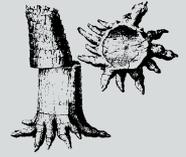


Forschungsgeschichte, Paläobiologie und Rekonstruktion eines baumförmigen Schachtelhalmgewächses aus dem Perm: *Calamitea* Cotta 1832



Ronny Rößler, Chemnitz und Robert Noll, Tiefenthal

Kurzfassung

Studien an Calamitenstämmen aus dem permischen Versteinerten Wald von Chemnitz, Deutschland, haben ergeben, dass die seltene Calamiten-Formgattung *Calamodendron* BRONGNIART 1849 nicht länger aufrecht erhalten werden kann. Das ältere und damit gültige Taxon, welches diesen Merkmalskomplex repräsentiert, ist *Calamitea* COTTA 1832. Sammlungsgegenstände von der Typuslokalität, darunter Stammstücke von beträchtlicher Länge, ermöglichten die Gewinnung und Bewertung diagnostischer Merkmale sowohl der Stamm-Anatomie als auch der Verzweigungsmuster von *Calamitea striata* COTTA 1832. Im Ergebnis dessen konnten anatomische und morphologische Merkmale nachgewiesen werden, die *C. striata* zum ersten Mal vollständig charakterisieren.

Der sekundäre Pflanzenkörper besteht aus zwei Typen von Tracheiden, deren wesentlicher Unterschied in ihrer Größe liegt. Die sogenannten „Faserbänder“, früher das wichtigste Gattungscharakteristikum für *Calamodendron*, sind in Wirklichkeit Reihen kleiner Tracheiden. Das Verhältnis zwischen den Reihen der Tracheiden größeren und kleineren Durchmessers erwies sich darüber hinaus als äußerst variabel und spiegelt das ontogenetische Stadium der Pflanze wider. So konnte sowohl in radialer als auch in vertikaler Richtung ein allmählicher Übergang nachgewiesen werden von deutlich segmentiertem, heterogenem Holz (innerer Holzkörper) hin zu Holz, das nahezu ausschließlich aus Tracheiden größeren Durchmessers besteht (äußerer Holzkörper). Ferner wurden eine hohe Variabilität und fließende Übergänge zwischen verschiedenen Grundtypen der Tracheidenwandstruktur erkannt, was die Berechtigung sämtlicher Arten, die auf diesem Merkmal beruhen, in Frage stellt. Die Tracheidenwände zeigen teilweise treppenförmige Wandverdickungen mit länglich-ovalen Wanddurchbrüchen bis hin zu netzartigen Wandverdickungen mit kreisrunden Wanddurchbrüchen.

Calamitea unterscheidet sich somit von *Arthropitys* Goeppert und *Arthroxyton* Reed durch den Besitz unterschiedlicher Tracheidentypen im Sekundärxylem und den vergleichsweise geringsten Parenchymanteil im Holz aller Calamiten. Wir stellen eine neue Rekonstruktion der Wuchsform von *C. striata* zur Diskussion, Vergleiche mit anderen Calamitenarten und anderen Erhaltungsformen werden gezogen.

Abstract

Recent investigations of calamite trunks from the Permian petrified forest of Chemnitz, Germany, show that the rare calamite form genus *Calamodendron* BRONGNIART 1849 can no longer be sustained. The oldest form genus representing this set of characteristics is *Calamitea* COTTA 1832. Collection material from the type locality, including sizeable trunks, enabled re-evaluation of diagnostic characters of both the stem anatomy and branching patterns of *Calamitea striata* COTTA 1832. As a result, a mosaic of anatomical and morphological characteristics has been recognised that permit *C. striata* to be characterised in much more detail than previously attempted.

The secondary body consists of two types of tracheids that are mainly differentiated by their size. The so called “fibrous bands”, which were formerly thought diagnostic for *Calamodendron*, are actually files of small tracheids. The ratio of large-diameter versus small-diameter tracheid files is proved to be highly variable, bringing into question the ontogenetic stage of the plant. A gradual transition from clearly segmented wood (innermost wood cylinder) to wood almost exclusively consisting of large-diameter tracheids (outer wood cylinder) was observed in both radial and vertical directions. Further-

more, tracheid wall thickening/pitting, which has usually been used for species separation, proved to be highly variable questioning the justification and significance of further described species. Tracheid wall thickening/pitting reaches from scalariform thickenings with simple elongated pits to reticulated thickenings with oval to circular pits. *Calamitea* differs from *Arthropitys* Goepfert and *Arthroxyton* Reed in having different tracheid types composing the secondary xylem and the smallest parenchyma proportion of the wood among calamitean plants. A reconstruction of the growth habit of *C. striata* is proposed, and comparisons are made with other calamitean species and other preservational forms.

Einleitung

Calamitenreste gehören einerseits zu den häufigsten und bekanntesten Pflanzenfossilien des Permokarbons; andererseits ranken sich noch eine Menge unbeantworteter Fragen um sie. Seit über 300 Jahren kennt man insbesondere die Sedimentausgüsse ihrer hohlen Stämme, aber auch die kohligen Abdrücke ihrer beblätterten *Annularia*- und *Asterophyllites*-Zweige und verschiedene Strobili. Doch Blattwirtel und Fruktifikationen werden oftmals nur als isolierte Fragmente gefunden. Die Beobachtung tatsächlicher Organzusammenhänge wäre für die Wissenschaft besonders von Interesse. Dies ist jedoch nur in seltenen Fällen möglich, derartige Funde sind besonders kostbar (vgl. RÖSSLER & THIELE-BOURCIER 2000). Das Spektrum fossiler Erhaltungsformen ist gerade bei Calamiten äußerst vielfältig, und nur selten ist die gleiche Pflanze in unterschiedlichen Erhaltungsformen als solche wiederzuerkennen. Neben den Abdrücken mit oder ohne kohlige Substanz und verschiedenen Hohldrücken gibt es begehrte, dreidimensional erhaltene Fossilien. Sie zeigen die Anatomie und den internen Aufbau der pflanzlichen Gewebe. Leider muteten diese massigen, permineralisierten Stämme ihren ersten Erforschern recht fremd an, vor allem im Vergleich zu den eher kleinwüchsigen rezenten Schachtelhalm-Kräutern, die wohl häufig der lebendigen Anschauung dienen. Den Klassikern der Paläobotanik waren die dreidimensional erhaltenen Schachtelhalm-

Bäume suspekt, sie sorgten für Verwirrung in der Nomenklatur – und wie in unserem Fall – für Jahrzehnte andauernde Missverständnisse.

Die Bezeichnung *Calamites*, die einst für die Markhohlraum-Ausgüsse der baumförmigen, fossilen Schachtelhalmgewächse geprägt wurde, ging jedem Fossilien-sammler in Fleisch und Blut über. Dagegen wurde der erste jemals beschriebene und durch seine dreidimensionale anatomische Erhaltung wirklich aussagekräftige Calamit, von COTTA (1832, S. 67, Taf. XIV, 1-4) unter der Bezeichnung *Calamitea striata* publiziert, nicht einmal in der Fachwelt näher bekannt. Und weil wir gerade von dieser Pflanze dank ihrer hervorragenden Erhaltung ungleich mehr über die Morphologie, Anatomie, Lebensweise und

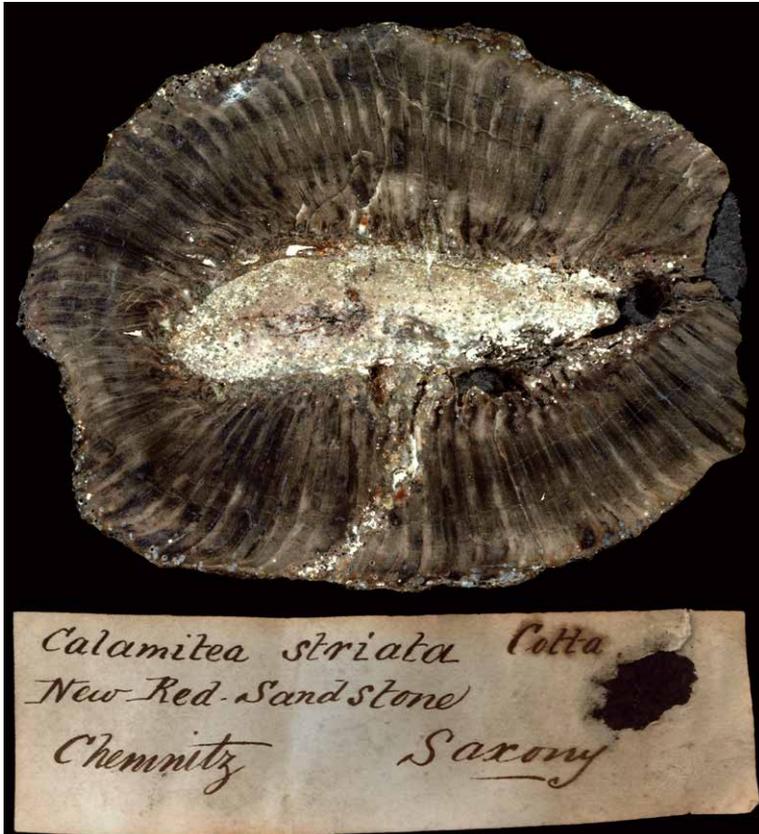
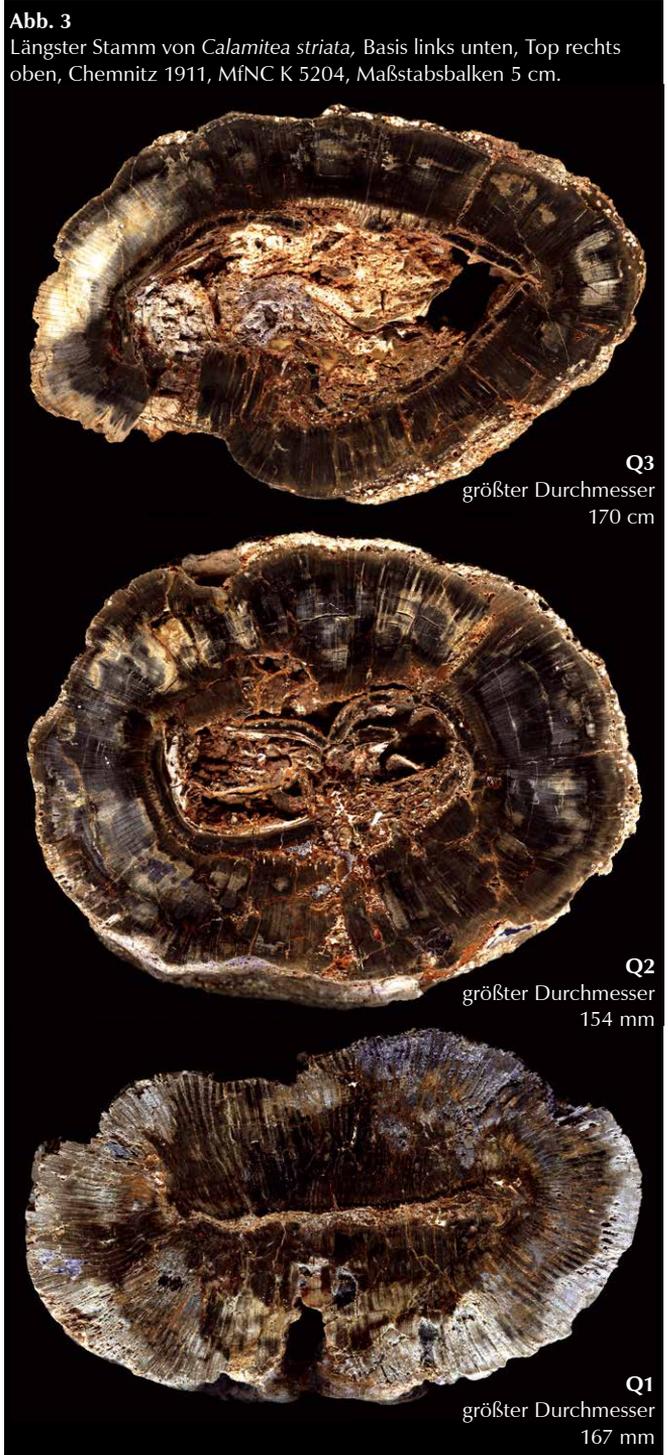
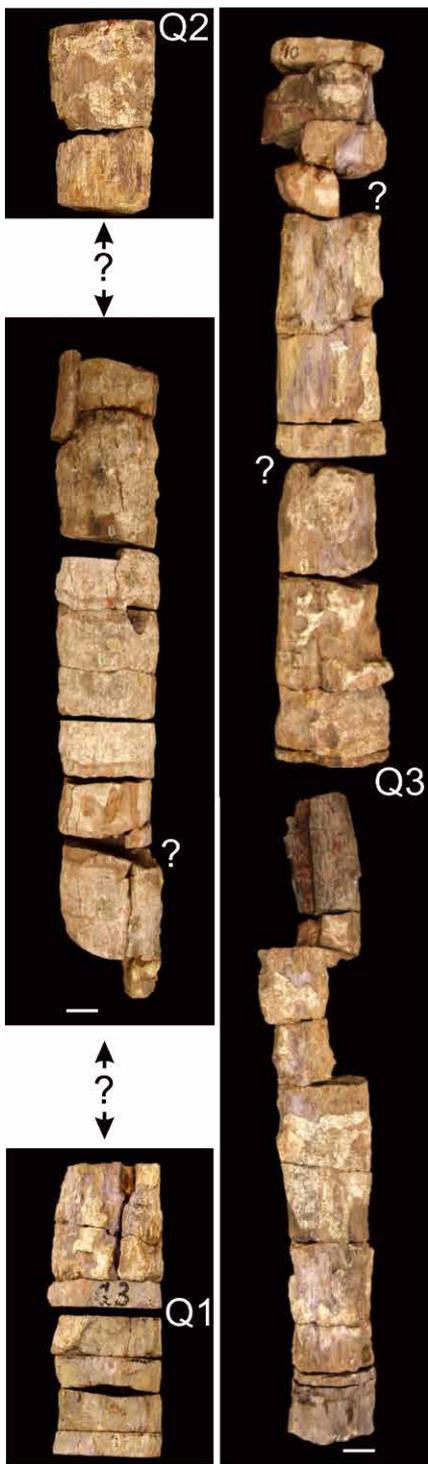


Abb. 1

Holotypus von *Calamitea striata*, British Museum (Natural History) London, 13775, Durchmesser 106 mm.

Abb. 2 Originaletikett.



Individualentwicklung der jungpaläophytischen Calamiten erfahren, ist es schwer verständlich, dass das paläobotanische Schrifttum in Europa seit Jahrhunderten von den wenig aussagekräftigen Marksteinkern-Abdrücken dominiert wird.

Wir wollen *Calamitea striata* in der Paläobotanik endlich den Rang einräumen, der ihr gebührt. Dazu haben wir das Typusmaterial (Abb. 1, 2), wertvolle Exponate in älteren Sammlungen (Abb. 3, 19) und auch neue Funde im Detail untersucht. Hier sollen nun die wichtigsten Schlussfolgerungen aus diesen Studien mitgeteilt werden. Sie reichen von der Forschungsgeschichte über die Morphologie und Anatomie der fossilen Stämme und zahlreiche Vergleiche verschiedener Erhaltungsformen bis hin zu dem Versuch einer überarbeiteten zeichnerischen Rekonstruktion der *Calamitea*-Pflanze.

Der Informationsgehalt eines Fossils ist unerschöpflich

Permineralisierte Calamitenreste, die sowohl anatomische Merkmale der Leitgewebe als auch ihren Verzweigungsmodus, d.h. den ehemaligen Ansatz der Assimilationsorgane zeigen, sind selten; ihre Fundorte sind gezählt. Ein solcher Ort ist die Typuslokalität von *Calamitea striata*, der etwa 290 Millionen Jahre alte, permische Versteinerte Wald von Chemnitz/Sachsen, wo silifizierte Calamitenstämme von mehreren Metern Länge keine Seltenheit sind. Erst unlängst wurde der mit fast 60 cm Durchmesser größte Calamit der Welt ausgegraben, erforscht und publiziert (RÖSSLER & NOLL 2006). Durch die Aussagekraft derart instruktiver Funde wurde es nicht nur möglich, verschiedene Aspekte des Pflanzenwachstums zu erkennen und zu rekonstruieren, es mussten auch mehrere, scheinbar gesicherte Fakten revidiert werden.

Seit über 200 Jahren liefern die Chemnitzer Fundstellen nicht nur die Mehrzahl aller *C. striata*-Stücke, sondern bislang überhaupt die vollständigsten Funde dreidimensional erhaltener Calamiten weltweit. Dennoch blieb eine derart hervorragend überlieferte Pflanze wie *Calamitea striata* bis heute unvollständig erforscht. Sie wurde mehrfach fehlinterpretiert, von einigen Autoren lediglich „ferninterpretiert“, ohne dass das Material von der Typuslokalität tatsächlich in Augenschein genommen worden wäre. Aber damit nicht genug: COTTAS einprägsamer Gattungsbegriff *Calamitea* wurde regelwidrig in *Calamodendron* geändert, und dennoch hat sich der illegitime Begriff in der Folgezeit eingebürgert. Zumindest die Erwähnung der Pflanze fehlt in keinem Lehrbuch, doch was man von ihr zu halten hat, wird seit Jahrhunderten unkritisch fortgeschrieben und abgeschrieben, und auf den ersten Blick sieht es so aus, als wäre tatsächlich alles klar. Auch wir haben eine Zeit lang das an den Funden wiederzufinden gesucht, was die Lehrbücher in Aussicht stellten. Nicht nur einmal haben wir das Material konsterniert wieder aus den Händen gelegt – solange, bis wir unserer eigenen Beobachtung mehr Bedeutung schenken als der Literatur und schließlich dokumentierten, was das Fossilmaterial wirklich zeigt. So wurde ein neues, teilweise auch überraschendes Bild von *C. striata* möglich.

Der vorliegende Beitrag möchte anhand historischen Sammlungsmaterials vor allem des Museums für Naturkunde Chemnitz neue Beobachtungen an *C. striata* zeigen, die ungeahnte, Aufsehen erregende Variabilität der fossilen Pflanze hinsichtlich ihrer Anatomie dokumentieren und die durch RÖSSLER & NOLL (2007) erfolgte Wiedereinsetzung der COTTAschen Gattung *Calamitea* begründen. Kronzeuge ist ein 1911 in Chemnitz-Hilbersdorf von Baumeister MAX GÜLDNER ausgegrabener Kieselstamm von mehr als 415 cm Länge (Abb. 3-6).

Das nomenklatorische Schicksal von *Calamitea*

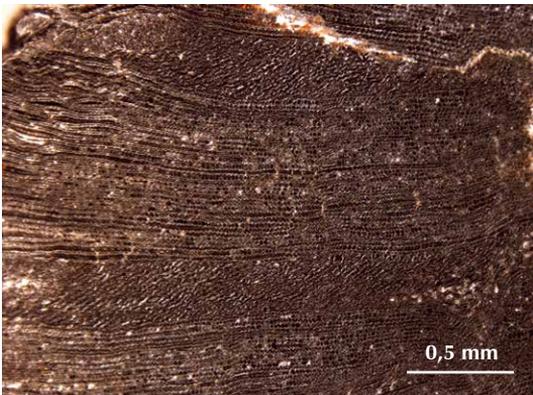
COTTA (1832) führte die Gattung *Calamitea* in die Literatur ein. Wenngleich nicht sehr tieferschürfend diagnostizierte er die auffällige radiale Farbstreifung des Holzkörpers als Zonen „dichter und weniger dichter Gewebe“. Dies können wir bestätigen. Lediglich seine Vermutung, wonach die dunkelfarbenen Zonen Markstrahlen darstellen, war unzutreffend. Und dennoch löste die Publikation unter einigen Forschern einen lange währenden Disput über die Natur der Calamiten an sich aus.

PETZOLDT (1841, S. 3) verglich Calamitenreste aus den unterpermischen Tuffen des Döhlen-Beckens (vgl. hierzu Abb. 7-10) mit COTTAs *C. striata* aus Chemnitz und schlussfolgerte, dass die eigenen Funde nur unterschiedliche Erhaltungsformen ein- und derselben Pflanzenart darstellen und ohne Zweifel zu den Calamiten gehören. Diese Auffassung ist aus heutiger Sicht die einzig richtige. Calamiten kannte man Mitte des 19. Jahrhunderts jedoch hauptsächlich von den Sedimentkernen ihrer Markhohlräume, die in den Begleitgesteinen der Steinkohlenflöze zahlreich auftraten (BRONGNIART 1828-1838). Eine erste detaillierte Untersuchung der pflanzlichen Gewebe lieferte UNGER (1840), seine Tafeln wurden in einer Schrift von PETZOLDT (1841) mit abgebildet und ergänzten diese hervorragend.

Einige Jahre später beschrieb BRONGNIART (1849) seine neue Gattung *Calamodendron*, die er schuf, um die beiden COTTAschen Arten, *C. striata* und *C. bistrinata* darin einzuschließen. BRONGNIARTS Entscheidung dokumentiert die damals verbreitete, jedoch unzutreffende Auffassung, die „echten Calamiten“, die man von den Marksteinkernen her kannte und für

**Abb. 7**

C. striata im Querschnitt, kombinierte inoholte und permineralisierte Erhaltung, Orig. STERZEL (1893, Taf. XI, 27), MfNC F10536, Maßstabsbalken 10 mm.

**Abb. 7a**

Detail aus Abb. 7, das die unterschiedlichen Sektoren des Holzmantels zeigt. Maßstabsbalken 500 µm.

Verwandte der Schachtelhalmgewächse (Equisetaceae) hielt, unterscheiden sich taxonomisch von denen, die sekundäres Dickenwachstum aufweisen und von BRONGNIART als „Gymnosperms Dicotyledons“ klassifiziert wurden. Ungeachtet dieser fehlerhaften Auffassung zur Systematik gab es keine Berechtigung, den existierenden Begriff *Calamitea* zu übergehen und durch *Calamodendron* zu ersetzen. In seiner Begründung argumentierte BRONGNIART dahingehend, dass *Calamitea* begrifflich *Calamites* zu ähnlich sei. Um Verwechslungen zu vermeiden, sollte daher *Calamodendron* verwendet werden (BRONGNIART 1849, S. 50). Dies war nicht nur unnötig und illegitim, sondern im Vergleich zu den Vorstellungen von COTTA (1832, S. 67), UNGER (1840, S. 654) und PETZOLD (1841, S. 3) auch ein wissenschaftlicher Rückschritt.

Variabilität kontra Artabgrenzung

Da die tatsächlichen, genealogischen Verwandtschaften älterer Fossilien dem Paläontologen nicht zugänglich sind, bleibt nur die Möglichkeit, vermutete, auf bestimmten äußeren Merkmalen begründete „typologische Verwandtschaften“ zu etablieren. Dafür werden die Morphologie und Anatomie einer fossilen Pflanze analysiert und die Aussagekraft einzelner Merkmale oder Merkmalskomplexe bewertet. Da sich das Erscheinungsbild einer Pflanze während ihrer Individualentwicklung drastisch verändern kann, das Fossil aber immer nur eine Momentaufnahme aus dem Leben der Pflanze widerspiegelt, läuft man Gefahr, wachstumsabhängige Merkmale überzubewerten oder die ontogenetische Veränderung der jeweiligen Pflanze nur unvollständig zu erfassen. Sämtliche Merkmale, die vor allem die Ökologie der Standorte und Wachstumsbedingungen reflektieren, eignen sich kaum zur Abgrenzung von Taxa, zumindest solange nicht, wie ihre Variabilität nicht genau bekannt ist. Um jedoch die Veränderlichkeit von Zellen und Geweben im Laufe ihres Wachstums



Abb. 8 *C. striata* in Tuffhaltung (früher als *Calamites petzholdti* bezeichnet) mit zahlreichen radialen Rupturen und inkohlten Resten der sekundären Gewebe, Perm des Döhlen-Beckens/Sachsen, Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, MMG PB SaP 3850, Originalgröße.



Abb. 9 *Calamitea striata* in Tuffhaltung
Das Detail zeigt einen unkompaktierten (früh permineralisierten) Bereich des Holzes mit Reihen kleiner und großer Tracheiden.
MfNC F 10643, Maßstabsbalken 2 mm.

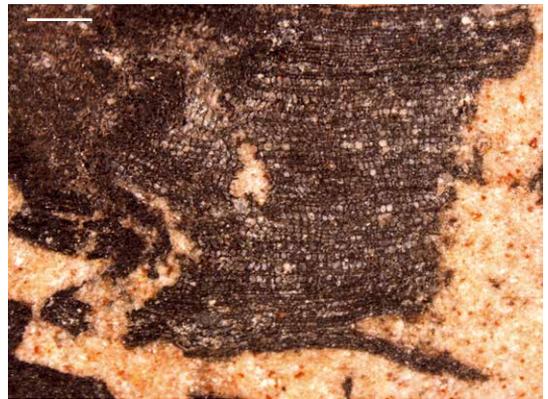


Abb. 10 Detail aus Abb. 9, Maßstabsbalken 500 μm .

wirklich beurteilen zu können, ist es erforderlich, größere Fossilreste möglichst in-situ zu untersuchen. Diese Möglichkeit, bei der der Wuchsort dem Einbettungsort entspricht, finden wir im Versteinerten Wald von Chemnitz realisiert. Daraus folgt aber andererseits, dass kleine Bruchstücke fossiler Hölzer als Lesesteine vom Feld nahezu unbestimmbar sind. Insgesamt ist die Erkennung spezifischer, d.h. zur Artabgrenzung am Fossilmaterial geeigneter Merkmale nicht einfach. Am erfolgversprechendsten ist die Nutzung von Merkmalen des primären Pflanzenkörpers, d.h. jener Gewebe, die – genetisch bedingt – in der frühen Individualentwicklung der Pflanze angelegt werden, bevor das sekundäre Dickenwachstum einsetzt und Gewebe gebildet werden, die sehr variabel auf Umwelteinflüsse reagieren.

Ein über Jahrhunderte bei *Calamodendron* fortgeschriebener Fehler betrifft die Gattungsdiagnose selbst. BRONGNIART sprach darin von „dubiosen Holzfasern“, und diese wurden seither als diagnostisch für die Gattung verstanden. Dieses „Merkmal“ stützte *Calamodendron* ungerechtfertigt mehr als 150 Jahre. Während dieser Zeit glaubte man, *C. striatum* sei durch radial verlaufende „Faserbänder“ gekennzeichnet, die die Holzfaszikel separieren (SOLMS-LAUBACH 1887; RENAULT 1898). So ging *Calamodendron* samt seiner fehlerhaften Diagnose in zahlreiche Paläobotanik-Lehrbücher bis in unsere Zeit ein (POTONIÉ 1899; BOUREAU 1964; GOTHAN & WEYLAND 1973; TAYLOR & TAYLOR 1993). Auch GÖPPERT (1864/65) akzeptierte die BRONGNIARTSche Gattung *Calamodendron*. Er stellte derartige Fossilreste als Bindeglied zwischen *Calamites* und die Koniferen, denn allzu krass erschien ihm der Unterschied zwischen den Marksteinkern-Calamiten mit wenig anhaftender (kohlig)er Pflanzensubstanz und dem *Calamitea/Calamodendron*-Calamiten mit seinen dicken (permineralisierten) Holzmänteln. Da er ferner größere Unterschiede zwischen *C. striatum* und *C. bistratum* ausmachte, als dies durch Aushaltung verschiedener Arten zum Ausdruck käme, führte er die Formgattung *Arthropitys* ein, um so *C. bistratum* vom *Calamodendron* zu separieren. Es entstand mit *Arthropitys* jene Organgattung, die heute die meisten anatomisch erhaltenen Calamiten weltweit aufnimmt. Ihr Generotypus, *Arthropitys bistrata*, wird gegenwärtig revidiert (RÖSSLER & NOLL in Vorbereitung).

Ab der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts wurde von verschiedenen Lokalitäten des Oberkarbons und Unterperms, vor allem aber aus den Becken des französischen Zentralmassivs, eine ganze Anzahl neuer Arten unter *Calamodendron* beschrieben. Eines haben sie gemein: Sie beruhen auf Lesesteinfunden, kleinen Stücken des Holzkörpers, die die Variabilität anatomischer Merkmale nicht adäquat zeigen (RENAULT 1898; ANDREWS 1952).

Viel unerklärlicher aber ist für uns die Tatsache, dass die Typusart *C. striata* bislang nie revidiert wurde, obwohl in Chemnitz große, zusammenhängende Stammstücke wie nirgends sonst auf der Welt seit fast 100 Jahren vorliegen (Abb. 3). Wiederholt zur Art-Abgrenzung verwendete „Merkmale“, wie das Breitenverhältnis der hellen und dunklen „Streifen“ oder die Tracheidenwandstruktur haben sich mehrfach als äußerst variabel erwiesen (vgl. auch MARGUERIE 1972) und sind daher hier in unserem Fall nicht geeignet. Bereits STERZEL (1893) betonte, dass die „Streifenbreite“ variiert und zudem stark vom Erhaltungszustand beeinflusst wird. Selbst die schwarz-weiße radiale Streifung, die bei oberflächlichem Betrachten immer eine rasche Unterscheidung von *Arthropitys* ermöglichte, ist variabel. Sehr häufig gehören die schwarzen Bereiche zu den kleineren dickwandigen Tracheiden, die hellen Bereiche zu den Tracheiden größeren Durchmessers. In einigen Fällen ist dies jedoch umgekehrt (Abb. 11 vgl. dazu Abb. 21). In anderen Erhaltungsformen, wie beispielsweise im Tuff (Döhlen-Becken) sind die Sektoren verschiedener Tracheidengröße nicht farblich unterschieden (Abb. 8-10).



Abb. 11

Der Querschnitt durch den Holzkörper von *C. striata* zeigt, dass die hellen Sektoren hier durch die kleinlumigen Tracheiden gebildet werden, die dunkleren Sektoren rühren von den großlumigen Tracheiden her. MfNC K 5204.



Abb. 12



Abb. 13

Abb. 14



Abb. 12 *Calamitea striata*, Segment eines Stammes. Feldlesestein südl. Pfarrholz bei Obergräfenhain, MfNC K 4574, Originalgröße.

Abb. 13 *Calamitea* sp., Fragment des Holzmantels im Querschnitt, Geisberg bei Schwaighausen/Schwarzwald, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, P 1631-2.

Abb. 14 *Calamitea* sp., Querschnitt, Perm, Region Nova Paka, Riesengebirgsvorland-Becken, Tschechische Republik, Sammlung NOLL, Originalgröße.

Alte Funde – neue Fakten: Material und Ergebnisse der Revision

Der Holotypus von *C. striata* (COTTA 1832, Taf. 14, 1) existiert noch im British Museum (Natural History), London, U.K. (BMNH 13775), wohin er durch den von BERNHARD COTTA angestrebten Verkauf der Kieselholz-Sammlung seines Vaters HEINRICH COTTA 1839 kam (SÜSS & RANGNOW 1984). Leider kann die dünne, vor nahezu 200 Jahren quergeschliffene Scheibe (Abb. 1) die an wesentlich umfassenderem Material gewonnenen neuen Aspekte der Anatomie nicht bestätigen, ohne dass sie dabei zerschnitten würde. Andere Merkmale wie der Verzweigungsmodus sind aufgrund der geringen Größe des Holotypus nicht zu überprüfen. Daher halten wir es für unumgänglich, dem Typus weiteres Material an die Seite zu stellen, um eine zuverlässige und reproduzierbare Charakteristik des Taxons *C. striata* zu etablieren (RÖSSLER & NOLL 2007).

Weitere Vorkommen der unter den Calamiten doch relativ seltenen Gattung *Calamitea* finden wir im Döhlen-Becken in Sachsen, im Nordwestsächsischen Vulkanitkomplex (Obergräfenhain, siehe Abb. 12), im Thüringer Wald (Manebach, vgl. BARTHEL & RÖSSLER 1997), in den Vogesen (Val d'Ajol) und im Schwarzwald (siehe Abb. 13), im Französischen Zentralmassiv (Autun, Grand'Croix, St. Étienne, Commentry, St. Éloy, vgl. RENAULT 1876, 1898), im Riesengebirgsvorland um Nová Paka/Tschechische Republik (vgl. Abb. 14), in Kansas/USA (nach ANDREWS 1952) und in Iano/Italien. Damit scheint *Calamitea* auf das oberste Oberkarbon und das untere Perm beschränkt zu sein.

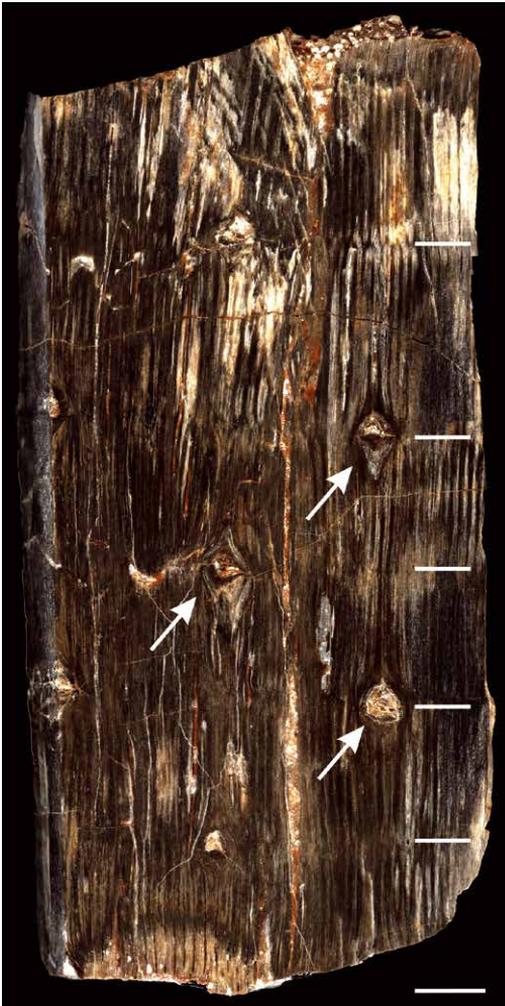
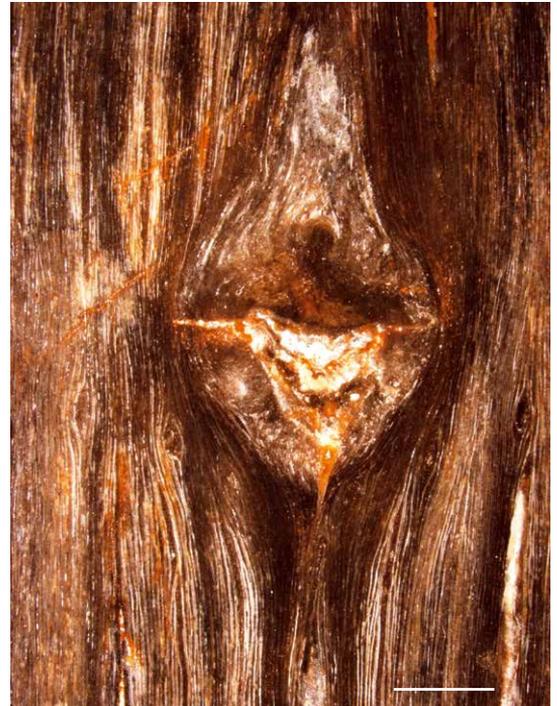


Abb. 15

Tangentialer Längsschnitt von *C. striata*, an jedem Knoten sitzen Verzweigungsspuren (Pfeile), die in aufeinanderfolgenden Knoten jeweils alternieren, MfNC K 5204, Maßstabsbalken 10 mm.

Abb. 15a

Detail aus Abb. 15, Maßstabsbalken 2 mm.



**Abb. 16**

Radialer Längsschnitt von *C. striata*. Holzkörper mit dicht stehenden Nodien und einer angeschnittenen Verzweigungsspur (Pfeil) und Markraum mit randlichen Parenchymplatten, MfNC K 5204.

Besonderes Augenmerk haben wir während der Revision auf 2 herausragende Stücke gelegt, einen Stamm von etwa 415 cm Länge und bis zu 20 cm Durchmesser (MfNC K 5204, vgl. Abb. 3-6) und eine verdickte Stammbasis (MfNC K 242, vgl. Abb. 19). Bei ersterem wächst die Anzahl der Gefäßbündel* von 178 an der Basis des Stammstückes bis über 240 auf eine Länge von etwa 3 m, um sich danach bis zum oberen Ende des Stammrestes wieder auf 220 zu verringern. Die Dicke des Holzmantels nimmt auf dieser Länge etwa von 45 mm auf 18 mm kontinuierlich ab. Somit haben wir es wohl mit einem mittleren bis oberen Stammsegment einer ehemals möglicherweise 7-8 m hohen Pflanze zu tun. Die Internodienlängen betragen 2 bis 18 cm.

Der Verzweigungsmodus ist bei *Calamitea* auf der Stammoberfläche nur selten gut zu erkennen. Dieser ist jedoch auf längeren Tangentialschnitten gut zu erfassen (Abb. 15). Im verzweigten, oberen Bereich des Stammes sitzen ziemlich regelmäßig auf jedem Nodium 5-6, bis ca. 1 cm große, rhombische Verzweigungsnarben (Abb. 15a), jeweils alternierend versetzt in aufeinander folgenden Nodien.

An Abdruckmaterial wurde dieses Verzweigungsmuster als „*cruciatus*-Typ“ bekannt. Das Chemnitzer permineralisierte Material zeigt, dass die Verzweigungsnarben primär, d.h. direkt am Markraum angelegt und während des sekundären Dickenwachstums weitergeführt werden, wobei ihr Durchmesser allmählich zunimmt (Abb. 16).

Bei näherer Betrachtung der rhombischen Verzweigungsnarben erkennt man, dass die Blattwirtel tragenden Zweige unverholzt waren, d.h. dass sie im Gegensatz zum Stamm und einer erstmals nachgewiesenen sekundären Wurzel (siehe Abb. 20) kein sekundäres Dickenwachstum aufwiesen. Wie einige Stammoberflächen in Abdruckerhaltung zeigen (vgl. Abb. 37), gab es Trenngewebe, und die Verzweigungen saßen nicht permanent am Stamm.

Es handelt sich nicht um „Äste“, die eigenes Holz entwickelten und eingewachsen im Holz des Stammes mit diesem fest verankert waren, sondern um rein parenchymatische Leitbündel, die lediglich von wenigen, schlingenartig gewundenen Tracheiden des Stammxylems eingerahmt werden (Abb. 17, 17a).

Im Tangentialschnitt findet man auf dem Nodium, zwischen den Verzweigungsnarben in kleineren Abständen meist paarweise angeordnete, ca. 0,3 mm breite Blattspuren, die auf eine Stammbeblätterung hindeuten (Abb. 18), welche jedoch in der Rekonstruktionszeichnung vernachlässigt wurde.

* An den Gefäßbündeln, die den Markraum flankieren, beginnen die keilförmigen Holzfaszikel, die sich in radialer Richtung allmählich verbreitern und von Primärparenchymstrahlen separiert werden.



Abb. 17

Verzweigungsspur von *C. striata*, Tangentialschnitt. Das Leitgewebe besteht aus wenigen verschlungenen Tracheiden ohne Sekundärzuwachs, MfNC K 3389.



Abb. 17a

Verzweigungsspur von *C. striata*, äußere Oberfläche des Holzmantels. Das Leitgewebe besteht aus wenigen verschlungenen Tracheiden ohne Sekundärzuwachs, MfNC K 3389.

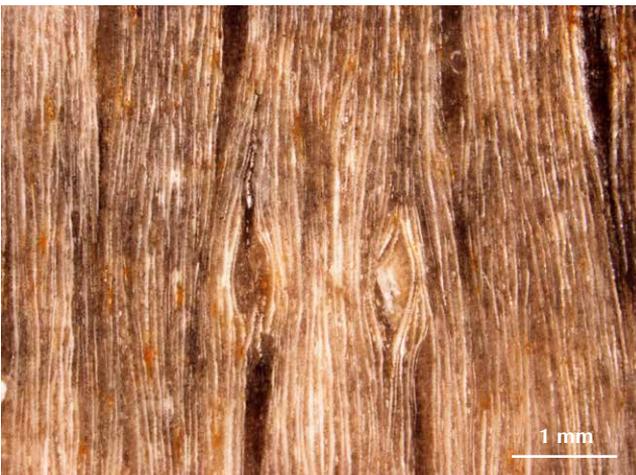


Abb. 18

Blattspuren der Stammbeblätterung von *C. striata*, Tangentialschnitt, MfNC K 5204.

Das zweite Schlüsselstück (Abb. 19), eine Stammbasis, zeigt Internodienlängen um 25 cm, jedoch keine Verzweigungsnarben. Die Anzahl der Gefäßbündel/Holzfaszikel beträgt nahe der Basis 105 und wächst auf 130 am 50 cm höher gelegenen, oberen Ende des Stückes. Eine Besonderheit der Stammbasis ist der Nachweis einer seitlich abgehenden, nach unten gerichteten, verholzten Adventivwurzel (Abb. 20). Der aus Lehrbüchern von Calamiten bekannte Zusammenhang mit einem Rhizom kann für *Calamitea* an der Typuslokalität nicht belegt werden. Damit entsteht aber eine Parallele zu neuen Funden aus dem Perm Brasiliens, wo basale Calamitenstämme vom Typ *Arthropitys* ebenfalls von nach unten gerichteten, unterschiedlich stark verholzten, sekundären Wurzeln umgeben waren (RÖSSLER 2006) und auf diese Weise im Substrat verspannt gewesen sein dürften. Ist dies ein Hinweis auf den sich episodisch ändernden Grundwasserspiegel?



Abb. 19 Verdickte Stammbasis von *C. striata* ohne sichtbare Verzweigungen, Internodienlänge bis 250 mm, MfNC K 242, Durchmesser an der Basis 25 cm.

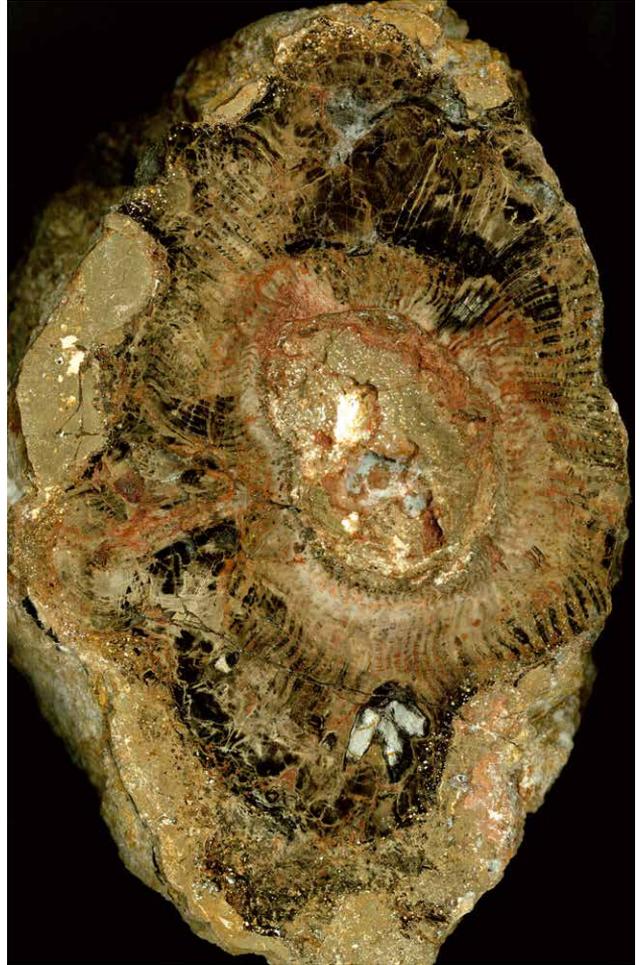


Abb. 20 Wurzel mit Sekundärzuwachs, Querschnitt an der Stammbasis des in Abb. 19 abgebildeten Stammes.

Der Holzkörper von *Calamitea* ist aufgebaut aus radial angeordneten, von breiten Primärparenchymstrahlen separierten Holzfaszikeln (keilförmige Gefäßbündel), die zentral Reihen großer Tracheiden aufweisen und an ihren Rändern den kleineren Tracheidentyp zeigen (Abb. 21). Zwischen den einzelnen Tracheidenreihen verlaufen zusätzlich dünne Parenchymstrahlen (Abb. 22). Die Form der frühen Holzkeile variiert je nach Abstand zum Nodium, in der Nähe der Nodien sind sie länger und schlanker und in größerer Entfernung von den Nodien sind sie kürzer und gedrungenener. Bei guter

Erhaltung sind an den Spitzen kleine Carinalkanäle zu erkennen (Abb. 23a,b), die von drei bis vier Reihen kleinzelligen Metaxylems umgeben sind und zum großzelligen Markparenchym überleiten (Abb. 24b). An der Einmündung des Primärparenchymstrahls laufen die kleinzelligen Bereiche des Sekundärxylems schwalbenschwanzartig auf die Carinalkanäle zu (Abb. 23b, 24a).

Die Dicke des Holzkörpers und damit der Sekundärzuwachs sind im Verhältnis zum Markraum bei *Calamitea* deutlich geringer als bei *Arthropitys*. Ferner ist auch der Parenchymanteil von *Calamitea* gegenüber *Arthropitys* vergleichsweise niedrig.

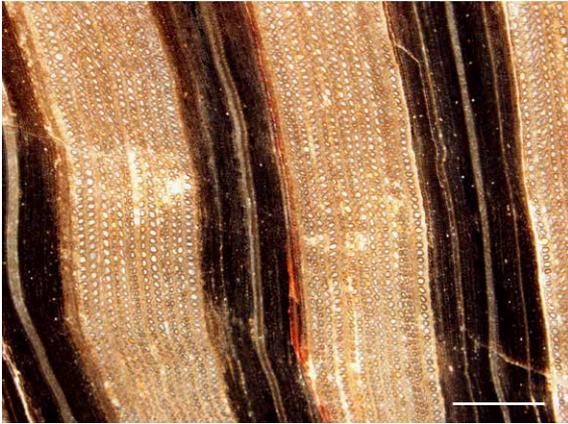


Abb. 21 Holzkörper von *C. striata* im Querschnitt, P-Parenchymstrahlen, Sx1-große dünnwandige Tracheiden, Sx2-kleine dickwandige Tracheiden, MfNC K 3379, Maßstabsbalken 1 mm.



Abb. 22 Holzzylinder von *C. striata* im Tangentialschnitt, MfNC K 18, Maßstabsbalken 500 μm .



Abb 23a Ausschnitt aus dem Holzzylinder von *C. striata*, Querschnitt aus der Mitte der rechten Säule in Abb. 3, beachte die nahezu fehlenden kleinlumigen Sx2-Tracheiden, MfNC 5204, Maßstabsbalken 500 μm .

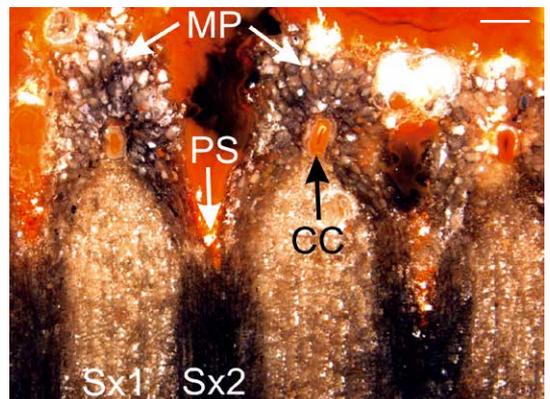


Abb. 23b Ausschnitt aus dem Holzzylinder von *C. striata*, Querschnitt von der Basis der rechten Säule in Abb. 3, MP-Markparenchym, PS-Primärparenchymstrahl, CC-Carinalkanal, Sx1- große dünnwandige Tracheiden, Sx2-kleine dickwandige Tracheiden, MfNC 5204, Maßstabsbalken 500 μm .



Abb. 24a Übergang vom Markraum zum Holzmantel mit randlichen Platten gut erhaltenen Parenchyms. Die Carinalkanäle sind nicht erhalten. MfNC K 3351, Maßstabsbalken 1 mm.



Abb. 24b Markparenchym im Bereich eines Nodiums (Parenchymplatten), MfNC K 5204, Maßstabsbalken 500 μm .

Bewertet man nun noch die relativ häufig an Stammsegmenten gemachte Beobachtung, dass oftmals ganze Pakete des Holzes radial abgespalten und in den offenen Markraum gedrückt wurden (Abb. 25) und dass *Calamitea* im Vergleich zu *Arthropitys* deutlich häufiger Stamm-Längsbrüche aufweist, so kommt man fast zwingend zu der Annahme, dass die *Calamitea*-Stämme weniger bruchresistent gewesen sein müssen. Dies dürfte durch den radial stark segmentierten und mit Parenchym und verschiedenen Tracheidentypen sehr heterogenen Aufbau des Holzes noch befördert worden sein. Damit zeigt sich nicht nur eine Korrelation zwischen dem Parenchymanteil des Holzes und der Bruchresistenz in Stammlängsrichtung. Auch die Parenchymverteilung im Holz der *Calamitea* unterstreicht den heterogenen Charakter des Holzes. Ein Großteil des Parenchyms im Holz ist auf die interfazikulären (primären) Markstrahlen konzentriert und nicht so gleichmäßig verteilt wie z.B. bei *Arthropitys ezonata* (RÖSSLER & NOLL 2006). In diesem Zusammenhang ist es interessant, dass Marksteinkerne vom Typ *Calamites multiramis* auch häufig vergleichbare Längsrisse aufweisen (Abb. 26).

Der Markraum bei *Calamitea* ist weitgehend gewebefrei, lediglich im perimedullären Bereich erkennen wir häufig schalenförmige Parenchymplatten, die ursprünglich ringartig separiert zwischen den Nodien angeordnet waren (vgl. Abb. 16). Sie bestehen offensichtlich aus einem stabileren Zellmaterial, das im Gegensatz zum restlichen, möglicherweise früh denaturierten Parenchym noch sehr gut erhalten ist (vgl. Abb. 24a). Auch in der Marksteinkern-Erhaltung konnten diese Parenchymplatten als dünne Kohletäfelchen nachgewiesen werden.

Obwohl wir bislang keine Gewebe jenseits des Holzes, also beispielsweise Phloem oder Rinde, nachweisen konnten, so verfügen wir dennoch über einen aussagekräftigen Hinweis, dass diese potenziell natürlich vorhandenen Gewebe nur sehr dünn gewesen sein können: Ein Stück aus Chemnitz (MfNC K 3770) zeigt den Kletterfarn *Ankyropteris brongniartii* und zahlreiche seiner kleinen diarchen Luftwurzeln an der Peripherie eines *Calamitea*-Stammes (Abb. 27). Da der Kletterer samt seiner Wurzeln unmittelbar dem Holz aufsitzt und bei dem Stück ferner davon auszugehen ist, dass es sich um eine in-situ-Wuchsposition handelt, können sich nur unwesentlich dicke extraxyläre Gewebe am Calamitenstamm befunden haben. Das für den Sekundärzuwachs verantwortliche Kambium war somit ein unifaziales und hat lediglich in zentripetaler Richtung neue Zellen gebildet. Die Vergesellschaftung von *Calamitea* mit *Ankyropteris* liefert aber auch einen interessanten und neuen ökologischen Aspekt, zeigt sie doch, dass die aus Chemnitz seit langem bekannten Kletterfarne nicht nur an *Psaronius*-Baumfarnen zu Hause waren, sondern auch an Calamiten wuchsen. Die kleinen Luftwurzeln des

Abb. 25 Querschnitt des in Abb. 3 abgebildeten Stammes, Position Top rechte Säule, beachte die in den Markraum gedrückten Holzsegmente, größter Durchmesser 170 cm.

Abb. 26 Marksteinkern von *Calamites multiramis*, beachte die vertikalen Rupturen, die ein Aufreißen des Stammes anzeigen, Perm von Manebach, Thüringer Wald, Naturhistorisches Museum Schleusingen, WP 890, Maßstabsbalken 50 mm.

Abb. 27 Stammperipherie von *C. striata* mit angewachsenem Kletterfarn *Ankyropteris brongniartii* (Pfeil) eingehüllt in dichten Filz diarcher Luftwurzeln, K3351, Maßstabsbalken 10 mm.

Abb. 25



Abb. 26

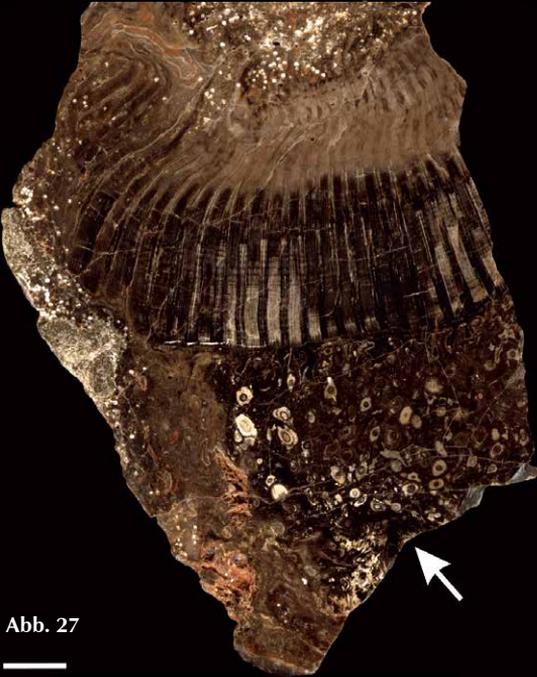


Abb. 27

Kletterers haben somit auch an den eher glatten Holzstämmen ausreichend Halt gefunden.

Am Chemnitzer Material konnte ferner gezeigt werden, dass die „Streifenbreiten“ sogar vom ontogenetischen Stadium des Calamiten abhängen können (vgl. Abb. 23a,b). Die Wandstruktur der Sekundärxylem-Tracheiden scheint bei einigen Calamiten konstant zu sein; damit wäre dieses Merkmal von taxonomischer Relevanz. Bei anderen Formen – wie auch hier im Fall von *C. striata* – kommen die Grundtypen der Treppentracheiden und Netztracheiden nebeneinander bei derselben fossilen Pflanze vor. An den kleineren, dickwandigen Tracheiden sind die Wanddurchbrüche aber selten zu beobachten. Bei guter Erhaltung sind treppenförmige Wandverdickungen erkennbar, die wegen des geringen Durchmessers der Tracheiden meist rundlich-ovale Durchbrüche aufweisen (Abb. 28). Die großen Tracheiden zeigen fließende Übergänge von Treppentracheiden über solche mit verzweigten treppenartigen Wandverdickungen bis hin zu Netztracheiden (Abb. 29).

Insgesamt haben wir nachweisen können, dass die für die Abgrenzung der Formgattungen „*Calamodendron*“ und *Arthropitys* (im Sinne von BRONGNIART 1849 sowie GÖPPERT 1864/65) so wichtig angesehenen „dubiosen Holzfasern“ oder Sklerenchyme (i.d.R. sind das die dunklen „Streifen“ der Holzmäntel) in Wirklichkeit Reihen kleinerer, dickwandiger Tracheiden sind (Abb. 30). Diese sind im Durchmesser nur etwa halb so groß wie jene Tracheiden, die die hellen „Streifen“ bilden. Bei basalen Stammresten mit starkem Sekundärxylem verliert sich sogar im radialen Verlauf die typische, klar getrennte Anordnung kleinzelliger und großzelliger Faszikelanteile (Abb. 31). Im Extremfall können diese äußeren Bereiche sogar dem aus homogenen Tracheiden aufgebauten *Arthropitys*-Holztyp ähnlich sein.

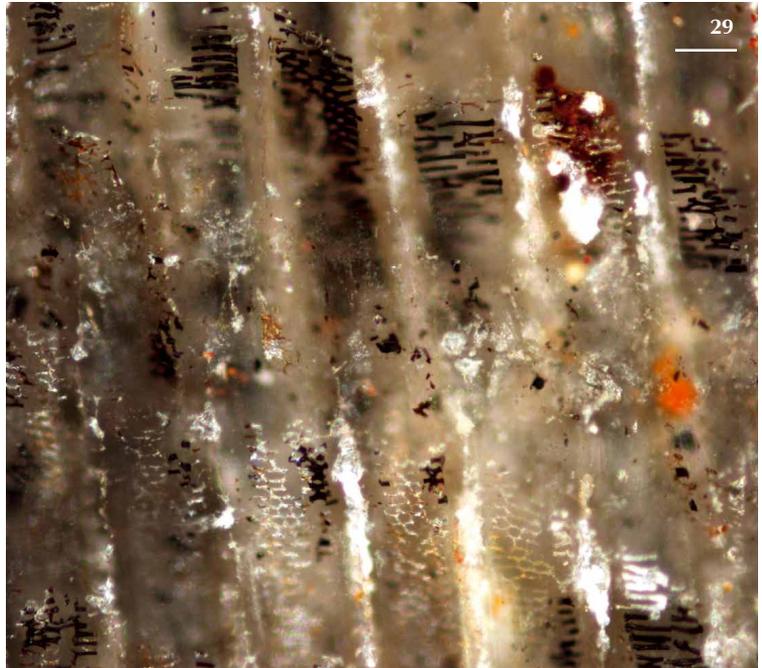


Abb. 28 Treppenartige Verdickung der Tracheiden-Wandstruktur mit rundlich-ovalen Durchbrüchen, radial, Maßstabsbalken 50 μm .

Abb. 29 Variable Tracheidenwand (Treppen, Anastomosen, Netz) im Sekundärxylem, radial, Maßstabsbalken 50 μm .

Abb. 30 *C. striata* im Querschnitt, MfNC K 3366, Maßstabsbalken 200 μm .

Abb. 31 *C. striata* im Querschnitt. Der zentrale dunkle Sektor aus kleinumigen Tracheiden wird gesäumt von hellen Sektoren großlumiger Tracheiden. In zentrifugaler Richtung kommt es allmählich zur Homogenisierung der Sektoren durch „Einschiebung“ großlumiger Tracheidenreihen in den zentralen dunklen Sektor, MfNC K 18, Maßstabsbalken 500 μm .



P Sx2 Sx1 P Sx2 P Sx1



Abb. 32 Dachziegelartig angeordnete Parenchymzellen von *C. striata* im Bereich eines interfaszikulären Markstrahls, Radialschnitt, MfNC K 18, Maßstab 200 μm .

Vergleiche mit anderen Erhaltungsformen

Da es kaum möglich ist nachzuweisen, welcher permineralisierte Calamitenstamm zu welchem *Calamites*-Marksteinkern gehört, werden die anatomisch erhaltenen Reste traditionell in 3 Organgattungen eingeteilt. Basis dieser Klassifikation sind sowohl Unterschiede der Parenchymzellen innerhalb der Primärparenchymstrahlen (im Falle von *Arthropitys* und *Arthroxyton*) als auch die Existenz unterschiedlicher Tracheidentypen im Holz (*Calamitea*). Die Parenchymzellen innerhalb der interfaszikulären Markstrahlen sind bei *Calamitea* und *Arthropitys* nicht unterscheidbar. Typisch für beide sind orthogonale Zellen in dachziegelartiger Anordnung im Radialschnitt (Abb. 32). Im Unterschied dazu verlaufen die oberen und unteren Zellwände bei *Arthroxyton* schräg. Wenngleich die Diskussion darüber anhält, ob eine derartige Klassifikation günstig ist, sind wir der Meinung, dass sie zumindest so lange hilfreich ist, wie sie nicht durch den Nachweis von Organzusammenhängen durch eine auf natürlichen Taxa beruhende Klassifikation ersetzt werden kann. So wird der Vergleich permineralisierter und als Abdruck erhaltener Calamiten eine der spannendsten Fragestellungen bleiben; Funde von Organzusammenhängen sind höchst willkommen. Der Verzweigungstyp von *Calamitea* (vgl. Abb. 15) lässt unschwer den Zusammenhang mit der *Calamites cruciatus*-Gruppe erkennen. Dennoch besteht auch hier noch keine Klarheit, wie viele verschiedene Formen zu dieser Gruppe gehören und wie weit die Variabilität einzelner Merkmale zu fassen ist. Eine der häufigsten Abdruckerhaltungen der *cruciatus*-Gruppe ist *Calamites multiramis* (Abb. 33-34). Aus Chemnitz gibt es zwei Stücke aus historischer Zeit in Tuff-Abdruck-Erhaltung, die die Verbindung von *Calamitea* zu *Calamites multiramis* nahe legen (Abb. 35, vgl. mit Abb. 34). Obwohl die Anzahl der Verzweigungsnarben pro Knoten bei *C. multiramis* jener bei *Calamitea* entspricht und auch der *C. multiramis*-Stamm bei Druckbeanspruchung vertikal aufreißt (vgl. Abb. 26), gibt es doch Unterschiede, beispielsweise bei der Internodienlänge. *C. multiramis* zeigt im gut bekannten Thüringer Rotliegend kaum längere Internodien als 70 mm (BARTHEL 2004), bei *Calamitea striata* reichen die Internodienlängen bis 250 mm. Jedoch besitzt ein solches Merkmal, das vor allem die Wachstumsbedingungen der Pflanze widerspiegelt, kaum taxonomische Relevanz. Doch auch die Markraum-Durchmesser sind bei *C. multiramis* etwa doppelt so groß wie bei *C. striata*. Des Weiteren konnte im Rahmen der *Calamitea*-Revision die seit längerer Zeit vermutete Identität von *Calamitea* mit den Tufferhaltungen vom Typ „*Calamites petzholdtii*“ aus dem Döhlen-Becken Sachsens bewiesen werden (Abb. 8-10). Beide

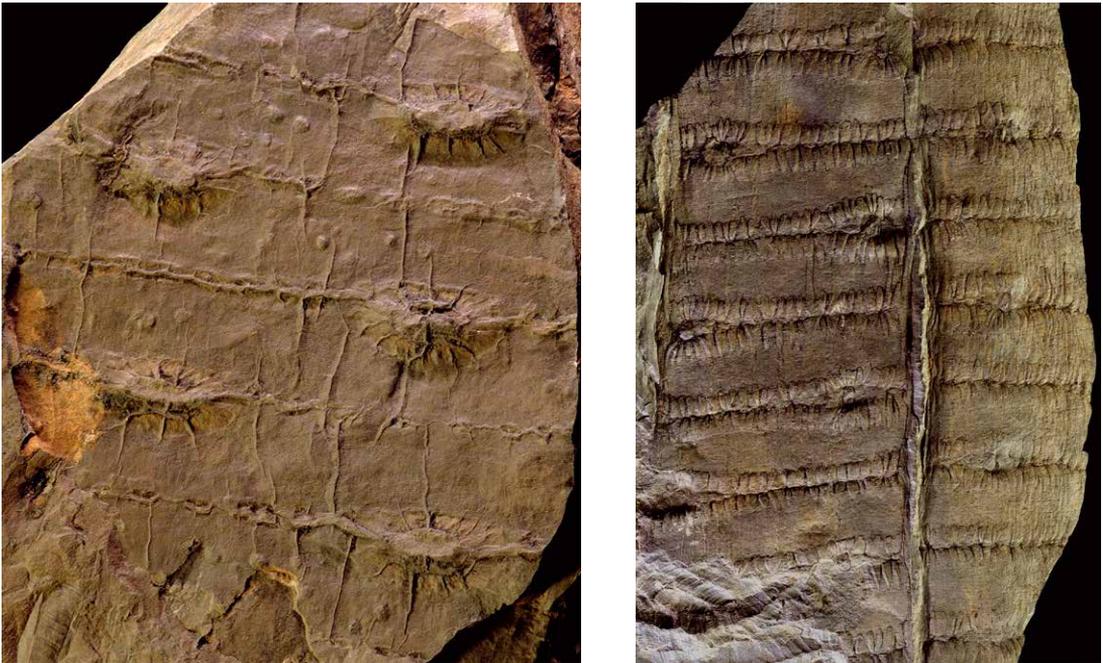


Abb. 33, 34 *C. multiramis*-Abdrücke mit Knoten und Verzweigungsnarben, besondere Erhaltungsaspekte zwischen der Stamtoberfläche und dem Marksteinkern, Perm von Manebach/Thüringer Wald, Internodienlänge ca. 20 mm.

Museum für Naturkunde Chemnitz, F 14550.

Naturhist. Museum Schleusingen, NHMS WP 874.

Abb. 35 *Calamites cruciatus* (*C. multiramis*) in Tuff-Abdruck-Erhaltung, Perm von Chemnitz, MfNC K 5360, Maßstabsbalken 1 cm, Abbildungsbeleg zu STERZEL (1918: Taf. 11, Fig. 107).

Abb. 36 Stammoberfläche von *Calamites* sp. mit kreisförmigen Verzweigungsnarben an jedem zweiten Knoten, Perm von Bad Sobernheim, MfNC F 12059, Durchmesser der Verzweigungsnarben ca. 20 mm.

Abb. 37 Stammoberfläche von *Calamites* sp. mit ovalen Verzweigungsnarben an jedem zweiten Knoten, Perm von Bad Sobernheim, Paläontologisches Museum Nierstein, Durchmesser der Verzweigungsnarben ca. 20 mm. Foto: NAUMBURG.



„Arten“ sind also nichts anderes als unterschiedliche Erhaltungsformen ein- und derselben Pflanze – eine Aussage, bei der wir uns gern an PETZOLDT (1841) erinnern. Ein weiterer interessanter Vergleich soll mit Abdruckmaterial aus dem Perm von Bad Sobernheim (Saar-Nahe-Becken) unternommen werden. Von hier gibt es Calamiten, die an jedem Knoten Verzweigungsnarben aufweisen, aber auch solche, die Verzweigungen an jedem zweiten Knoten zeigen (Abb. 36, 37). Dies lässt auch am Abdruckmaterial bezüglich der Verzweigung eine gewisse Variabilität innerhalb der *C. cruciatus*-Gruppe erkennen. Die Prägnanz, mit der die Stammoberfläche die tellerförmigen Verzweigungsnarben (Sollbruchstellen?) wiedergibt, half uns bei dem Versuch, die fossile Pflanze zu rekonstruieren.

Ein neuer Versuch zur Rekonstruktion von *Calamitea*

Es ist sicher eine der interessantesten Herausforderungen der Paläontologie, den fossilen Sachzeugen eine lebendige Erscheinung zu verleihen. Für die Calamiten der *C. cruciatus*-Gruppe ist die Diskussion um ihre Rekonstruktion noch in vollem Gange. Seit der klassischen *Eucalamites*-Rekonstruktion von HIRMER (1927) haben insbesondere REMY & REMY (1978) den Gegenstand wieder aufgegriffen und diese Calamiten erstmals aus mehreren plausiblen Gründen mit einem baumfarn- bzw. cycadeenartigen Habitus verknüpft. Vor wenigen Jahren schließlich präsentierten DAVIERO & LECOUSTRE (2000) ein Computermodell von *C. multiramis*. Dieses bestätigte die Vorstellungen REMYS, konnte aber auch noch nicht alle Fragen und Widersprüche hinreichend klären.

Die durch alle bislang publizierten Rekonstruktionen noch nicht reflektierte Tatsache, dass die Verzweigungsnarben im Zuge des sekundären Dickenwachstums des Stammes nicht überwachsen werden, zwang uns zu einem neuen Rekonstruktionsvorschlag (Abb. 39). Dieser zeigt die Pflanze nun nicht nur am terminalen Stammende mit einem Schopf beblätterter Zweige. Auch im unteren und mittleren Stammabschnitt müssen beblätterte Zweige und Stammblätter zumindest temporär angesessen haben, denn sämtliche Verzweigungs- und Blattspuren sind durch den gesamten Holzmantel hindurch zu verfolgen. Möglicherweise wurden sie saisonal reaktiviert und nach periodischem Abwerfen der Zweige immer wieder neu gebildet. Diesen Aspekt unterstreichen gerade die exponierten Verzweigungsnarben am Abdruckmaterial aus Bad Sobernheim (Abb. 36, 37) sowie mehrere Hinweise an fossilen Pflanzen auf mögliche Saisonalität im unteren



Abb. 38

Beblätterter Zweig von *Annularia spinulosa*.
In einigen Wirteln (bzw. in den Achseln derer)
sitzten Sporophyllstände vom Typ *Calamostachys tuberculata*,
Oberkarbon (Stephanium) der Saar-Nahe-Senke, MfNC F 11385.

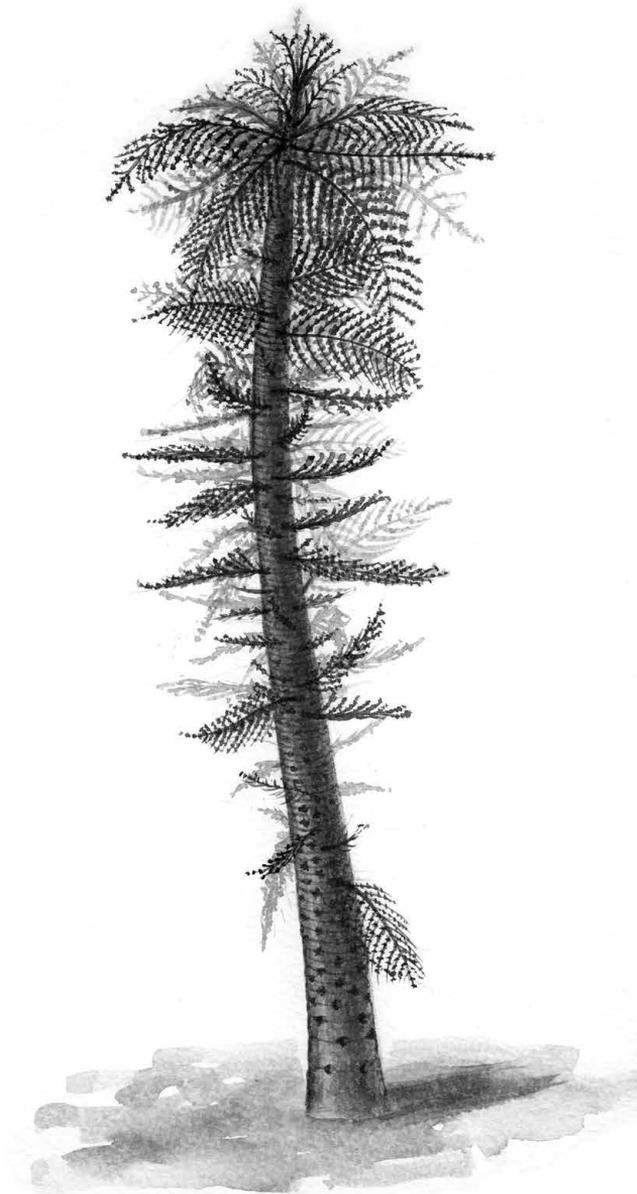


Abb. 39 Zeichnerische Rekonstruktion: *Calamitea striata* COTTA 1832
Original: EVGENIJ POTIEVSKY, Chemnitz.

Verwendung finden, wenn eine fundierte Vorstellung von ihrer natürlichen Variabilität gegeben ist.

Im Ergebnis der hier vorgestellten Untersuchung an *Calamitea striata* COTTA 1832 wird konstatiert, dass sämtliche anatomischen Merkmale, die Jahrzehnte lang zur Definition und Akzeptanz zahlreicher *Calamitea*-/*Calamodendron*-Arten Anlass gaben (RENAULT 1876, 1890, 1898) künftig nicht mehr taxonomisch verwendet werden können. Was im Falle kleiner Kiesel-Bruchstücke, die als Feldlesesteine in die Sammlungen kamen, noch einleuchtend war und ein scheinbar schlüssiges Konzept stützte, wurde jetzt von einem einzigen Individuum (MfNC K 5204) widerlegt. Dieser *C. striata*-

Perm (RÖSSLER 2006). Dazu gehören auch bei *Calamiten* jahresringähnliche Zuwachszonen an sämtlichen Organen, die Sekundärzuwachs aufweisen.

In Anbetracht des hohen Anteils verholzter Gewebe im Stamm und die allgemeinen Ergebnisse der biomechanischen Analyse von *Calamiten* durch SPATZ et al. (1998) aufgreifend, gehen wir von einer selbsttragenden Erscheinung der *Calamitea striata* aus. Als Beblätterungstyp gehört *Annularia spinulosa*, als Fruktifikation *Calamostachys tuberculata* zu unserem *Calamiten*, was bereits vor langer Zeit durch Material aus dem Oberkarbon von Commeny/Frankreich bewiesen wurde (RENAULT 1890). Dennoch sind Funde, die den direkten Zusammenhang der einzelnen Organe zeigen, sehr selten (Abb. 38). Im Gegensatz zu anderen *Calamiten*, wie *Calamites gigas*, waren *C. striata* und seine Abdruck-Pendants ausschließlich Florenelemente der hygrophilen Waldmoore. Inwiefern die nach unten gerichtete, sekundäre Bewurzelung *Calamitea* auch noch in wechselfeuchten Räumen einen Überlebensspielraum geboten hat, muss zunächst offen bleiben, denn bislang suchen wir die Pflanze vergebens in rein fluvialen Schichten. Dagegen ist sie sowohl in den Flözen selbst als auch in deren Hangend-Sedimenten häufig anzutreffen. Dort finden sie sich mit den Resten der *Psaronius*-Baumfarne und Sphenophyllen, mit Farnsamern aus den Gruppen der Medullosaceen und Callistophytaceen, aber auch mit Cordaiten und selten mit *Sigillaria brardii* vergesellschaftet (BARTHEL 2001).

Bei all den Fortschritten, die *Calamiten* hinsichtlich ihres Internaufbaues, ihrer Verzweigungsmorphologie, Lebensweise und ihres Lebensraumes besser zu verstehen, bleiben doch zahlreiche Fragen. Der Weg zu den hier vorgestellten Erkenntnissen hat gezeigt, dass beispielsweise die Veränderungen der Pflanzen während ihrer Ontogenese viel stärker als bisher Beachtung finden müssen. Auch mit standortbedingten Modifikationen ist wesentlich häufiger zu rechnen als bislang angenommen. Anatomische Merkmale, vor allem jene der sekundären Pflanzenkörper, sind nur selten Klassifikationskriterien der ersten Wahl. Sie sollten kritischer betrachtet werden und nur dann

Stamm zeigt die wichtigsten, bislang als „Art-Unterscheidungsmerkmale“ benutzten anatomischen Charakteristika derart variabel, dass sämtliche beschriebenen *Calamitea*-/*Calamodendron*-Arten darin aufgehen und deren Berechtigung stark bezweifelt werden muss. Dennoch ist es notwendig, künftig das Typusmaterial jener Arten neu zu untersuchen und mit den hier vorgelegten Ergebnissen zu vergleichen.

Literatur

- ANDREWS, H.N. (1952): Some American petrified calamitean stems. – *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **39**: 189-206.
- BARTHEL, M. (2001): Pflanzengruppen und Vegetationseinheiten der Manebach-Formation. – *Beitr. Geol. Thüringen, N.F.*, **8**: 93-123; Jena.
- BARTHEL, M. (2004): Die Rotliegendeflora des Thüringer Waldes. Teil 2: Calamiten und Lepidophyten. – *Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen*, **19**: 19-48.
- BARTHEL, M. & RÖSSLER, R. (1997): Tiefschwarze Kieselstämme aus Manebach. – *Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen*, **12**: 53-61; Schleusingen.
- BOUREAU, E. (1964): *Traité de Paléobotanique*, tome III – Sphenophyta, Noeggerathiophyta. 544 S.; Paris (Masson et Cie).
- BRONGNIART, A. (1828-1838): *Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques renfermés dans les diverses couches du monde*. 572 S.; Paris, Amsterdam, Dufour et d'Ocagne.
- BRONGNIART, A. (1849): Tableau des genres végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et géologique. 127 S. In: D'ORBIGNY, C. (Hrsg.) *Dictionnaire Universel d'Histoire Naturelle* XIII: 52-176; Paris.
- COTTA, B. (1832): Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau. 89 S.; Leipzig und Dresden (Arnoldische Buchhandlung).
- DAVIERO, V. & LECOUSTRE, R. (2000): Computer simulation of sphenopsid architecture. Part II. *Calamites multiramis* WEISS, as an example of Late Palaeozoic arborescent Sphenopsids. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **109**: 135-148; Amsterdam.
- GÖPPER, H.R. (1864/65): Die fossile Flora der Permischen Formation. – *Palaeontographica*, **12**: 1-124.
- GOTHAN, W. & WEYLAND, H. (1973): *Lehrbuch der Paläobotanik*. 3. Auflage, 677 S.; Berlin (Akademie-Verlag).
- HIRMER, M. (1927): *Handbuch der Paläobotanik*. 708 S.; München und Berlin.
- KERP, H. & FICHTER, J. (1985): Die Makrofloren des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon – Unter-Perm; SW-Deutschland). – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **14**: 159-286; Mainz.
- MARGUERIER, J. (1972): Révision du genre *Calamodendron* Brongniart 1849 d'après l'étude de la structure de *Calamodendron punctatum* (Renault) 1896. *Comptes Rendus du 93ème Congrès National des Sociétés Savantes, Tours 1968, Sec. des Sciences, Tome III Biologie végétale*, S. 39-66; Paris (Bibliothèque Nationale).
- PETZOLDT, A. (1841): Ueber Calamiten und Steinkohlenbildung. 68 S.; Dresden und Leipzig (Arnoldische Buchhandlung).
- POTONIÉ, H. (1899): *Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse der Geologen*. 402 S.; Berlin (Ferdinand Dümmler).
- REMY, W. & REMY, R. (1978): *Calamitopsis* n. gen. und die Nomenklatur und Taxonomie von *Calamites* Brongniart 1828. – *Argumenta Palaeobotanica*, **5**: 1-10; Münster.
- RENAULT, B. (1876): Recherches sur quelques Calamodendrées et sur leurs affinités probables. – *Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences*, **83**: 574 S.; Paris.
- RENAULT, M.B. (1890): Études sur la terrain houiller de Commeny. *Flore Fossile, Deuxième Partie*, S. 381-712; St.Étienne.
- RENAULT, B. (1898): Notice sur les Calamariées. 3^e partie. – *Soc. Hist. Nat. Autun Bull.*, **11**: 377-436.
- RÖSSLER, R. (2006): Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: LUCAS, S.G.; CASSINIS, G. & SCHNEIDER, J.W. (Hrsg.) *Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology*. – *Geological Society, London, Special Publ.*, **265**: 39-63.
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2007): *Calamitea* COTTA, the correct name for calamitean sphenopsids currently classified as *Calamodendron* BRONGNIART. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **144**: 157-180; Amsterdam.
- RÖSSLER, R. & THIELE-BOURCIER, M. (2000): Neue Organzusammenhänge bei einem Calamiten – taphonomische Beobachtungen im Oberkarbon des Saar-Nahe-Beckens. – *Freiberger Forschungsheft*, **C 481**: 49-61; Freiberg.
- SOLMS-LAUBACH, H. v. (1887): *Einleitung in die Paläophytologie*. 416 S.; Leipzig (Arthur Felix).
- SPATZ, H.C.; ROWE, N.; SPECK, T. & DAVIERO, V. (1998): Biomechanics of hollow stemmed sphenopsids: II. *Calamites* – to have or not to have secondary xylem. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **102**: 63-77; Amsterdam.
- SÜSS, H. & RANGNOW, P. (1984): Die Fossilienammlung Heinrich Cottas im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. – *Neue Museumskunde*, **27**: 17-30; Berlin.
- TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.L. (1993): *The biology and evolution of fossil plants*. 982 S.; Englewood Cliffs (Prentice Hall).
- UNGER, F. (1840): Ueber die Struktur der Calamiten und ihre Rangordnung im Gewächsreich. *Flora*, **23**, 2: S. 654ff.
- WALTER, H. & RÖSSLER, R. (2006): Ein großer Kieselholz-Stamm aus dem Rotliegend Sachsens (Kohren-Formation, Nordwestsächsische Senke). – *Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz*, **29**: 177-188.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [30](#)

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

Artikel/Article: [Forschungsgeschichte, Paläobiologie und Rekonstruktion eines baumförmigen Schachtelhalmgewächses aus dem Perm: Calamitea Cotta 1832 61-82](#)