Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz	35	2012	29-38

Anatomische Beobachtungen am Sekundärxylem permischer Koniferen- und Cordaitenhölzer der Donnersberg-Formation

Robert Noll, Tiefenthal

Einleitung

Im südwestlichen Donnersberggebiet, in der Pfalz, werden immer wieder gut erhaltene Kieselhölzer von Koniferen und Cordaiten aus dem Rotliegend gefunden. Jakob Schuster (1908) lobte bereits die gute Erhaltung der Kieselhölzer dieses Fundgebietes. Es sind hier generell zwei unterschiedliche Typen von „Sekundärhölzern" zu beobachten, welche aufgrund anatomischer Merkmale den Pflanzengruppen der Koniferen oder Cordaiten zuzuordnen sind. Zu diesen Merkmalen gehören beispielsweise Markstrukturen, Battspuren und die Ausbildung des Primärxylems.
Seit Gothan (1905) werden beide Holztypen in der Sammelgattung *Dadoxylon* Endlicher 1847 zusammengefasst. Dies brachte jedoch keine Klarheit, sondern rief ein nahezu unüberblickbares Gewirr von Arten hervor und bedeutete sogar einen Rückschritt gegenüber Felix (1882). Charakteristische anatomische und morphologische Merkmale, die selbst zur Unterscheidung natürlicher Pflanzengruppen dienen können, wurden nach Gothan (1905) kaum beachtet und für die Systematik genutzt. Insofern war die Aussage Gothans (1905), man könne die Hölzer von Cordaiten und Koniferen nicht unterscheiden, auch deshalb verhängnisvoll, weil dies für lange Zeit unkritisch akzeptiert und damit Erkenntnisse verhindert wurden. Ein erster Schritt aus diesem Dilemma waren der Vergleich und die Bewertung mehrerer anatomischer Merkmale im Hinblick auf die angestrebte Unterscheidung isoliert und fragmentarisch vorkommender Hölzer durch Noll et al. (2005). Dabei war jedoch von nomenklatorischen Fragen abgesehen worden, deren Klärung entsprechend der Prioritätsregel im Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur im Gange ist (Rössler et al. im Druck).
Das Hauptaugenmerk bei der Unterscheidung jungpaläozoischer Koniferen und Cordaiten anhand ihrer Hölzer wurde auf den Radialschnitt gerichtet, wobei der Tangentialschnitt und vor allem der Querschnitt eher vernachlässigt wurden. Als Hauptunterscheidungsmerkmal des Sekundärxylems wurde nach Felix (1882) die unterschiedliche Anzahl der Hoftüpfelreihen auf den radialen Tracheidenwänden benutzt: Diese sind bei Koniferen ein- und zweireihig und bedecken die Zellwand in der Breite nicht, bei Cordaiten sind diese ein- bis mehrreihig und bedecken dabei die gesamte radiale Zellwand. Dieses Merkmal ist jedoch aus verschiedenen Gründen nicht ausreichend bzw. nicht immer zuverlässig. Bei schlechter Erhaltung und leicht schrägen Schnittlagen kann es zur optischen Überlagerung von Tüpfelreihen kommen. Mitunter wurden lediglich dünne Querschnitte angefertigt, welche die Anfertigung weiterer Schnitte nicht gestatten.
In dieser Arbeit soll aufgezeigt werden, dass bei gut erhaltenen Kieselhölzern und unter Nutzung solider Präparationstechnik in allen 3 Schnittebenen sämtliche Merkmale beobachtet werden können, die für eine zuverlässige Unterscheidung der pyknoxylen Gymnospermenhölzer dienen können und selbst Zusammenhänge zwischen den einzelnen Merkmalen deutlich werden.

Material und Methoden

Die bearbeiteten Kieselhölzer sind Feld-Lesesteine und stammen von zwei ca. 1 Kilometer voneinander entfernten Fundpunkten am Zuckerwald und am Franzoseneck in der Nähe des Weilers Wingertsweilerhof bei Winnweiler am Donnersberg. Alle abgebildeten Stücke befinden sich in der Sammlung des Autors.
Fundstück 1, Cordaitenwurzel, Fundort: am Zuckerwald (Abb. 1, 3, 5)
Fundstück 2, Sekundärxylem einer Konifere, Fundort: am Zuckerwald (Abb. 2, 4, 6, 11)
Fundstück 3, Cordaitenast, Fundort: am Wingertsweilerhof (Abb. 7, 8, 12)
Fundstück 4, Primärxylem einer Konifere, Querschnitt, Fundort: am Zuckerwald (Abb. 9, 10)

Anschrift des Autors
Robert Noll, In den Birkengärten 30, 67311 Tiefenthal

Geografisch liegen die beiden Fundpunkte mit anderen Fundpunkten auf einer sich in nordöstlich-südwestlicher Richtung erstreckenden Linie, die mit dem Streichen der geologischen Schichten in diesem Gebiet zusammenfällt. Somit liegt die Vermutung nahe, dass es sich – soweit man das von Feldfunden sagen kann – um annähernd den gleichen Fundhorizont handelt. Stratigraphisch liegt dieser Fundhorizont im Bereich von Sandsteinen und Arkosen im Liegenden des Tuffs III in der mittleren Donnersberg-Formation.
An den Stücken wurden Schnitte und polierte Anschliffe in allen 3 Schnittebenen, quer, radial und tangential, hergestellt. Die mikroskopischen Aufnahmen entstanden unter Auflicht im Dunkelfeld mit dem Mikroskop Zeiss Axiotron und der digitalen Mikroskopkamera Zeiss Axiocam ERc 5S.

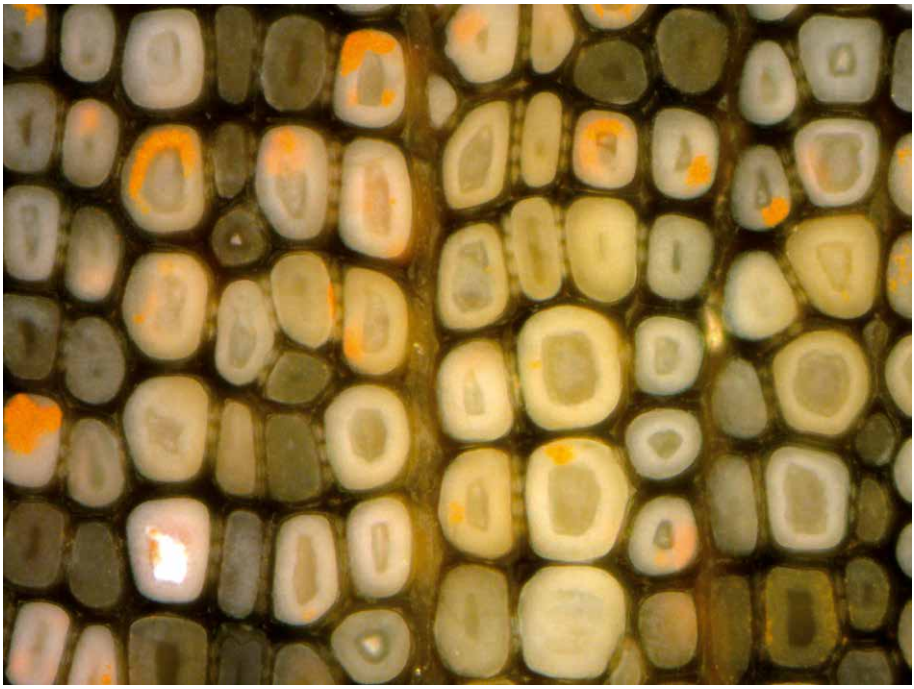

Abb. 1
Querschnitt
Cordaitenholz
Fundst. 1

Synoptische Beschreibung der Hölzer

Auf dem Querschnitt des Cordaitenholzes (Abb. 1) sind in radialen Reihen angeordnete Tracheiden zu erkennen. Bedingt durch ihren polygonalen Querschnitt berühren sich benachbarte Tracheidenwände fast auf dem gesamten Zellumfang. Die Holzzellen füllen so nahezu den gesamten vorhandenen Raum aus, es bleiben nur minimale Zellzwischenräume. Aufgrund dieser großflächigen Berührung der radialen Tracheidenwände finden dort mehrere, nebeneinander angeordnete Hoftüpfel Platz. In der Bildmitte von Abb. 1 ist zwischen den Tracheidenreihen ein einzelner schmaler Markstrahl angeordnet.
Die ebenso in radialen Reihen angeordneten Tracheiden des Koniferenholzes (Abb. 2) weisen einen eher rundlichen Querschnitt auf, so dass sie sich nur punktuell berühren und eine Vielzahl kleiner Zellzwischenräume entsteht. Bedingt durch die kleinflächige Berührung der radialen Zellwände ist hier nur Platz für eine oder zwei Hoftüpfelreihen. Im Bild sind zwei Markstrahlen zu erkennen.
Der Radialschnitt des Cordaitenholzes (Abb. 3) zeigt Tracheiden mit bienenwabenartig angeordneten, mehrreihigen Hoftüpfeln, welche nahezu die gesamte Breite der Zellwand bedecken. Die Hoftüpfel sind an ihren Rändern durch die Drängung leicht abgeflacht und haben größtenteils einen kleinen elliptischen Porus. Im Hintergrund, durch die Tracheiden teilweise verdeckt, ist ein horizontal verlaufender Markstrahl gerade noch erkennbar.
Das Koniferenholz (Abb. 4) zeigt dagegen nur Tracheidenwände mit ein und zwei Reihen Hoftüpfeln, welche somit nicht die gesamte Zellbreite einnehmen (Noll et al. 1999). Die rund ausgebildeten Hoftüpfel sind weniger gedrängt und nur auf der Ober- und Unterseite vereinzelt etwas abgeflacht und haben einen runden Porus. In der linken oberen Bildecke von Abb. 4 ist ein über den Tracheiden liegender Markstrahl noch schwach zu erkennen.

Auf dem Tangentialschnitt des Cordaitenholzes (Abb. 5) sind in den Tracheidenwänden die Hoftüpfel übereinander angeordnet. Zwischen den Tracheiden sind die Markstrahlen quer geschnitten mit lassen meist einreihig übereinander angeordnete ovale Parenchymzellen erkennen, welche in vertikaler Richtung etwas höher als breit sind.
Der Tangentialschnitt des Koniferenholzes (Abb. 6) zeigt gegenüber jenem des Cordaitenholzes kaum Unterschiede: Die Parenchymzellen der Markstrahlen haben einen eher rundlichen Querschnitt und in der rechten oberen Bildecke ist eine sich auf die Tangentialwand drehende Hoftüpfelreihe zu erkennen.

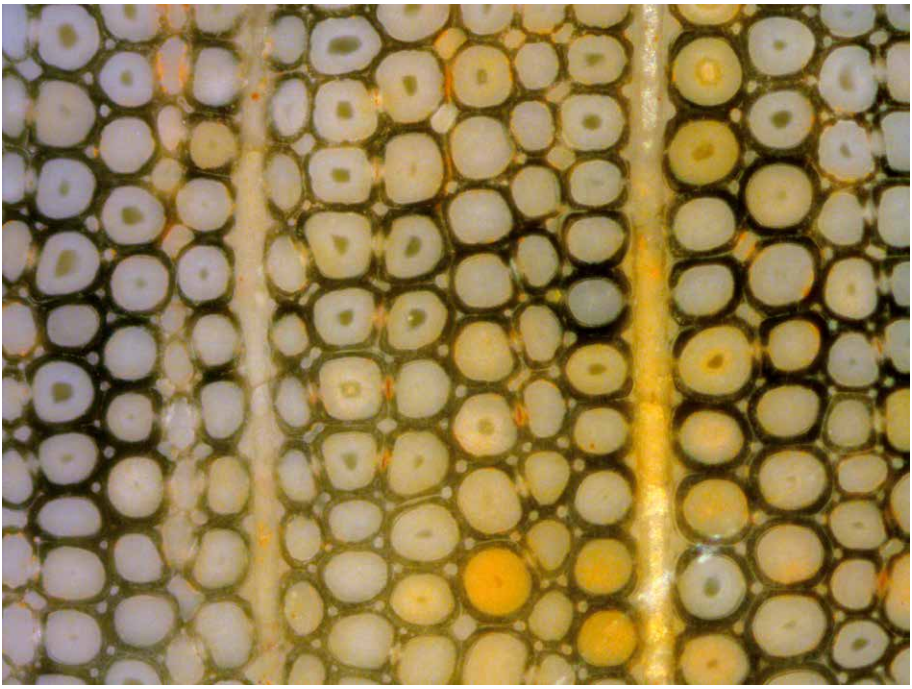

Abb. 2
Querschnitt
Koniferenholz
Fundst. 2

Diskussion

Aus den bisher gezeigten Sachverhalten ist zu schlussfolgern, dass für die Anzahl der Hoftüpfelreihen auf den Tracheidenwänden nicht nur die Querschnittsform der Tracheiden eine Rolle spielt, sondern auch die Größe der Tracheiden bzw. die Breite der radialen Tracheidenwände (vergleiche dazu auch Abb. 1, 2). Generell gilt: **Je breiter die radialen Berührungsflächen der Tracheiden, umso höher die Anzahl der Hoftüpfelreihen!**
Doch es wäre nicht angemessen, daraus ein untrügliches Bestimmungsmerkmal zu definieren, denn sowohl bei Cordaiten als auch bei Koniferen gibt es Fälle, welche die Variabilität dieses Merkmals erhöhen:
So kommen bei Cordaiten mitunter auch Hölzer mit kleineren Tracheidenquerschnitten vor, bei denen dann der radiale gleich dem tangentialen Abstand ist. Dadurch weisen diese Tracheiden eine eher rundliche Form auf (Abb. 7). Für diese Ausprägung sind vermutlich die Wachstumsbedingungen am Standort verantwortlich. Der Radialschnitt (Abb. 8) gibt dann entsprechend nur ein- und zweireihige Hoftüpfel zu erkennen, was leicht zu Verwechslungen mit Koniferenhölzern führen könnte. Obwohl bei den Koniferen generell einfache Hoftüpfelreihen überwiegen, sind im Falle kleinerer Zellquerschnitte auch bei Cordaiten ein- bis zweireihige Hoftüpfel zu finden.
Die Querschnittsformen der Tracheiden variieren jedoch auch bei Koniferen – hier insbesondere in Abhängigkeit von der Position in der Stele. Die eher polygonale Querschnittsform der Tracheiden im Primärxylem der Koniferen (Abb. 9) ist beispielsweise sehr ähnlich jener im Sekundärxylem der Cordaiten (vgl. Abb. 1). Im Radialschnitt sind somit neben den Spiraltracheiden, welche zuerst gebildet werden, auch einige Tracheiden mit mehrreihigen Hoftüpfeln zu erkennen (Abb. 10).

Eine weitere Schwierigkeit für die Bestimmung pyknoxyler Gymnospermenhölzer des Jungpaläozoikums wird dadurch bedingt, dass sich unter ihnen außer den Cordaiten und Koniferen auch frühe Ginkgophyten befinden dürften.

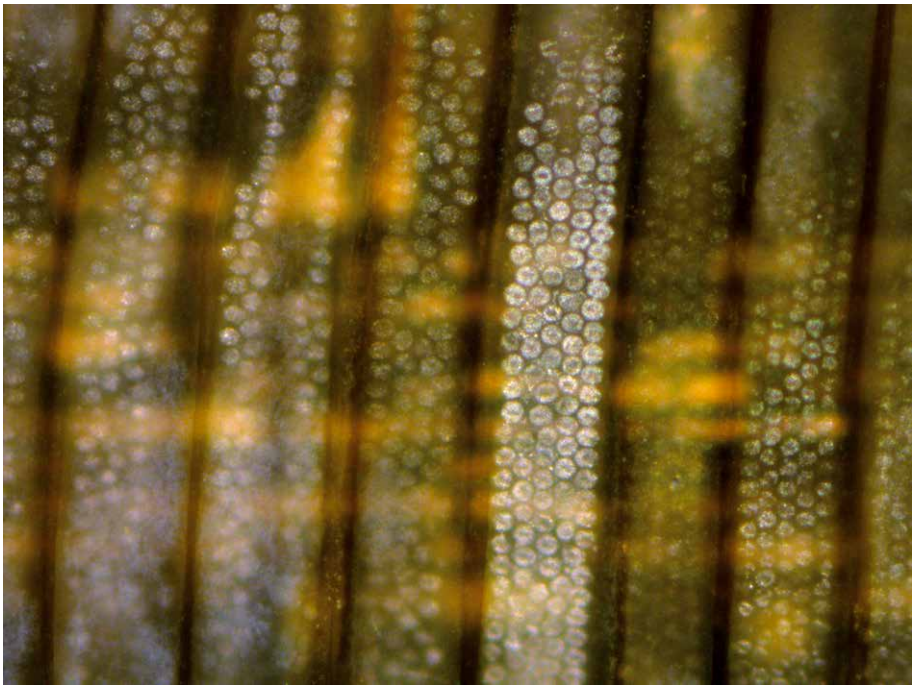

Abb. 3
Radialschnitt
Cordaitenholz
Fundst. 1

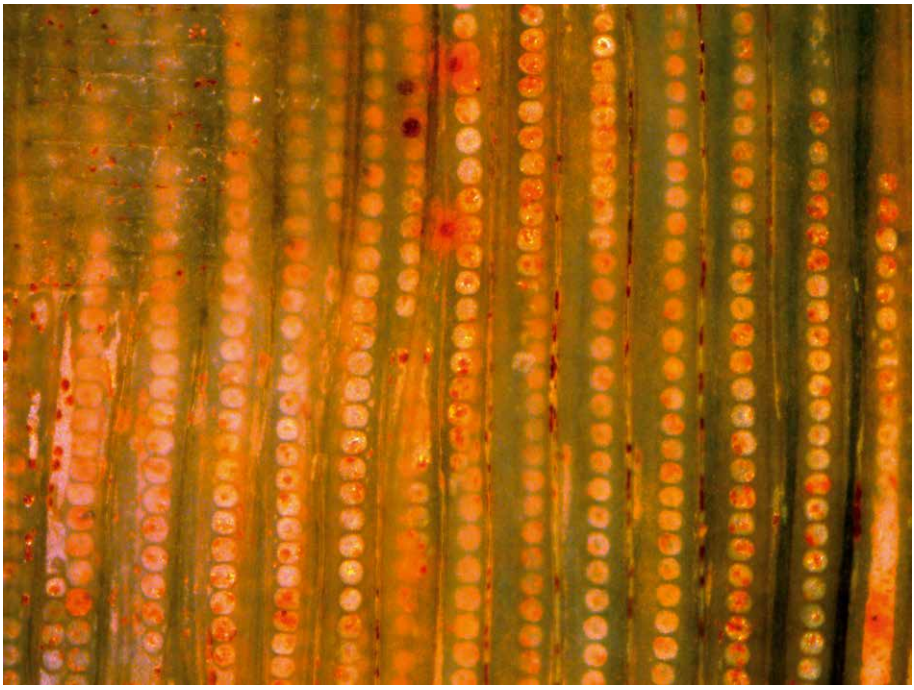

Abb. 4
Radialschnitt
Koniferenholz
Fundst. 2

Abb. 5
Tangentialschnitt
Cordaitenholz
Fundst. 1

Abb. 6
Tangentialschnitt
Koniferenholz
Fundst. 2

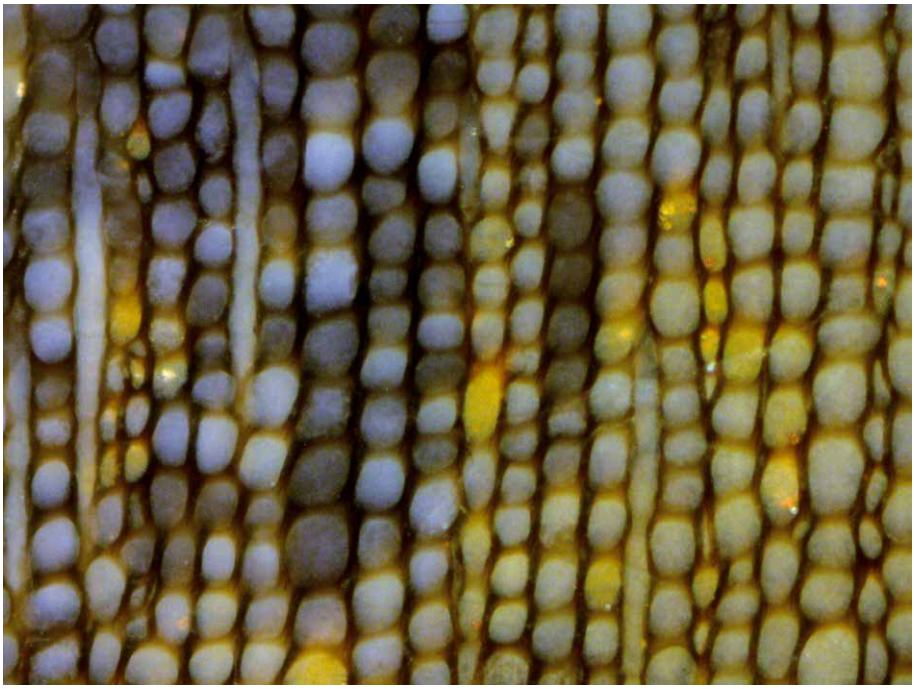

Abb. 7
Querschnitt
Cordaitenholz
Fundst. 3

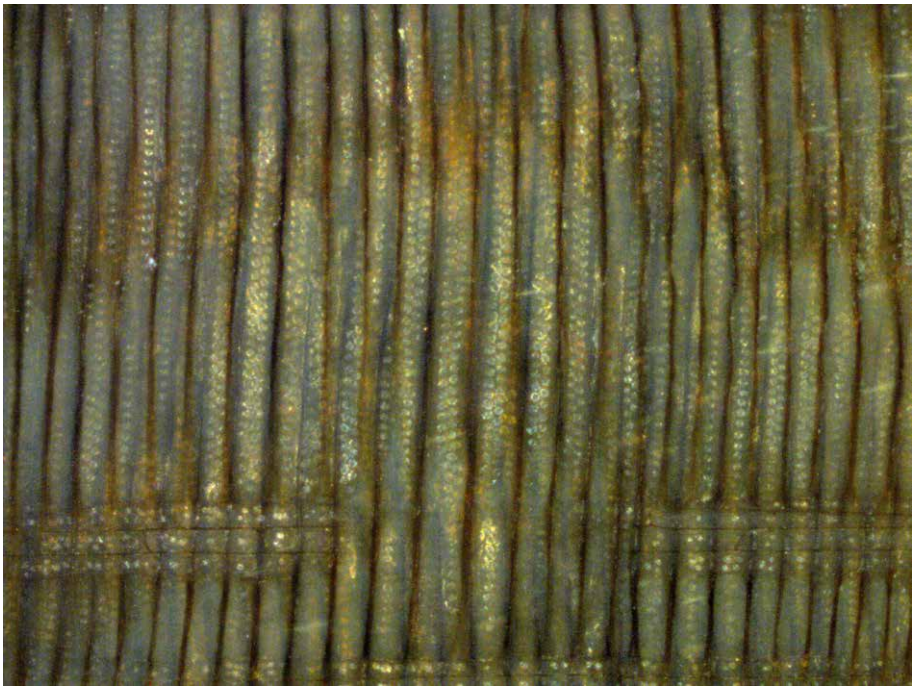

Abb. 8
Radialschnitt
Cordaitenholz
Fundst. 3

Abb. 9
Querschnitt
Primärxylem
Konifere Fundst. 4

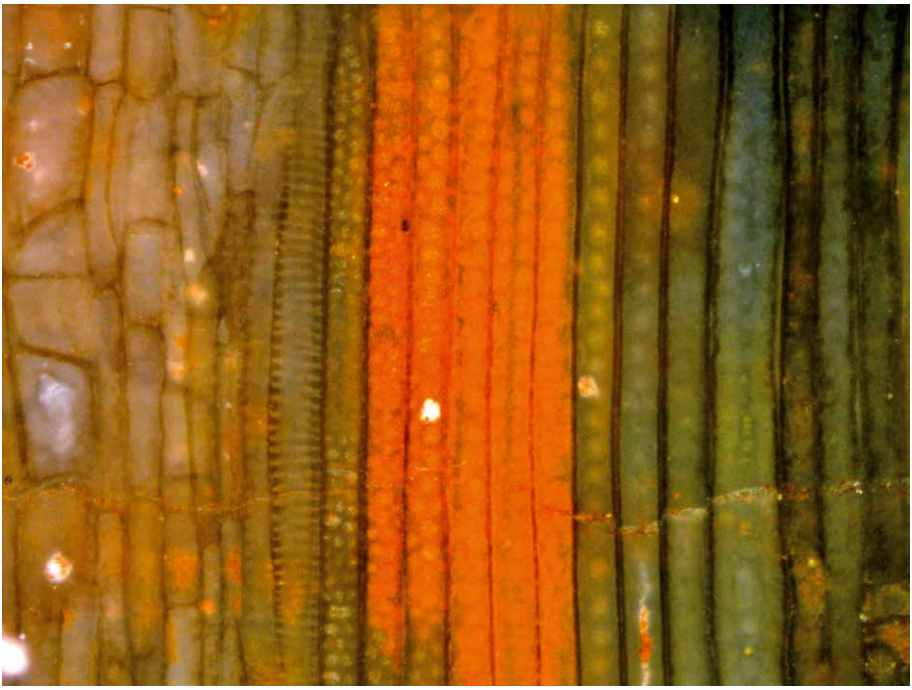

Abb. 10
Radialschnitt
Primärxylem
Konifere Fundst. 4

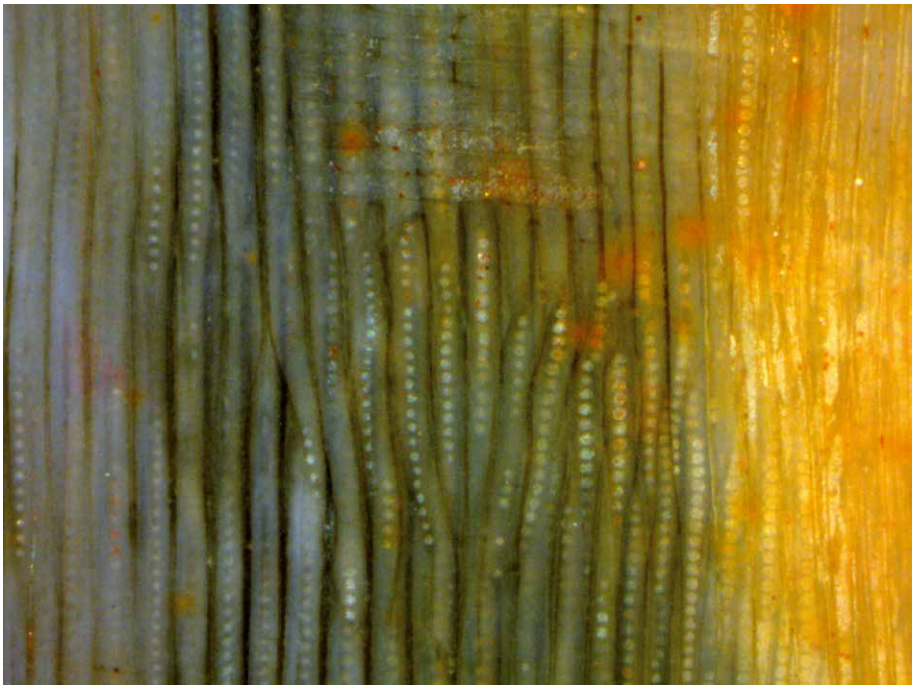

Abb. 11
Radialschnitt
Koniferenholz
Fundst. 2

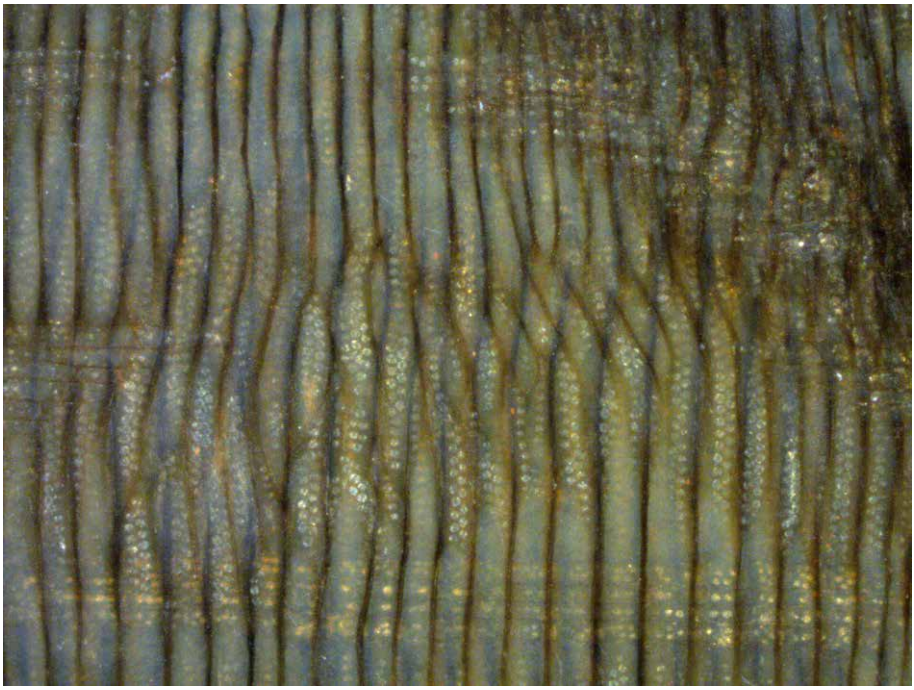

Abb. 12
Radialschnitt
Cordaitenholz
Fundst. 3

Allesamt weisen sie eine Reihe von Merkmalen auf, wie sie später vor allem für Ginkgophytenhölzer typisch sind. Eine solche „ginkgoale“ Holzstruktur, wie z. B. jüngst von Süss & Kelber (2011) an einem Holz aus dem fränkischen Keuper erkannt, findet sich nicht nur beim rezenten *Ginkgo biloba* L., sondern auch bei stammesgeschichtlich älteren Formen wie z.B. *Baieroxylon*, *Primoginkgoxylon* oder *Palaeoginkgoxylon* (Süss et al. 2009; Feng et al. 2010). Einen ersten Hinweis auf eine ginkgoale Holzstruktur liefert bereits der Querschnitt, wenn jeweils benachbarte der in radialen Reihen angeordneten Tracheiden verschieden große Durchmesser aufweisen (s. Abb. 7). Im Radialschnitt zeigt sich ginkgoale Holzstruktur an verschlungenen bzw. abbiegenden Tracheidenenden (Abb. 11, 12). Beide Aspekte gehören zusammen und werden mit nachträglichem bipolarem Längenwachstum der Tracheiden erklärt. Leider ist dieses Merkmal gleichermaßen bei frühen Ginkgophyten, bei paläozoischen Koniferen und Cordaiten gelegentlich zu finden. Ferner gelten runde Tracheidenquerschnitte, eine 1-2 reihige Tüpfelung mit abietoid bis araucarioider Anordnung als Charakteristika ginkgoaler Hölzer, sind jedoch auch bei den permischen Koniferen zu finden. Somit bleiben im Falle von *Baieroxylon* als einziges Unterscheidungsmerkmal nur die gelegentlich vorkommenden Spiralverdickungen der Sekundärxylem-Tracheiden übrig, denn diese kennt man von Koniferen und Cordaiten nicht.
Die Bestimmung und Zuordnung paläozoischer Kieselhölzer ausschließlich anhand der Struktur ihres Sekundärxylems wird daher immer mit Schwierigkeiten verbunden sein und aus wissenschaftlicher Sicht unbefriedigend bleiben.
Einreihige runde Hoftüpfel mit rundem Porus, wie im Koniferenholz, werden im Allgemeinen als evolutionäre Weiterentwicklung angesehen (Henes 1959). Die damit in Verbindung stehende, rundliche Querschnittsform der Tracheiden ist genauso als Weiterentwicklung bzw. Anpassung anzusehen. Runde Tracheiden bieten eine Reihe von Vorteilen für die biomechanischen Eigenschaften der Pflanze: Aus der Mechanik ist die runde Röhre als stabiles Element bekannt, da Querschnittskräfte aus allen Richtungen gleichmäßig aufgenommen und verteilt werden. Bündelt man mehrere Röhren zu einem Strang, vervielfachen sich die aufnehmbaren Kräfte sogar. Im Gegensatz zu rechteckigen Querschnitten, die sich im Strang nahezu vollflächig berühren, erfolgt bei runden Querschnitten die Berührung nur entlang einer schmalen vertikalen Linie, was zusätzlich die Elastizität des Strangs erhöht. Weiterhin ist der runde Querschnitt effizienter im Materialverbrauch und schafft zusätzlich eine wesentlich höhere Anzahl von Zellzwischenräumen. Der Vorteil für das Holz liegt also in einer verbesserten Elastizität und erhöhten Aufnahmefähigkeit von Kräften quer zur Achse. Auch Torsionskräften wie z. B. durch angreifenden Wind kann so bei kleinerem Materialaufwand widerstanden werden. Der Nachteil, die kleinere Berührungsfläche ließe weniger Flüssigkeitsaustausch zwischen den Zellen zu, dürfte durch die großen runden Pori vollauf kompensiert werden.
Die Entwicklung hin zu runden Tracheidenquerschnitten könnte auf eine Anpassung der Pflanzen an offene, insgesamt trockenere Standorte hindeuten und die Vielfalt der Lebensräume im Perm, vom dichten Sumpfwald bis hin zu locker bewaldeten trockenen Standorten der „uplands“ unterstreichen.

Schlussfolgerungen

1. In anatomischer Hinsicht unzureichend erhaltene Kieselhölzer, welche nur an wenigen Stellen brauchbare Merkmale zeigen, sind aufgrund der Zellüberschneidungen nicht bestimmbar. Nur Stücke, die über die gesamte Schnittfläche verteilt die gleichen Merkmale zeigen, gestatten eine hinreichend genaue Charakterisierung.

2. Die meisten anatomischen Merkmale eines Sekundärxylems werden durch ökologische Gegebenheiten wie beispielsweise Wachstumsbedingungen am Standort bestimmt bzw. stark beeinflusst (Creber 1977, Brison et al. 2001, Falcon-Lang 2005). Am gleichen Standort weisen daher unterschiedliche Arten ganz ähnliche Merkmale auf. Dagegen kann ein und dieselbe Art an unterschiedlichen Standorten anatomische Merkmale sehr unterschiedlich ausprägen. Leider wurden derartige Merkmale in der älteren Literatur mitunter unkritisch zur Unterscheidung von Arten herangezogen.

3. Im Paläozoikum sind einige urtümliche Merkmale wie z. B. solche, die auch unter „ginkgoaler Holzstruktur“ zusammengefasst werden, sowohl bei Koniferen als auch bei Cordaiten anzutreffen. Zu einer stärkeren Differenzierung der pyknoxylen Hölzer s.l. kam es offenbar erst im Verlauf des Mesozoikums.

4. Betrachtet man Abdruckfloren, so wird eine wesentlich größere Diversität sowohl der Koniferen als auch der Cordaiten deutlich, als dies anhand der Unterschiede anatomischer Merkmale an Hölzern reflektiert werden könnte (Florin 1938-45, Trivett & Rothwell 1991, Kerp et al. 1991, Lausberg & Kerp 2000, Barthel 2001). Deshalb sollte für systematische Belange mehr Wert auf primär angelegte Merkmale wie z. B. Mark- und Primärxylemstrukturen sowie die Anordnung und Ausbildung von Blatt- und Verzweigungsspuren gelegt werden.

Literatur

Barthel, M. (2001): Pflanzengruppen und Vegetationseinheiten der Manebach-Formation. - Beitr. Geol. Thüringen, N.F. **8**: 93-123; Jena.

Brison, A.-L.; Philippe, M. & Thevenard, F. (2001): Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? - Paleobiology, **27**, 3: 531-538.

Creber, G.T. (1977): Tree rings: a natural data-storage system. - Biological reviews, **52**: 349-383.

Endlicher, S. (1847): Synopsis Coniferarum. 368 S.; Sankt Gallen (Scheitlin & Zollilofer).

Falcon-Lang, H.J. (2005): Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. - Palaeontology, **48**: 171-183.

Felix, J. (1882): Über die versteinerten Hölzer von Frankenberg in Sachsen. - Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Leipzig, **9**: 9: 5-9; Leipzig (W. Engelmann).

Feng, Z.; Wang, J. & Rössler, R. (2010): *Palaeoginkgoxylon zhoui*, a new ginkgophyte wood from the Guadalupian (Permian) of China and its evolutionary implications. - Rev. Palaeobot. Palynol., **83**: 103-124

Florin, R. (1938-45): Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. I-VIII. - Palaeontographica B, **85**: 1-729; Stuttgart.

Gothan, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. - Abh. Königl. Preuß. Geol. Landesanst., N.F. **44**: 108 S.; Berlin.

Henes, E. (1959): Fossile Wandstrukturen untersucht am Beispiel der Tracheidenwände paläozoischer Gefäßpflanzen. In: Zimmermann, W. & Ozenda, P. G. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenanatomie. 108 S.; Berlin-Nikolassee (Gebrüder Borntraeger).

Kerp, J.H.F.; Poort, R.J.; Swinkels, H.A.J.M. & Verwer, R. (1990): Aspects of Permian palaeobotany and Palynology. IX. Conifer-dominated Rotliegend floras from the Saar-Nahe Basin (?Late Carboniferous-Early Permian; SW-Germany) with special reference to the reproductive biology of the earliest conifers. - Rev. Palaeobot. Palynol., **62**: 205-248; Amsterdam.

Lausberg, S. & Kerp, H. (2000): Eine Coniferen-dominierte Flora aus dem Unterrotliegend von Alsenz, Saar-Nahe-Becken, Deutschland. - Feddes Repertorium, **111**, 7/8: 399-426; Berlin.

Noll, R.; Wilde, V. & Goth, K. (1999): Kieselhölzer mit *Tylodendron*-Mark aus dem Pfälzischen Rotliegenden. - Natur und Museum, **129**, 2: 45-57.

Noll, R.; Rössler, R. & Wilde, V. (2005): 150 Jahre *Dadoxylon*. Zur Anatomie fossiler Koniferen- und Cordaitenhölzer aus dem Rotliegend des euramerischen Florengebietes. - Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **28**: 29-48; Chemnitz.

Rössler, R.; Philippe, M.; van Konijnenburg-van Cittert, J.K.H.; McLoughlin, S.; Sakala, J. & Zijlstra, G. (im Druck): Which name(s) should be used for *Araucaria*-like fossil wood? – Results of a poll. Taxon.

Trivett, M.L. & Rothwell, G.W. (1991): Diversity among Paleozoic Cordaitales. - N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **183**: 289-305; Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Museums für Naturkunde Chemnitz

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Noll Robert

Artikel/Article: Anatomische Beobachtungen am Sekundärxylem permischer Koniferen- und Cordaitenhölzer der Donnersberg-Formation 31-40