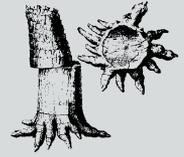


Die Calamiten der Gattung *Arthropitys* GOEPPERT 1864 im Versteinerten Wald von Chemnitz



Ronny Rößler, Chemnitz und Robert Noll, Tiefenthal

Kurzfassung

An Calamitenstämmen aus dem permischen Versteinerten Wald von Chemnitz, welche bislang undifferenziert als *Arthropitys bistriata* bestimmt wurden, konnten Unterschiede in der Verzweigung und im holzanatomischen Bau festgestellt werden. Diese gestatten eine Untergliederung des Materials in 2 Formengruppen.

Calamiten der ersten Gruppe sind gekennzeichnet durch Verzweigungswirbel an jedem 5. bis 9. Knoten und einfache, treppenförmige Verstärkungen der Tracheidenwände des Sekundärxylems. Weiterhin weisen sie unregelmäßig angeordnete verholzte Adventivsprosse auf, welche ihrerseits im gleichen Rhythmus Wirbel beblätterter Zweige trugen.

Calamiten der zweiten Gruppe weisen dagegen netzförmige Verdickungen und multiseriate Durchbrüche in den Tracheidenwänden des Sekundärxylems auf und zeigen ein gleichmäßiges Verzweigungsmuster an jedem Knoten. Die Verzweigungen alternieren dabei in aufeinander folgenden Knoten und liegen in jedem zweiten Knoten übereinander.

Im Ergebnis der Neu-Untersuchung des Typusmaterials der weit verbreiteten Organgattung *Arthropitys* Goeppert 1864 konnten sowohl Anatomie als auch Morphologie des Generotypus *A. bistriata* detaillierter charakterisiert und das Taxon gegenüber anderen Formen schärfer abgegrenzt werden. Während für Calamiten der ersten Gruppe *A. bistriata* (COTTA) GOEPPERT Priorität genießt, nur schärfer und umfassender charakterisiert werden konnte, wurde die zweite Gruppe von Calamiten als *Arthropitys sterzelii* ROESSLER & NOLL nomenklatorisch abgetrennt.

Die sekundären Gewebe beider Calamiten sind durch einen hohen Anteil (etwa 45%) an Parenchym gekennzeichnet. Beide zeigen unregelmäßige Wachstumszonen, die saisonale- oder Umwelteinflüsse widerspiegeln. Wir vermuten, dass die beblätterten Zweige, welchen in beiden Fällen sekundäres Dickenwachstum fehlt, saisonal gebildet und wieder abgeworfen wurden. Abschließend werden Vergleiche mit anderen Calamitenarten und Erhaltungsformen angestellt.

Abstract

Sizable permineralized calamitean trunks from the Permian petrified forest of Chemnitz, Germany, enabled us to recognize two different branching patterns and wood anatomies for material currently classified as *Arthropitys bistriata*. The first type of calamite previously included in *A. bistriata* is characterized by whorls of branches at every 5th to 9th node and simple scalariform thickenings in tracheid walls of the secondary xylem. Additionally it shows irregularly positioned woody adventitious shoots that also carried whorls of leafy branches. The second type shows reticulated thickenings and multiseriate pitting in secondary xylem tracheid walls and regular branching at every node. Branches alternate in successive nodes and, therefore, lie on the top of each other at every second node.

Comparison with the type material suggests the two calamite forms need to be split taxonomically. This resulted in re-evaluation of the generitype of the widely distributed organ genus *Arthropitys* Goeppert 1864. As a result, a mosaic of anatomical and morphological characteristics has been recognized that permit *A. bistriata* to be characterized in much more detail than previously possible. The first type of calamite is regarded as *A. bistriata* (COTTA) GOEPPERT and the second type is separated as *Arthropitys sterzelii* ROESSLER & NOLL.

The secondary tissues of both species are characterized by a high portion of parenchyma (around 45 %). Sometimes irregular growth rings were recognized that may reflect some kind of seasonality and/or environmental influence. We suspect the leafy branches, which were free of any secondary growth in both species, were probably grown and abscised seasonally. Comparisons are made with both different calamitean species and other preservational forms.

1 Einführung

Calamiten gehören zu den verbreitetsten und am häufigsten vorkommenden Pflanzenfossilien in den kontinentalen Ablagerungen des Oberkarbons und Unterperms (BARTHEL 2001, 2004; HILTON et al. 2001; FREYET et al. 2002; MARTIN-CLOSAS & GALTIER 2005; HILTON et al. 2001; KERP et al. 2007; WAGNER & MAYORAL 2007). Im Vergleich zu der Flut von Abdruckerhaltungen und Markraumaussüßen, welche das Bild der Calamiten dominieren, sind größere Stämme in anatomischer Erhaltung eher selten (RÖSSLER 2006). Und dennoch, nur Letztere ermöglichen einen paläobiologischen Kenntnisfortschritt. Den unterschiedlichen Erhaltungsformen Rechnung tragend, entwickelten sich im Laufe der Erforschung verschiedene Klassifikationssysteme für Calamitenreste. Während die von Abdruckfossilien herrührende Systematik im Wesentlichen auf der Anordnung der Verzweigungsnarben beruht, welche teilweise an der Oberfläche der Markraumaussüße sichtbar werden, basiert die Klassifikation der oft kleineren permineralisierten Reste auf der Anatomie der primären und sekundären Gewebe. Obwohl bereits EGGERT (1962) die Wuchsphasen der Calamiten treffend charakterisierte, krankt die Klassifikation auf Artebene bis heute am fehlenden Kenntnisstand über natürliche Variabilität und die Veränderung der Merkmale in der Individualentwicklung. Ohne Wissen über ansitzende Beblätterungen oder Fruktifikationen können die bestehenden „künstlichen“ Klassifikationen keine natürlichen Gruppen reflektieren.

RÖSSLER & NOLL (2010) ergänzten die auf anatomischen Merkmalen beruhende Klassifikation der Formgattung *Arthropitys* GOEPPERT um die Verzweigungsmuster, welche bei größeren silifizierten Stammresten studiert werden konnten. So konnte ein wesentlich vollständigeres Bild von der Gefäßarchitektur, aber auch der Position, Häufigkeit, Anatomie und Morphologie der Verzweigungsnarben gewonnen werden.

Unter den anatomisch erhaltenen Calamiten werden nach BOUREAU (1964) drei Formgattungen unterschieden: die seltene Organgattung *Calamodendron* BRONGNIART 1849, kürzlich revidiert und wieder durch ihre ursprünglichen Namen *Calamitea* COTTA 1832 ersetzt (RÖSSLER & NOLL 2007); die ebenso seltene Organgattung *Arthroxydon* REED 1952; und die stratigraphisch wie geographisch weit verbreitete Organgattung *Arthropitys* GOEPPERT 1864.

Merkmale, welche diese Gattungen unterscheiden, beruhen auf der Anatomie des interfaszikulären Parenchyms (schräge, zugespitzte Zell-Enden bei *Arthroxydon* im Gegensatz zu isodiametrischen dachziegelartigen Zellformen bei *Arthropitys* und *Calamitea*) und auf dem Typ der Tracheiden im Holz (zwei verschiedene Tracheiden-Typen bei *Calamitea*, ein Tracheidentyp bei *Arthropitys* und *Arthroxydon*).

Arthropitys ist am häufigsten und umfasst die Mehrzahl aller permineralisierten Calamiten. Seine stratigraphische Reichweite spannt sich vom Unterkarbon (Namurium A, vgl. GERIENNE et al. 1999) bis in das Oberperm (Lopingium, vgl. WANG et al. 2006). Leider wurden einzelne anatomische und morphologische Merkmale mitunter überbewertet, andererseits blieb die Veränderung dieser Merkmale während des Wachstums der Pflanzen unbeachtet, so dass die Klassifikation auf Artebene sehr heterogen ist. Neben gut charakterisierten Arten gibt es solche, die lediglich Entwicklungsstadien verkörpern oder auf sehr fragmentären Funden beruhen.

Die Gattung *Arthropitys* basiert auf Material, welches ursprünglich von COTTA (1832) als *Calamitea bistrata* beschrieben wurde. Er gab den Charakter der Typusart wie folgt an: „abwechselnd breitere radiale Streifen“, die „aus vielen feinen zusammengesetzt und durch schmalere von etwas verschiedener Textur getrennt“ sind (COTTA 1832: 69). Wegen der anatomischen Unterschiede im Vergleich zu *Calamitea striata*, errichtete GOEPPERT (1864) die neue Gattung *Arthropitys*, um Cotta's Art *bistrata* zu separieren. Obwohl das Typusmaterial von *Arthropitys bistrata* als auch reiches Sammlungsmaterial von der Typuslokalität Chemnitz-Hilbersdorf seit langer Zeit verfügbar sind, wurde bislang keine Revision vorgenommen. Arten wie die klassische *A. communis* BINNEY oder die lianenartige *A. deltoides* CICHAN & TAYLOR, aber auch neue Formen wie *A. junlianensis* (WANG et al. 2003), *A. yunnanensis* (WANG et al. 2006) oder *A. ezonata* GOEPPERT, der hinsichtlich seines Durchmesser von fast 60 Zentimetern mächtigste Calamit weltweit (RÖSSLER & NOLL 2006) sind sämtlich detaillierter bekannt als der Generotypus. Entsprechend blieb die taxonomische Zuordnung von Neufunden recht unsicher oder wurde in offener Nomenklatur belassen (RÖSSLER & NOLL 2002).

Tafel I *Arthropitys bistrata*, Lectotypus

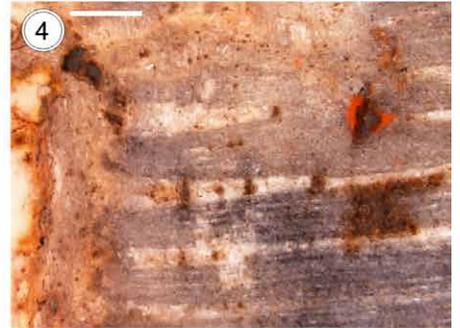
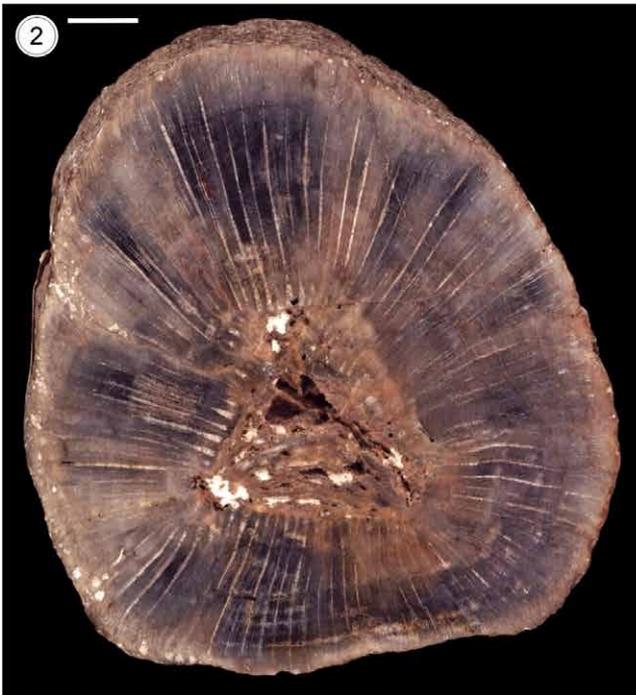
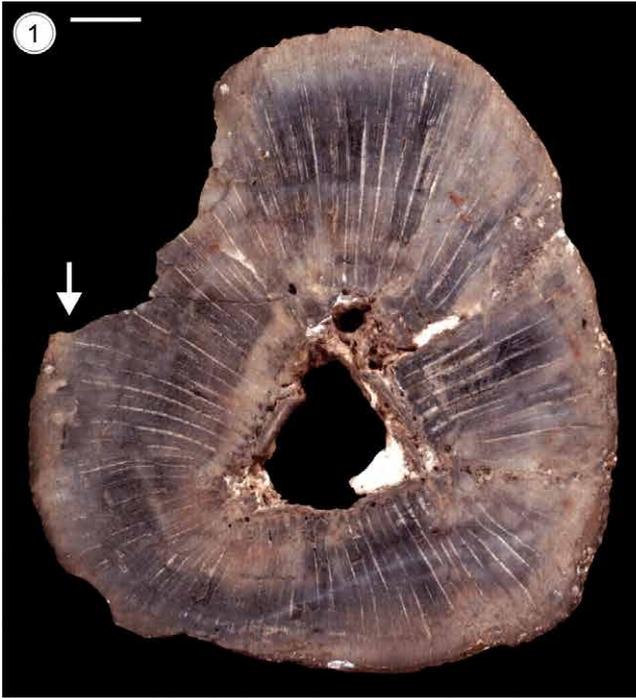
Fig. 1 Querschnitt, BMNH 13787, Maßstab 5 mm.

Fig. 2 Querschnitt, BMNH 13787a, Maßstab 5 mm.

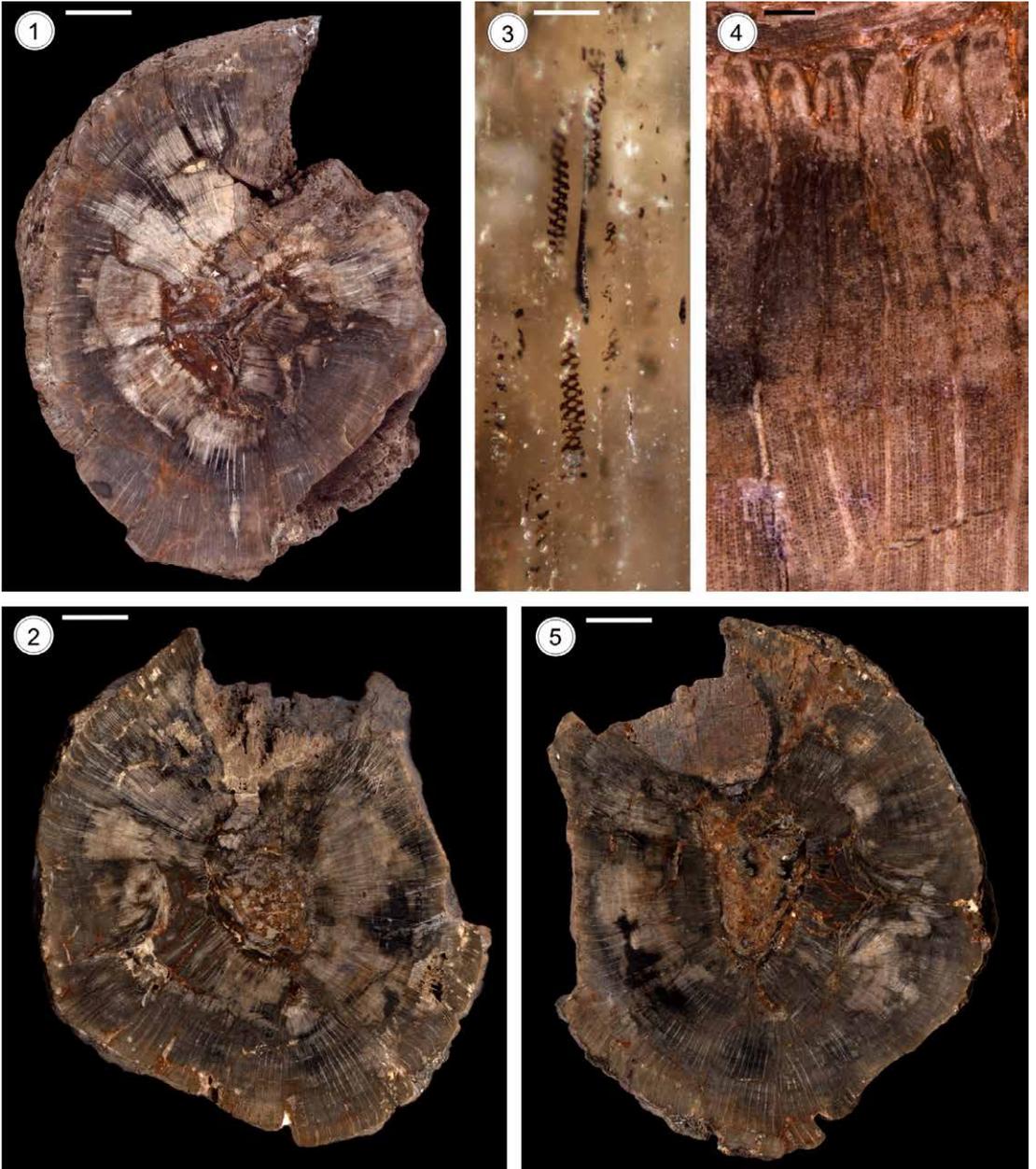
Fig. 3 Radialschnitt, gewonnen vom ausgebrochenen Rand (Pfeil in Fig. 1) zeigt treppenförmige Wandverstärkungen im Sekundärxylem, Maßstab 100 μ m.

Fig. 4 Detail von Fig. 1 zeigt die Holzkeile separiert von Markstrahlen, Maßstab 1 mm.

Fig. 5 Detail des Querschnittes zeigt die schwarz gefärbten treppenförmigen Wandverstärkungen im Bereich der radialen Tracheidenwände des Sekundärxylems, Maßstab 50 μ m.



Tafel I Erläuterung auf Seite 90



Tafel II *Arthropitys sterzelii*

Fig. 1 Querschnitt, BMNH v.1779, abgebildet in COTTA (1832, pl. XV, 4), Maßstab 5 mm.

Fig. 2 Querschnitt, MfNC K 3173 (Gegenstück von BMNH v.1779), Maßstab 5 mm.

Fig. 3 Detail vom Radialschnitt, MfNC K 3173, zeigt die netzartigen Wandverstärkungen mit schmal-ovalen Durchbrüchen im Sekundärxylem, Maßstab 50 μm .

Fig. 4 Detail des Querschnittes von MfNC K 3173 zeigt die Holzkeile separiert von Markstrahlen, Maßstab 500 μm .

Fig. 5 Querschnitt, MfNC K 3173, 11 mm entfernt von dem in Fig. 2 gezeigten Aspekt, Maßstab 5 mm.

Die vorliegende Studie stellt die Untersuchung von Neufunden und Sammlungsmaterial aus dem Versteinerten Wald von Chemnitz vor und informiert über die kürzlich durch RÖSSLER & NOLL (2010) publizierte Revision von *Arthropitys bistrata*. Die dabei untersuchten dreidimensional erhaltenen Fossilien zeigen sowohl den Aufbau der pflanzlichen Gewebe als auch den Verzweigungsmodus und führten zu einer nachvollziehbaren Unterscheidung von Calamiten, welche bislang ausschließlich unter *Arthropitys bistrata* geführt wurden.

2 Material, Untersuchungsmethodik und Aufbewahrung

1839 war ein Teil der Kieselholzsammlung HEINRICH COTTAS durch seinen Sohn BERNHARD COTTA an das British Museum of Natural History (BMNH) in London verkauft worden (SÜSS & RANGNOW 1984), wo die Stücke bis heute verfügbar sind (KIDSTON 1886: 4). Diese Sammlung enthält mehrere Originale zu COTTA (1832), darunter das Typusmaterial zu *Arthropitys bistrata* (Taf. I-II). Jedoch sind diese bei COTTA (1832, Taf. XV: 3-4) abgebildeten Querschnittsscheiben nur wenige Millimeter dick. Diagnostisch wichtige Informationen wie der Verzweigungsmodus sind nicht zu gewinnen. Während auch die Aussage zu anatomischen Merkmalen beim Typusmaterial sehr begrenzt ist, konnten die Gegenstücke der Typen, weiteres historisches Sammlungsmaterial und neue Funde in die Revision einbezogen werden. Diese Materialien werden unter den Sammlungsnummern K 1114, K 3271, K 675, K 5202, K 3213, K 3173, K 5251, K 3961, K 3257, K 4615, K 3285, K 3093 im Museum für Naturkunde Chemnitz aufbewahrt und zeigen die für eine verlässliche Bestimmung relevanten Merkmale. Für weitere Vergleiche wurde Material untersucht aus dem Perm von Autun, Frankreich; Nová Paka und Pilsen, Tschechische Republik; Tocantins, Brasilien; aus dem NW-Sächsischen Vulkanitkomplex und aus dem Döhlen-Becken bei Freital sowie das *Arthropitys*-Coal Ball-Material der James Lomax-Dünnschliffkollektion im Museum für Naturkunde Chemnitz.

Die Untersuchungen wurden vorwiegend an polierten Anschliffen vorgenommen, in wenigen Fällen konnten vorhandene Dünnschliffe einbezogen werden.

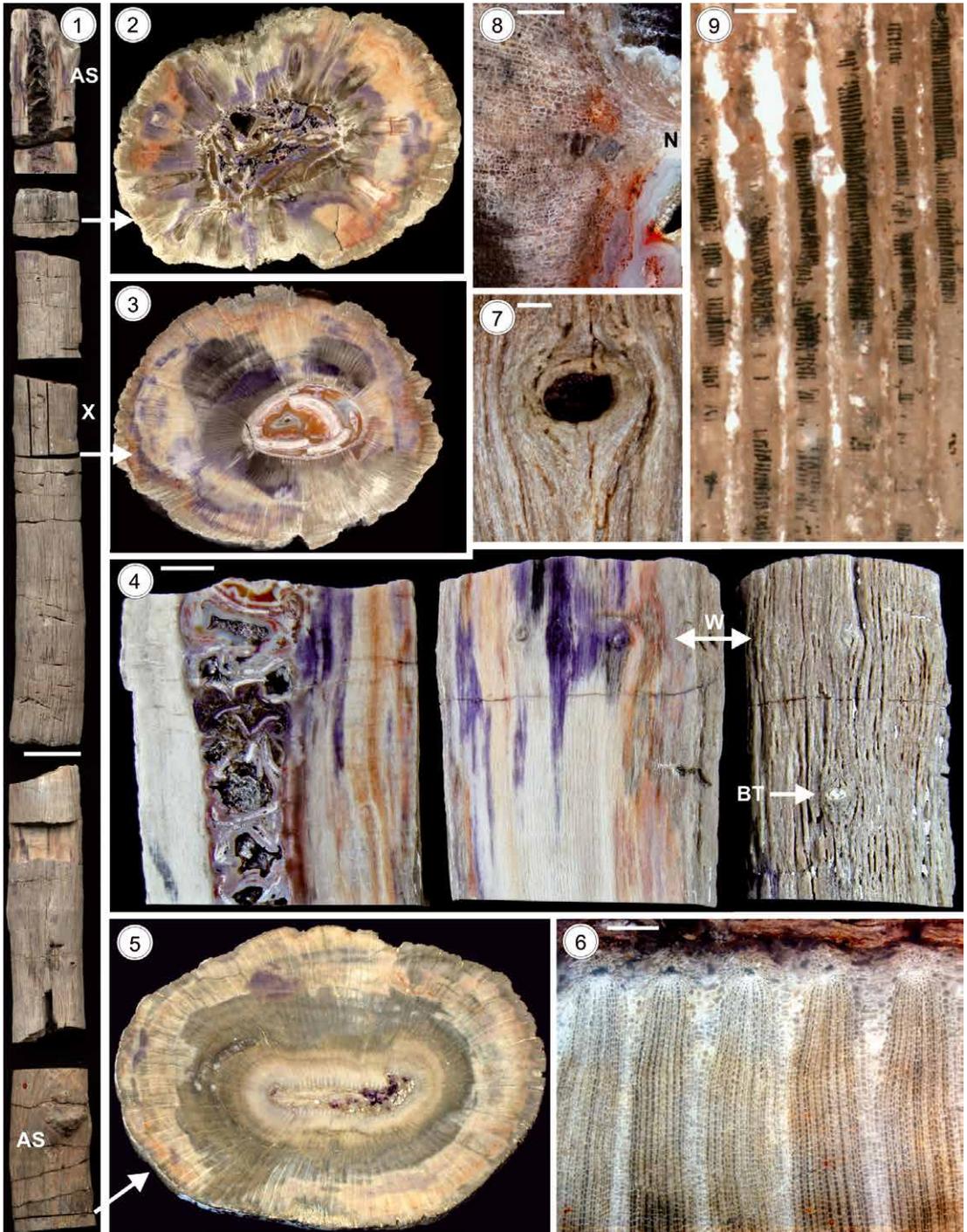
3 Alte Funde – neue Fakten: Material und Ergebnisse der Revision

3.1 Neu-Untersuchung der Originale von COTTA (1832)

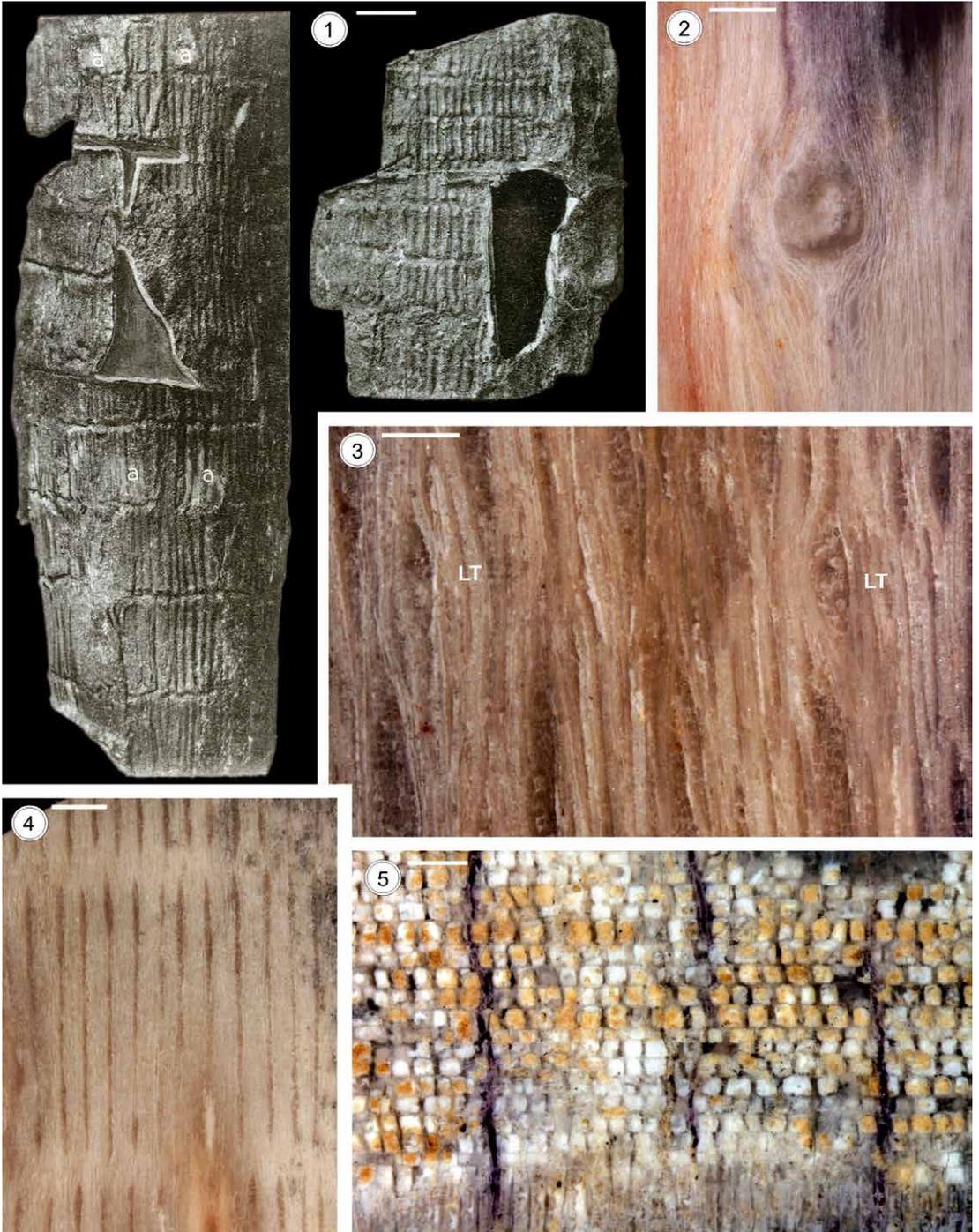
Beide von COTTA (1832, Taf. XV: 3-4) als "*Calamitea*" *bistrata* abgebildeten Stücke (BMNH 13787 und BMNH v.1779) wurden neu untersucht. Dabei konnte nachgewiesen werden, dass sich die Anatomie des Holzes grundlegend unterscheidet. COTTA (1832: 69) hatte ein Stück (BMNH 13787, abgebildet in COTTA 1832 auf Tafel XV, Abb. 3) als sehr charakteristisch für die Art hervorgehoben. Daher wurde dieses Stück in der Revision von RÖSSLER & NOLL (2010) als Lectotypus ausgewählt. Die Bedeutung dieses Beleges wurde zudem von GÖPPERT (1864) unterstrichen, der die Gattung *Arthropitys* errichtete und BMNH 13787 auf seiner Tafel XXXII als Abbildung 1 reproduzierte. Das andere Stück (BMNH v.1779), von COTTA (1832) auf Tafel XV, Abb. 4 wiedergegeben, wurde aufgrund der verschiedenartigen Anatomie der neuen *Arthropitys stertzii* zugewiesen.

Der Lectotypus von *Arthropitys bistrata*, BMNH 13787, ist eine polierte Querschnittsscheibe von 2-3 mm Dicke und 50 mm maximalem Durchmesser (Taf. I, 1, 3-5). Der Markraum ist dreieckig und misst bis zu 13,5 mm. Er wird von 89 primären Gefäßbündeln gesäumt und zeigt Reste der Parenchymplatten der Knotenregion. Der Stamm ist calamitentypisch in Holzfaszikel und Markstrahlen gegliedert, was vom Markraum bis zur Peripherie des Stammes klar erkennbar ist. Selbst im Querschnitt sind die schwarz gefärbten Lamellen erkennbar, welche von den treppenförmigen Verstärkungen der radialen Tracheidenwände herrühren (Taf. I, 5). Der Rand von BMNH 13787 ist an einer Stelle leicht ausgebrochen, was die Möglichkeit gab, die Anatomie des radialen Längsschnittes – wenngleich auf engstem Raum – zu untersuchen. Die treppenförmigen Wandverstärkungen der Sekundärxylem-Tracheiden waren dabei erkennbar (Taf. I, 3). Eine weitere, vom selben Stamm geschnittene, von COTTA (1832) jedoch nicht illustrierte Scheibe wird unter derselben Katalognummer des Londoner Museums aufbewahrt (Taf. I, 2). Bezüglich weiterer Details verweisen wir auf die Beschreibung in RÖSSLER & NOLL (2010).

BMNH v.1779 ist ebenfalls eine polierte Querschnittsscheibe von 12-21 mm Dicke und 55-74 mm maximalem Durchmesser (Taf. II, 1). Der Querschnitt weist Deformation auf, dabei wurden einige Gefäßsegmente in den Markraum gedrückt. Zu diesem Stück konnte in der Sammlung des Museums für Naturkunde Chemnitz das Gegenstück aufgefunden werden



Tafel III Erläuterung auf Seite 96



Tafel IV Erläuterung auf Seite 96

(etikettiert mit MfNC K 3173; Taf. II, 2-5). Von Letzterem war es möglich, die anatomischen Merkmale in Quer- und Längsrichtungen zu studieren. Die radialen Tracheidenwände des Sekundärxylems zeigen netzartige Verstärkungen, welche rundliche Durchbrüche flankieren (Taf. II, 3). Verzweigungsmuster konnten aufgrund der geringen Dicke der Scheiben nicht festgestellt werden.

3.2 Ergebnisse der Untersuchung weiterer Sammlungsstücke und Neufunde

Eine Anzahl gut erhaltener Stücke von der Typuslokalität ermöglichte nicht nur das bessere Verständnis des Generotypus *A. bistrata* sondern auch die Abtrennung der neuen Art *A. sterzelii*.

3.2.1 *Arthropitys bistrata*

Die taxonomisch relevanten Merkmale der Art werden umfassend charakterisiert durch einen historischen Fund (MfNC K1114, siehe Taf. III, IV). Das 1,5 m lange Stammstück wurde 1888 durch Otto Weber an der Ecke Terrassenstraße/Florastraße in Hilberdorf beim Brunnenbau in 18 m Tiefe gefunden. Es befand sich noch aufrecht in Wuchsposition, eingebettet in den Zeisigwald-Tuff. Erst 30 Jahre später wurde der Fund publiziert und abgebildet (STERZEL 1918), wenn auch ohne anatomische Details. Der Stamm besteht aus mehreren Bruchstücken (Taf. III, 1), welche zweifelsohne zu ein und derselben Pflanze gehören. Die genaue Position der einzelnen Bruchstücke ist jedoch nicht in jedem Fall feststellbar, da einige Teile von Trennflächen begrenzt werden und weitere Teile fehlen. Heute befinden sich 99 cm des Fundes in der Sammlung des Museums für Naturkunde Chemnitz (Taf. III, 1).

Morphologie/Verzweigung

Der Stamm wurde in einer Tuff-Hohlform gefunden, welche seine Oberfläche abgeformt hat. Dieser Aspekt wurde durch STERZEL (1918, fig. 69a,b, hier auf Taf. IV, 1) abgebildet. Die Internodienlängen variieren bei dieser Art zwischen 4 und 40 mm. Aller 5-9 Knoten ist ein Wirtel ausgebildet, der ca. 10 rundliche Verzweigungsarben aufweist (Taf. III, 4, Taf. IV, 2). Die Narben von 2-6 mm Durchmesser sind parenchymatisch, lassen im Querschnitt einige gewundene Tracheiden erkennen, sind jedoch ohne sekundäres Dickenwachstum. Der Abstand zwischen aufeinander folgenden Wirteln liegt zwischen 30 und etwa 400 mm.

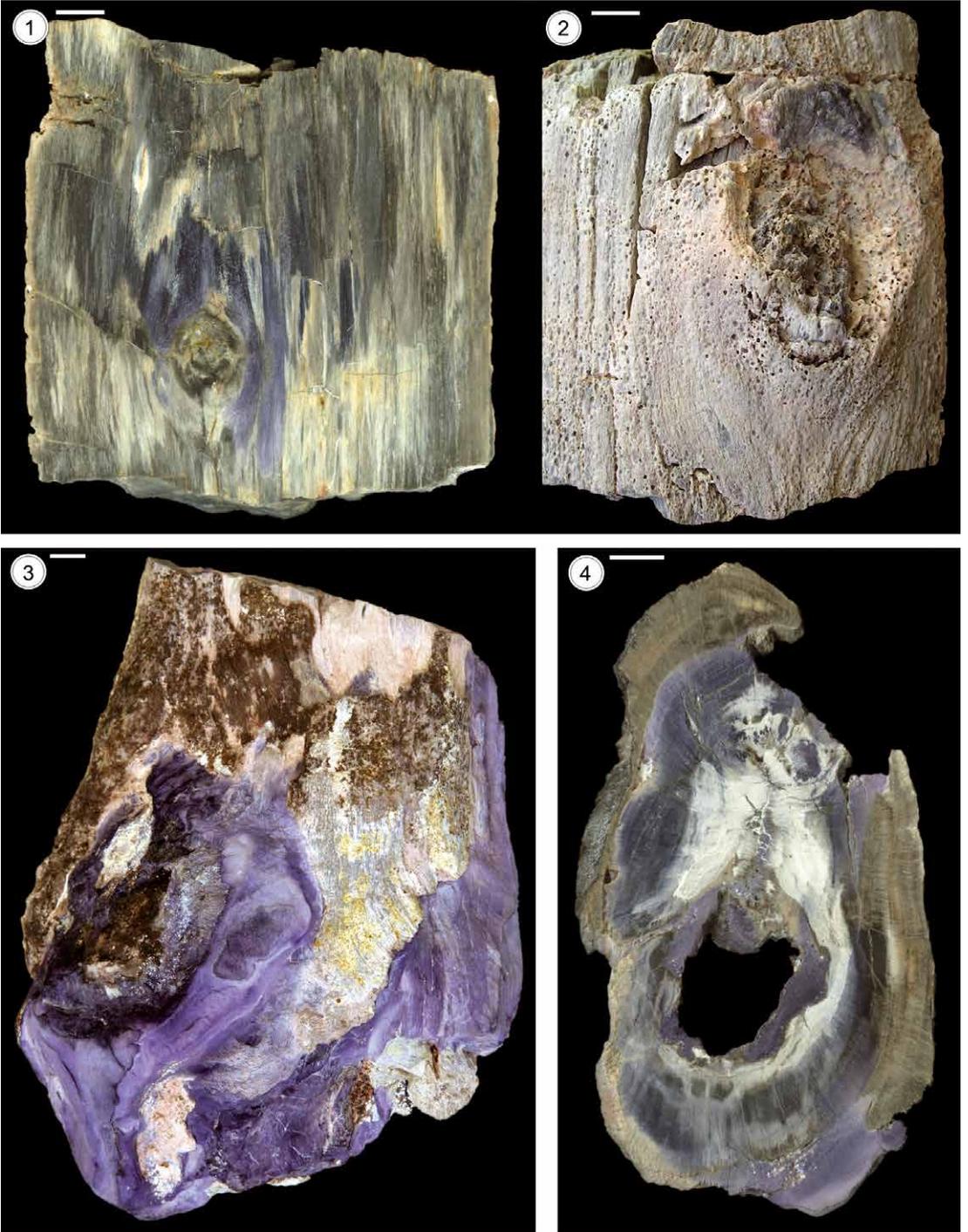
Des Weiteren sind an der Stammoberfläche isolierte rundliche Narben erkennbar (Taf. III, 4, 7). Im Unterschied zu den in den Wirteln stehenden Verzweigungsarben, welche an der Peripherie des Markraumes ihren Anfang nehmen, beginnen jene in einem Abstand von ca. 10 mm vom Markraum innerhalb des Holzes. Der Austritt aus dem Holz an der Stam-

Tafel III *Arthropitys bistrata*, MfNC K 1114

- Fig. 1 Oberfläche des Stammes mit teilweisem Blick in die Markröhre, AS=Adventivspross, Maßstab 50 mm.
 Fig. 2 Querschnitt vom oberen Teil der Achse zeigt die Verzweigungsarben eines Wirtels, Originalgröße.
 Fig. 3 Querschnitt vom mittleren Teil der Achse in einem Internodium mit 122 Gefäßbündeln, Originalgröße.
 Fig. 4 Blick von X in Fig. 1, Radialschnitt (links) zeigt den Markraum (vergrößert im Bereich eines Wirtels), Tangentialschnitt (Mitte) zeigt einen Wirtel mit Verzweigungsarben (W) und die Oberfläche des Stückes mit einem Wirtel und einer einzelnen Verzweigungsarbe (BT), welche möglicherweise das Initialstadium eines Adventivsprosses repräsentiert, Maßstab 10 mm.
 Fig. 5 Querschnitt vom unteren Teil der Achse in einem Internodium mit 90 Gefäßbündeln, Originalgröße.
 Fig. 6 Detail von Fig. 5 zeigt die Holzkeile separiert von Markstrahlen, Maßstab 500 μ m.
 Fig. 7 Isolierte Verzweigungsarbe an der äußeren Oberfläche des Stammes, Maßstab 2 mm.
 Fig. 8 Radialschnitt zeigt die Parenchymzellen eines Markstrahls und Knoten-Diaphragmas (N), Maßstab=500 μ m.
 Fig. 9 Radialschnitt zeigt die treppenförmigen Wandverstärkungen im Sekundärxylem, Maßstab 100 μ m.

Tafel IV *Arthropitys bistrata*, MfNC K 1114

- Fig. 1 Zwei Bilder zeigen die äußere Oberfläche des Stammes konserviert in einer Hohlform im Tuff. Beachte die beiden Wirtel mit Verzweigungsarben (a), Bild aus STERZEL (1918, fig. 69), Maßstab 10 mm.
 Fig. 2 Detail von Taf. III, fig. 4 (Mitte) zeigt die Verzweigungsarbe eines Wirtels, Maßstab 2 mm.
 Fig. 3 Tangentialschnitt zeigt das Nodium mit zwei Blattspuren, Maßstab 2 mm.
 Fig. 4 Tangentialschnitt zeigt ein Internodium und die begrenzten Nodien, Maßstab 2 mm.
 Fig. 5 Radialschnitt zeigt einen Markstrahl mit seinen dachziegelartig angeordneten Parenchymzellen, Maßstab 200 μ m.



Tafel V *Arthropitys bistrata*

Fig. 1 Tangentialschnitt zeigt einen Adventivpross mit Sekundärzuwachs, MfNC K 675, Maßstab 10 mm.

Fig. 2 Äußere Oberfläche mit der großen Narbe eines verholzten Adventivprosses, MfNC K 675, Maßstab 10 mm.

Fig. 3 Verdickte Stammbasis mit drei massiven Wurzelnarben, MfNC K 5626, Maßstab 10 mm.

Fig. 4 Querschnitt von MfNC K 5626, Maßstab 10 mm.

**Abb. 1**

Zeichnerische Rekonstruktion von *Arthropitys bistriata*: Die Pflanze dürfte mehrere Meter Höhe erreicht haben und zeigt beträchtliches sekundäres Dickenwachstum des Stammes und der Wurzeln. Sie zeigt Wirtel beblätterter Zweige an jedem 5. bis 9. Knoten und zusätzlich verholzte Adventivprosse, die ebenfalls beblätterte Zweige trugen. Die Hauptachsen weisen ferner eine Stammbeblätterung auf.

Tafel VI *Arthropitys sterzelii*, MfNC K 3961, Holotypus

Fig. 1 Stammoberfläche, Maßstab 50 mm.

Fig. 2 Querschnitt aus dem oberen Teil des Stammes im Internodium zeigt 121 Gefäßbündel, Maßstab 10 mm.

Fig. 3 Detail vom Querschnitt an der Basis zeigt die Holzkeile separiert von Markstrahlen. Die Erhaltung zeigt keine primären Gewebe, Carinalkanäle sind zusammengedrückt, Maßstab 500 μm .

Fig. 4 Äußere Oberfläche im oberen Teil des Stammes zeigt Nodien mit Verzweigungsnarben (BT), Maßstab 10 mm.

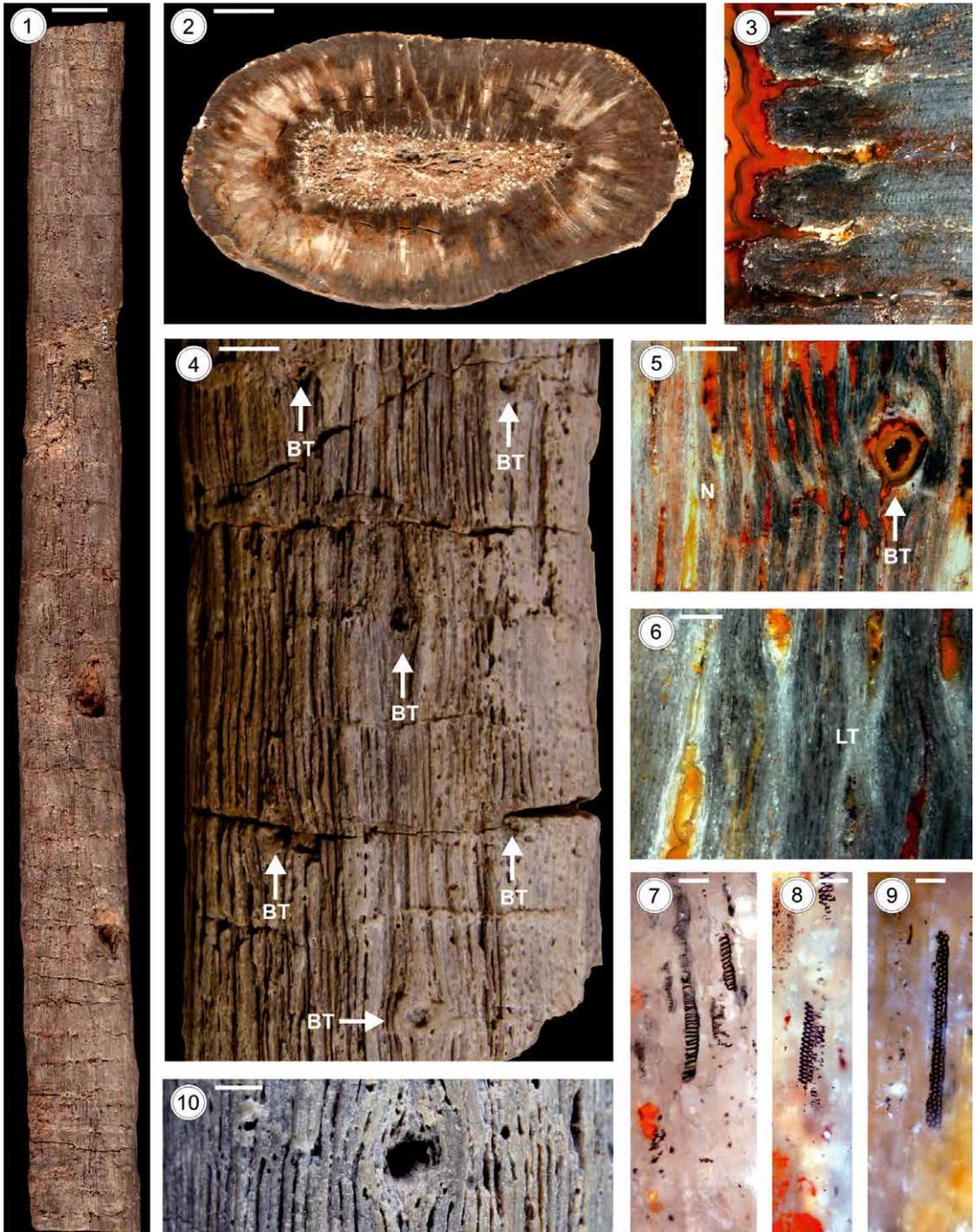
Fig. 5 Tangentialschnitt zeigt ein Nodium (N) und eine Verzweigungsnarbe ohne Sekundärzuwachs (BT), Maßstab 2 mm.

Fig. 6 Tangentialschnitt durch ein Nodium mit alternierenden Markstrahlen und einer Blattspur (LT), Maßstab 500 μm .

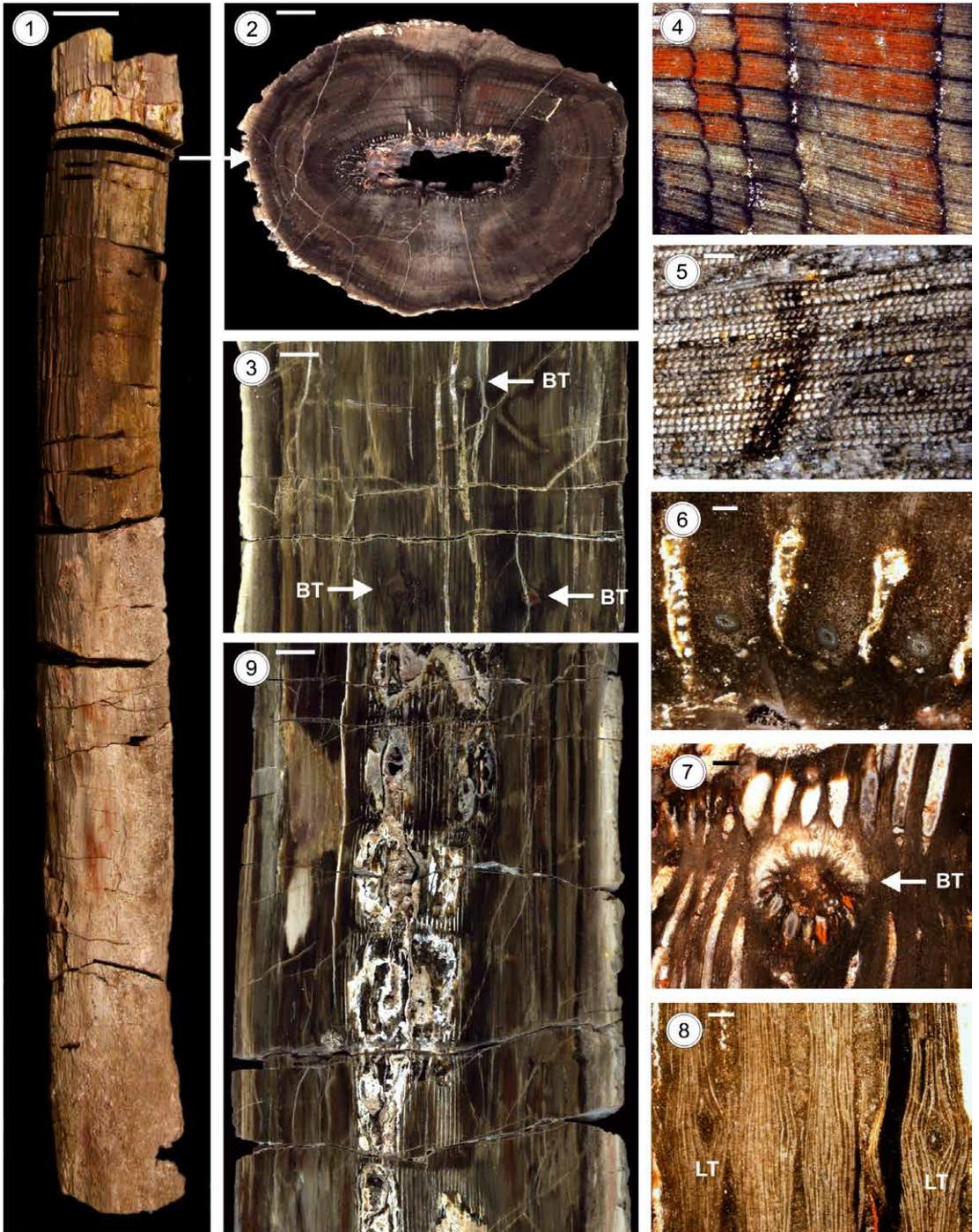
Fig. 7 Radialschnitt zeigt die Variation der netzförmigen Wandverstärkungen im Sekundärxylem, Maßstab 50 μm .

Fig. 8, 9 Radialschnitt zeigt die netzförmigen Wandverstärkungen und ovale Durchbrüche im Sekundärxylem, Maßstab jeweils 50 μm .

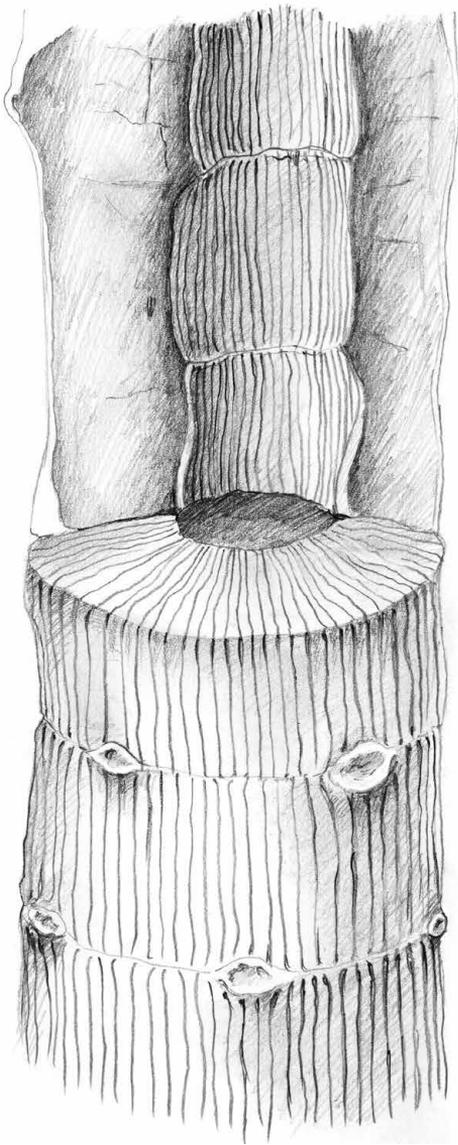
Fig. 10 Äußere Oberfläche des Stückes im Bereich eines Nodiums zeigt die Holzkeile und eine Verzweigungsnarbe, Maßstab 10 mm.



Tafel VI Erläuterung auf Seite 98



Tafel VII Erläuterung auf Seite 101

**Abb. 2**

Zeichnerische Rekonstruktion von *Arthropitys sterzelii*: Die Pflanze dürfte mehrere Meter Höhe erreicht haben und zeigt sekundäres Dickenwachstum des Stammes. Verzweigung entspringt jedem Knoten und alterniert in übereinander liegenden Knoten.

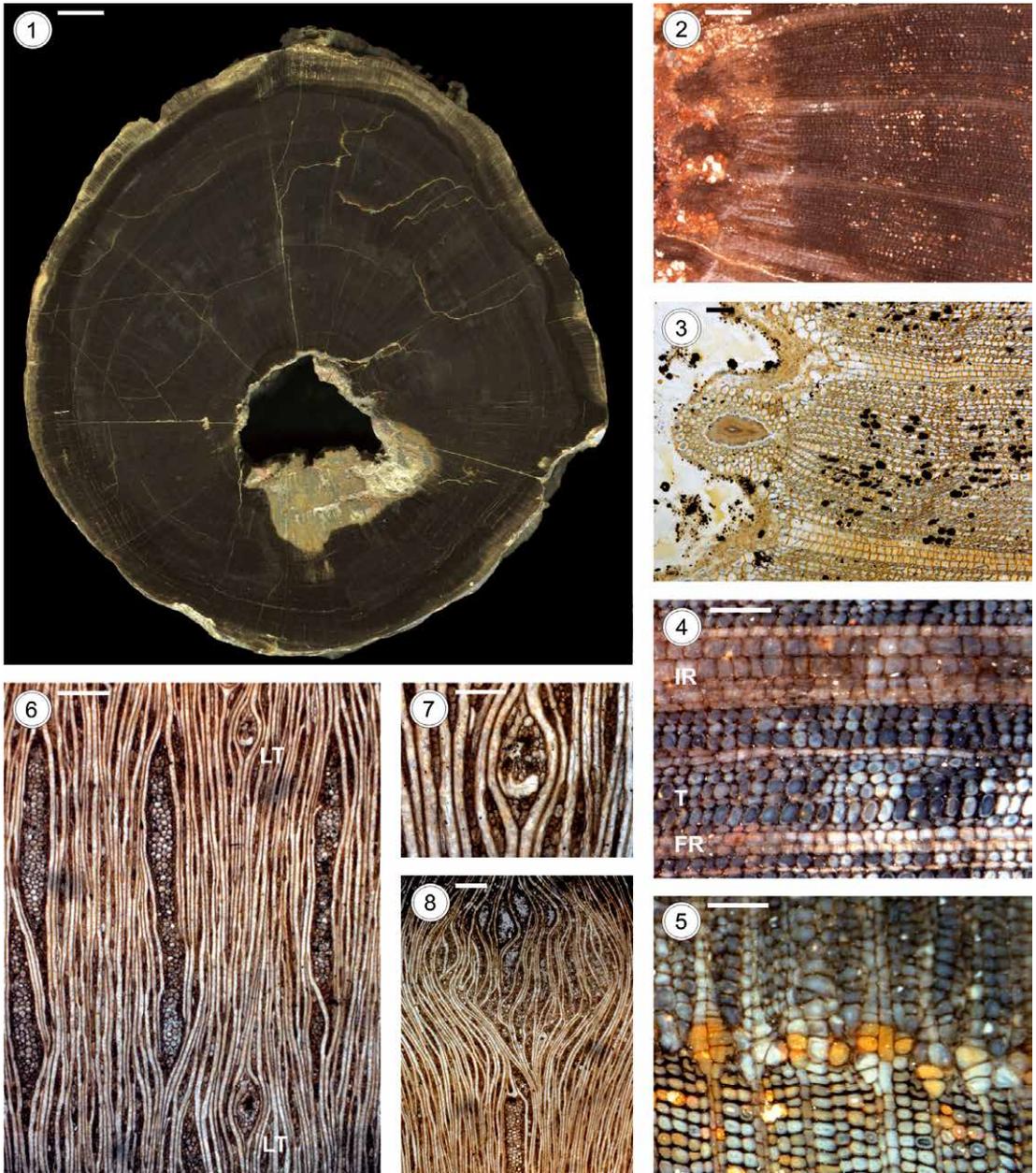
moberfläche erfolgt unter einem Winkel von etwa 35°, wobei sich auf dem „Weg“ durch das Holz der Durchmesser der Narben von wenigen Millimetern bis auf über 30 mm vergrößert. K 1114 weist 2 derartig massive, verholzte Narben auf. Diese sind etwa einen Meter voneinander entfernt und werden als Adventivsprosse gedeutet (Taf. III, 1). Eine vergleichbare Verzweigungsnarbe ist im Tangentialschnitt von K 675 erkennbar (Taf. V, 1, 2). Weiterhin wurde kürzlich eine etwas verdickte Stammbasis von *A. bistriata* gefunden (K 5626, Taf. V, 3, 4). Vorwiegend in Fluorit erhalten zeigt dieses Stück neben drei massiven verholzten Narben (Durchmesser in mm: 40x50, 60x70, 60x80), an denen sekundäre Wurzeln angeschlossen haben dürften, nur wenige anatomische Details.

Anatomie der primären und sekundären Gewebe

An der Basis des Stämmchens ist der Markraum zusammenge-drückt, lässt aber auf einen Durchmesser von 17 mm schließen (K 1114, Taf. III, 5). In dieser Ebene flankieren 90 Gefäßbündel den zentralen Markraum. Im Bereich der Knoten bestehen parenchymatische Diaphragmen (Taf. III, 4, 8), welche mitunter zerbrochen und in den Markraum geschoben sind. Etwa 70 cm höher erreicht der Stammdurchmesser 43x55 mm, der Markraumdurchmesser 13x21 mm. Jeweils in den Wirtel tragenden Knoten ist der Markraum vergrößert auf 22-24 mm (Taf. III, 4). In dieser Ebene flankieren 122 Primärgefäßbündel den Markraum. Es liegt demzufolge ein unteres Stammsegment vor, in welchem die Stelenkomplexität stetig zunimmt (epidogenetische Entwicklungsphase nach EGGERT 1961). Das Protoxylem ist ersetzt durch elliptische Carinalkanäle (Taf. III, 6), von denen einige von zarten Tylosen (sekundäres Parenchym) erfüllt sind. Die Carinalkanäle werden gesäumt von 2-4 Zellreihen Metaxylem, welches keine weiteren anatomischen Details erkennen lässt.

Tafel VII *Arthropitys sterzelii*, MfNC K 5251, Paratypus

- Fig. 1 Stammoberfläche, Maßstab 50 mm.
- Fig. 2 Querschnitt vom oberen Teil des Stammes (Pfeil) im Internodium zeigt 127 Gefäßbündel, Maßstab 10 mm.
- Fig. 3 Tangentialschnitt zeigt zwei Nodien mit Verzweigungsnarben in alternierenden Positionen (BT), Maßstab 10 mm.
- Fig. 4 Detail von Fig. 2 zeigt Wachstumszonen. Beachte die unterschiedlichen Abstände zwischen benachbarten Ringen, Maßstab 1 mm.
- Fig. 5 Detail von Fig. 4, Wachstumszone hervorgerufen durch Verdickung der Zellwände, Maßstab 200 μ m.
- Fig. 6 Detail von Fig. 2 zeigt drei Holzkeile separiert durch Markstrahlen, Maßstab 200 μ m.
- Fig. 7 Tangentialschnitt zeigt eine Verzweigungsnarbe (BT) im Nodium, Maßstab 1 mm.
- Fig. 8 Tangentialschnitt zeigt ein Nodium mit alternierenden Markstrahlen und zwei Blattspuren (LT), Maßstab 500 μ m.
- Fig. 9 Radialschnitt zeigt die Markröhre mit verschiedenen Nodium, Maßstab 10 mm.



Die radiale Dicke des Sekundärxylems beträgt je nach Individualalter 10 bis über 150 mm (15-29 mm in K 1114). Das Holz besteht aus dickwandigen Tracheiden und dünnwandigen Parenchymzellen, die einen Zylinder aus keilförmigen Faszikeln und Markstrahlen aufbauen. Während die Holzfaszikel breiter werden, verschmälern sich die sie begrenzenden Markstrahlen in radialer Richtung. Dennoch bleiben die Markstrahlen bis zur Stammpерipherie deutlich sichtbar. In Stammlängsrichtung verlaufen sie kontinuierlich von Knoten zu Knoten (Taf. IV, 4). Etwa 45% des Holzes werden durch Parenchym gebildet. Im Radialschnitt sind die Parenchymzellen dachziegelförmig, weisen aber eine hohe Breiten-Höhen-Variabilität auf (Taf. IV, 5). Gewöhnlich reichen sie von „quadratisch“ bis zu „höher als breit“. Die Tracheiden zeigen (ausschließlich) auf ihren Radialwänden treppenförmige Wandverstärkungen, die sich gelegentlich gabeln. Dazwischen liegen horizontal-längliche Durchbrüche. Die Tracheidendurchmesser im Sekundärxylem sind in radialer Richtung länger als in tangentialer Richtung – ein Trend, der vom inneren bis zum äußeren Holzmantel zu verfolgen ist. Innerhalb der Holzfaszikel sind 1-3-reihige Holzstrahlen zu beobachten. Phloem, Rindengewebe oder Periderm sind an den untersuchten Stücken nicht erhalten.

3.2.2 *Arthropitys sterzelii*

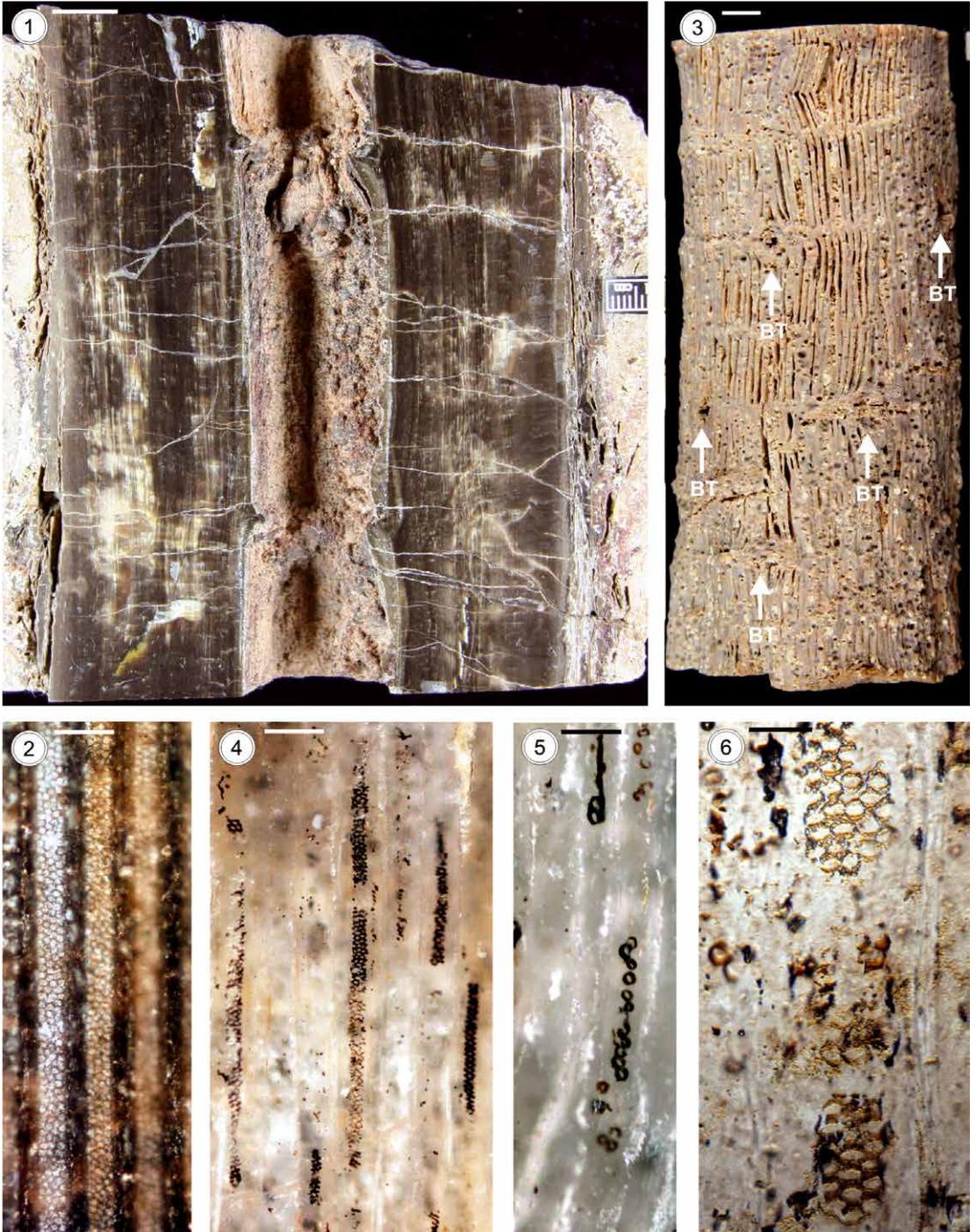
Die permineralisierten Calamitenstämme dieses Typs sind in Chemnitz häufig zu finden. Obwohl sie bislang unter *A. bistriata* eingeordnet wurden, bestehen gravierende Unterschiede zu dieser sowohl im Verzweigungsmodus als auch in der Anatomie des Holzes. Aus diesem Grund wurde für jene Calamiten *A. sterzelii* als neue Art vorgeschlagen (RÖSSLER & NOLL 2010). Fünf der signifikantesten Sammlungsstücke wurden für die Revision ausgewählt (Holotypus: MfNC K 3961, Paratypus: MfNC K 5251, weiteres Material: K 3257, K 4615, K 3285, K 3247, K 3093, K 5628. Eines der historisch bekanntesten Stücke, welches zu *A. sterzelii* zu stellen ist und mehrfach in der Fachliteratur abgebildet wurde (STUR 1881, 1887; SCHENK 1888), konnte kürzlich in den Sammlungen des Sächsischen Landesamtes für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie wieder aufgefunden werden. Das Stück (LfUG 160, RS 1986) zeigt zwei aufeinander folgende Knoten mit mehreren, jeweils alternierenden Verzweigungsnarben. Die nachfolgende Charakteristik ist summarisch aus den untersuchten Stämmen gewonnen, für Details sei auf RÖSSLER & NOLL (2010) verwiesen.

Morphologie/Verzweigung

Die Verzweigung dieses Calamiten erinnert an die *Calamites cruciatus*-Gruppe. Jeder Knoten weist Verzweigungsnarben auf, die in aufeinander folgenden Knoten alternieren und jeweils an jedem zweiten Knoten übereinander liegen (Taf. VI, 4, Taf. VII, 3). Die Internodienlängen variieren zwischen 12 und 70 mm. Während der frühen Ontogenese bilden sich an jedem Knoten bis zu 5 breit-ovale Verzweigungsnarben. Obwohl die Narben in fortgeschritteneren ontogenetischen Stadien bis zu 25 mm Durchmesser erreichen können, bleiben sie frei von Verholzung und Sekundärzuwachs. Im Tangentialschnitt sind die Narben als parenchymatische Zentren erkennbar, welche von gebogenen Tracheiden gesäumt werden (Taf. VIII, 8). Die Verzweigungsnarben sind in radialer Richtung durch das gesamte Holz zu verfolgen, es sei denn, sie wurden irgendwann überwachsen. Ihr Durchmesser nimmt innerhalb der ersten Millimeter Sekundärxylem schnell zu, später nur noch unwesentlich. Im Tangentialschnitt sind ferner kleine vertikal gestreckte Blattspuren erkennbar (Taf. VI, 6, Taf. VII, 8, Taf. VIII, 6, 7). Diese kommen gewöhnlich an jedem Knoten vor, doch gelegentlich fehlen sie an einzelnen Knoten. Die Anzahl der Blattspuren beträgt etwa ein Drittel der Anzahl der Holzfaszikel.

Tafel VIII *Arthropitys sterzelii*

- Fig. 1 Querschnitt zeigt das beträchtliche Sekundärwachstum, MfNC K 3257, Maßstab 10 mm.
 Fig. 2 Detail von Fig. 1 zeigt Holzkeile separiert von Markstrahlen, Maßstab 500 μ m.
 Fig. 3 Detail von Fig. 2 zeigt primäre Gewebe am Rand des Markraumes und die initialen sekundären Gewebe, Dünnschliff, Maßstab 200 μ m.
 Fig. 4 Detail von Fig. 1 zeigt das Holz mit Markstrahl (IR), radial angeordneten Tracheidenreihen (T) und Holzstrahlen (FR), Maßstab 200 μ m.
 Fig. 5 Detail von Fig. 1 zeigt das Holz mit einer konzentrischen Wuchsanomalie (Verbreiterung des Parenchyms nach Verschmälerung der Tracheiden), Maßstab 200 μ m.
 Fig. 6 Tangentialschnitt zeigt ein Internodium mit den angrenzenden Nodien und zwei Blattspuren (LT), Dünnschliff, MfNC K 5628, Maßstab 500 μ m.
 Fig. 7 Detail von Fig. 6, Blattspur, Maßstab 200 μ m.
 Fig. 8 Tangentialschnitt zeigt die Anatomie einer Verzweigungsnarbe, Dünnschliff, MfNC K 5628, Maßstab 500 μ m.



Tafel IX Erläuterung auf Seite 105

Anatomie der primären und sekundären Gewebe

Die Markröhren von 10-50 Millimetern Durchmesser sind oftmals oval und als Höhlung erhalten. Markparenchym ist selten erhalten. Beim Holotypus nimmt die Anzahl der Gefäßbündel auf eine Entfernung von 125 cm von 111 an der Basis bis auf 123 zu. Das Protoxylem ist durch rundliche Carinalkanäle ersetzt (Taf. VII, 6; Taf. VIII, 3), welche von 2-4 Zellreihen Metaxylem-Tracheiden gesäumt werden. Ohne weitere anatomische Details preis zu geben, werden jeweils kleinere Tracheiden von größeren umschlossen.

Die radiale Ausdehnung des Holzes erreicht bis zu 75 mm (Taf. VIII, 1). Die Tracheiden des Sekundärxylems sind dickwandig und in Reihen von 1-4 Tracheiden angeordnet. Dazwischen liegen die Markstrahlen, so dass sich ein segmentierter Zylinder von sich verbreiternden Holzkeilen und sich verschmälernden, jedoch kontinuierlich verlaufenden Markstrahlen ergibt. Innerhalb der Holzfaszikel liegen 1-3-reihige Holzstrahlen zwischen den Tracheidenreihen.

Das Parenchym besteht aus quadratischen bis rechteckigen, dachziegelartigen Zellen, welche in der Nähe der Tracheiden eher höher als breit sind. Im Tangentialschnitt verlaufen die Markstrahlen von Knoten zu Knoten. Die Tracheiden des Sekundärxylems weisen vom Rande des Markraumes bis zur Stammpерipherie nahezu quadratische Querschnitte auf. Mitunter kommen Wachstumszonen vor, insbesondere erkennbar an den verdickten Zellwänden bei gleichen Tracheidendurchmessern (Taf. VII, 4, 5). Die radialen Tracheidenwände zeigen gleichmäßige netzförmige Wandverstärkungen, zwischen denen ovale Durchbrüche liegen (Taf. VI, 8-9, Taf. IX, 2, 4, 6). In einigen Fällen sind die Netzmaschen horizontal gestreckt, so dass biseriate Treppenverstärkungen auftreten (Taf. VI, 7). Mitunter erschwert mangelhafte Erhaltung die Erkennung der Netzmuster (Taf. IX, 5).

Phloem, Rindengewebe oder Periderm sind an den untersuchten Stücken nicht erhalten.

Tabelle: Vergleich der *Arthropitys*-Arten aus der Perm von Chemnitz

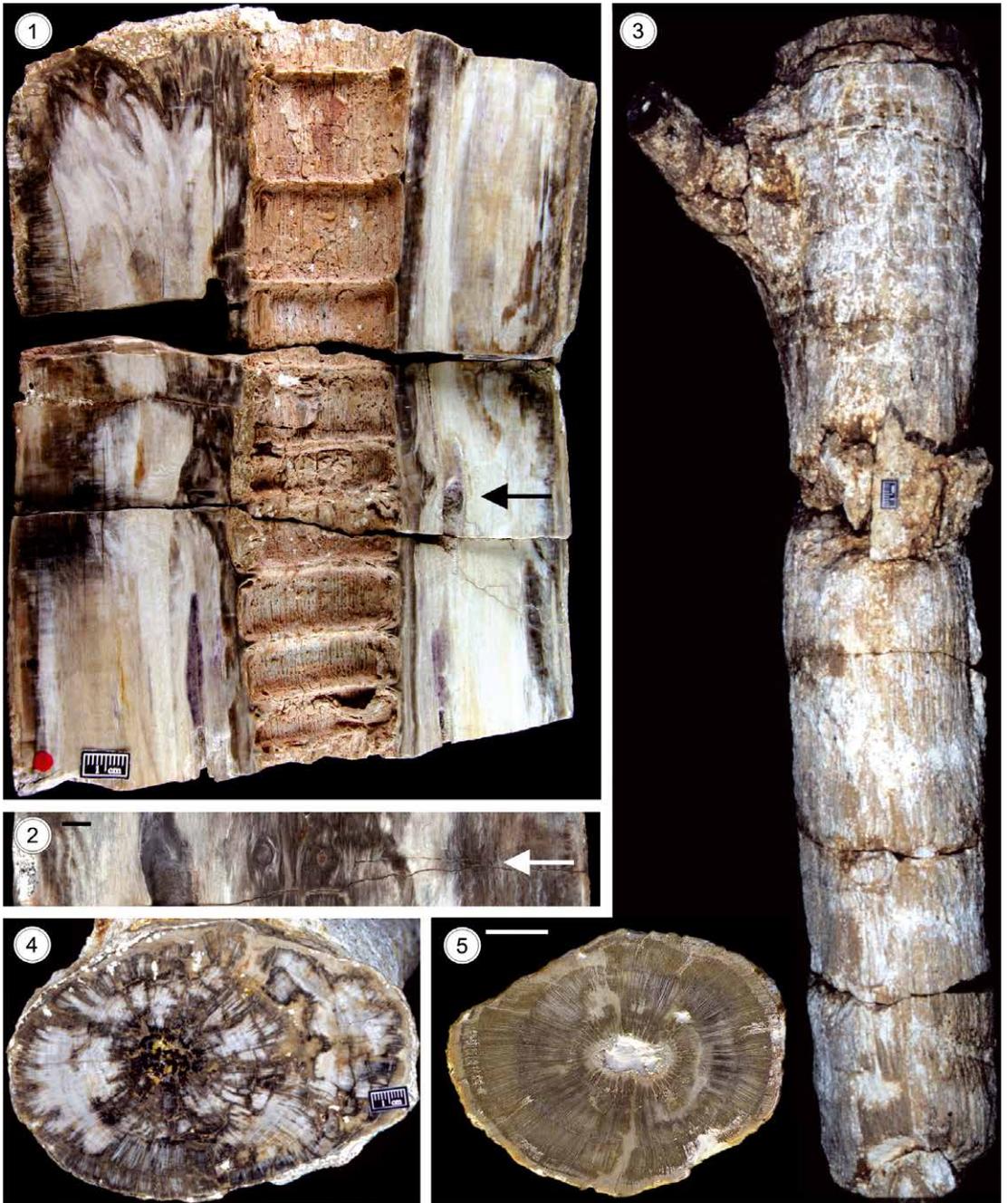
Merkmale	<i>Arthropitys bistrata</i>	<i>Arthropitys ezonata</i>	<i>Arthropitys sterzelii</i>
Verzweigung	wirtelig im Abstand von 5-9 Knoten unregelmäßig angeordnete verholzte Adventivsprosse	wirtelig im Abstand mehrerer Knoten unregelmäßig angeordnete verholzte Adventivsprosse	an jedem Knoten, in aufeinander folgenden Knoten alternierend, d.h. in jedem 2. Knoten übereinander
Aufbau der Tracheidenwände	einfache bis verzweigte treppenförmige Verstärkungen und einfache flachovale Durchbrüche	einfache bis verzweigte treppenförmige Verstärkungen und einfache flachovale Durchbrüche	netzförmige Verstärkungen und multiseriate Durchbrüche
Anatomie des Holzes	Weitlumiges Gewebe mit hohem Parenchymanteil (ca. 45%)	Weitlumiges Gewebe mit hohem Parenchymanteil (ca. 50%)	Weitlumiges Gewebe mit hohem Parenchymanteil (ca. 45%)
	deutlich radial segmentierter Holzkörper	Homogener Holzkörper	deutlich radial segmentierter Holzkörper
Wuchs	?Saisonale Bildung unverholzter beblätterter Zweige, unregelmäßige Zuwachszonen	?Saisonale Bildung unverholzter beblätterter Zweige, unregelmäßige Zuwachszonen	?Saisonale Bildung unverholzter beblätterter Zweige, unregelmäßige Zuwachszonen

Tafel IX *Arthropitys sterzelii*

- Fig. 1 Radialschnitt eines Stammes mit langem Indernodium, MfNC K 4615, Maßstab 10 mm.
- Fig. 2 Detail von Fig.1 zeigt netzförmige Wandverstärkungen und rundliche Durchbrüche im Sekundärxylem, Maßstab 50 µm.
- Fig. 3 Stammsegment nach dem Sandstrahlen zeigt die Holzkeile. Beachte die engständigen Nodien mit alternierenden Verzweigungsnarben (BT), MfNC K 3247, Maßstab 10 mm.
- Fig. 4 Radialschnitt zeigt netzförmige Wandverstärkungen und rundliche Durchbrüche im Sekundärxylem, MfNC K 3285, Maßstab 50 µm.
- Fig. 5 Radialschnitt zeigt netzförmige Wandverstärkungen und rundliche Durchbrüche im Sekundärxylem, MfNC K 3093, Maßstab 50 µm.
- Fig. 6 Radialschnitt zeigt netzförmige Wandverstärkungen und ovale Durchbrüche im Sekundärxylem, Dünnschliff, MfNC K 5628, Maßstab 20 µm.



Tafel X Erläuterung auf Seite 108



Tafel XI Erläuterung auf Seite 108

4 Diskussion

4.1 Vergleiche mit anderen anatomisch erhaltenen Arten

Im Rahmen der Revision wurden Vergleiche mit anderen permineralisierten Calamiten angestellt, insbesondere solchen aus dem Perm von Chemnitz (s. Tabelle). Dazu gehört die bislang für selten gehaltene Art *Arthropitys ezonata* (GOEPPERT 1864). Sie ist insbesondere gekennzeichnet durch ihr homogenes Holz, welches die von Calamiten gewohnte Segmentierung in Holzfaszikel und Markstrahlen überwiegend vermissen lässt. Durch RÖSSLER & NOLL (2006) wurde die Art – vor allem gestützt auf den Fund einer riesigen Stammbasis von bis zu 60 cm Durchmesser – revidiert. Weiteres Sammlungsmaterial hat gezeigt, dass *A. ezonata* und *A. bistrinata* Gemeinsamkeiten aufweisen, vor allem hinsichtlich des wirteligen Verzweigungsmodus und der treppenförmigen Wandverstärkungen der Sekundärxylem-Tracheiden. Dennoch steht auch ein deutlicher Unterschied zu Buche: das homogene Holz von *A. ezonata* im Gegensatz zu dem deutlich segmentierten Holzkörper von *A. bistrinata*. In einem Beispiel (K 675) von *A. bistrinata* können die klar separierten Holzfaszikel bis zur Stammpерipherie über eine Distanz von 45 mm verfolgt werden; ein jüngst gefundenes, noch unbeschriebenes Exemplar (KH 0052) zeigt kontinuierlich verlaufende interfaszikuläre Markstrahlen auf über 90 mm Holzkörperbreite. Dieses Merkmal gilt es künftig bei der Untersuchung verschiedener ontogenetischer Stadien im Auge zu behalten. Einen der bekanntesten und mehrfach in Lehrbüchern als *A. bistrinata* abgebildeten Calamiten stellen wir nach der Revision zu *A. ezonata* (Taf. XI, 1-2). Er trägt die Sammlungsnummer K1 und wurde zuerst von Sterzel (1918, pl. 5, fig. 71) publiziert. Ein erst vor wenigen Jahren gefundener Calamit (K 5849) wurde ebenfalls zu *A. ezonata* gestellt (Taf. XI, 3-5). Dagegen ist es schwer, Abdruckerhaltungen wie die bekannten Markraumausgänge einer der anatomisch erhaltenen Arten zuzuordnen. Zwei Beispiele seien hier erwähnt, die unterschiedliche Proportionen zwischen Markraum und Holzkörper aufweisen (Taf. X, 3-4), beim Vergleich des Markraumes allein aber gut zu den Dimensionen von K 1 (*A. ezonata*) passen. Letztlich bleibt aber die Einsicht, ohne Anatomie keine Zuordnung zu *A. ezonata* oder *A. bistrinata* vornehmen zu können.

Welche der anatomischen Merkmale für die Taxonomie relevant sind, wird in der Literatur vielfältig diskutiert. Einige der Merkmale weisen eine beträchtliche Variabilität auf und sind daher wenig hilfreich. Andere bedürfen weiterer Untersuchungen, um in Kenntnis ihrer Veränderung während der Ontogenese den Wert für die Systematik beurteilen zu können. WANG et al. (2006) erwähnen u.a. Wanddurchbrüche im Parenchym des Holzes von *Arthropitys yunnanensis*. Dies ist zweifellos ein interessantes, vor allem von Gymnospermen bekanntes Merkmal. Einige Formen unter dem reichen, noch unpublizierten Calamitenmaterial aus dem Perm von Tocantins, Brasilien, zeigen ähnliche Aspekte. Mitunter wird selbst der Tracheidengröße im Sekundärxylem systematische Bedeutung zugeschrieben (CICHAN & TAYLOR 1983). Während solche Arten wie *A. deltoides* (CICHAN & TAYLOR 1983) und *A. yunnanensis* (WANG et al. 2006) im Durchschnitt relative große Tracheidendurchmesser (um 70 μm) aufweisen, zeigen andere Arten wie beispielsweise *A. communis* und die sehr ähn-

Tafel X

- Fig. 1 Tuffabdruck zeigt die Oberflächenerhaltung von *Arthropitys bistrinata*. Beachte die engständigen Nodien, zwei Nodien mit Wirteln und großen Verzweigungsnarben und die Stammbeblätterung vom Typ *Calamophyllites* (Pfeil und Detailabbildung), MfNC K 5487, Maßstab 50 mm.
- Fig. 2 *Arthropitys bistrinata*, Radial- und Querschnitt einer kleinen Achse. Beachte die Vergrößerung des Markraumes im Bereich der Wirtel, MfNC K 3271.
- Fig. 3 Marksteinkern eines Calamiten mit geringem Sekundärzuwachs (Pfeil), eingebettet in Tuff, Chemnitz, MfNC K 5629, Originalgröße.
- Fig. 4 Marksteinkern eines Calamiten mit starkem Sekundärzuwachs (Pfeil), eingebettet in Tuff, Chemnitz, MfNC K 5627, Maßstab 10 mm.

Tafel XI *Arthropitys ezonata*

- Fig. 1 Längsschnitt eines Stammes zeigt den Markraum, die primären und sekundären Gewebe. Beachte die engständigen Nodien unmittelbar unterhalb des Wirtels (Pfeil), MfNC K 1.
- Fig. 2 Tangentialschnitt von K1 zeigt die Verzweigungsnarben eines Wirtels (Pfeil), Maßstab 10 mm.
- Fig. 3 Stammstück mit einem Adventivpross, MfNC K 5849.
- Fig. 4 Querschnitt des Stammes in Fig. 3.
- Fig. 5 Querschnitt des Adventivprosses aus Fig. 3, Maßstab 5 mm.

liche *A. junlianensis* wesentlich kleinere Tracheiden (um 35 μm bis 50 μm). Wie im Falle von *A. ezonata* mit ihrem bis 330 mm ausgedehnten Holzkörper gezeigt werden konnte, besteht eine nicht zu unterschätzende Variabilität von Größe und Form zwischen den Tracheiden nahe des Markraumes und jenen an der Stammpерipherie (RÖSSLER & NOLL 2006). Auch der Generotypus *A. bistrata* weist diese Variabilität zwischen internem und externem Holz auf. Möglicherweise wurde diese Veränderung bislang auch deshalb unterbewertet, weil nur wenige Calamiten-Exemplare Holzdicken erreichen, bei denen signifikant zwischen innerem und äußerem Holz unterschieden werden kann, wenngleich dies bei den massigen Sekundärhölzern der Gymnospermen (*Dadoxylon*) Untersuchungspraxis darstellt (FALCON-LANG 2005). Bei anderen Calamiten, wie beispielsweise *A. stercelii* bleibt trotz relativ dicker Holzkörper die Variation der Tracheidengrößen zwischen initialem Sekundärxylem und jenem an der Stammpерipherie eher klein.

Die Anzahl der publizierten *Arthropitys*-Arten ist sicher etwas überhöht. Wie auch andere Forscher betonen (z.B. WANG et al. 2003), dürften einige dieser „Taxa“ lediglich ontogenetische Stadien verkörpern. Wir denken, mit dem Konzept, im Perm von Chemnitz derzeit drei Arten, *A. bistrata*, *A. ezonata* und *A. stercelii*, aushalten zu können und diese sowohl an der Anatomie als auch am Verzweigungstyp festmachen zu können, eine konsistente Arbeitsgrundlage vorgelegt zu haben.

Obwohl ohne taxonomische Relevanz soll noch das Auftreten von Jahring-ähnlichen Wachstumszonen in *A. stercelii* erwähnt werden. Mit einigen Ausnahmen (z.B. ANDREWS & AGASHE 1965; SCOTT et al. 1986), fehlen Wachstumszonen bei den meisten Calamiten des Karbons. Dagegen konnten diese mehrfach im Perm von Brasilien und China belegt werden (RÖSSLER 2006, WANG et al. 2006) und ebenso in Chemnitz. Wenngleich die Abstände zwischen den einzelnen Wachstumszonen stark variieren, so war es doch möglich, die gleiche Abfolge unterschiedlicher Wachstumszonen an verschiedenen Stämmen des gleichen Fundortes zu erkennen. Sie verlaufen kontinuierlich um den gesamten Stamm, doch die Durchmesser der Tracheiden außerhalb/innerhalb der Wachstumszonen unterscheiden sich weniger stark als die Zellwanddicken. Da Chemnitz im unteren Perm von starker vulkanischer Tätigkeit gekennzeichnet war, könnte ein Zusammenhang bestehen zwischen Vulkaneruptionen/Aschefällen und Wuchsunterbrechungen durch vorübergehende Umweltveränderungen. Regelrechte traumatische Ereignisse, die durch Vulkanismus, Brände u.ä. verursacht worden sein könnten, können wir belegen (Taf. VIII, 5). Andererseits können wir auch Saisonalität als Ursache für die Ausbildung von Wachstumszonen im Holz nicht ausschließen. Dies wird neben einigen Beobachtungen am Fossilmaterial (z. B. Abwurf saisonaler Triebe, u.a bei *Calamitea striata*, vgl. RÖSSLER & NOLL 2007) auch durch neuere Klimamodelle für das frühe Perm Europas (RÖSCHER & SCHNEIDER 2006) gestützt.

4. 2 Vergleiche mit anderen Erhaltungsformen

Die Mehrzahl der fossilen Calamitenreste sind Abdrücke, insbesondere Sedimentkerne und Hohlformen der Markräume. Dagegen finden sich Abdrücke der äußeren Stammoberflächen schon seltener. In beiden Fällen sind Vergleiche mit permineralisiertem Material problematisch. Wie die Historie der Calamitenforschung anschaulich belegt, verbergen unterschiedliche Erhaltungsformen mitunter, dass es sich um ein und dieselbe Pflanze handelt (RÖSSLER & NOLL 2007). Nicht zu unterschätzen sind am Abdruckmaterial gewonnene Zusatzinformationen bezüglich der Verzweigung, die ihrerseits Wuchsstrategien der Pflanzen offenbart und so bei der Rekonstruktion hilft. Es gibt nur wenige Beispiele, bei denen der direkte Vergleich zwischen Stücken in Abdruck- und anatomischer Erhaltung an einem Fundort möglich ist. So auch in Chemnitz: K 5487 (Taf. X, 1) ist als Abdruck im Tuff erhalten und zeigt den Oberflächenaspekt von *A. bistrata* mit anhaftenden Blattresten und Wirteln von Verzweigungsnarben. Die Blätter sind vom Typ *Calamariophyllum zaeiforme*, einer Art Stammbeblätterung im Knotenbereich, wie durch WEISS (1884) von Wettin (Oberkarbon der Saalesenke) und kürzlich von NOLL (2001) vom Donnersberg (Saar-Nahe-Senke) belegt werden konnte. K 5487 geht auf einen kleineren Stamm zurück, die Wirtel der Verzweigungsnarben sind noch gut zu erkennen, und werden somit nicht während des sekundären Dickenwachstums überwachsen.

Generell ist die permineralisierte *A. bistrata* vergleichbar mit den Abdruckerhaltungen von *Calamites undulatus* (STERNBERG) emend. KIDSTON & JONGMANS (BARTHEL 2002) und *Calamites alternans* (GERMAR) STUR in Markraumerhaltung oder *Calamites varians* var. *insignis* WEISS bzw. *Calamites goeppertii* ETTINGSHAUSEN in Oberflächenerhaltung. Der als *Calamitina* HIRMER bekannte Verzweigungstyp scheint variabler zu sein als in bekannten Rekonstruktionen zu sehen ist. Die beblätterten Zweige sind distich, zeigen Blätter vom Typ *Asterophyllites equisetiformis* und Strobili vom Typ *Palaeostachya thuringiaca* (BARTHEL 2001). Weitere Merkmale sind erkennbar in permineralisierten Achsen. Bei *A. ezonata* (Taf. XI, 1) sind die kürzesten Internodien unmittelbar unter dem nächstfolgenden Wirtel zu beobachten. Dagegen variieren sowohl die Anzahl der verzweigungslosen Knoten zwischen den Wirteln als auch die Internodienlängen beträchtlich, was Umweltfaktoren wie z.B. der Nährstoff- oder Wasserverfügbarkeit geschuldet sein dürfte. Die taxonomische Relevanz der letztgenannten Merkmale wurde früher weit überschätzt (vgl. STUR 1887).

Der Verzweigungstyp von *A. bistrata* korrespondiert mit solchen Formen wie *Calamites schützei* (STUR 1887, Text-fig.

34-38), die ebenfalls Wirtel zeigt, welche durch 5-13 verzweigungslose Knoten getrennt werden. Ein anderes Beispiel ist *Calamites approximatus* BRONGNIART aus dem Oberkarbon von St. Étienne (Frankreich), das von STUR (1887, Text-fig. 16-17) in die Synonymie von *C. schützei* gestellt wurde, was RENAULT (1890, pl. LII, fig. 6; pl. LIII, fig. 1) bestätigte. Den gleichen Verzweigungstyp weist *A. stephanense* von St. Étienne auf (RENAULT 1890, pl. LIV, fig. 1).

Bei *A. bistrinata* sitzen gelegentlich einzelne verholzte Verzweigungsnarben zwischen den Wirtel tragenden Knoten. Diese werden als Adventivsprosse gedeutet. Auch eine der Abdruckerhaltungen, *Calamites sachsei* zeigt diesen Aspekt (STUR 1887, Taf. V, fig. 1).

Der quincunx-Verzweigungstyp von *Arthropitys sterzelii* ist bekannt von der *Calamites cruciatus*-Gruppe, welche dafür errichtet wurde. Verzweigungen kommen an jedem Knoten vor, wobei selbige in aufeinander folgenden Knoten alternieren und übereinander liegen in jedem zweiten Knoten. Dieses breit angelegte Morpho-Taxon finden wir bei einer Reihe von Calamiten-Erhaltungsformen wieder. Dazu gehören die Markraumausgüsse vom Typ *Calamites multiramis* WEISS oder auch die permineralisierte *Calamitea striata* COTTA. Diese Beispiele belegen, dass die Kenntnis der Verzweigung allein nicht ausreicht, um Arten verlässlich abzugrenzen. STUR (1887, p. 31, Text-fig. 6-9) illustrierte ein Stück als *Calamites bistrinatus* und hielt es dennoch für konspezifisch mit *Calamites infractus*. Beide zeigen erneut, wie unterschiedliche Erhaltungsformen ein und derselben Pflanze verschiedene Arten vortäuschen. Dieses Exemplar wurde in der Sammlung des Sächsischen Landesamtes für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie Freiberg gefunden und nunmehr als *Arthropitys sterzelii* klassifiziert.

5 Zusammenfassung und Ausblick

Die rasche Erkennbarkeit eines fossilen Calamiten steht im krassen Gegensatz zu der Möglichkeit, ihn bis auf Artebene bestimmen zu können. Wir kombinieren erstmals für Material von der Typuslokalität Merkmale der Verzweigung mit jenen der Holzanatomie. Dies hat den Vorteil, dass konsistentere Taxa definiert werden können. Ferner wird versucht, die ontogenetische Variabilität der Gewebe und Organe angemessen zu berücksichtigen sowie Merkmale für die Systematik auszuschließen, welche auf edaphische und ökologische Fluktuationen im Lebensraum zurückgehen. Kleine, wenig aussagekräftige Fragmente, die früher zur Errichtung neuer Arten nicht selten herangezogen wurden, nutzen wir lediglich zu Vergleichszwecken.

Auf diesem Wege haben wir zwei grundlegend verschiedene Verzweigungstypen unter dem bislang als *Arthropitys bistrinata* bezeichneten Material feststellen können, die jeweils auch spezifische anatomische Merkmale zeigen. Bezüglich ihrer Lebensräume, Morphologie und Anatomie wurden die Calamiten lange Zeit als sehr uniforme Gruppe aufgefasst, wenngleich mit *Calamites gigas* ein weit verbreiteter Rotliegend-Calamit bereits seit längerem zur Vorsicht Anlass gab (BARTHEL 1983). Generell haben wir es wohl bei den Calamiten des Rotliegend mit anderen Erscheinungen zu tun als es noch in den Küstenmoorwäldern des Karbons war. Sekundärzuwachs war hier gering, im Rotliegend ist es die Regel. Aus dem Studium der Calamiten des Perms war es möglich, ein drastisch verändertes Bild von dieser Pflanzengruppe zu zeichnen. Wie dies z. B. bei den Gymnospermen seit längerem akzeptiert ist, haben auch Pteridophyten soviel adaptiven Spielraum, auf veränderte Bedingungen zu reagieren. Die sich im Jungpaläophytikum aus geotektonischen und klimatischen Gründen verändernden Biotope haben auch unter den Calamiten ein neues Bild hervorgerufen. Funde aus den fluviolakustrinen Ablagerungen von Tocantins/Brasilien und aus den Chemnitzer Tuffen liefern zahlreiche Beispiele dafür.

Das Studium der größten jemals gefundenen Calamiten zeigt anschaulich die Existenz verschiedener Verzweigungstypen und höherer Variabilität als bislang vermutet. Neue Funde bestätigen, dass nur wenige Verzweigungen (Adventivsprosse) permanent und verholzt waren. Dies dürfte die Überlegungen zur Biomechanik der Calamiten grundlegend verändern (Taf. III, 1; Taf. V, 1-2). Außerdem zeigen die Pflanzen ein beträchtliches sekundäres Dickenwachstum, worauf jedoch von den Erhaltungen der Markraum-Abdrücke nicht geschlossen werden kann. Daher fehlen jene, die Biomechanik der Stämme an stärksten beeinflussenden Verzweigungen oftmals in den Rekonstruktionen oder sind zeichnerisch zu stark den rezenten Vorbildern aus der Schachtelalm-Verwandtschaft entlehnt. Die unverholzten, assimilierenden Zweige, die an der Markraumperipherie zu sehen sind, wurden möglicherweise nur saisonal produziert und in trockenen Perioden wiederholt abgeworfen (RÖSSLER & NOLL 2006).

So wie klimatische Zyklizität durch die Wachstumszonen an *Arthropitys*-Stämmen suggeriert wird, so finden wir bei *A. ezonata* aus Chemnitz ein eher homogenes, sehr lockeres Holz, welches etwa 50% Parenchym aufweist. Es liegt nahe, dies in einer zunehmend dynamischeren Umwelt als Wasserspeicherung zu verstehen. Ein hohes Individualalter ist bei Stämmen bis 60 cm Durchmesser ohnehin anzunehmen. Was die Bewurzelung angeht, so wurden mehrfach verholzte Wurzeln mit Sekundärzuwachs gefunden, ein Rhizom wurde nirgends nachgewiesen. Möglicherweise diente es hier nur noch der vegetativen Vermehrung und verlor seine Funktion zu einem Zeitpunkt in der frühen Ontogenese, als die Pflanzen begannen, beblätterte Zweige zu entwickeln und stärker zu assimilieren. Hier kommen wir zurück auf die Anregungen durch GRAND'EURY (1877, pl. III, fig. 1), LEISTIKOW (1962, pl. XV, fig. 85) und BARTHEL (2002). Nur die ganzheitliche

Betrachtung sämtlicher Aspekte der primären und sekundären Gewebe, der Verzweigung und der Veränderungen in der Individualentwicklung kann der Calamiten-Wuchsform als Ganzes gerecht werden und schließlich zu besserer Kenntnis über die ausgestorbenen Schachtelhalm-Riesen führen.

Dank

Wir danken MANFRED BARTHEL (Berlin), JEAN GALTIER (Montpellier) and JASON HILTON (Birmingham) für hilfreiche Diskussion und Literaturhinweise. PETA HAYES (London), STEPHAN SCHULTKA (Berlin), AXEL FRIEBE (Freiberg), BERND TUNGER, SVEN EULENBERGER und ANDREAS VORSATZ (alle Chemnitz) haben Sammlungsmaterial zur Untersuchung zur Verfügung gestellt. Unser Dank geht an EVGENIY POTIEVSKY (Chemnitz) für die Zeichnung der Rekonstruktionen. THORID ZIEROLD hat das Typusmaterial in London ausgeliehen und für die kurze Zeit der Untersuchung an den Ort der Entstehung zurück gebracht, HARALD WALTER (Freiberg), RALPH KRETZSCHMAR, VOLKER ANNACKER und FRED RICHTER (Chemnitz) danken wir für vielfältige Unterstützung.

Literatur

- ANDREWS, H.N. & AGASHE, S.N. (1965): Some exceptionally large calamite stems. – *Phytomorphology*, 15(1): 103-108.
- BARTHEL, M. (1976): Die Rotliegendflora Sachsens. – *Abh. Staatl. Mus. Min. Geol.*, **24**: 1-190; Dresden.
- BARTHEL, M. (1983): Die Pflanzenwelt. In: HAUBOLD, H. (Hrsg.): *Die Lebewelt des Rotliegenden*. Die Neue Brehm-Bücherei, 2. Aufl., S. 63-131; Lutherstadt Wittenberg (A. Ziemsen).
- BARTHEL, M. (2001): Pflanzengruppen und Vegetationseinheiten der Manebach-Formation. – *Beitr. Geol. Thüringen N.F.*, **8**: 93-123.
- BARTHEL, M. (2002): *Calamites undulatus* in Manebach (Thüringer Wald). – *Veröff. Naturkundemuseum Erfurt*, **21**: 7-13.
- BARTHEL, M. (2004): Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Teil 2: Calamiten und Lepidophyten. – *Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen*, **19**: 19-48.
- BOUREAU, E. (1964): *Traité de Paléobotanique*, tome III – Sphenophyta, Noeggerathiophyta, Paris (Masson et Cie).
- CICHAN, M.A. & TAYLOR, T.N. (1983): A systematic and developmental analysis of *Arthropitys deltoides* sp. nov. – *Botanical Gazette* **144**(2): 285-294.
- COTTA, B. (1832): Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau. Leipzig (Arnoldische Buchhandlung).
- EGGERT, D.A. (1962): The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. – *Palaeontographica Abt. B*, **110**: 99-127; Stuttgart.
- FALCON-LANG, H. (2005): Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. – *Palaeontology*, **48**: 171-183.
- FREYET, P.; GALTIER, J.; RONCHI, A.; SCHNEIDER, J.W.; TINTORI, A. & WERNEBURG, R. (2002): Early Permian continental biota from Southeastern Sardinia (Ogliastra and Gerrei). – *Rend. Soc. Paleont. Ital.*, **1**: 169-176.
- GERRIENNE, P.; FAIRON-DEMARET, M. & GALTIER, J. (1999): A Namurian A (Silesian) permineralized flora from the Carrière du Lion at Enghoul (Belgium). – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **107**: 1-15; Amsterdam.
- GÖPPERT, H.R. (1864): Die fossile Flora der Permischen Formation. – *Palaeontographica*. Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt, **12**: 1-124.
- GRAND'EURY, F. C. (1877): Flore Carbonifère du Département de la Loire et du Centre de la France. – *Mém. L'Acad. Sci.*, XXIV, Atlas.
- HILTON, J.; WANG, S.-J.; GALTIER, J. & LI, C.-S. (2001): An Early Permian plant assemblage from the Taiyuan Formation of northern China with compression/impression and permineralized preservation. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **114**: 175-189; Amsterdam.
- KERP, H.; NOLL, R. & UHL, D. (2007): Vegetationsbilder aus dem saarpfälzischen Permokarbon. In: Schindler, T. & Heidtke, U.H.J. (Hrsg.): *Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten*. – *Pollichia Sonderveröffentlichung Nr. 10*: 76-109.
- KIDSTON, R. (1886): Catalogue of the Palaeozoic plants in the department of geology and palaeontology. British Museum (Natural History), London.
- LEISTIKOW, K.-U. (1962): Die Wurzeln der Calamitaceae. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.
- MARTÍN-CLOSAS, C. & GALTIER, J. (2005): Plant taphonomy and paleoecology of Late Pennsylvanian intramontane wetlands in the Graissessac-Lodève Basin (Languedoc, France). – *Palaios*, **20**: 249-265.
- NOLL, R. (2001): Ein zierlicher Calamit vom Donnersberg. – *Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz*, **24**: 51-58.

- NOLL, R.; RÖSSLER, R. & ROJKO, R. (2004): Neue permische Pflanzen und deren ungewöhnliche Wuchsorte. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **27**: 29-38.
- RENAULT, M.B. (1890): Études sur le terrain houiller de Commentry. Flore Fossile, Deuxième Partie, S. 381-712.
- RÖSCHER, M. & SCHNEIDER, J.W. (2006): Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. In: LUCAS, S.G.; CASSINIS, G. & SCHNEIDER, J.W. (Hrsg.): Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. – Geological Society London Spec. Publ., **265**: 95-136.
- RÖSSLER, R. (Hrsg.) 2001: Der versteinerte Wald von Chemnitz. Katalog zur Ausstellung Sterzeleanum. 253 S.; Chemnitz (Museum für Naturkunde).
- 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 Spec. Publ., **265**: 39-63.
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2002): Der permische versteinerte Wald von Araguaina/Brasilien – Geologie, Taphonomie und Fossilführung. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **25**: 5-44.
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2006): Sphenopsids of the Permian (I): The largest known anatomically preserved calamite, an exceptional find from the petrified forest of Chemnitz, Germany. – Rev. Palaeobot. Palynol., **140**: 145-162; Amsterdam.
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2007): *Calamitea* Cotta, the correct name for calamitean sphenopsids currently classified as *Calamodendron* Brongniart. – Rev. Palaeobot. Palynol., **144**: 157-180.
- SCHENK, A. (1888): Die fossilen Pflanzenreste. Breslau (Eduard Trewendt).
- SCOTT, A.C.; MEYER-BERTHAUD, B.; GALTIER, J.; REX, G.M.; BRINDLEY, S.A. & CLAYTON, G. (1986): Studies on a new Lower Carboniferous flora from Kingswood near Pettycur, Scotland. I. Preliminary report. – Rev. Palaeobot. Palynol., **48**: 161-180; Amsterdam.
- 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.
- STERZEL, J.T. (1918): Die organischen Reste des Kulms und des Rotliegenden der Gegend von Chemnitz. – Abh. Königl. Sächs. Ges. Wiss., Math.-phys. Kl., **35**(5): 205-315.
- STUR, D. (1881): Zur Morphologie der Calamarien. – Sitzungsberichte der k. Akad. Wiss., math. Naturw. Cl. 1 Abt., **83**: 409-472.
- STUR, D. (1887): Die Carbonflora der Schatzlarer Schichten. Abteilung 2: Die Calamiten. In: Beiträge zur Kenntnis der Flora der Vorwelt. – Abhandlungen der K.K. Geologischen Reichsanstalt, **11**: 1-240.
- SÜSS, H. & RANGNOW, P. (1984): Die Fossiliensammlung Heinrich Cottas im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. – Neue Museumskunde, **27**: 17-30; Berlin.
- TUNGER, B. & EULENBERGER, S. (1996): Versteinertes Holz von Chemnitz – Neufunde 1990 bis 1995. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **19**: 35-48.
- WAGNER, R.H. & MAYORAL, E.J. (2007): The Early Permian of Valdevaria in Sevilla province, SW Spain: basin history and climatic/palaeogeographic implications. – J. Iber. Geol., **33**: 93-124.
- WANG, S.J.; LI, SHENG-SHENG; HILTON, J. & GALTIER, J. (2003): A new species of the sphenopsid stem *Arthropitys* from Late Permian volcanoclastic sediments of China. – Rev. Palaeobot. Palynol., **126**: 65-81; Amsterdam.
- WANG, S.J.; HILTON, J.; GALTIER, J. & TIAN, B. (2006): A large anatomically preserved calamitean stem from the Upper Permian of southwest China and its implications for calamitean development and functional anatomy. – Pl. Syst. Evol., **261**: 229-244.
- WEISS, C.E. (1884): Steinkohlen-Calamarien (II). – Abh. Geol. Specialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten. Berlin, **5**, 2.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: [33](#)

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

Artikel/Article: [Die Calamiten der Gattung Arthropitys Goeppert 1864 im Versteinerten Wald von Chemnitz 89-112](#)