonym der Gattung *Dadoxylon* zu Unrecht Fuß in der Literatur, obgleich er, wie schon lange vorher das unzulässige *Araucarites* viel bildhafter erschien. MORGENROTH (1883) suchte beide Begriffe zu verankern, indem er *Dadoxylon* für paläozoische, *Araucarioxylon* für mesozoische Hölzer verwendete. Doch auch dies ist weder formell zulässig, denn stratigraphische Niveaus können laut ICBN (GREUTER 2000) nicht Bestandteil einer paläobotanischen Diagnose sein, noch biologisch sinnvoll. Hinzu kommt der berechtigte Einwand von GOTHAN (1905), was im Falle der Einordnung umgelagerter, sogenannter Geschiebehölzer unklarer stratigraphischer Herkunft zu geschehen habe.

Mit der Zeit war die Erkenntnis gereift, dass sich unter *Dadoxylon*, den Araucariten sensu lato, nicht nur Koniferenhölzer verbergen. WILLIAMSON (1851, 1877) hatte bereits zeigen können, dass *Artisia*-Markkörper zusammen mit araucarioid ge-

bauten Hölzern vorkommen. Der französische Ingenieur CYRILLE M.F. GRAND'EURY aus St. Etienne gruppierte 1877 einige *Dadoxylon*-Arten unter der Überschrift *Cordaixylon*. RENAULT erkannte 1879 *D. brandlingii* als Cordaitenholz, und FELIX (1882) stellte im Zuge der Bearbeitung vergleichbarer Funde aus dem sächsischen Frankenberg die Gattung *Cordaioxylon* auf. Heute ist zumeist *Cordaixylon* GR. EURY 1877 gebräuchlich (TRIVETT & ROTHWELL 1991). Das Holz zum quer gefächerten, bereits von STERNBERG (1822-1832) zu den Cordaiten gestellten und als *Artisia* bezeichneten Markabdruck war also endlich gefunden (Abb. 2). Andererseits wurde auch das Mark von paläophytischen Koniferen bekannt. CHRISTIAN ERNST WEISS beschrieb 1871 längsstreifige, in Dezimeterabständen verdickte Markraumauffüllungen der frühen Koniferen (Walchier) und bezeichnete diese Steinkerne als *Tylodendron*. Sie zeigen auf der Oberfläche typische, alternierende, rautenförmige Längsstreifen und Verdickungen im Bereich der Pseudowirtel (Abb. 3). Ein WEISS'sches Original, das POTONIÉ (1888) erneut beschrieb, wies darüber hinaus neben einem *Tylodendron*-Marksteinkern Sekundärxylem vom Typ des „*Araucarioxylon schrollianum*“ auf (Abb. 4). FELIX (1882, 1886) gelang es recht gut, die Sekundärhölzer von Cordaiten und Koniferen anhand ihres Sekundärxylems zu trennen. Er bezeichnete Hölzer, bei denen die Tüpfel die Radialwand der Tracheiden völlig bedecken, als „*Cordaioxylon Brandlingi*“ und jene, wo die Tüpfel die Radialwand der Tracheiden nicht völlig bedecken, als „*Araucarioxylon Saxonicum*“. Ferner vereinigte FELIX (1882) die GÖPPERT'schen „*Araucarites*“-Arten *A. saxonicum* und *A. schrollianum* unter Hinweis auf die nomenklatorische Priorität der ersteren.

Die Trennung von Koniferen- und Cordaitenhölzern wurde durch weitere Autoren bestätigt. So hob STERZEL (1881: 266-267) hervor, dass „... zum mindesten ein Teil der als *Araucarioxylon* bestimmten pflanzlichen Reste der Gattung *Cordaites* angehören“. Dabei bezog er sich auf ein Exemplar von *A. medullosum* GOEPPERT, welchem ein Markzylinder vom *Artisia*-Typ anhaftete. MORGENROTH (1883: 41) gruppierte unter *Dadoxylon* alle nicht zu *Cordaioxylon* (d.h. unzweifelhaft zu den Cordaiten) gehörigen Hölzer „mit Araucarienstruktur“. Nun wurde aber gerade *Dadoxylon* auf ein eindeutiges Cordaitenholz, „*Araucarites brandlingii*“ als Genotypus gegründet, ein Erbe, das bis heute nachwirkt und künftig nomenklatorisch aufgearbeitet werden muss.

1905, vor genau 100 Jahren rüttelte der junge Berliner Paläobotaniker WALTER GOTHAN mit seiner Doktorarbeit an dieser klaren Trennung. Die scheinbar mangelnde Abgrenzung der Gymnospermenhölzer auf Artniveau motivierte ihn zu neuen Untersuchungen. Er beschrieb dabei auch ein Kieselholz „aus dem produktiven Karbon von Buchau in Schlesien“ (GOTHAN 1905: 16), das ein deutlich quergefächertes Mark vom *Artisia*-Typ zeigt, an welchem noch Reste des Sekundärxylems ansitzen (Abb. 5). Von diesem wurden Dünnschliffe hergestellt, die in der betreffenden Abbildung (GOTHAN 1905: Fig. 1c) deutlich eine ein- und zweireihige Anordnung von Hoftüpfeln zeigen, d.h. „...die Radialwand nicht bedecken“. Daraus folgerte er pauschal, dass Hölzer von Koniferen und Cordaiten nicht zu unterscheiden seien und schrieb damit *Dadoxylon* ENDLICHER 1847 als einzig legitime Gattung für Jahrzehnte fest. Es wurde offensichtlich kaum beachtet, dass GOTHAN (in GOTHAN & WEYLAND 1954) später zum Ausdruck gebracht hat, dass man Cordaitenhölzer an den mehrreihigen Tüpfeln erkennen kann. Wenig später führte der bayerische Botaniker JULIUS SCHUSTER (1908) Untersuchungen an saarpfälzischen Kieselhölzern durch. Dabei stimmte er, indem er die Existenz zweier grundlegend verschiedener Holztypen erkannte und diese informell als Typus A und B bezeichnete, zwar eigentlich mit den Ergebnissen von FELIX (1882) überein, beharrte aber abschließend auf der von (GOTHAN 1905) festgeschriebenen Aussage. Ebenso verhielten sich weitere Forscher (z.B. FRENTZEN 1931; FLORIN 1938-45) die sich diesem Thema zuwandten: Keiner wagte es offensichtlich, die Autorität GOTHANs anzuzweifeln oder unterzog gar sein Originalmaterial einer Revision. In dieser Zeit entstand eine verwirrend große Anzahl von *Dadoxylon*-Arten, die alle auf relativ geringen Unterschieden begründet wurden. Die Bestimmungen wurden damals weitgehend an Dünnschliffen durchgeführt, die eine Größe von 1 cm² meist nicht überschritten. Zur Unterscheidung der Arten wurden größtenteils messbare Kennziffern verwendet, die leicht miteinander verglichen werden konnten (z.B. Höhe der Markstrahlen, Durchmesser der Tracheiden etc.). Solche Merkmale zeigen aber eher ökologische, standortbezogene Wachstumsbedingungen an und sind zur Unterscheidung von Arten wenig geeignet (s.u.).

Durch statistische Auswertung versuchte FRENTZEN (1931) in einer enormen Fleißarbeit Ordnung in diese Artenvielfalt bei *Dadoxylon* zu bringen, konnte zuletzt aber auch nur zwei große Gruppen mit ähnlichen Merkmalen unterscheiden, denen er die einzelnen Arten zuordnete. Hauptunterscheidungsmerkmal dieser Klassifikation bildete wieder die Reihung der Hoftüpfel, *Dadoxylon brandlingii* für Hölzer mit mehrreihigen- und *Dadoxylon schrollianum* für jene mit ein- und zweireihig gestellten Hoftüpfeln. Aber auch er kam nicht umhin, eine weitere, überflüssige neue Art, *Dadoxylon zonatum*, zu kreieren, nur weil sie Zuwachszonen aufwies. So wurde ein weiterer Trugschluss von GOTHAN (1905) widerlegt, der behauptet hatte: „Es ist eine unleugbare Tatsache, daß die Araucariten des Paläozoikums schlechtweg keine Jahresringe besitzen“. Wie SCHUSTER (1908) nachwies und neuere Forschungen bestätigen (RÖßLER & NOLL 2001, NOLL & WILDE 2002, RÖßLER i. Dr.), weisen zahlreiche permische Hölzer, gleich ob Koniferen oder Calamiten, eindeutige Zuwachszonen auf (vgl. Kapitel 3.6).

Der schwedische Koniferen-Monograph RUDOLF FLORIN stellte 1940 für ein Koniferenholz von Val-d'Ajol in Frankreich mit ein- und zweireihigen Hoftüpfeln, das sowohl die Blattpolster an der Oberfläche zeigt, als auch die quirlig stehenden Astabgänge und ein quer gefächertes Mark die Formgattung *Walchiopremnon* auf (vgl. Interpretation in Kapitel 3.3.1).

1.2 Neuuntersuchung des Originalmaterials zu GOTHAN (1905)

Um die alte Diskussion über die Möglichkeit der Unterscheidung der als *Dadoxylon* bezeichneten Hölzer anhand der Anordnung ihrer Hoftüpfel zu einem Ende zu führen, war es unumgänglich, eine erneute Untersuchung am Kronzeugen zur Aussage von GOTHAN (1905) aus dem Schlesischen Karbon durchzuführen. Die ausdauernden Bemühungen der Kustodie Paläobotanik des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität brachten schließlich das historische Original und die zugehörigen Dünnschliffe wieder an das Tageslicht.

Dabei handelt es sich um einen eingekieselten Marksteinkern mit deutlicher, feiner Querrillung (Abb. 5). Im Querschnitt leicht oval (4,5x2,5 cm) ist er 3 cm hoch. Die Zeichnung von GOTHAN (1905: Fig. 1a) zeigt am unteren, rechten Rand des Stückes noch das ansitzende Holz, das für die Herstellung der Dünnschliffe komplett abgetrennt wurde. Es sind jedoch drei, zum Schnitt passende Teilstücke vorhanden, von denen die vorliegenden Dünnschliffe (zwei Radialschliffe und ein Tangentialschliff) stammen. Die Radialschliffe zeigen den Übergang vom Mark zum Sekundärxylem, das Mark ist zu dichten Diaphragmen zusammen geschrumpft. Am Rand zum Xylem ist die Zellstruktur des Marks nur noch undeutlich zu erkennen; durch Kollabieren kleinerer Markzellen haben sich hier zelluläre Strukturen unterschiedlicher Größe gebildet (Abb. 6). Das Xylem hingegen ist gut erhalten. Das Primärxylem besteht aus bis zu 6 Reihen Spiral- und Treppentracheiden (Abb. 7), danach folgt das Sekundärxylem mit getüpfelten Tracheiden. Die einzelnen Hoftüpfel sind gut erhalten und zeigen meistens einen diagonal gestellten, elliptischen Porus. Auf einem der radialen Dünnschliffe konnten die von GOTHAN (1905: Fig. 1c) abgebildeten Stellen mit ein- und zweireihigen Hoftüpfeln eindeutig lokalisiert werden (Abb. 8), nur sind direkt daneben auch mehrere Tracheiden mit mehrreihigen Hoftüpfeln erkennbar. Der Tangentialschnitt zeigt relativ niedrige ein- und zweireihige Parenchymstrahlen (Abb. 9).

Das Original, wahrscheinlich nicht zuletzt aufgrund der Autorität GOTHANS lange Zeit übermächtiger Zeuge für die Nicht-Unterscheidbarkeit von Cordaiten und Koniferen anhand der Anatomie ihres Holzes, beweist genau das Gegenteil: Es handelt sich um ein Gymnospermenholz, das mehrere typische *Cordaiten*-Merkmale zeigt, ein gekammertes Mark vom *Artisia*-Typ, Sekundärxylem mit vorwiegend mehrreihig angeordneten Hoftüpfeln und Reste von Markparenchym ohne Sklerenchymnester.

2 Material und Methoden

Für die Untersuchungen standen mehrere historische Belege und zahlreiche Neufunde aus dem „Versteinerten Wald“ von Chemnitz (Leukersdorf-Formation, Erzgebirge-Becken) aus der Kieselholzsammlung des Museums für Naturkunde Chemnitz (MfNC), sowie Kieselhölzer aus Winnweiler am Donnersberg (Donnersberg-Formation, Rheinland-Pfalz), aus der Pfalzsammlung NOLL sowie aus dem „Versteinerten Wald“ von Kilianstädten (Wetterau, Hessen) aus der Sammlung des Forschungsinstitutes und Naturmuseums Senckenberg (SNG) zur Verfügung. Weiterhin wurden uns zu Vergleichen wichtige historische Originale aus der Sammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin (MfNB) zugänglich gemacht, darunter das entscheidende Original zu GOTHAN (1905). Insgesamt konnte so aus über Eintausend Einzelstücken das aussagekräftigste Material ausgewählt und eingehend studiert werden. Von dem ausgewählten Material wurden alle notwendigen Schnitte und Schliffe (meist Anschläge) angefertigt, die auflichtmikroskopisch untersucht und fotografisch dokumentiert wurden. Weiterhin standen mehrere, umfassende Dünnschliff-Sammlungen zur Verfügung, insbesondere auch das im Original erhaltene und 70 Dünnschliffe umfassende GÖPPERT'sche „Arboretum fossile“ aus der Sammlung des Museums für Naturkunde Chemnitz.

3 Die Unterscheidung von Cordaiten und Koniferen

3.1 Sekundärxylem

Der anatomische Feinbau des Gymnospermen-Holzes vom *Dadoxylon*-Typ ist sehr homogen, da er grundsätzlich nur aus zwei Zelltypen besteht: vertikal verlaufende Tracheiden oder Holzzellen und horizontal verlaufende Parenchymstrahlen oder Markstrahlen. Die Tracheiden sind immer in radial ausgerichteten Reihen angeordnet, da sie regelmäßig vom Kambium abgegeben wurden. Dazwischen sind von innen nach außen die Parenchymstrahlen eingeschaltet. Zellgröße, Verteilung der Parenchymstrahlen und das Verhältnis von Xylem zu Parenchym im Holz variieren mehr oder weniger stark. Dies wird schon im radialen und vertikalen Anschnitt eines größeren Stammstückes erkennbar. Damit sind solche Merkmale zur Unterscheidung von Arten oder Gattungen ungeeignet (s. Abb. 9, 12). Die Anzahl der Parenchymzellen übereinander variiert von Parenchymstrahl zu Parenchymstrahl zwischen 3 und etwa 20 Zellen; seltener sind auch höhere Parenchymstrahlen von bis zu 40 Zellen übereinander zu beobachten. Die Breite der Parenchymstrahlen beträgt meist nur eine Zellreihe, seltener 2-3 Zellreihen; wenn 2 oder 3 Zellen nebeneinander stehen, ist dies nur über kurze Entfer-

nung zu beobachten. Auf den radialen Wänden der Tracheiden sind häufig Hoftüpfel zu beobachten, die ein-, zwei- oder mehrreihig angeordnet sein können. Bei zwei- und mehrreihiger Tüpfelung sind die einzelnen Hoftüpfel in vertikaler Richtung gegeneinander versetzt, so dass eine wabenartige Anordnung entsteht. Das wabenartige Aussehen wird durch die gegenseitige Abplattung der auf der Tracheidenwand gedrängten Hoftüpfel noch verstärkt. Die mehrreihig angeordneten Hoftüpfel scheinen im Gegensatz zu den ein- und zweireihig angeordneten die gesamte Breite der radialen Zellwand zu bedecken. Dies wird jedoch vom Durchmesser der radialen Berührungsfläche der Tracheiden beeinflusst. Die Tüpfelung der Tracheidenwand dürfte bei aller gebotenen Vorsicht ein signifikantes Unterscheidungsmerkmal sein, zumindest so weit es um die Trennung der Koniferen und Cordaiten im Paläophytikum geht.

Im Kontaktbereich zwischen Parenchymstrahlen und Tracheiden können im Radialschnitt sog. Kreuzungsfeldtüpfel beobachtet werden. Sie sind jedoch nur selten, bei sehr gutem Erhaltungszustand der Hölzer zu erkennen. In der Vergangenheit wurde dieses Merkmal von den Bearbeitern berücksichtigt und bei der Definition von Arten angegeben, doch bis auf wenige Ausnahmen haben sich keine signifikanten Unterschiede feststellen lassen. Ist ein Merkmal nur derart vereinzelt zu beobachten, ist seine Variabilität kaum vernünftig zu erfassen. Die Größe, insbesondere der Durchmesser der Tracheiden, der wesentlich von den Wachstumsbedingungen beeinflusst wird, hat Einfluss auf die potenzielle Anzahl der Kreuzungsfeldtüpfel pro Kreuzungsfeld. Aufgrund dessen sind die reinen Messdaten dieses Merkmals zur Unterscheidung von Arten nur sehr bedingt verwendbar.

An Kieselhölzern, die aufgrund ihrer übrigen Merkmale eindeutig den **Cordaiten** zuzuordnen sind, konnte wiederholt jener Holztyp (*Dadoxylon brandlingii*) beobachtet werden, bei dem hauptsächlich mehrreihig (bis zu 5 Reihen) angeordnete Hoftüpfel, die Zellwand bedecken; nur untergeordnet sind aber auch Tracheiden mit ein- und zweireihig angeordneten Tüpfeln entwickelt (Abb. 10).

Kieselhölzer, die aufgrund ihres übrigen Merkmalspektrums zu den **Koniferen** gestellt werden müssen (*Dadoxylon saxonicum* bzw. *D. schrollianum*) zeigen, mit Ausnahme weniger mehrreihig getüpfelter Tracheiden im Bereich des zentrifugalen Primärxylems, ausschließlich Tracheiden mit ein- und zweireihig angeordneten Hoftüpfeln (Abb. 11).

3.2 Primärxylem – Protoxylem

Beim Primärxylem handelt es sich um das beim Längenwachstum zuerst gebildete Holz; bei *Dadoxylon* ist es unmittelbar an der Peripherie des zentralen Markraumes zu finden. Gleichzeitig mit diesem Holz werden sowohl das Mark, als auch alle Anlagen für die Beblätterung und Verzweigung gebildet, weshalb es die meisten arttypischen Merkmale des gesamten Xylems zeigt. Die zu erst gebildeten Tracheiden, die nur einen sehr kleinen Durchmesser haben und oft beim späteren Längenwachstum zerreißen, werden als Protoxylem bezeichnet.

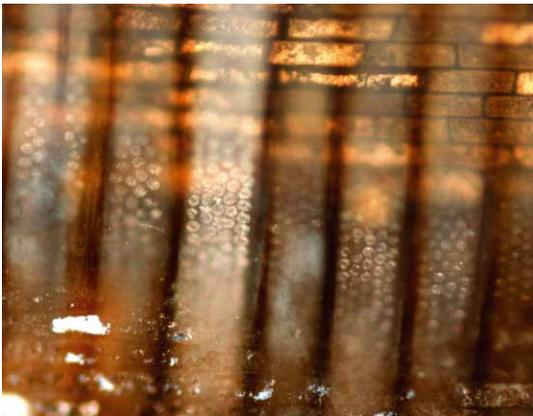
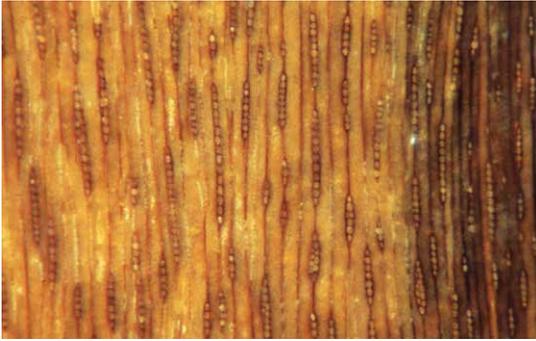


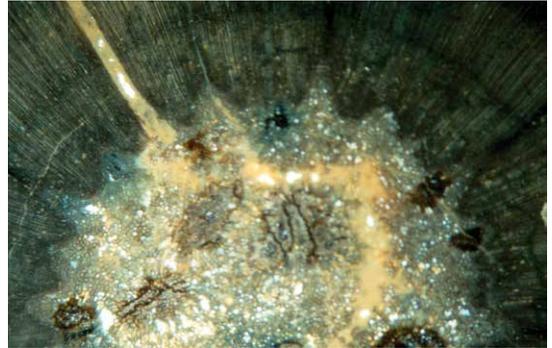
Abb. 10
Sekundärxylem mit mehrreihigen Hoftüpfeln,
Radialschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL,
Bildbreite: 550 μm .



Abb. 11
Sekundärxylem mit ein- und zweireihigen Hoftüpfeln,
Radialschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL,
Bildbreite: 900 μm .

**Abb. 12**

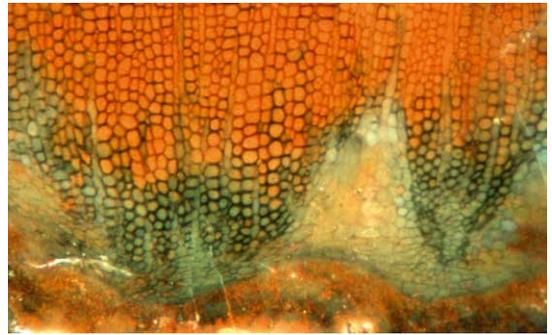
Sekundärxylem mit ein- und zweireihigen Parenchymstrahlen, Tangentialschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Ausschnitt: 1 x 1,5 mm.

**Abb. 13**

Koniferenast mit regelmäßig keilförmigem Primärxylem, Querschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Ausschnitt 4 x 6 mm.

**Abb. 15**

Primärxylem mit Treppentracheiden und Tracheiden mit mehrreihigen Hoftüpfeln im Übergang zum Mark, Radialschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Ausschnitt: 0,3 x 0,4 mm.

**Abb. 14**

Keilförmiges Primärxylem mit endarchem Protoxylem (schwarz), Querschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Ausschnitt: 2,4 x 3,6 mm.

Bei den **Koniferen** ragt das Primärxylem im Querschnitt deutlich keilförmig in den zentralen Markraum. Es umgibt mit einer zickzackförmigen Begrenzung den zentralen Markraum, wobei eine zahnradartige Struktur entsteht (Abb. 13). Die Primärxylemkeile sind dabei in Größe und Form sehr regelmäßig ausgebildet, an ihrer Spitze (endarch) sitzt das Protoxylem (Abb. 14). Im Bereich der Astwirtel kann das Protoxylem teilweise aber auch mesarch angeordnet sein, d.h. sich innerhalb des Primärxylems befinden. In Kilianstädten wurden auch Koniferenhölzer gefunden, die über größere Erstreckung ein komplett mesarches Protoxylem aufweisen (GOTH & WILDE 1989).

Im Radialschnitt zeigt das Protoxylem treppen- oder spiralförmige Wandverdickung, darauf folgen 3 bis 5 Reihen Tracheiden mit mehrreihiger Tüpfelung (Abb. 15). Die daran anschließenden Zellen des Sekundärxylems sind ausnahmslos mit ein- bis zweireihig angeordneten Hoftüpfeln versehen.

Nach Größe und Anzahl der Primärholzkeile können bei den Koniferen mindestens zwei verschiedene Gruppen von Hölzern unterschieden werden. Bei etwa gleichem Durchmesser des Marks zeigt die eine Gruppe eine deutlich höhere Anzahl von kleineren Primärholzkeilen als die andere Gruppe mit insgesamt größerer Ausbildung.

Das Primärxylem der **Cordaiten** zeigt im Querschnitt einen unregelmäßigen Übergang vom Mark. Teilweise sind schwach ausgeprägte, abgerundete Keile zu beobachten, eine ausgeprägte Zahnradstruktur fehlt jedoch (Abb. 16). Das Protoxylem ist bei Cordaiten häufiger mesarch ausgebildet als bei Koniferen (Abb. 17). Cordaitenhölzer, die ausschließlich mesarches Protoxylem besitzen, wurden als *Mesoxylon* SCOTT & MASLEN 1910 abgetrennt. Dennoch wurde verschiedentlich gezeigt, dass bei Cordaiten der Aufbau des Primärxylems, insbesondere die Position des Protoxylems, in unterschiedlichen Positionen am gleichen Stamm variiert (z.B. ZALESSKY 1911).

Der radiale Aufbau des Primärxylems bei den Cordaiten ähnelt stark jenem der Koniferen, lediglich im unmittelbar dem Mark benachbarten Bereich sind mehr Reihen mit Treppentracheiden vorhanden (Abb. 7) als bei den Koniferen.

3.3 Die Ausbildung des Marks

3.3.1 Steinkernerhaltung des Markraumes

Sowohl von Koniferen als auch von Cordaiten wurden schon früh Steinkern-artige Sedimentausfüllungen der Markräume beschrieben. Diese gingen als Formgattungen *Tylo dendron* WEISS für die Koniferen und *Artisia* STERNBERG für die Cordaiten in die Literatur ein und zeigen Merkmale, anhand derer die Herkunft von einer der beiden Pflanzengruppen gut zu erkennen ist.

Tylo dendron WEISS

Dieser Marksteinkern-Typ zeigt auf seiner Oberfläche alternierende Rillen und rautenförmige Polster. Bei den Rillen handelt es sich um die Abdrücke der Primärxylemkeile, bei den Polstern um die mit Sediment gefüllten Zwischenräume. Am oberen Ende der Polster ist jeweils eine kleine, herablaufende Kerbe zu erkennen, die jeweils einer in das Sekundärxylem abgehenden Blattspur entspricht. Die alternierende bzw. schrägzeilige Anordnung der Polster spiegelt somit die ursprüngliche Anordnung der Blätter an der Achse wider und ist dadurch ein wichtiges Merkmal.

In unregelmäßigen Abständen zeigen Verdickungen des Marksteinkerns Astwirtel an. Alle Merkmale von Blattpolstern und Astwirteln der *Tylo dendron*-Marksteinkerne weisen deutlich auf die Zugehörigkeit zu den Koniferen hin (Abb. 3-4). Da die Oberflächenmerkmale bei *Tylo dendron* vorwiegend durch den Abdruck des Primärxylems verursacht werden, sind auch hier zwei unterschiedliche Gruppen zu beobachten, die bereits von POTONIÉ (1888) beschrieben wurden (Abb. 18-19): eine Gruppe mit feinerer und eine Gruppe mit größerer Skulptur. Diejenigen mit der feineren Skulptur weisen auch deutlich höhere (schlankere) Polster auf. Scheinbar entsprang hier nicht an jedem Polster eine Blattspur, was auf eine lockerere Beblätterung der entsprechenden Achse hinweist. Fossilien mit einer *Tylo dendron*-Struktur sind sowohl als reine Sedimentausfüllungen (Steinkerne) bekannt, können aber auch in permineralisierter Erhaltung auftreten, wobei sie dann den typischen Aufbau des Koniferenmarks zeigen (siehe 3.3.2).

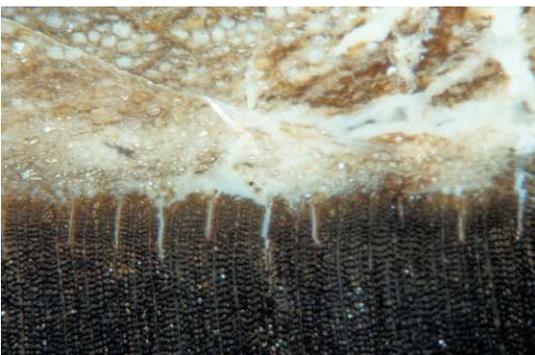


Abb. 16 Unregelmäßiges Primärxylem und kleinzelliges Parenchym eines Cordaitenstammes im Übergang zum Mark, Querschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Ausschnitt: 4 x 6 mm.

Abb. 17 Primärxylem eines Cordaiten mit sowohl endarchem als auch mesarchem Protoxylem, Querschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Ausschnitt: 2,4 x 3,6 mm.

**Abb. 18**

Tyloedendron-Marksteinkern in permineralisierter Erhaltung mit deutlichen groben Rauten, Birkenfeld, Saar-Nahe-Becken, Original zu WEISS (1871) & POTONIÉ (1888), Slg. MfNB, Durchmesser: 5 cm, Höhe: 7 cm.

**Abb. 19**

Tyloedendron-Marksteinkern in Tuff-Erhaltung mit feinen Rauten, Tuff III, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Durchmesser: 20 mm.

Artisia STERNBERG

Bei diesen Steinkernen ist eine deutliche Quersegmentierung des Markraumes zu beobachten (Abb. 2), die hinsichtlich Dichte und Regelmäßigkeit sehr unterschiedlich sein kann. Generell lässt sich jedoch die Tendenz „je feiner desto regelmäßiger“ beobachten. Ob es sich hierbei um Artunterschiede, taphonomisch bedingte Merkmale oder aber um Unterschiede zwischen Achsen verschiedener Ordnungen handelt, ist noch nicht geklärt. Bei einem Steinkern mit sehr feiner und regelmäßiger Segmentierung aus Chemnitz sind in Längsrichtung verlaufende, spiralförmig angeordnete Erhebungen zu erkennen, die in ihrer Lage auf die in weiten Schrägzeilen angeordneten Blätter der Cordaiten hindeuten (Abb. 2). Die *Artisia*-Struktur lässt sich auch an zentralen Längsschnitten durch permineralisierte Achsen erkennen. Zwei Teilstücke eines Cordaiten-Astes aus Chemnitz zeigen eine unterschiedliche Ausbildung der Kammerung. Das erste Teilstück zeigt eine sehr engständige Kammerung (Abb. 20), wobei die einzelnen Kammern nur durch dünne Diaphragmen getrennt sind. Die Kammern reichen nach außen hin nicht bis zum Primärxylem, sondern es schließt sich noch ein Bereich mit kleinzelligem Markgewebe an, welches direkt an das Primärxylem grenzt. Der Abdruck am Steinkern bildet somit nicht die Lage des Primärxylems, sondern eine Struktur im Mark ab. Bei dem zweiten Teilstück der genannten Achse ist ein Teil des Marks noch ungekammert, der andere Teil zeigt eine beginnende Kammerung mit verhältnismäßig großen Abständen zwischen den Kammern (Abb. 21). Die Diaphragmen weisen ihrerseits noch eine intakte Zellstruktur vom Typ des Cordaiten-Marks auf. Damit wird klar, dass es sich bei der quer gegliederten *Artisia*-Struktur nicht um eine primäre Bildung, sondern um eine im Verlauf der Ontogenese sekundär entstandene Erscheinung handelt. Ein Aufreißen des Marks – bedingt durch Streckung beim Längenwachstum – würde immer, vom Holz ausgehend, von Außen nach Innen erfolgen, keinesfalls jedoch um-

**Abb. 20**

Cordaitenachse mit dichter, regelmäßiger Fächerung des Markraumes, Radialschnitt, Chemnitz, Slg. MfNB, Höhe: 6,5 cm, Breite: 4 cm.

gekehrt, wie es bei *Artisia* an der spitz-elliptischen Form der Risse, die in der Achsenmitte ihre größte Höhe besitzen, zu beobachten ist. Durch Absterben und spätere Austrocknung des Marks kommt es möglicherweise zu Schrumpfrissen, die sich zuerst in unregelmäßigen Abständen und schließlich immer dichter und regelmäßiger bilden. Die dabei entstehenden, elliptischen Kammern sind zunächst noch durch die Diaphragmen voneinander getrennt, die jedoch oft später zerfallen und dann in den frei werdenden Markraum stürzen (Abb. 22).

Die Verwendung der Bezeichnung *Artisia*-Struktur im Zusammenhang mit Längsschnitten durch verkieselte Achsen ist jedoch erst nach Prüfung der Zellstruktur des Marks angeraten, da im Mark der Koniferen sehr ähnliche Alterungserscheinungen zu finden sind (Abb. 23). Die Querfächerung des Koniferenmarks wurde auch von FLORIN (1940) bei seiner Gattung *Walchiopremnon* beobachtet und war ein wichtiges Merkmal für die Aufstellung dieser Formgattung, obwohl es sich eigentlich nur um eine taphonomisch bedingte Erscheinung handelt. Eine *Artisia*-Struktur ist darüber hinaus auch von Gymnospermen der Südhalbkugel bekannt geworden, wie beispielsweise von *Solenoxylon wissi* (KRÄUSEL 1956) aus dem Südwesten Afrikas.



Abb. 21
Cordaitenachse mit weiter, unregelmäßiger Markraum-Fächerung; im oberen Achsenbereich zeigt das Mark noch keine Fächerung, Radialschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Breite: 55 mm, Höhe: 63 mm.



Abb. 23
Koniferenstamm im Bereich eines Astwirtels mit verdicktem Markraum und *Artisia*-ähnlicher Fächerung im oberen Markbereich, Radialschnitt, Kilianstädten/Hessen, Slg. SNG, Höhe: 175 mm, Breite: 97 mm.



Abb. 22
Zusammengebrochene, teilweise in den Markraum gestürzte Diaphragmen, Schallodenbach/Pfalz, Slg. NOLL, Breite: 43 mm, Höhe: 42 mm.

3.3.2 Das Mark in anatomischer Erhaltung

Die Zellstruktur des Marks zeigt bei Koniferen und Cordaiten markante Unterschiede, die äußerst verlässlich zur Trennung der beiden Gruppen verwendet werden können.

Bei den **Koniferen** zeigt das Markparenchym im Querschnitt eine diffuse Anordnung rundlicher, teilweise gedrängter Zellen unterschiedlicher Größe. Im Längsschnitt hingegen sind die Parenchymzellen in mehr oder weniger vertikalen Reihen angeordnet und erscheinen stärker abgeplattet. In dieses Markparenchym sind horizontal plattige Sklerenchymnester eingelagert, die sich meist durch eine andere, oft dunklere Färbung deutlich vom umgebenden Parenchym abheben. Bei guter Erhaltung sind in der Vergrößerung deutlich die verdickten Zellwände der Sklerenchymzellen zu erkennen (Abb. 24, 25). Derartige Sklerenchymnester sind nur im Mark von Koniferen zu finden, und stellen deshalb ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zu den Cordaiten dar. DOUBINGER & MARGUERIER (1975) stellten aufgrund dieses Merkmals die Gattung *Scleromedulloxylon* für ein Koniferenholz aus Aveyron in Frankreich auf. Sklerenchymnester wurden aber schon viel früher durch POTONIÉ (1888) bei *Tyloedendron* beobachtet und als solche beschrieben. AASSOUMI & VOZENIN (1996) beobachteten bei einem Kieselholz aus dem Tiddas-Becken Zentralmarokkos Sekretkanäle, welche Sklerenchymnester vertikal durchdringen und gründeten darauf beruhend das Taxon *Mesopityoxylon tiddasense*. Im Mark der Koniferen, und hier insbesondere im Bereich der Astwirtel, sind außerdem mitunter erratische Bildungen von Sekundärxylem zu beobachten wie bei einem Koniferenholz-Typ aus Kilianstädten, der dadurch charakterisiert wird (GOTH & WILDE 1989).



Abb. 24 Koniferenachse mit plattenförmigen, im Mark eingelagerten Sklerenchymnestern, Radialschnitt, Winnweiler, Slg. NOLL, Breite: 40 mm, Höhe: 30 mm.



Abb. 25 Sklerenchymnest mit deutlich verdickten Zellwänden im Koniferenmark, Radialschnitt, Winnweiler, Slg. NOLL, Ausschnitt: 1,6 x 2,4 mm.



Abb. 26 Koniferenachse mit dreigeteilter Sekundärxylembildung im Mark, Dünnschliff, Querschnitt, Kilianstädten, Slg. SNG, Ausschn. 29 x 39 mm.



Abb. 27 Cordaiten-Mark (Parenchym ohne Sklerenchymnester), Querschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Ausschnitt: 4 x 6 mm.

Das Mark der **Cordaiten** ist im Hinblick auf Anordnung und Aufbau der Parenchymzellen dem der Koniferen sehr ähnlich, allerdings fehlen die Sklerenchymnester (Abb. 27). Im Übergang zum Primärxylem ist ein Bereich mit deutlich kleineren Parenchymzellen zu finden, die allem Anschein nach fest mit diesem verwachsen sind und sich auch nicht – wie bei den Koniferen – nach dem Absterben der Pflanze von ihm lösen. Diese Tatsache dürfte somit zur Bildung der typischen *Artisia*-Skulptur der Marksteinkerne führen (Abb. 16-17).

3.4 Blattspuren

Unter Blattspuren versteht man die Gewebestränge, die das ansitzende Blatt mit den Primärxylemsträngen am Rand des zentralen Marks der Achse verbinden. Sie erstrecken sich in radialer Richtung ausgehend vom Mark mehrere Zentimeter durch das Holz, denn sie werden erst nach Abwurf der Blätter von ihm überwachsen. Der Tangentialschnitt zeigt daher in proximaler Position sehr gut Form, Größe und Anordnung der Blattspuren. Sie unterscheiden sich in Form und Größe deutlich von den Parenchymstrahlen des Holzes. Die Blattspuren deuten also direkt auf Anordnung, Größe und Dichte der an der Achse ansitzenden Beblätterung hin und sind somit ein wichtiges Merkmal für die systematische Zuordnung. Bedingt durch ihre völlig verschiedene Beblätterung zeigen Koniferen und Cordaiten unterschiedliche Blattspuren.

Bei den **Koniferen** sind die Blattspuren im Tangentialschnitt als einfache, rundliche, bis zu 0,3 mm starke Querschnitte zu finden (Abb. 28), die in relativ dichten Schrägzeilen angeordnet sind (Abb. 29). Ihr diagonalen Abstand beträgt nur etwa 5-15 mm, was davon abhängt, ob es sich um die Beblätterung von Haupt- oder Nebenachsen handelt. Eine Unterscheidung einzelner Arten aufgrund ihrer Blattspuren ist derzeit noch nicht möglich, da ein Vergleich mit den beblätterten Achsen unter den Abdruckfloren schwer fällt.

Die **Cordaiten** zeigen eine im Vergleich zu den Koniferen deutlich abweichende Ausbildung der Blattspuren. Bei ihnen sind jeweils zwei im Querschnitt rundliche Stränge in einer ovalen Blattspur zusammengefasst. Diese Blattspuren sind etwa 1,5 mm hoch und bis zu 4 mm breit und somit wesentlich größer als die Blattspuren der Koniferen (Abb. 30). Die Anordnung der Blattspuren auf der Achse folgt zwar auch bei den Cordaiten einer Spirale, jedoch betragen die diagonalen Abstände zwischen den Blattspuren etwa 3 bis 5 cm und sind damit auch erheblich weiter gestellt als die der Koniferen (Abb. 31). Bei einigen Cordaiten-Achsen befinden sich zwischen den einzelnen Blattspuren mit ihren zwei Strängen in unregelmäßiger Verteilung einfache, runde Gewebestränge, deren Durchmesser bis zu 3 mm beträgt (Abb. 32). Aus dem sächsischen Döhlen-Becken wurden Abdrücke bekannt, die beblätterte Achsen mit ansitzenden Fruktifikationen zeigen, die mit den Abbildungen von GRAND'EURY (1877) über die oberkarbonischen Cordaiten von St. Étienne überein stimmen. Die Verteilung der Fruktifikationen zwischen den Blättern passt dabei zur Verteilung der einfachen, runden Gewebestränge zwischen den doppelten Blattspuren bei unserem permineralisierten Material.

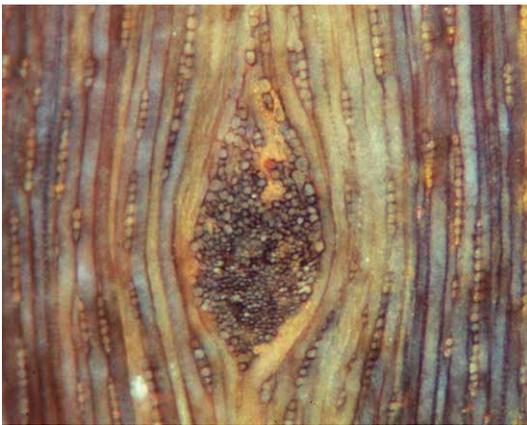


Abb. 28 Koniferenholz mit einfacher Blattspur, Tangentialschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. Noll, Ausschnitt: 1 x 1,5 mm.



Abb. 29 Koniferenholz mit angezeigten Blattspuren, Tangentialschnitt, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Breite: 45 mm, Höhe: 65 mm.



Abb. 30 Cordaitenholz mit doppelter Blattspur, Tangentialschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Ausschnitt: 4 x 6 mm.



Abb. 31 Cordaitenholz mit angezeichneten Blattspuren, Tangentialschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Breite: 65 mm, Höhe: 32 mm.

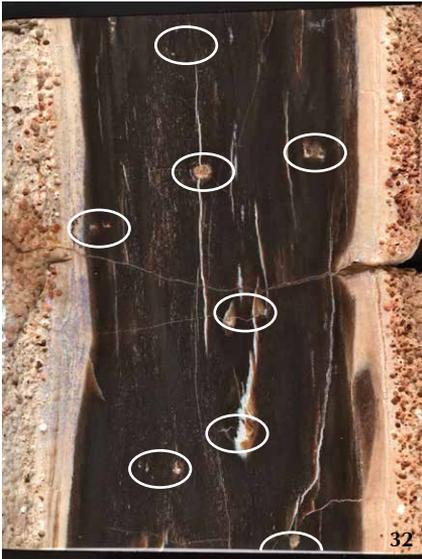
3.5 Verzweigungsmuster

Die Art der Verzweigung ist bei Koniferen und Cordaiten grundsätzlich verschieden. Vergleicht man jedoch die sichtbaren Astabgänge an Stämmen ausgewachsener Exemplare, können durch Unterdrückung der Primärverzweigung ähnliche Verzweigungsmuster vorgetäuscht werden.

Die primäre Verzweigung der **Koniferen** erscheint nahezu wirtelig, wobei es sich nicht um echte Astwirtel wie z.B. bei der nodialen Verzweigung der Calamiten handelt. Es liegen Scheinwirtel vor, die eine äußerst flache Spirale darstellen. Verfolgt man die Astabgänge eines solchen Scheinwirtels an der Achse, ist immer eine mehr oder weniger deutliche Neigung zu beobachten. Die Anzahl der Äste pro Wirtel liegt oft bei 5-7, kann aber bis zu 14 betragen. Bei größeren Stämmen ist häufig zu beobachten, dass die Äste eines Wirtels unterschiedlich stark entwickelt sind (Abb. 33). Teilweise wird nur ein Ast pro „Wirtel“ voll ausgebildet, und der Bereich der Verzweigung ist dann nur als Verdickung des Stammes erkennbar. Von jungpaläophytischen Koniferen in Abdruckerhaltung sind nur die in einer Ebene verzweigten, wedelartig gebauten Äste letzter Ordnung bekannt (KERP et al. 1990; LAUSBERG & KERP 2000), der Verzweigungsmodus höherer Ordnung ist noch unbekannt. Die rezente *Araucaria heterophylla*, die von den heutigen Koniferen den „Walchien“ sowohl in Habitus als auch Beblätterung am ähnlichsten ist, trägt im Jugendstadium nur einfach und in einer Ebene verzweigte Äste; die großen Äste adulter Exemplare sind jedoch mehrfach und im Raum verzweigt.

Bei einigen kleineren Koniferenachsen aus dem Perm von Chemnitz sind Verzweigungen auch außerhalb der Scheinwirtel beobachtet worden, meist zweigen diese in der Nähe von Scheinwirteln ab, die bereits alle Zweige verloren haben. Die pseudowirtelige Verzweigung wird primär beim Längsaustrieb der Achse angelegt, weshalb diese Äste im radialen Längsschnitt bis zum Markraum zu verfolgen sind; die unregelmäßig außerhalb der Pseudowirtel gebildeten Äste beginnen erst in einiger Entfernung vom Markraum im Holz (Abb. 34). Es ist anzunehmen, dass beispielsweise nach Verlust von Ästen durch Witterungsextreme oder Brand die Fähigkeit ausgebildet war, aus Blattspuren neue Äste zu entwickeln. Die Fähigkeit zum Abwurf jüngerer Achsen bzw. Äste ist in der Vergangenheit auch schon von verschiedenen Autoren angenommen worden (z.B. FLORIN 1940). Da die Äste erst relativ spät fest vom Sekundärholz umwachsen wurden und vorher nur eine eher lockere Verbindung hatten, ist ein z.B. durch ungünstige Witterungsverhältnisse bedingter Abwurf der juvenilen Zweige wahrscheinlich.

Die **Cordaiten** zeigen eine unregelmäßige Verzweigung im Raum. Die einzelnen Äste sind ebenfalls mehrfach im Raum verzweigt, wie an einem Stück aus dem Zeisigwald-Tuff von Chemnitz zu erkennen ist (Abb. 35). Ein derartiges Verzweigungsmuster deutet auf Kronenbildung, ähnlich wie bei rezenten Laubbäumen hin. An zwei Stücken aus der Pfalz ist die Bildung von Astpaaren zu beobachten (Abb. 36). Auch in diesem Fall dürfte es sich um eine sekundäre Bildung handeln, die höchstwahrscheinlich aus einer doppelten Cordaiten-Blattspur hervorgegangen ist.



32



33



34



36



35

Abb. 32 Cordaitenholz mit angezeichneten Blatt- und Zapfenspuren, tangential, Chemnitz, Slg. MfNC, Breite: 49 mm, Höhe: 63 mm.

Abb. 33 Koniferen-Stammhälfte mit Astwirtel, tangential, zwei Äste eines Scheinwirtels Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Breite: 16 cm, Höhe: 8 cm, Tiefe: 17 cm.

Abb. 34 Kleine Koniferenachse mit Ast, der zwischen zwei Markverdickungen im Holz entspringt (Pfeil), Radialschnitt, Chemnitz, Slg. MfNC, Breite: 50 mm, Höhe: 35 mm.

Abb. 35 Verzweigter Cordaitenast in Zeisigwald-Tuff, Chemnitz, Slg. MfNC, Breite an der Basis des Astes 60 mm.

Abb. 36 Cordaiten-Stammstück mit Doppelast, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Breite: 16 cm, Höhe: 23 cm.

3.6 Zuwachszonen

Die periodische oder episodische Hemmung oder Förderung der Aktivität des Kambiums durch innere (physiologische) oder äußere (z.B. klimatische oder ökologische) Faktoren spiegelt sich in der Ausbildung von Zuwachszonen im Holz wider (CREBER 1977). Am bekanntesten sind die sogenannten Jahresringe, d.h. der im jahreszeitlichen klimatischen Rhythmus angelegte, mehr oder weniger regelmäßige Wechsel dünnwandig-weitlumiger Frühholztracheiden und dickwandig-englumiger Spätholztracheiden. Eingeschränkte Wachstumsbedingungen, die zu einer eher unregelmäßigen Zuwachszonenbildung führen, können auch andere externe Stressfaktoren, wie beispielsweise physiologische Trockenheit oder die Auswirkungen vulkanischer Aktivität darstellen. Das Holz ist damit ein ausgezeichnete Indikator für Umwelteinflüsse und Klimabedingungen, weshalb allerdings bei der Interpretation fossiler Hölzer Vorsicht angebracht ist und die sorgfältige taxonomische Analyse nicht ausbleiben darf (BRISON et al. 2001). So stellt das Vorhandensein bzw. Fehlen von Zuwachszonen sicher kein Unterscheidungsmerkmal zwischen Koniferen und Cordaiten dar. Dennoch wurden Wachstumsschwankungen an fossilen Hölzern wiederholt überbewertet und dienten sogar zur Abgrenzung neuer Arten (z.B. FRENTZEN 1931).

Im Perm Mitteleuropas herrschte tropisch-subtropisches Klima, das der Paläo-Breitenlage von unter 20° entsprach. Die meisten permischen Hölzer zeigen keinerlei Zuwachszonen. Dies gab sogar dazu Anlass, die Fähigkeit paläozoischer Pflanzen auf klimatische Zyklizität mit Jahrringbildung im Holz zu reagieren, in Frage zu stellen (SÜSS 1984).

Bei jenen permischen Hölzern, die Zuwachszonen aufweisen (RÖßLER & NOLL 2001; NOLL & WILDE 2002; RÖßLER i. Dr.), sind die Abstände zwischen denselben zu unterschiedlich, als dass es sich um echte „Jahresringe“ handeln könnte (Abb. 37, 38). Da sich die für das Auftreten von Zuwachszonen verantwortlichen Faktoren – abgesehen von Jahreszeiten – oft nur lokal oder regional und sehr auf den Standort der einzelnen Pflanzen bezogen auswirken, sind Zuwachszonen durchaus nicht an allen fossilen Hölzern eines Gebietes zu erwarten. Letztlich ist auch mit mesoklimatischen Effekten zu rechnen, die aus Unterschieden in der Höhenlage der Biotope resultieren. Die in der Höhenzonierung der Vegetation reflektierten Klimaunterschiede wurden bei der Interpretation fossiler Hölzer mit Wachstumszonen insbesondere gegenüber dem Einfluss der Breitenlage oft drastisch vernachlässigt (BRISON et al. 2001). Manche Kieselhölzer zeigen im Querschnitt auch durch Druck bedingte Knickungszonen, so genanntes Reaktionsholz (Abb. 39, 40). Diese Knickungszonen, von MORGENROTH (1883) einst entdeckt, bilden sich in so regelmäßigen Abständen, dass nur eine periodisch bzw. episodisch auftretende Schwächung in der Struktur des Holzes dafür verantwortlich sein kann.

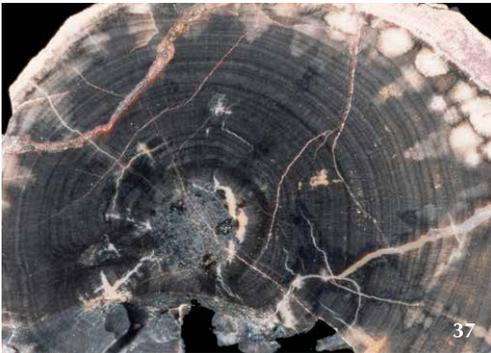


Abb. 37 Querschnitt durch einen Koniferenast mit Zuwachszonen, Winnweiler/Pfalz, Slg. NOLL, Durchmesser: 20 x 30 mm.

Abb. 38 Ausschnitt aus Abb. 37 (4 x 6 mm).

Abb. 39 Stammscheibe mit Zuwachszonen-ähnlichen Knickungen (Reaktionsholz), Neu-Bamberg/Pfalz, Slg. NOLL, Durchmesser: 30 x 23 cm.

**Abb. 40**

Ausschnitt aus Abb. 39 (24 x 36 mm).

3.7 Die Größe der Stämme

Eine weitere offene Frage ist jene nach der maximal erreichten Größe (=Höhe) von Cordaiten und Koniferen. Da es in der Vergangenheit nur kleinere Kieselhölzer waren, die sich eindeutig den Koniferen zuordnen ließen, wurde von den Koniferen vermutet, dass es sich eher um kleinere Bäume gehandelt hat. Inzwischen kennt man mehrere große Stammstücke, die deutlich Koniferenmerkmale zeigen. So gibt es aus dem „versteinerten Wald“ von Kilianstädten Fragmente von bis zu 10 cm dicken Ästen mit *Tyloedendron*-Markerhaltung. Im pfälzischen Rotliegend konnten größere Abschnitte von Stämmen gefunden werden, die eine pseudowirtelige Verzweigung mit *Tyloedendron*-Mark aufweisen (Abb. 33). Auch einige der großen Stämme des „versteinerten Waldes“ von Chemnitz zeigen eine pseudowirtelige Verzweigung. Über die exakte Höhe der betreffenden Bäume lässt sich derzeit nur spekulieren. Vermutlich erreichten Koniferen und Cordaiten aber ähnliche Größenordnungen, vergleichbar der von einigen ausgewachsenen rezenten Araucarien.

Übersicht über Unterscheidungsmerkmale zwischen Koniferen und Cordaiten		
Merkmale	Koniferen	Cordaiten
Sekundärxylem (Radialschnitt)	Tracheiden mit ein- und zweireihig angeordneten Hoftüpfeln	Tracheiden mit ein-, zwei- und mehrreihig angeordneten Hoftüpfeln (3-5 Reihen)
Primärxylem (Querschnitt)	Primärxylem gleichmäßig keilförmig	Primärxylem ungleichmäßig teilweise mit abgerundeten Keilen
Oberflächenskulptur der Marksteinkerne	alternierende Längsstreifung vom <i>Tyloedendron</i> -Typ, Verdickungen im Bereich der Astwirtel	horizontale Quergliederung vom Typ <i>Artisia</i>
Mark	Markparenchym mit plattigen Sklerenchymnestern, teilweise mit Sekundärxylymbildungen im Mark	Markparenchym homogen, ohne Sklerenchymnester; im Übergang zum Primärxylem kleinzelliger Parenchymsaum
Blattspuren (Tangentialschnitt)	Einfache Blattspuren in dichten Schrägzeilen angeordnet	Doppelte Blattspuren in weiten Schrägzeilen angeordnet
Verzweigung	Pseudowirtelige Primärverzweigung	Unregelmäßig-räumliche Verzweigung

4 Diskussion

Ziel dieser Arbeit ist es, die bislang bekannten und für eine Unterscheidung von Koniferen und Cordaiten verwendeten morphologischen und anatomischen Merkmale zusammenzustellen und auf ihre Signifikanz zu prüfen. Der im Laufe der Untersuchungen erfolgte Vergleich fossiler Hölzer und Stämme bzw. Achsen mit den Verhältnissen bei rezenten Gymnospermen hat dazu beigetragen, die Entstehung derartiger Merkmale zu verstehen und ihre taxonomische Relevanz kritisch zu werten. So wurden mehrere Merkmale als im Verlauf der Ontogenese veränderlich bzw. durch ökologische Faktoren determiniert erkannt, andere bieten eine verlässliche Möglichkeit, Koniferen- und Cordaitenhölzer zu unterscheiden. In unseren Untersuchungen haben wir uns auf die jungpaläophytischen Hölzer der Koniferen und Cordaiten aus dem

euramerischen Raum beschränkt. Hier wurden nicht nur die Grundlagen für die wissenschaftliche Untersuchung fossiler Gymnospermenhölzer gelegt, sondern es wurden in den letzten 15 Jahren auch umfassende Neufunde bekannt, die im Detail studiert und mit zahlreichen historischen Originalen verglichen werden konnten.

Durch eine Revision des Originalmaterials zu GOTHAN (1905) konnte dessen Feststellung, dass die Hölzer der jungpaläophytischen Koniferen und Cordaiten nicht zu unterscheiden seien, widerlegt werden. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit einer Revision der auf dreidimensional erhaltenen, vegetativen Organen begründeten Systematik der Koniferen und Cordaiten. Bei den Cordaiten wurde dies bereits Ende des 19. Jahrhunderts begonnen (GRAND'EURY 1877; RENAULT 1879; FELIX 1882) und in den letzten Jahrzehnten fortgesetzt, wodurch den natürlichen Gruppen nun sehr viel besser Rechnung getragen werden kann (ROTHWELL & WARNER 1984; TRIVETT & ROTHWELL 1985, 1991). Die Klärung der recht komplexen nomenklatorischen Fragen muss jedoch einer späteren Publikation vorbehalten bleiben.

Bei den Koniferen ist die Situation noch unübersichtlicher. Zum einen wurde Sekundärxylem mit araucarioider Tüpfelung der radialen Tracheidenwände aus einer breiten Zeitspanne vom Unterkarbon bis zum Tertiär beschrieben (SCHULTZE-MOTEL 1962, VOGELLEHNER 1964, STOCKEY 1982). Scheinbar gesichert durch statistische Auswertung wurden immer wieder neue Arten aufgestellt (vgl. auch Zusammenstellung bei SCHULTZE-MOTEL 1962), wobei eine reproduzierbare Unterscheidung aber selbst von erfahrenen Bearbeitern in Zweifel gezogen wird. So sind auch die rezenten Gattungen *Araucaria* und *Agathis* in ihren Hölzern so ähnlich, dass man sie daran nicht unterscheiden kann (JANE 1970).

Zum anderen hat sich mit *Araucarioxylon* KRAUS 1870 über Jahrzehnte die unbeirrte Verwendung eines eindeutigen Synonymes eingebürgert. Die Beschreibung neuer Arten scheint dies dann bestärkt zu haben, denn mit der weiten Verbreitung in der Literatur wurde an der Gültigkeit dieses Taxons kaum noch gezweifelt (siehe z.B. LEPEKHINA 1972). Ferner wurden – im Widerspruch zu den Regeln des ICBN – Taxa mit stratigraphischen Inhalten verknüpft. So wurde *Dadoxylon* von einigen Autoren nur für paläozoische, *Araucarioxylon* hingegen nur für mesozoische Hölzer verwendet (ZELLER 1900; WRIGHT 2002). Nach VOGELLEHNER (1964) soll die Organgattung *Dadoxylon* ENDLICHER 1847 für Koniferen Anwendung finden. Dass ihr Generotypus (*D. brandlingii*) aber das Holz eines Cordaiten ist, macht dies unmöglich.

Für permische Hölzer, die mehrere für Koniferen typische Merkmale zeigen, wurden in den letzten Jahrzehnten verschiedene neue Gattungen eingeführt: *Walchiopremnon* FLORIN 1940, *Scleromedulloxylon* DOUBINGER & MARGUERIER 1975, und *Mesopyoxylon* AASSOUMI & VOZENIN 1996. Bis auf geringfügige Unterschiede zeigen alle die gleichen Merkmalskombinationen und müssten eigentlich in einer Gattung vereinigt werden, wobei hier die älteste, *Walchiopremnon* FLORIN 1940, nomenklatorisch korrekt wäre.

Bei einigen Gymnospermenhölzern außerhalb des euramerischen Florengbietes, beispielsweise aus dem Perm Brasiliens, konnten völlig andere Merkmalskombinationen nachgewiesen werden (RÖßLER & NOLL 2002), so dass hierfür eine strenge systematische und taxonomische Abtrennung unumgänglich ist.

Obwohl die systematische und taxonomische Zuordnung im Einzelfall schwierig sein kann, können auch unabhängig davon isolierte Sekundärhölzer wichtige Hinweise auf klimatische Bedingungen oder taphonomische Prozesse liefern. Bereits innerhalb einer Pflanze (Stamm, Wurzel, Verzweigungen) ist die Variabilität anatomischer Merkmale im Laufe der Ontogenese größer, als es das oftmals übertriebene Aufsplitten in „Arten“ vermuten ließe (FALCON-LANG 2005). In jedem Fall wird es auch künftig nützlich sein, Vergleiche mit rezenten Hölzern anzustellen, wobei sich die Araucarien als „lebende Fossilien“ dafür regelrecht anbieten.

Ob es in der Zukunft gelingen wird, aufgrund der Merkmale von Blattspuren, Primärxylem und Mark bei Koniferen und Cordaiten einzelne Arten zu unterscheiden, müssen wir offen lassen; auch inwiefern permineralisierte Reste mit Resten aus Abdruckfloren zusammen gehören. Zahlreiche Fragen bedürfen neuer Funde und Beobachtungen. Wie haben die ausgewachsenen Bäume in Bezug auf ihre Verzweigung ausgesehen? Welche Standorte haben die Cordaiten und Koniferen besiedelt, und wie haben diese Standorte hinsichtlich der Gesamtvegetation ausgesehen? Hat es geschlossene Wälder mit Koniferen und Cordaiten gegeben? Wichtige neue Hinweise, insbesondere die Cordaiten betreffend, lieferten jüngste Studien im Oberkarbon Kanadas (FALCON-LANG & BASHFORTH 2004). Danach besiedelten hohe, baumförmige Cordaiten sehr zahlreich und fast monotypisch beckenexterne Regionen, sog. Uplands, und nicht nur als Sträucher bis Mangrove-ähnliche Stelzwurzelbäume die Kohlenmoore im engeren Sinne. Andererseits galten diese Uplands lange Zeit als die Standorte der Koniferen. Das gemeinsame Vorkommen in ähnlichen Environments unterstreicht die Bedeutung einer zuverlässigen Unterscheidung zusätzlich.

Wie aus Thüringen seit langem bekannt, gehören die Cordaiten des Rotliegend sowohl zu den Hauptkohlebildnern (SCHARF 1924, BARTHEL 2001), kommen andererseits aber auch weiter – in Gesellschaft der Koniferen und mesophilen Pteridospermen – in den Ablagerungen der Uplands vor. Die Beobachtung, dass neue Formen zunächst in beckenexternen Räumen nachzuweisen sind und später allmählich in die moorigen Depozentren einwandern, ist auch von anderen Gymnospermengruppen bekannt geworden (DIMICHELE & ARONSON 1992). Es sind insbesondere die Cordaiten, die in den Kohlenmooren des Perms die Rolle der hier noch im mittleren Oberkarbon dominierenden baumförmigen Lepidophyten übernommen haben.

Auch die großen Stämme im „Versteinerten Wald“ von Chemnitz zeigen verschiedene Merkmale, die auf Standortpräferenzen hindeuten. Zum Beispiel zeigt der dickste Stamm (STERZEL 1904) eine nach unten stark verbreiterte Basis mit schmalen, „brettartigen“ Vorsprüngen – ein Merkmal, welches oft bei Bäumen feuchter bis sumpfiger Standorte anzutreffen ist. Die meisten anderen Stämme haben einen sehr schlanken Habitus, wobei sich auf ihrer gesamten Länge der Stammdurchmesser nur geringfügig ändert. Dieses Merkmal kennzeichnet häufig Bäume, die in dichten, geschlossenen Beständen wuchsen.

Dank

An erster Stelle möchten wir uns bei Prof. MANFRED BARTHEL und Dr. STEPHAN SCHULTKA, Berlin, herzlich bedanken für Ihre Hilfe bei der detektivischen Suche nach Originalen und für die unkonventionelle Bereitstellung dieser wertvollen Exponate aus der Sammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität. Weiterhin wollen wir all jenen Kollegen herzlich danken, die sich unserer Gedanken angenommen und uns mit zahlreichen Hinweisen unterstützt haben.

Literatur

- AASSOUMI, H. & VOZENIN-SERRA, C. (1996): Sur un bois silicifié à moelle conservée du Permien du Bassin de Tiddas (Maroc Central), *Mesopityoxylon tiddasense* gen. et sp. nov. – Intérêts phylogénétique et paléoclimatique. – Rev. Palaeobot. Palynol., **94** : 57-73 ; Amsterdam.
- BARTHEL, M. (2001): Pflanzengruppen und Vegetationseinheiten der Manebach-Formation. – Beitr. Geol. Thüringen, N.F. **8**: 93-123; Jena.
- BRISON, A.-L.; PHILIPPE, M. & THEVENARD, F. (2001): Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? – Paleobiology, **27**, 3: 531-538.
- CREBER, G.T. (1977): Tree rings: a natural data-storage system. – Biological reviews, **52**: 349-383.
- DI MICHELE, W.A. & ARONSON, R.B. (1992): The Pennsylvanian-Permian vegetational transition: a terrestrial analogue to the onshore-offshore hypothesis. – Evolution, **46**: 807-824.
- DOUBINGER, J. & MARGUERIER, J. (1975): Paléoxylologie: Étude anatomique comparée de *Scleromedulloxylon aveyronense* nov. gen. nov.sp. du Permien de St. Afrique (Aveyron, France) ; considérations taxinomiques et stratigraphiques. – Geobios, **8**, fasc. 1 : 25-59 ; Lyon.
- ENDLICHER, S. (1847): Synopsis Coniferarum. 368 S.; Sankt Gallen (Scheitlin & Zollilofer).
- FALCON-LANG, H.J. (2005): Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. Palaeontology, **48**: 171-183.
- FALCON-LANG, H.J. & BASHFORTH, A.R. (2004): Pennsylvanian uplands were forested by giant cordaitalean trees. – Geology, **32**: 417-420.
- FELIX, J. (1882): Über die versteinerten Hölzer von Frankenberg in Sachsen. – Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Leipzig, **9**: 9: 5-9.
- FELIX, J. (1886): Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbonpflanzen. – Abh. Königl. Geol. Landesanst., **7**, 3: 56-58; Berlin.
- FLORIN, R. (1938-45): Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. I-VIII. – Palaeontographica, B, **85**: 1-729.
- GÖPPERT, R. (1837): N. Jb. für Mineralogie, 1837: 403-407; Stuttgart.
- GÖPPERT, R. (1850): Monographie der fossilen Coniferen. 286. S.; Leiden (Arnz & Comp.).
- GÖPPERT, H.R. (1864-1865): Die fossile Flora der permischen Formation. In: MEYER, H. VON (Hrsg.): Palaeontographica-Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt, Band VII: 316 S.; Cassel (Th. Fischer Verlag).
- GÖPPERT, R. (1881): Revision meiner Arbeiten über die Stämme der fossilen Coniferen, insbesondere der Araucariten und über die Descendenzlehre. – Bot. Centralblatt, **5/6**: 1-36; Cassel.
- GOTH, K. & WILDE, V. (1989): Der versteinerte Wald von Kilianstädten. – Natur und Museum, **119**, 7: 211-219; Frankfurt.
- GOTHAN, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. – Abh. Königl. Preuß. Geol. Landesanst., N.F. **44**: 108 S.; Berlin.
- GOTHAN, W. & WEYLAND, H. (1954): Lehrbuch der Paläobotanik. 535 S.; Berlin (Akademie-Verlag).
- GRAND'EURY, M.F.C. (1877): Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France. – Mém. Acad. Sci., Sc. Math. Phys., **24**: 624 S.; Paris.
- GREUTER, W.; MCNEILL, J.; BARRIE, F.R.; BURDET, H.-M.; DEMOULIN, V.; FILGUEIRAS, T.S.; NICOLSON, D.H.; SILVA, P.C.; SKOG, J.E.; TREHANE, P.; TURLAND, N.J. & HAWKSWORTH, D.L. (2000): International Code the Botanical Nomenclature (St Louis Code). Regnum Vegetabile 138, Königstein (Koeltz Scientific Books).

- JANE, F.W. (1970): The Structure of Wood. 2nd edition; London (Adam and Charles Black).
- KERP, J.H.F.; POORT, R.J.; SWINKELS, H.A.J.M. & VERWER, R. (1990): Aspects of Permian palaeobotany and Palynology. IX. Conifer-dominated Rotliegend floras from the Saar-Nahe Basin (?Late Carboniferous-Early Permian; SW-Germany) with special reference to the reproductive biology of the earliest conifers. - Rev. Palaeobot. Palynol., **62**: 205-248.
- KRAUS, G. (1866): Zur Kenntnis der Araucarien des Rothliegenden und der Steinkohlenformation. – Würzburger naturwiss. Z., **6**: 70-73.
- KRAUS, G. (1870): Bois fossiles de Conifères. In: SCHIMPER, W.P. (1870-1872): Traité de paléontologie végétale. Teil II, S. 363-385; Paris (J.B. Baillière et Fils).
- KRÄUSEL, R. (1956): 4. Der „Versteinerte Wald“ im Kaokoveld, Südwest-Afrika. – Senck. Leth., **37**: 411-453.
- LAUSBERG, S. & KERP, H. (2000): Eine Coniferen-dominierte Flora aus dem Unterrotliegend von Alsenz, Saar-Nahe-Becken, Deutschland. – Feddes Repertorium, **111**, 7/8: 399-426; Berlin.
- LEPEKHINA, V.G. (1972): Woods of Palaeozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to north Eurasia representatives. – Palaeontographica, **B 138**: 44-106; Stuttgart.
- MORGENROTH, E. (1883): Die fossilen Pflanzenreste im Dilluvium der Umgebung von Kamenz in Sachsen. 50 S.; Halle (Tausch & Grosse).
- NOLL, R. & WILDE, V. (2002): Koniferen aus den „Uplands“ – Permische Kieselhölzer aus der Mitte Deutschlands. In: DERNBACH, U. & TIDWELL, W.D.I. (Hrsg.): Geheimnisse versteinerner Pflanzen - Faszination aus Jahrmillionen, 89-103; Heppenheim (D'ORO-Verlag).
- NOLL, R.; WILDE, V. & GOTH, K. (1999): Kieselhölzer mit *Tylo dendron*-Mark aus dem Pfälzischen Rotliegenden. – Natur und Museum, **129**, 2, 45-57.
- POTONIÉ, H. (1888): Die fossile Pflanzengattung *Tylo dendron*. – Jh. Königl. Preuss. Geol. Landesanst., **8**: 311-331; Berlin.
- REICHENBACH, H.G.L. (1836): Das königlich Sächsisches Naturhistorische Museum in Dresden. S. 6 ; Leipzig.
- RENAULT, B. (1879): Structure comparée de quelques tiges de la flore Carbonifère. – Nouvelles Archives du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle, 2, 2. Série; Paris (G. Masson).
- RÖßLER, R. (i.Dr.): Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. – Geol. Soc. London.
- RÖßLER, R. & NOLL, R. (2001): Cordaiten und Coniferen – das „gewöhnliche“ versteinerte Holz. – In: RÖßLER, R. (Hrsg.): Der versteinerte Wald von Chemnitz. Katalog zur Ausstellung Sterzeleanum, S. 124-137; Chemnitz (Museum für Naturkunde).
- RÖßLER, R. & NOLL, R. (2002): Der permische versteinerte Wald von Araguaia/Brasilien – Geologie, Taphonomie und Fossilführung. - Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **25**: 5-44; Chemnitz.
- ROTHWELL, G.W. & WARNER, S. (1984): *Cordaixylon dumusum* n. sp. (Cordaitales). I. vegetative structures. – Bot. Gaz., **145**: 275-291; Chicago.
- SCHARF, W. (1924): Beitrag zur Geologie des Steinkohlengebietes im Südharz. – Jb. Hall. Verb., **4**: 404-437; Halle.
- STERZEL, J.T. (1881): Paläontologischer Charakter der oberen Steinkohlenformation und des Rotliegenden im erzgebirgischen Becken. – Ber. Naturwiss. Ges. Chemnitz, **7**: 155-270.
- STERZEL, J.T. (1900): Gruppe verkieselter Araucarienstämmen aus dem versteinerten Rotliegend-Walde von Chemnitz-Hilbersdorf, aufgestellt im Garten vor der Naturwiss. Sammlg. der Stadt Chemnitz. - Ber. Naturw. Ges. Chemnitz, **14**: 14-36.
- STERZEL, J.T. (1904): Ein verkieselter Riesenbaum aus dem Rotliegenden von Chemnitz. - Ber. Naturwiss. Ges. Chemnitz, **15**: 23-41.
- STOCKEY, R.A. (1982): The Araucariaceae: an evolutionary perspective. – Rev. Palaeobot. Palynol., **37**: 133-154; SÜSS, H. (1984): Jahresringe – gewachsenes zyklisches Verhalten als Antwort höherer Pflanzen auf klimatische Zyklizität. – Z. geol. Wiss., **12**: 131-133; Berlin.
- TRIVETT, M.L. & ROTHWELL, G.W. (1985): Morphology, systematics and paleoecology of Paleozoic fossil plants: *Mesoxylon priapi* sp. nov. (Cordaitales). – Syst. Bot., **10**: 205-223.
- TRIVETT, M.L. & ROTHWELL, G.W. (1991): Diversity among Paleozoic Cordaitales. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **183**: 289-305; Stuttgart.
- URBAN, G. (1970): DAVID FRENZEL - Sächsischer Edelgestein-Inspektor zu Chemnitz. - Veröff. Mus. Naturk. K-M-St., **5**: 3-7.
- VOGELLEHNER, D. (1964): Zur Nomenklatur der fossilen Holzgattung *Dadoxylon* ENDLICHER 1847. – Taxon, **13**: 233-237; Utrecht.
- WILLIAMSON, W.C. (1851): Transact. Liter. Philos. Soc. Manchester, II.9: 340 ff.
- WILLIAMSON, W.C. (1877): Phil. Transact. Roy. Soc. London, **167**, 1: 213-270.
- WITHAM, H.T.M. (1831): Observations on Fossil Vegetables. Edinburgh (Blackwood).
- WRIGHT, W.W. (2002): The Triassic Chinle Formation, U.S.A., and its fossil woods. In: DERNBACH, U & TIDWELL, W.D.I. (Eds): Secrets of Petrified Plants – Fascination from millions of years. S. 121-133; Heppenheim (D'ORO).
- ZALESSKY, M.D. (1911): Étude sur l'anatomie du *Dadoxylon tchihatcheffi* GÖPPERT sp. – Mém. Com. Géol., **68**: 1-29.
- ZEILLER, R. (1900): Eléments de Paléobotanique. 421 S.; Paris (Georges Carré et C. Naud).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Museums für Naturkunde Chemnitz](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Noll Robert, Rößler Ronny, Wilde Volker

Artikel/Article: [150 Jahre Dadoxylon Zur Anatomie fossiler Koniferen- und Cordaitenhölzer aus dem Rotliegend des euramerischen Florengebietes 31-50](#)