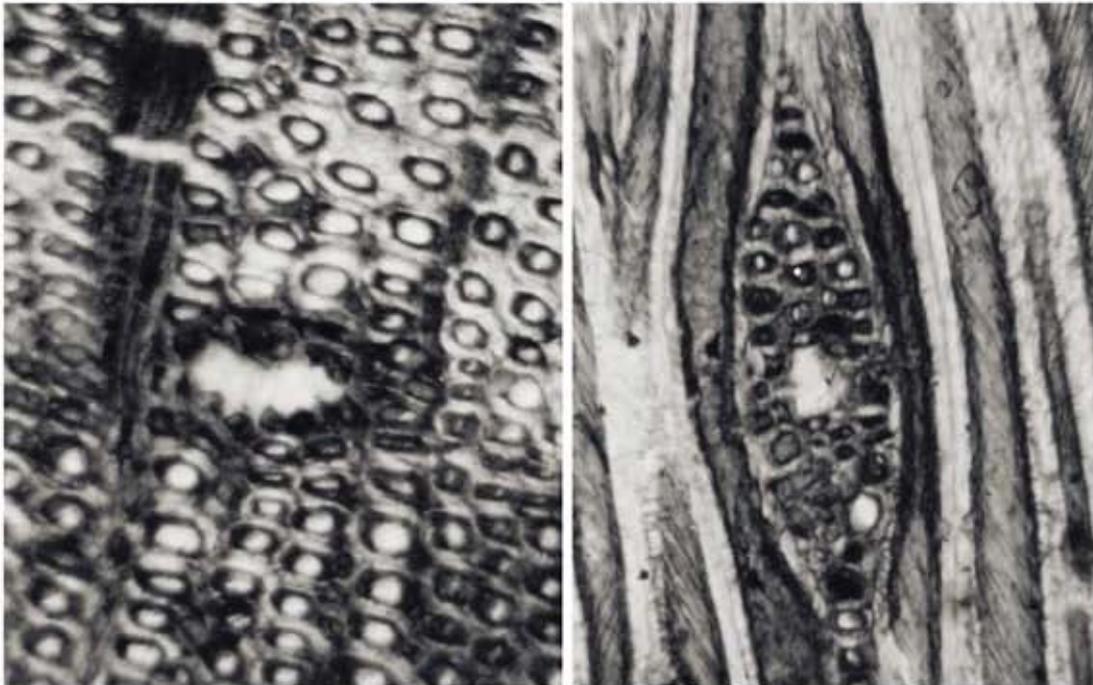


 **documenta**
n a t u r a e | n o . 1 6 9

München 2008

**Gymnospermenhölzer aus dem
Dänischen Moler (Paläozän-Eozän)**



C.-P. MALCHOW

DOCUMENTA NATURAE

Nr. 169

2008

ISBN-13: 978-3-86544-169-0

ISSN 0723-8428

ISBN-10: 3-86544-169-6

Herausgeber der Zeitschrift Documenta naturae im
Verlag (Publishing House) Documenta naturae - München (Munich)

Dr. Hans-Joachim Gregor, Daxerstr. 21, D-82140 Olching
Dr. Heinz J. Unger, Nußbaumstraße 13, D-85435 Altenerding

Vertrieb: Dipl.-Ing. Herbert Goslowsky, Joh.-Seb.-Bach-Weg 2, 85238 Petershausen,
e-mail: goslowsky@documenta-naturae.de

Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten
Geologie, Paläontologie (Lagerstättenkunde, Paläophytologie, Stratigraphie usw.),
Botanik, Anthropologie, Domestikationsforschung, Vor- und Frühgeschichte u.a.

Die Zeitschrift ist Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen Arbeitsgruppe
(PBA) im Heimatmuseum Günzburg und im Naturmuseum, Im Thäle 3,
D-86152 Augsburg

Die Sonderbände behandeln unterschiedliche Themen aus den Gebieten Kunst, antike
Nahrungsmittel, Natur-Reiseführer oder sind Neuauflagen alter wissenschaftlicher Werke
oder spezielle paläontologische Bestimmungsbände für ausgewählte Regionen.

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich,
für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

©copyright 2008 Documenta Verlag. Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist
urheberrechtlich geschützt. Jede Verwendung außerhalb des Urheberrechtsgesetzes
bedarf der Zustimmung des Verlages. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen jeder
Art, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und für Einspeicherungen in elektronische
Systeme.

Gestaltung und Layout: Juliane Gregor und Hans-Joachim Gregor

Umschlagbild: Schliffbilder von *Taxodioxylon metasequoianum*

www.palaeo-bavarian-geological-survey.de; www.documenta-naturae.de

München 2008

Documenta naturae	169	S. 1-27	4 Taf.	München	2008
-------------------	-----	---------	--------	---------	------

Gymnospermenhölzer aus dem Dänischen Moler (Paläozän-Eozän)

C.-P. MALCHOW

Kurzfassung

Am Hanklit auf der Insel Mors im Limfjord in Nordjütland/Dänemark wurden in den Jahren 2003 – 2005 an einem küstennahen Riff neben Holzresten in Konkretionen von Zementgestein drei intuskrustierte Ast- bzw. Stammstücke aus dem Paläozän/Eozän geborgen. Es handelt sich um Treibhölzer, die mit großer Wahrscheinlichkeit aus küstennahen Waldbeständen der nordskandinavischen Halbinsel stammen. Nach holzanatomischen Untersuchungen werden die Hölzer als emendiertes *Taxodioxyton metasequoianum* SCHÖNFELD, *Podocarpoxyton hanklitianum* nov. spec und *Juniperoxyton pottoniense* (STOPES) KRÄUSEL bestimmt.

Abstract

Investigations have been made of three fossil tree trunks from the Palaeocene/Eocene boundary recovered in the years 2003 – 2005 from submarine sediments near a reef situated off shore of the Hanlit moler cliff on the Island of Mors/NW – Jutland. Using a quantitative approach their histological structures show striking similarities to woods of *Metasequoia*-, *Podocarpus*- and *Juniperus*-species and were identified as emended *Taxodioxyton metasequoianum* SCHÖNFELD, *Podocarpoxyton hanklitianum* nov. spec. and *Juniperus pottoniense* (STOPES) KRÄUSEL. The three tree trunks are of water transport origin and can be regarded as allochthonous logs. Tree trunks from Paleocene/Eocene forest stands of the Scandinavian peninsula were washed as driftwood into the sea and have been mineralized there.

Schlüsselwörter: Paläozän/Eozän-Grenze, Moler, Jütland, *Taxodioxyton*, *Podocarpoxyton*, *Juniperoxyton*, Wundholz

Keywords: Palaeocene/Eocene boundary, Moler, Jutland, *Taxodioxyton*, *Podocarpoxyton*, *Juniperoxyton*, traumatic wood

Anschrift des Verfassers:

Dr. Claus-Peter Malchow, Handjerystr.64, 12161 Berlin, e-mail: dr.malchow @web.de

Inhalt	Seite
Kurzfassung – Abstract	1
1. Einleitung	2
2. Fundort und Aufbewahrung	3
3. Material und Methoden	3
4. Beschreibung und histologische Untersuchung	3
4.1 Taxodiaceae WARM. 1884	3
4.2 Podocarpaceae ENDL. 1847	10
4.3 Cupressaceae RICH. ex BARTLING 1830	13
5. Diskussion	16
6. Danksagung	17
Literatur	17
Tafelerläuterungen	20

1. Einleitung

In dieser Arbeit werden drei intuskrustierte Stamm- bzw. Asthölzer aus dem dänischen Moler beschrieben und bestimmt. Neben einigen noch nicht bearbeiteten Zementgestein-Konkretionen stammen sie aus Unterwasserfunden, die bei Tauchgängen in den Jahren 2003 bis 2005 am Hanklit auf der Limfjordinsel Mors / Nordjütland geborgen wurden. Es handelt sich um allochthone fossile Hölzer, die als Treibgut aus küstennahen Baumbeständen des nordöstlichen skandinavischen Festlandes über Flüsse in das Eozäne Meer gelangten, nach Süden in das Dänische Becken verdrifteten und in Moler-sedimenten eingebettet wurden (BONDE, 1987; PEDERSEN et al., 1994).

Moler ist ein unterschiedlich laminiertes Sediment aus $\frac{2}{3}$ Diatomeenschalen und $\frac{1}{3}$ Ton, unterbrochen von Lagen vulkanischer Asche aus Ausbrüchen frühtertiärer Vulkane des nordeuropäischen Raumes. Die Ascheschichten werden in eine positive Serie (Silstrup-Glied) und eine negative Serie (Knudeklint-Glied) eingeteilt und bilden zusammen die Fur-Formation, die mit 54 – 55 Mill. Jahren dem unteren Eozän/oberen Paläozän zugeordnet wird (PEDERSEN et al., 1994). Während der quartären Eiszeiten haben Gletschervorstöße den Moler aufgefaltet. In küstennahen Kliffs und in den Molerabbaugruben auf den Inseln Mors und Fur sind die Schichtenfolgen aufgeschlossen. Die Kliffkanten unterliegen einer ständigen Erosion durch Wind, Wellen und Regen. Teile der Abbrüche mit ihren fossilen Einschlüssen gelangen an den Steilufern in den Limfjord. Erstmals werden in dieser Arbeit fossile Hölzer aus Unterwasserfunden systematisch untersucht, in der Hoffnung, einen Beitrag zur paläozänen / eozänen Flora des dänischen Molars leisten zu können.

Anmerkung: Über die Entstehung des Molars, sein Alter und den Einfluss eiszeitlicher Tektonik wurde u. a. in weiteren Veröffentlichungen von Bonde (1987), HEILMANN-CLAUSEN (1985), PEDERSEN & SURLYK (1983), WILLUMSEN (2004) eingehend berichtet. Zur genaueren Kenntnis der Geologie des Molars wird auf diese Publikationen verwiesen.

2. Fundort und Aufbewahrung

Die Bergung der fossilen Stamm- bzw. Aststücke erfolgte in der Nähe eines Riffs (56° 53' 48'' N und 8° 45' O) in vier Metern Tiefe auf einer Tonschicht am Steilufer des Hanklits auf der Insel Mors unterhalb einer abgebrochenen Felsnase. Zusammen mit den entsprechenden Dünnschliffen werden die Hölzer in der Sammlung des Geologischen Instituts der Universität Aarhus / Dänemark aufbewahrt.

3. Material und Methoden

Bei den dieser Untersuchung vorliegenden fossilen Hölzern handelt es sich um zwei Kieselhölzer und ein phosphoritisiertes Holz. Die Größen liegen zwischen 22 cm Höhe und 10 x 16 cm Breite

bei ovalem Querschnitt. Eine grau bis braun gefärbte Oberfläche ist häufig mit rezenten Krustenalgen bewachsen. Die glasartig glänzenden Anschliffe sind bei den zwei Kieselhölzern dunkelbraun, bei dem Phosphorit-Holz dagegen blau-schwarz gefärbt mit deutlich sichtbaren Zuwachszonen. Risse im Splintholz und vorhandene Scherzonen müssen vor der Intuskrustation entstanden sein, da sie häufig mit Harz gefüllt sind und das umgebende Gewebe zum Teil Wundholzstruktur aufweist. Die exzentrische Ausbildung der Zuwachszonen und einseitig ausgebildete dickwandige runde Tracheiden weisen bei *Taxodioxylon* auf einseitig verstärktes Wachstum durch Druckholz hin, das bei Ästen und schrägen Stämmen der Coniferales verbreitet vorkommt. Zwischen Ast- und Stammholz kann daher nicht eindeutig differenziert werden.

Die Untersuchungen erfolgten an Quer-, Tangential- und Radialschliffen. Bis auf einige Teilabschnitte von spröder, kalkiger Struktur, die beim Schleifen leicht heraus brachen, ermöglichte die überwiegend gut erhaltene Feinstruktur eine genaue Beschreibung diagnostisch wichtiger Merkmale. Bei der taxonomischen Einordnung wurde immer von Vergleichen mit bereits beschriebenen rezenten Hölzern und fossilen Formgenera ausgegangen.

Nur für vergleichende Untersuchungen bei *Taxodioxylon* standen zusätzlich drei- und vierjährige Zweige von *Sequoia sempervirens* (D. DON) ENDL. und *Metasequoia glyptostroboides* HU & W.C. CHENG aus dem Botanischen Garten der Freien Universität Berlin und für Wundholzuntersuchungen ein abgebrochener Ast mit 8 cm Durchmesser einer etwa 50-jährigen *Metasequoia glyptostroboides* aus meinem Garten in Berlin-Lankwitz zur Verfügung.

Angefertigte Dünnschliffe wurden mit einem Film Kanadabalsam überzogen. Ohne Auflage eines Deckglases war jederzeit ein weiteres Abschleifen möglich, um Abfolgen histologischer Einzelheiten an einem Präparat zu verfolgen. Nachteilig bei dieser Methode ist der Verlust eines Teiles des Schliffes, dessen Strukturen nur durch eine fotografische Dokumentation erhalten bleiben, am Originalschliff aber nicht mehr nachvollzogen werden können.

Untersuchungen an Schnitten von rezentem Material ermöglichten eine vergleichende Gegenüberstellung. Schliffe und Schnitte erfolgten deshalb auch immer an vergleichbaren Jahresringen. Für eine Wundholzdiagnose ließ ich vor den histologischen Untersuchungen einen Astbruch von 8 cm Durchmesser an der *Metasequoia glyptostroboides* HU et W. C. CHENG in meinem Garten über eine Vegetationsperiode am Stamm stehen.

4. Beschreibung und histologische Untersuchung

4.1 Taxodiaceae WARM. 1884

***Taxodioxylon* HARTIG emend. GOTHAN 1905**

***Taxodioxylon metasequoianum* SCHÖNFELD emend.**

Tafel 1, Fig. 1–4, 6–7 und 9–12, Tafel 2, Fig. 13-17

Fund M 1/ 05 Sammlung Geologisches Institut der Universität Aarhus, 2005

Schliffe M 1 / 05, Nr.105 c, t, r.

Fundort: Hanklit

Alter: Unteres Eozän/oberes Paläozän

Topographie

Das verkieselte Stamm- oder Astholz ist 160 mm lang mit einem ovalen Querschnitt von 160 x 100 mm (Fig.1). Das sekundäre Gymnospermenholz wird durch radial angeordnete Reihen von Tracheiden und fast immer einschichtigen Markstrahlen gekennzeichnet. Die in ihrer Breite stark variierenden Zuwachszonen sind am Übergang des Spätholzes zum Frühholz immer scharf abgegrenzt. Der Übergang vom Früh- zum Spätholz erfolgt dagegen kontinuierlich, seltener abrupt.

Wenige sehr breite Zuwachszonen treten ohne Übergänge zwischen mehreren aufeinander folgenden schmalen Zuwachszonen auf.

Die Randlege des nur teilweise erhaltenen Marks, die exzentrisch verlaufenden Jahresringe und die einseitige Ausbildung runder dickwandiger Tracheiden von Druckholz lassen eine eindeutige Zuordnung von Ast- und Stammholz nicht zu, da aufrechtes Wachstum der Äste oder geneigter Stämme den gleichen Bau aufweisen.

Vertikales Parenchym ist besonders im Frühholz in einzelnen Strängen eingestreut. Eine tangentiale Bündelung konnte nicht festgestellt werden. Harzkanäle sind nicht vorhanden. Im Wundholz kommen Harztaschen vor.

Mikroskopische Untersuchungen

Querschnitte

Die Jahresringgrenzen sind bei dem Fossil und dem rezenten Vergleichsmaterial eindeutig begrenzt. Dickwandige, schmallumige Spätholztracheiden gehen scharf abgegrenzt in dünnwandige, weitlumige Frühholztracheiden über. Die Breite der Jahresringe nimmt mit dem Alter zu, aber nicht regelmäßig. Schmale und breitere Zuwachszonen treten mit unterschiedlichem Anteil von Früh- und Spätholz unregelmäßig in allen Stammbereichen bei fossilem und rezentem Untersuchungsmaterial auf.

Im Mittel ist das Spätholz 7 bis 11 Tracheiden, das Frühholz 15 bis 22 Tracheiden breit. Die Frühholztracheiden sind quadratisch bis rechteckig oder oval gestreckt. Eine Ausnahme bilden die Frühholztracheiden des Druckholzes. Sie sind überwiegend rundlich mit rundem Lumen und haben eine Wanddicke bis zu 15 μm . Die normale radiale Weite ist sehr variabel und schwankt zwischen 35 und 55 μm , tangential zwischen 15 und 40 μm . Die Wanddicke beträgt 1,5–2,5 μm . Das einer horizontal liegenden Ellipse gleichende Lumen der Spätholztracheiden misst in seiner radialen Breite 16–18 μm , tangential 28 – 40 μm . Die Wanddicke beträgt 3,5 – 8,0 μm (Fig.2). Die streng radiale Anordnung der Tracheiden ist gelegentlich nicht nur in der Nähe von Wundholz durch eine Reihe neu beginnender oder blind endender kleiner Tracheiden gestört.

Die Markstrahlen kommen einschichtig mit glatten Querwänden und primären Tüpfelfeldern in den Horizontal- und Radialwänden vor. Die Breite beträgt im Mittel 10–11 μm . In der Nähe der Harztaschen des Wundholzes sind die Markstrahlen häufig mehrschichtig.

Längsparenchym ist relativ selten, nicht gebündelt und unregelmäßig verteilt im Früh- und Spätholz vorhanden. Die Längsparenchymzellen sind rechteckig mit einer tangentialen Breite von 30–35 μm . Dunkler Harzinhalt ist häufig ausgebildet.

Reguläre Harzgänge sind nicht vorhanden. In Wundholznähe werden vereinzelt zwischen zwei Markstrahlen in engem Kontakt mit den vertikal verlaufenden Holzparenchymsträngen Drüsenzellen angelegt, die durch Auseinanderweichen oder Abbau der inneren Zellen schizogene bzw. lysogene Harztaschen bilden mit einem Rand von sezernierenden Zellen, die oft mit einer Spitze in das Lumen ragen (Fig. 14).

Tangentialschnitte

Die im Regelfall einschichtigen Markstrahlen sind im jungen Holz meistens 1 – 2, im älteren Holz im Regelfall 8 – 12 Zelllagen hoch, manchmal in der Mitte 2 – 3 Zelllagen zweischichtig (Fig. 6) und rein parenchymatisch. Markstrahlen mit einer Höhe über 20 Zellen sind sehr selten. In wenigen Markstrahlen sind die einzelnen Zellen voneinander getrennt (Fig. 3). Der Querschnitt der Markstrahlzellen ist rund mit einem Durchmesser von 19 – 20 μm . Eine Ausnahme bilden fast immer die Kantenzellen und die Zellen der ein- oder zweistöckigen Markstrahlen mit länglich-ovalem oder dreieckigem Querschnitt, deren Maße im Mittel in der Höhe 22 – 24 μm und in der tangentialen Breite 9 – 12 μm betragen (Fig. 3, 6). Seltener kommen auch kleinere Zellen vor. Mit den angrenzenden Längstracheiden sind die primären Tüpfelfelder der dünnwandigen Zellen der Markstrahlen über einfach behöftete Tüpfel in den Tracheidenwänden verbunden. Eine reine

Abietinentüpfelung fehlt. Die radialen und tangentialen Wände der Markstrahlen sind aber nicht immer glatt (siehe GREGUSS 1955). Gelegentlich kommen einfache Tüpfel vor (Fig. 3, 6).

In den Tangentialwänden der spiralgestreiften Tracheiden kommen besonders im Spätholz doppelt behöft Tüpfel vor. Sie sind verstreut, selten in Gruppen angeordnet und im Mittel mit einem Durchmesser von 8 – 9 μm etwa halb so groß wie die Hoftüpfel der radialen Wände.

Längsparenchymstränge kommen nur vereinzelt im Früh- und Spätholz vor, sind tangential nicht gebündelt und oft mit dunklem Inhalt (Harz?) gefüllt. Die Querwände der Parenchymzellen sind in der Regel glatt, selten leicht perlschnurartig verdickt.

Radialschnitte

Die Tracheiden im Spätholz besitzen in ihren dicken Wänden durch die schraubige Micellarstruktur der Zellulose eine dichte ausgeprägte Spiralstreifung. In den dünneren Wänden der Frühholztracheiden ist sie aufgelockerter oder nicht vorhanden.

Die Zahl der doppelt behöften Tüpfel in der Radialwand ist von der Tracheidenbreite abhängig. Bei den schmalen dickwandigen Spätholztracheiden ist fast immer nur ein Tüpfel pro Tracheidenbreite vorhanden. Der schlitzförmige Porus ist schräg vertikal gerichtet und reicht bis an die Hofgrenze, er folgt der Spiralstreifung. Der Porus kann deshalb geschwänzt erscheinen und scheinbar die Hofgrenze überschreiten. In den breiten radialen Wänden der Frühholztracheiden sind die Hoftüpfel häufig zweireihig als Zwillingtüpfel angeordnet. Sie sind rund mit rundem Porus und in keinem Fall abgeflacht. Saniossche Streifen (Crassulae) sind in diesem Fall teilweise ausgeprägt. Der Durchmesser der doppelt behöften Tüpfel beträgt im Mittel 20 – 21 μm , der des Porus 7 – 8 μm (Fig.13).

Trifft der Radialschnitt median die Tangentialwand, werden die Tangentialtüpfel der Tracheiden längs getroffen. Intertracheidale Hoftüpfelpaare kommen im Fossil als auch im rezenten Vergleichsmaterial verstreut, gelegentlich in einer Reihe oder in Gruppen häufig im Spätholz, weniger im Frühholz vor (Fig. 3, 5, 6.). Die Reihen können manchmal unterbrochen sein. Der Durchmesser dieser Tangentialtüpfel liegt ziemlich konstant zwischen 7 – 9 μm . Je nach Lage kann er im Spät- und Frühholz unterschiedlich sein. Neben den Hoftüpfelpaaren kommen in den Tracheiden einfach behöft Tüpfel in einer Reihe zu angrenzendem Längsparenchym vor. Sie sind mit 9 – 11 μm Durchmesser etwas größer als die doppelt behöften Tüpfel. In den Wänden der sehr breiten ersten Frühholztracheiden können die einfach behöften Tüpfel zum axialen Parenchym einen Durchmesser von 17 – 19 μm erreichen und damit fast die Größe der radialen Hoftüpfel. Je nach Wandstärke sind Tüpfelkanäle mehr oder weniger stark ausgebildet (Fig.4 und 5).

Das Längsparenchym ist im Regelfall in einzelnen vertikalen Strängen verstreut im Frühholz, seltener im Spätholz, in jedem Jahresring vorhanden. Eine tangentiale Bündelung der einzelnen Stränge konnte weder bei den Radialschliffen noch bei entsprechenden Schnitten des rezenten Vergleichsmaterials festgestellt werden. Die Länge der einzelnen Zellen des Längsparenchyms schwankt im Mittel zwischen 60 und 70 μm . Selten kommen mit 90 – 110 μm auch längere Zellen vor. Die radiale Breite der Parenchymzellen mit 30 μm im Mittel entspricht im Frühholz der Hälfte der Tracheidenbreite. Gelegentlich kommen mit 15 μm auch sehr schmale Zellen vor. Sehr häufig sind sie mit dunkelfarbigem Inhalt (Harz?) gefüllt, der die Zellen in unterschiedlicher Länge in der Mitte oder randständig ausfüllt (Fig. 4, 12). Kugelartige oder lakunöse Zusammenschlüsse der dunklen Inhaltsstoffe sind nicht vorhanden. Im Regelfall sind die Querwände glatt und dünn. Neben seltenen leichten perlschnurartigen Einschnürungen weisen sie aber gelegentlich ein bis zwei große rundliche Verdickungen auf, wie sie generell von der Gattung *Glyptostrobus* bekannt sind (Fig. 9).

Die Markstrahlen sind in der Regel einreihig, selten zweireihig und rein parenchymatisch. Nur im Wundholz sind sie im Bereich der Harztaschen oft mehrreihig (Fig. 14). Die Horizontalwände verlaufen gewöhnlich gerade, selten mit Einbuchtungen. Nur in der Nähe des Wundholzes sind sie meistens stark gebuchtet und mit dunklen Inhaltsstoffen versehen. Die Höhe der Markstrahlen ist

vom Alter des Holzes abhängig. Von ein bis drei Zellen hohen Strahlen des ein- und zweijährigen Holzes erfolgt bis zum 6. Jahresring ein Zuwachs um fünf bis sechs Zellen, woraus dann eine mittlere Höhe von sieben bis neun Zellen resultiert. Bei älterem Holz treten 12 – 17, selten 20 – 22 Zellen hohe Markstrahlen auf. Die Radialwände sind dünn und manchmal einfach getüpfelt. Die Tangentialwände verlaufen zur Horizontwand senkrecht oder leicht schräg. Im Regelfall sind sie glatt, lassen aber manchmal eindeutig perlschnurartige Verdickungen erkennen (Fig.7). Ein vertiefter Ansatz ist nicht vorhanden oder sehr verschwommen.

Die Anzahl und die Gestalt der Kreuzungsfeldtüpfel sind im fossilen Fund und im rezenten Vergleichsmaterial vom Alter des Holzes und von der Lage der Markstrahlen abhängig. In den höheren Kantenzellen und in den ein oder zwei Zellreihen hohen Markstrahlen kommen 4 – 5 Tüpfel auch übereinander in zwei Reihen vor. In den zwischen den Kantenzellen liegenden inneren Markstrahlen sind die Kreuzungsfeldtüpfel immer in einer horizontalen Reihe angeordnet. Ihre Anzahl ist von der Tracheidenbreite abhängig, die die Breite des Kreuzungsfeldes bestimmt. Im Spätholz ist im Regelfall nur ein Tüpfel pro Kreuzungsfeld vorhanden, im Frühholz sind es dagegen zwei oder drei Tüpfel. Wie schon von GOTHAN (1905) beschrieben, ist auch die Tüpfelapertur unterschiedlich. Im Spätholz ist der Porus schmal, fast schlitzförmig und schräg vertikal gerichtet. Im Frühholz wird er breiter und gleicht einer horizontal liegenden Ellipse zwischen zwei halbmondförmigen Hofseiten, die manchmal kaum sichtbar sind und folgt der Längsachse des Hofes (taxodioiden Tüpfel). Im Verlauf des Frühholzes werden die Tüpfel gelegentlich rund mit ebenfalls rundem Porus, der manchmal die Hofgrenze erreichen kann (glyptostroboide Tüpfelung). Der Durchmesser dieser Kreuzungsfeldtüpfel liegt im Regelfall je nach Größe der Markstrahlzellen ziemlich konstant bei 8 – 12 μm . Die Maße der ovalen Tüpfel liegen zwischen 8 – 12 μm Breite und 7 – 10 μm Höhe (Fig. 8, 10, 11, 13).

Wundholz

Auf Verletzungen reagiert das Splintholz zur Abschottung der Wunden mit der Bildung von

- a) vertikalen Wundparenchymsträngen
- b) vertikalen Harztaschen
- c) horizontalen Gängen in den Markstrahlen.

An der Bildung der Wundparenchymstränge ist das Kontaktparenchym der im Wundholz sehr häufig mehrschichtigen Markstrahlen beteiligt. Die Zellen dieser Stränge heben sich durch anormale strukturelle Veränderungen deutlich vom umgebenden Holz ab (KRÄUSEL 1921). Normale Tracheiden und Markstrahlen sind in diesem Bereich nicht vorhanden. Sie werden ersetzt durch kurzgliedrige, septierte Tracheiden und unregelmäßig gestaltete Parenchymzellen, die in ihrer Größe und Form innerhalb eines Bandes sehr variieren. Neben Zellen mit zahlreichen Hoftüpfeln treten einfache Tüpfel, in dünnwandigen Parenchymzellen auch perlschnurartige Verdickungen der Zellwand auf, die nach ESAU (1969) auf primäre Tüpfelfelder hindeuten (Fig.15). Häufig sind die Zellwände im ehemaligen Markstrahlbereich mit dunkler fungizider oder antibakterieller Substanz versehen (SHIGO 1985).

Durch den Abbau der inneren Zellen des Wundparenchyms entstehen lysogene vertikale Harztaschen mit einschichtiger Wand aus sezernierenden Parenchymzellen, die nach BRAUN (1970) ebenfalls fungizide und antibakterielle Substanzen in das Lumen abgegeben, die harzhaltig sein können. Die Harztaschen bilden einen oben und unten abgeschlossenen sackförmigen vertikal gerichteten Kanal, dessen Länge sich nach der Ausdehnung der Wunde richtet (Fig.16).

In Wundnähe entstehen vertikal verlaufende Harztaschen auch durch Auseinanderweichen von Drüsengewebe, an dessen Bildung mehrreihige Markstrahlen beteiligt sind. Die sezernierenden Zellen der einschichtigen Parenchyminnenwand ragen mit spitzem Extrusionspol in das Lumen (Fig.14).

Innerhalb der mehrschichtigen Markstrahlen des Wundholzes entstehen durch Auseinanderweichen der inneren Zellreihen weitere horizontale schizogene Kanäle, die von einzelliger Parenchym-

schicht ausgekleidet sind (Fig.17, 18). Im Aufbau gleichen sie den zusammengesetzten Markstrahlen von *Larix* und *Picea*.

Die geschilderten Wundholzbildungen ergeben mit der schon vorhandenen Kompartimentierung des Holzes nach SHIGO (1985) eine relativ sichere Abschottung des verwundeten Bereiches gegen weitere Infektionen.

Beurteilung der histologischen Befunde

Für die Diagnostik kommt es bei der Bewertung der Merkmale auf den Regelfall und die „Kombination von möglichst vielen Merkmalen“ an (KRÄUSEL 1949).

Die im Regelfall taxodioide Tüpfelung des Kreuzungsfeldes mit gelegentlichen Übergängen zu glyptostroboider Tüpfelung, eine abietoide Tüpfelung der radialen Tracheidenwand und opponierte Stellung der Hoftüpfel mit Ausbildung von Crassulae, das Fehlen von Spiralverdickungen, aber die Ausbildung von Spiralstreifung, fehlende Abietineen-Tüpfelung, die überwiegend glatte Tangentialwand der Markstrahlen und das Fehlen regulärer Harzgänge und in jedem Jahresring regelmäßig vorkommende vertikale Parenchymstränge weisen in ihrer Kombination innerhalb der Gymnospermen auf eine Taxodiaceen-Grundstruktur (SÜSS & VELITZELOS, 1997) hin. Trotz großer Übereinstimmung in der Holzanatomie und der Variabilität der Merkmale innerhalb der Taxodiaceen sind charakteristische Unterschiede vorhanden, die auch holzanatomisch zumindest eine Gattungszuordnung ermöglichen. Dabei ist das Alter des Holzes bei der Beurteilung zu berücksichtigen, weil sich einige anatomische Strukturen mit zunehmendem Alter verändern.

Vergleich mit rezenten Taxa

Bei dem vorliegenden Fund kommen auf Grund überwiegender taxodioider Tüpfelung der Markstrahlen mit Anteilen von cupressoiden und glyptostroboiden Tüpfeln im Frühholz nur die Gattungen *Sequoia* ENDL., *Sequoiadendron* BUCHH., *Taxodium* RICH., *Glyptostrobus* ENDL., *Cryptomeria* DON., *Cunninghamia* R.BR. und *Metasequoia* LIKI als Vergleichstaxa in Frage.

Sequoia sempervirens (D. DON) ENDL. aus Kalifornien unterscheidet sich nach KRÄUSEL (1949), GREGUSS (1955, 1957 und 1972), FLORIN (1952) und eigenen Beobachtungen an rezentem Material durch die Anzahl und Anordnung der Kreuzungsfeldtüpfel, die Höhe der Markstrahlzellen, die Anordnung und Größe der tracheidalen Tangentialtüpfel und in der tangentialen Bündelung der vertikalen Parenchymstränge. Die Querwände des Holzparenchyms sind glatt oder kaum sichtbar perlschnurartig getüpfelt.

Sequoiadendron giganteum (LINDL.) BUCHH. aus der Sierra Nevada bilden im Gegensatz zum Hanklit-Fund keine Tüpfel in der Radialwand des vertikalen Parenchyms aus. Die Radialtüpfel der Tracheiden sind einreihig, die Kreuzungsfeldtüpfel auch in den mittleren Reihen der Markstrahlen häufig zweireihig angeordnet (GREGUSS, 1955).

Taxodium distichum RICH. bildet höhere Markstrahlen aus, die sehr oft mehrschichtig sind. Die Anordnung der rein taxodioiden Kreuzungsfeldtüpfel ist unregelmäßig. Holzparenchym ist reichlich vorhanden und oft tangential gebündelt mit zahnradartiger Tüpfelung der Querwände. Die radialen Hoftüpfel in den Tracheidenwänden können in bis zu vier Reihen vorkommen.

Glyptostrobus pensilis (STOUNTON) K. KOCH unterscheidet sich von dem vorliegenden Fossil durch eine im Regelfall vorhandene Trennung der einzelnen Markstrahlzellen, durch überwiegend glyptostroboider Kreuzungsfeldtüpfel in unregelmäßiger Anordnung auch in den innen liegenden Markstrahlen und durch das zahlreich vorkommende Holzparenchym mit im Regelfall relativ großen 2 – 4 perlschnurartigen Verdickungen der Querwand (VISSCHER & JAGELS, 2003).

Cryptomeria japonica D. DON grenzt sich durch oft tangential gebündeltes vertikales Parenchym, zweireihig übereinander angeordnete Kreuzungsfeldtüpfel und nur sehr selten vorkommende opponiert stehende Hoftüpfel in den Radialwänden der Tracheiden vom Hanklit-Fund ab.

Cunninghamia lanceolata (LAMB.) HOOK kommt schon wegen der vertikal gestellten Tüpfelmündung der meistens einzeln stehenden Kreuzungsfeldtüpfel für einen näheren Vergleich nicht in Frage.

Metasequoia glyptostroboides HU et CHENG gleicht nach den Beschreibungen von FLORIN (1952), GREGUSS (1955, 1957, 1967, 1972), VISSCHER & JAGELS (2003) und nach eigenen Untersuchungen an älterem rezemtem Material in allen diagnostisch wichtigen histologischen Einzelheiten den Befunden des Hanklit-Fundes. Gelegentlich vorkommende glyptostroboide Kreuzungsfeldtüpfel werden von GREGUSS (1955) in seiner Beschreibung nicht erwähnt, in der Bestimmungstabelle aber als vorhanden angegeben. Im Wundholz treten auch horizontale Harzgänge innerhalb der Markstrahlen auf.

Die Vergleiche weisen fast identische Übereinstimmungen mit der rezenten *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG auf, die eine eindeutige Abgrenzung zu den anderen Gattungen der Taxodiaceen erlauben.

Vergleiche mit fossilen Taxa

Die histologischen Befunde des vorliegenden Fossils zeigen eindeutige Unterschiede zu den rezenten Gattungen der Taxodiaceen. Fossile Hölzer aus dem Paläozän mit histologischen Merkmalen des sekundären Xylems der nur monotypisch vorkommenden rezenten Art *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG sind relativ selten beschrieben worden. Unserem allochthonen Fund können natürlich auch keine bisher im Moler gefundenen Zweige und Zapfen zugeordnet werden.

Metasequoia foxii von STOCKEY et. al. (2001) aus dem Paläozän von Alberta/Kanada als neue Spezies beschrieben, weist in Zweigen und Zapfen Übereinstimmungen mit der rezenten *Metasequoia* auf, unterscheidet sich aber – trotz großer Übereinstimmungen – in einigen histologischen Merkmalen des Splintholzes von unserem Fund und von der rezenten *Metasequoia*: Die Tangentialtüpfel der Tracheiden sind z.B. wesentlich größer und die Markstrahlen bemerkenswert höher. In der Beschreibung werden nur taxodioide Kreuzungsfeldtüpfel angegeben, in der Fig. 1 und 8 sind aber auch einige wenige cupressoide Tüpfel zu erkennen. Die Kreuzungsfeldtüpfelung entspricht damit schon eher der rezenten *Metasequoia* LIKI. Fehlendes vertikales Parenchym widerspricht nicht der Einordnung, da Holzparenchym auch nach eigenen Untersuchungen an rezemtem Material nur in Einzelsträngen verstreut und nicht in allen Jahresringen auftritt. Vergleiche über die Beschaffenheit der Querwand des vertikalen Parenchyms entfallen daher.

Metasequoia milleri ROTHWELL & BASINGER (1979) unterscheidet sich ebenfalls durch die wesentlich höheren Markstrahlen. Trotz morphologischer Diagnostika von benadelten Zweigen, Zapfen und Pollen usw. wurde die Gattung von SÜSS & VELITZELOS (1997) umkombiniert und zur Formgattung *Taxodioxyton* gestellt.

Taxodioxyton metasequoianum SCHÖNFELD (1955) aus Braunkohle bei Düren im Rheinland entspricht ziemlich gut den holzanatomischen Befunden des fossilen Materials und stimmt nur in einigen histologischen Merkmalen nach GREGUSS (1957) und eigenen Messungen nicht genau mit der rezenten *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG überein. Die Hoftüpfel auf der Tangentialwand der Tracheiden und die Kreuzungsfeldtüpfel sind größer und die Querschnitte der Markstrahlzellen sind überwiegend rund. Bei der Seltenheit der Ausbildung horizontaler Harzkanäle im Wundholz und der gelegentlichen Separation von Markstrahlzellen ist das Fehlen dieser Diagnostika erklärlich.

Metasequoioxylon hungaricum GREGUSS (1967) wurde von SÜSS & VELITZELOS (1997) zu *Taxodioxyton hungaricum* neu kombiniert. Trotz großer Übereinstimmungen in histologischen Merkmalen kann durch fehlende Maßangaben und diagnostisch wichtiger anatomischer Merkmale, wie z.B. Tangentialtüpfel der Tracheiden ein exakter Vergleich nicht durchgeführt werden.

Bestimmung

Wie schon unter „Beurteilung der histologischen Befunde“ dargelegt, wird das beschriebene Fossil als ein Holz der Taxodiaceen bestimmt. Die Anordnung, Größe und Form der Kreuzungsfeldtüpfel, Höhe der Markstrahlen, eine nicht immer glatte Tangentialwand der Markstrahlen, die Anordnung der vertikalen Parenchymstränge und die Tüpfelung ihrer Querwände weisen in der Kombination dieser Merkmale eine fast identische Übereinstimmung mit den Befunden von FLORIN (1952), GREGUSS (1955; 1957) und VISSCHER & JAGELS (2003) auf und entsprechen den Ergebnissen eigener vergleichender Untersuchungen der Feinstrukturen der rezenten *Metasequoia glyptostroboides* HU & CHENG.

Bei Vergleichen mit fossilen Taxa kommen *Metasequoioxylon hungaricum* GREGUSS (= *Taxodioxylon hungaricum*) und *Metasequoia* spec. GREGUSS (1967) für eine genaue Gegenüberstellung nicht in Frage, da einige wichtige histologische Details nicht beschrieben wurden. Auch *Taxodioxylon metasequoianum* SCHÖNFELD entspricht nicht in allen diagnostisch wesentlichen Merkmalen dem vorliegenden Fossil. Die abweichenden Maße der Tangentialtüpfel in den Tracheiden, die unterschiedliche Form und Größe der Kreuzungsfeldtüpfel und die abweichende Gestalt der einzelnen Markstrahlzellen sollten taxonomisch aber nicht überbewertet werden, da die Variabilität anatomischer Strukturen des sekundären Xyloms je nach Alter des untersuchten Materials bei allen Funden mit *Metasequoia*-Holzstruktur sehr groß sein kann, was auch bei der eigenen Untersuchung verschiedener Schiffe des fossilen Holzes und Schnitte an rezentem Material festgestellt werden konnte. Unter Berücksichtigung dieser natürlichen Variationsbreite bei Standortvarietäten und erweiterter Holzdiagnostik durch eigene Befunde wird das vorliegende fossile Holz als emendiertes *Taxodioxylon metasequoianum* SCHÖNFELD eingeordnet.

Emendierte Diagnose

Kreuzungsfeldtüpfel überwiegend taxodioid, zum Teil cupressoid und glyptostroboid, 2 (3) Tüpfel immer in einer Reihe, nur in den Kantenzellen auch übereinander in zwei Reihen; Tangentialwand der Markstrahlzellen nicht immer glatt, gelegentlich perlschnurartig verdickt; Markstrahlen fast immer einreihig, selten bei höheren Markstrahlen in der Mitte auch zweireihig, im Wundholz sehr häufig mehrreihig im Mittel 7 – 9 Zellen hoch; keine Quertracheiden; reguläre Harzgänge fehlen, im Wundholz aber gut ausgeprägte Harztaschen und horizontale Kanäle innerhalb der mehrschichtigen Markstrahlen; Spiralverdickungen fehlen, die Spätholztracheiden zeigen meistens aber eine ausgeprägte Spiralstreifung; abietoide Tüpfelung der radialen Tracheidenwände; in breiten Frühholztracheiden häufig Zwillingtüpfel mit Sanio-Streifen; Tangentialtüpfel in unterschiedlichen Größen zwischen den Tracheiden und zum vertikalen Parenchym regelmäßig vorhanden; spärliches vertikales Parenchym immer einsträngig, Querwände gelegentlich mit 1 (2) großen perlenartigen Verdickungen.

Emended Diagnosis

Cross-field pitting is taxodioid, seldom cupressoid or glyptostroboid, 2 (3) pits in one horizontal row, except the border cells with 4 – 5 pits in two rows one above the other; rays generally uniseriate 7 – 9 cells high, very seldom biseriate, only consist of parenchyma cells, radial walls smooth sometimes with small simple pits on radial walls and pearl-like thickenings on tangential walls, in traumatic wood rays are very often multiseriate; resin ducts absent, but in traumatic wood there are resin pockets and horizontal ducts inside of multiseriate rays; abietoid pitting on radial tracheid walls, pits in one or two opposite rows, the last one with Sanio-lines, double bordered tangential pits between tracheids and half bordered pits to axial parenchyma cells with different sizes; axial parenchyma not abundant, only one string, end walls sometimes with one or two big pearl-like thickenings.

4.2 Podocarpaceae ENDL. 1847

Podocarpoxyton GOTHAN 1908

Podocarpoxyton hanklitianum nov. sp.

Tafel 3, Fig. 19–30

Holotypus: S 2 / 05 Sammlung Geologisches Institut der Universität Aarhus / DK, 2006

Schliffe S 2 / 05, Nr. 205 c, t, r.

Benennung: Nach dem Fundort.

Fundort: Hanklit

Alter: Unteres Eozän/oberes Paläozän

Topographie

Das verkieselte Stamm- bzw. Aststück ist 220 mm hoch mit einem ovalen Querschnitt von 100 x 60 mm Breite (Fig.19). Die braune Oberfläche ist teilweise mit rezenten marinen Krustenalgen bewachsen und häufig aufgesplittert. Die Spalten sind oft mit Quarz gefüllt. Radial angeordnete Reihen der Tracheiden des sekundären Xyloms und ein- bis zweireihige Markstrahlen kennzeichnen das sekundäre Gymnospermenholz. Die Breite der Zuwachszonen variiert zwischen 1 – 3 mm. Zwischen aufeinander folgenden einheitlich schmalen Zuwachszonen treten gelegentlich wenige breite Zonen auf. Der Übergang vom Früh- zum Spätholz erfolgt immer kontinuierlich, während das englumige Spätholz abrupt in das weitlumige Frühholz übergeht. Reste vom Mark und von der Rinde sind nicht vorhanden. Axiales Parenchym ist über den gesamten Jahresring verteilt, zeigt aber eine gewisse Anhäufung an der Grenze des Frühholzes zum Spätholz.

Mikroskopische Untersuchungen

Querschnitte

Im sekundären Xylom sind die Tracheiden in radialen Reihen angeordnet. Diese Anordnung kann manchmal durch neu beginnende oder blind endende Reihen sehr kleiner Tracheiden unterbrochen sein. Durch unterschiedliche Größe der Tracheiden des Früh- und Spätholzes sind die Jahresringgrenzen scharf markiert. Die Frühholztracheiden sind überwiegend länglich-oval, selten rund oder rechteckig mit sehr unterschiedlichen radialen Abmessungen von 21 – 40 µm. Das Frühholz geht graduell in das Spätholz über und erreicht eine Breite von 40 – 100 Tracheiden (Fig.20). Dagegen ist das Spätholz nur 4 – 6 Tracheiden breit. Die Zellen sind radial zusammengedrückt mit annähernd spaltförmigen Lumina und einer radialen Breite von 10 – 15 µm. Im Regelfall sind die sehr oft abschnittsweise zweireihigen Markstrahlen 2 – 6 Tracheidenbreiten von einander entfernt.

Das axiale Holzparenchym ist über den gesamten Zuwachsring verteilt, kommt aber bevorzugt in tangential gebündelten Bändern im Spätholz vor. Gewöhnlich sind die Zellen mit einer dunkelbraunen Substanz gefüllt.

Reguläre Harzkanäle fehlen, in der Nähe von Wunden können sehr selten Harztaschen ausgebildet sein (Fig. 20).

Tangentialschnitte

Die Markstrahlen bestehen ausschließlich aus Parenchymzellen mit sehr unterschiedlichen Höhen von 1 – 42 Zellen: 48 % 1 – 10 Zellen; 30 % 11 – 20 Zellen; 17 % 21 – 30 Zellen; 3% 31 – 40 Zellen und 2% mit mehr als 40 Zellen.

Im Mittel sind 70% aller Markstrahlen einreihig, 30% sind in einem oder zwei Abschnitten eines Markstrahls in einer Länge von 2 – 8 Zellen zweireihig, einige sind zur Hälfte und sehr wenige sind völlig zweireihig. Gegabelte Markstrahlen werden nicht ausgebildet. Zellen doppelreihiger Markstrahlen sind fast immer rund mit 15 – 20 µm im Durchmesser. Bei einreihigen Markstrahlen sind die meisten Zellen radial gepresst bzw. tangential verbreitert und mit einer Höhe von 10 – 12

µm und einer Breite von 20 – 26 µm doppelt so breit als hoch, was nach GREGUSS (1955) äußerst selten bei den Podocarpaceen vorkommt (Fig. 21, 22, 23). Durch abwechselndes Vorkommen runder und tangential verbreiteter Zellen erscheinen die einschichtigen Markstrahlen gegliedert. Interzellulare sind immer deutlich ausgeprägt.

Längsparenchym ist über die gesamte Zuwachszone vorhanden, häufiger aber im späten Frühholz und im Spätholz. Sehr oft sind die Parenchymstränge tangential gebündelt und mit dunklen Inhaltsstoffen gefüllt (Fig. 22). In der Regel sind die Zellen 80 – 180 µm hoch mit einem Durchmesser von 24 – 34 µm. Die dünnwandigen Parenchymzellen stehen im scharfen Kontrast zu den umgebenden dickwandigen Tracheiden. Die Endwände des axialen Parenchyms sind gewöhnlich glatt und dünn, einige sind jedoch sehr leicht knotig verdickt. Die tangentialen Wände bilden runde einfache Tüpfel von 8 – 10 µm Durchmesser aus (Fig. 22).

Mit 25 – 35 µm tangentialer Breite gleicht die Größe der Tracheiden jener des Längsparenchyms. Auch die Größe der häufig zweireihig stehenden Tangentialhoftüpfel von 9 – 11 µm ist ähnlich. Sie treten aber zum Tracheidenende gehäuft auf (Fig. 23). Die Aperturen sind rund oder leicht schief-oval.

Radialschnitt

Die Markstrahlzellen sind radial gestreckt mit unterschiedlicher Höhe von 15 – 30 µm. Die meisten Kantenzellen sind etwas höher. Die radialen und die tangentialen Wände sind gewöhnlich dünn und glatt. Sehr selten zeigen die tangentialen Wände einige Unebenheiten, aber nie eine reguläre Tüpfelung. Ein vertiefter Ansatz fehlt. Die meisten Kreuzungsfelder enthalten nur einen einzelnen größeren runden Tüpfel von 14 – 18 µm Durchmesser, der meistens das ganze Kreuzungsfeld, mindestens aber $\frac{3}{4}$ des Feldes ausfüllt (Fig. 27, 28). Die Randzellen enthalten manchmal zwei Kreuzungsfeldtüpfel, die übereinander angeordnet sind (Fig. 25). Die Tüpfel sind überwiegend rund mit breiter schiefer oder senkrechter Apertur und Tendenz zur Bildung von „Eiporen“. Nach GOTHAN (1905), GREGUSS (1955) und SELMEIER & VOGELLEHNER (1968) sind diese Tüpfel typisch podocarpoid. Im Frühholz kommen sehr selten auch taxodioide Tüpfel vor.

Die radiale Breite der Tracheiden variiert von 21 – 36 µm. Die breitesten Tracheiden messen bis zu 40 µm. Die doppelte Zellwandbreite beträgt 12 – 15 µm. Abhängig von der Tracheidenbreite bilden die Wände in der Regel einsträngig angeordnete doppelt behöft Tüpfel in abietoider Anordnung aus. Der Durchmesser der runden radialen Hoftüpfelpaare liegt zwischen 16 – 22 µm mit runder, manchmal leicht elliptischer Apertur (Fig. 29). In den breitesten Tracheiden sind die Hoftüpfel dichter und gelegentlich auch nebeneinander angeordnet. In diesem Fall können die runden Hoftüpfel an den Berührungsstellen leicht abgeflacht sein. Eine araucaroide Tüpfelung liegt aber in keinem Fall vor (Fig. 30). Besonders an den Zellenden bilden einige sehr breite Tracheiden zahlreiche Trabeculae aus (Fig. 24).

Die Zellen des Längsparenchyms sind 32 – 36 µm breit. Auf den radialen Wänden sind einfache Tüpfel in einer Reihe locker angeordnet (Fig. 26). Einige Tüpfel zeigen manchmal Aperturen. Diese gehören aber zu einfach behöft Tüpfeln angrenzender Tracheiden, die durch die dünne Zellwand scheinen. Die Endwände der Parenchymzellen sind fast immer glatt, seltener treten leichte knotige Verdickungen auf.

Beurteilung der histologischen Befunde

Die im Regelfall podocarpoide Tüpfelung der Kreuzungsfelder, die ungetüpfelten Markstahlwände, häufiges Vorkommen tangential gebündelter Längsparenchymstränge mit meistens glatten Querwänden und einfachen Tüpfeln auf den radialen und tangentialen Wänden, die abietoide Anordnung der Hoftüpfel der Tracheidenwände, das Fehlen von regulären Harzkanälen und Spiralverdickungen weisen in ihrer Kombination auf die Podocarpaceen hin.

Vergleich mit rezenten Taxa

Auch die Taxa der Podocarpaceen weisen nach GREGUSS (1955, 1972) und KAISER (1954) eine sehr ähnliche Holzstruktur auf. Einige unterschiedliche Merkmale erlauben aber letztlich eine Zuordnung.

Podocarpus nagi MAKINO (= *Podocarpus nageia* R. BROWN) aus Japan und China stimmt in der Anordnung der Kreuzungsfeldtüpfel, mit der Höhe und Zweischichtigkeit der Markstrahlen, in der Tüpfelung der tangentialen und radialen Tracheidenwände und des axialen Parenchyms und in der Struktur der Endwände des Längsparenchyms überein. Die Größe der Kreuzungsfeldtüpfel und deren Apertur gleichen aber bei weitem nicht den Befunden des vorliegenden Fossils.

Podocarpus urbanii PILGER aus Jamaika gleicht in der Kreuzungsfeldtüpfelung, in der tangentialen und radialen Tüpfelung der Tracheiden und des axialen Parenchyms unserem Fund. Selbst die Markstrahlzellen sind häufig radial abgeflacht. In der Höhe und dem Vorkommen von zweischichtigen Markstrahlen sind aber große Unterschiede vorhanden.

Podocarpus macrophyllus (THUNB.) D. DON. aus Japan gleicht dem Hanklit-Fund im gelegentlichen Vorkommen leicht knotiger Endwände und der Tüpfelung der tangentialen und radialen Wände des Längsparenchyms. Zweischichtige Markstrahlen und ihre Höhen sind sehr ähnlich, kommen aber zu selten vor. Durch Fehlen der Tangentialtüpfel und in der Kreuzungsfeldtüpfelung bestehen signifikante Unterschiede zum vorliegenden Fund.

Podocarpus totara A. CUNN. stimmt nur in der Markstrahlhöhe mit dem Hanklit-Fund überein.

Alle Vergleiche taxonomisch wichtiger Strukturen weisen auf die Gattung *Podocarpus* hin, aber ohne eine vollständige Übereinstimmung mit einer rezenten Art.

Vergleich mit fossilen Taxa

Von den *Podocarpoxylo-*Arten, die von der nördlichen Halbkugel beschrieben wurden, erlauben nur wenige einen detaillierten Vergleich, bedingt durch die schlechte Erhaltung taxonomisch wichtiger Merkmale. Deswegen bleiben *Podocarpoxylo-* spec, die von GOTTWALD (1964, 1992) und von MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL (1964) benannt wurden, bei den Vergleichen unberücksichtigt, obgleich sie in der Holzanatomie einige Übereinstimmungen mit dem vorliegenden Fund zeigen.

Podocarpoxylo helmstedtianum GOTTWALD (1966) aus der eozänen Braunkohle von Helmstedt/Niedersachsen entspricht den Befunden des Hanklit-Fundes in der Anordnung der radialen und tangentialen Tracheidentüpfel, der Größe und Anzahl der Kreuzungsfeldtüpfel und dem Vorkommen des Längsparenchyms. Radiale und tangentielle Tüpfel auf den Wänden des axialen Parenchyms fehlen und die Endwände sind immer glatt. Die Markstrahlen sind niedriger und sehr selten zweischichtig. Podocarpoide Kreuzungsfeldtüpfel werden nicht ausgebildet.

Podocarpoxylo knowltoni KRÄUSEL (1949) von GOTTWALD (1966) ebenfalls aus der Braunkohle von Helmstedt beschrieben, gleicht in vielen histologischen Holzstrukturen dem vorliegenden Fund. Abweichend sind aber die Größe der tangentialen Tracheidentüpfel, die Zahl der Kreuzungsfeldtüpfel und das Vorkommen zweischichtiger Markstrahlen. Radiale und tangentielle Tüpfel des Längsparenchyms fehlen.

Podocarpoxylo triassicum aus dem Trias in Franken, beschrieben und benannt von SELMEIER & VOGELLEHNER, gleicht in vielen Details der Holzstruktur unseres Fundes, ausgenommen der nur einreihigen Anordnung der radialen Tracheidentüpfel, des Fehlens tangentialer Tracheidentüpfel und tangentialer und radialer Tüpfel in den Wänden des Längsparenchyms.

Podocarpoxylo phyllocladoides MÜLLER-STOLL & SCHULTZE-MOTEL (1990) aus dem Jura unterscheidet sich in fast allen histologischen Merkmalen. Nur die radialen Hoftüpfel der Tracheiden gleichen in Anordnung, Größe und Apertur dem vorliegenden Material.

Podocarpoxyylon articulatum beschrieben und benannt von SÜSS & VELITZELOS (2000) aus Lesbos / Griechenland weicht durch extrem verbreiterte Markstrahlzellen im Spätholz, durch die Anzahl der Kreuzungsfeldtüpfel, durch die Form und Größe der Frühholztracheiden, durch das Fehlen tangentialer Tracheidentüpfel und radialer und tangentialer Tüpfel des Längsparenchym in besonderem Maße von dem Hanklit-Fund ab.

Die Holzstrukturen stimmen teilweise gut mit jenen des Hanklit-Fundes überein. Wie beim rezenten Vergleichsmaterial gibt es aber keine völlige Übereinstimmung mit nur einer Art.

Bestimmung

Wie unter „Beurteilung der histologischen Befunde“ dargelegt, weisen die Befunde der Untersuchungen eindeutig auf die Podocarpaceen hin. Holzanatomisch entspricht der Fund nach durchgeführten Vergleichen keiner bisher publizierten fossilen Art in der Merkmalskombination: ein podocarpoider Tüpfel pro Kreuzungsfeld; Höhe der Markstrahlen bis mehr als 40 Zellen, davon über 30% zweischichtig; tangentiale Tracheidenwände getüpfelt; tangentiale und radiale Tüpfelung der Längsparenchymwände mit gelegentlich leicht knotigen Endwänden. Das vorliegende Fundstück wird daher nach dem Fundort *Podocarpoxyylon hanklitianum* nov. sp. benannt.

Diagnose

Abietoide Anordnung der radiale Hoftüpfel im Regelfall einreihig, selten opponiert zweireihig z. T. mit abgeflachten Berührungsstellen; Tangentialtüpfelung der Tracheiden; keine Spiralverdickung und Spiralstreifung; Wände der nur aus Parenchymzellen bestehenden Markstrahlen glatt; Höhe der Markstrahlen über 40 Zellen, davon 30% zweischichtig; meistens ein podocarpoider Kreuzungsfeldtüpfel auf dem Feld; Längsparenchym häufig, meistens tangential gebündelt und mit dunklen Inhaltsstoffen und einfache Tüpfel auf den radialen und tangentialen Wänden; Trabeculae häufig; reguläre Harzkanäle fehlen.

Diagnosis

Predominant abietoid pitting usually in one row, two pits side by side often with flattened line of contact only in the broadest tracheids; regular tangential pitting of tracheids; absent spiral thickening; smooth ray walls; ray heights up to 40 cells with 30% biseriate consisting of parenchyma cells, only; cross-field with only one podocarpoid pit; abundant axial parenchyma cords, often tangential bundled with simple pits on radial and tangential walls; abundant trabeculae; resin ducts absent.

4.3 Cupressaceae RICH. ex BARTLING 1830

***Juniperoxyylon* (HOULBERT) KRÄUSEL 1919**

***Juniperoxyylon pottoniense* (STOPES) KRÄUSEL 1949**

Tafel 4, Fig. 31–40

Fund L 1 / 05 Sammlung Geologisches Institut der Universität Aarhus / DK, 2006

Schliffe L 1 / 05, Nr. 105 c, t, r

Fundort: Hanklit

Alter: Unteres Eozän / oberes Paläozän

Topographie

Das phosphoritisierte Stammstück ist von spröder Beschaffenheit und splittert leicht. Seine Höhe beträgt im Mittel 120 mm mit einem ovalen Querschnitt von 60 – 100 mm Breite (Fig.31). Die Zuwachszonen sind deutlich mit einer Breite zwischen 1 – 3,5 mm. Schmale Zonen wechseln sich

mit breiten Zonen ab mit unterschiedlichen Anteilen von Spätholz. Die Oberfläche ist rostbraun. Reste von Rinde oder Mark sind nicht vorhanden.

Mikroskopische Untersuchungen

Querschnitte

Die Größe der Zuwachszonen variiert zwischen 35 – 80 Tracheidenbreiten. Der Übergang vom Spät- zum Frühholz ist durch die unterschiedlichen Größen der Tracheiden scharf markiert (Fig.32). Das Frühholz geht graduell in das Spätholz über. Die Frühholztracheiden sind überwiegend rund oder leicht oval mit sehr unterschiedlichen Durchmessern von 28 – 42 μm . Besonders an der Jahresringgrenze können noch größere Tracheiden vorkommen. Die Spätholztracheiden sind radial gepresst bei einer Breite von 12 – 24 μm . Besonders die an mehrschichtige Markstrahlen angrenzenden Tracheiden unterscheiden sich in Größe und Form auffällig von den anderen Tracheiden. Sie sind rechteckig oder queroval mit einem Radialmaß von 30 – 35 μm und einer tangentialen Breite von 45 – 47 μm (Fig.33). Die radiale Anordnung der Tracheiden ist auch hier durch neu beginnende oder blind endende Reihen von Tracheiden kleineren Durchmessers gestört.

Dünnwandige Stränge des Längsparenchyms sind überwiegend an der Jahresringgrenze und im Spätholz vorhanden.

Die radial verlängerten Markstrahlzellen bilden sowohl in ihren horizontalen als auch in den tangentialen Wänden knotige Verdickungen aus, die auf eine Tüpfelung schließen lassen (Fig.33). In einigen Zellen befinden sich dunkle Inhaltsstoffe.

Reguläre Harzkanäle und traumatische Harztaschen sind nicht vorhanden. Auch Wundholzbildungen konnten nicht festgestellt werden.

Tangentialschnitte

Die Markstrahlen sind 1 – 16, im Mittel 6 – 9 Zellen hoch. Die gewöhnlich einschichtigen Markstrahlen werden gelegentlich in einer Höhe von 3 – 4 Zellen auch zwei- oder dreischichtig (Fig.33). Ihre Zellen sind fast immer aufrecht stehende schmale Ellipsen mit einer Höhe von 20 – 34 μm und einer Breite von 9 – 16 μm , bei mehrreihigen Markstrahlen bis 18 μm . Die Kantenzellen können etwas höher sein. Die tangentialen Wände zeigen fast immer die typische treppenartige Juniperustüpfelung (Fig.36). Kleine einfache Tüpfel sind in den radialen Wänden zum angrenzenden Längsparenchym und zu einfach behöfteten Tüpfeln angrenzender Tracheiden ausgebildet (Fig. 36).

Die Breite der Tracheiden von 25 – 32 μm ist im Spät- und Frühholz nahezu gleich. Die Wände tragen kleine runde locker angeordnete Hoftüpfel von 7 – 9 μm im Durchmesser (Fig.36). Längsparenchymstränge befinden sich überwiegend an der Jahresringgrenze und sind meistens mit dunklen Inhaltsstoffen gefüllt. Die Höhe differiert von 16 – 220 μm , aber auch Höhen von 25 – 50 μm sind nicht selten. Die tangentiale Weite der Längsparenchymzellen entspricht jener der breitesten Tracheiden. In ihren dünnen Wänden kommen relativ selten kleine einfache Tüpfel von 3 – 4 μm Durchmesser vor. Die Endwände sind fast immer eindeutig perlschnurartig verdickt (Fig.36).

Radialschnitte

Gewöhnlich sind die Markstrahlzellen radial gestreckt mit sehr unterschiedlichen Höhen von 19 – 30 μm . Die Kantenzellen sind häufig höher. Die Radialwände sind nicht immer glatt, sondern häufiger leicht knotig (keine Abitineentüpfelung), während die tangentialen Wände fast ausschließlich perlschnurartig verdickt sind, was nach ESAU (1969) auf einfache Tüpfelung der Zellwand hinweist. Vertiefter Ansatz kommt vor, ist aber oft verschwommen (Fig.35, 37). Manchmal bilden die Markstrahlzellen durch Ausstülpungen der radialen Zellwand thylloid-ähnliche Strukturen aus, die mit dunkler Substanz gefüllt sind (Fig.35).

Die Zellen des Längsparenchym sind 15 – 18 µm breit und meistens mit dunklem Inhaltsstoff gefüllt. Auf den radialen Wänden befinden sich kleine einfache Tüpfel von 5 – 6 µm Größe. Wie in der Tangentialansicht sind die Endwände perlschnurartig verdickt.

Die inneren Kreuzungsfelder des Frühholzes enthalten zwei, seltener drei cupressoide Tüpfel in einer Reihe mit 9 – 12 µm Durchmesser, während die Kantenellen 4 – 5 Tüpfel auch in zwei Reihen enthalten können (Fig.39, 40). Die etwas schmalere Kreuzungsfelder des Spätholzes tragen nur einen cupressoiden Tüpfel von annähernd der gleichen Größe wie im Frühholz (Fig.38). Die radiale Breite der Frühholztracheiden variiert von 28 – 42 µm. Nur wenige Tracheiden sind etwas größer. Da das Spätholz radial gepresst ist, sind diese Tracheiden niedriger. Die radialen Tracheidenwände im Früh- und Spätholz tragen locker angeordnete Hoftüpfel in einer Reihe (abietoide Tüpfelung) mit einer Größe von 28 – 30 µm im Frühholz und 20 – 24 µm im Spätholz (Fig.38).

Beurteilung der histologischen Befunde

Die cupressoiden Tüpfel der Kreuzungsfelder, Juniperustüpfelung der tangentialen Markstrahlwände, die abietoide Tüpfelung in einer Reihe der Radialwände der Tracheiden und die perlschnurartigen Verdickungen der Querwände des Längsparenchym weisen in ihrer Kombination auf die Gattung *Juniperus* hin.

Vergleich mit rezenten Taxa

Als rezente Vergleichstaxa wurden aus GREGUSS (1955,1972) nur die Spezies ausgewählt, die in der Anordnung der Kreuzungsfeldtüpfel mit den obigen Befunden übereinstimmen.

Juniperus flaccida SCHULT. aus Texas und Mexiko stimmt in allen taxonomisch wichtigen Merkmalen überein. Nur die Größe der Kreuzungsfeldtüpfel ist unterschiedlich.

Juniperus lucayana BRITT. von den Bahamas gleicht *J. flaccida*.

Juniperus polycarpus C. KOCH aus Kaschmir und dem Kaukasus unterscheidet sich ebenfalls durch die Größe der Kreuzungsfeldtüpfel.

Juniperus thalassica LIPSKI aus Kaschmir und Ostasien stimmt mit den Befunden von *J. flaccida* überein.

Juniperus occidentalis HOOK, *J. silicicola* (SCHMALL) BAILEY, *J. virginiana* L. und *J. macropoda* BOISS. stimmen ebenfalls in allen wichtigen Details überein, die letzte Art sogar in dem Vorkommen sehr breiter Tracheiden an mehrschichtigen Markstrahlen.

Alle Vergleiche taxonomisch wichtiger Strukturen weisen auf die Gattung *Juniperus* hin, teilweise mit einer fast vollständigen Übereinstimmung mit einer rezenten Art.

Vergleiche mit fossilen Taxa

Juniperoxylon pachyderma (GÖPPERT) KRÄUSEL (1949) als häufigste Art des Tertiärs gleicht in sehr vielen histologischen Strukturen dem Hanklit Fund. Die radialen Hoftüpfel in den Tracheidenwänden sind aber bei unserem Fund auch in den breitesten Tracheiden niemals zweireihig opponiert angeordnet und die Höhe der Holzstrahlen ist kleiner.

Juniperoxylon wagneri SÜSS & RATHNER (1998) stimmt in den vielen taxonomisch wichtigen Strukturen ebenfalls mit dem Hanklit-Fund überein, unterscheidet sich aber wesentlich in der durchschnittlichen Höhe der Markstrahlen, in der Abgrenzung der Zuwachszonen, in dem Vorkommen zweireihig opponierter Hoftüpfel, in der immer glatten Horizontalwand der Markstrahlen und durch die Anordnung der Kreuzungsfeldtüpfel.

Juniperoxylon pottoniense (STOPES) KRÄUSEL (1949) stimmt neben den typisch juniperoiden Merkmalen auch mit der Anordnung der radialen Hoftüpfel auf den Tracheidenwänden, in der Höhe der Markstrahlzellen und in der Anordnung der Kreuzungsfeldtüpfel mit dem vorliegenden Fund überein.

Bestimmung

Mit der abietoiden Anordnung der radialen Hoftüpfel, den cupressoiden Kreuzungsfeldtüpfeln in einer Reihe, der *Juniperus*-Tüpfelung der tangentialen Markstrahlwände, dem Fehlen einer Abitineentüpfelung, den eindeutig perlschnurartig verdickten Querwänden des Längsparenchyms entspricht das fossile Stamm- bzw. Aststück der Formgattung *Juniperoxylon* (HOULBERT) emend. KRÄUSEL, und wird aufgrund der Einreihigkeit der radialen Hoftüpfel und der Höhe der Markstahlen nach VAUDOIS & PRIVÉ (1971) als *Juniperoxylon pottoniense* (STOPES) KRÄUSEL bestimmt.

5. Diskussion

Zellstrukturen des sekundären Xyloms ändern sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Gehölze (CARLQUIST, 2001). Das trifft auf Gymnospermen und Angiospermen gleichermaßen zu. Bei den vorliegenden xylotomischen Untersuchungen wurde immer – soweit möglich – auch im Vergleich mit rezenten Vertretern der jeweiligen Gattung / Art von Schnitten mit annähernd gleichem Alter, gemessen an der Jahresringanzahl, ausgegangen. Deswegen werden auch die Ausbildungen der Markstrahlzellen als diagnostisches Merkmal herangezogen, wenn nach KRÄUSEL (1949) der Regelfall vorliegt und eine Kombination mit anderen charakteristischen Merkmalen gegeben ist.

Bei dem Auftreten von Trabeculae handelt es sich nicht um ein charakteristisches Merkmal einer Art, da sie nach MÜLLER-STOLL (1965) und SÜB & VELITZELOS (1994) in vielen Gymnospermen-gattungen nachgewiesen wurden und auch bei Angiospermen vorkommen (CARLQUIST, 2001). Möglicherweise kann ihre Anordnung und Ausbildung arttypisch sein, ist dann taxonomisch aber auch nur in Verbindung mit weiteren arttypischen Merkmalen zu verwenden.

Aufgrund fossiler Funde von bambusartigen Stängeln, *Salvinia*, Palmen- und *Araucaria*-Resten, *Macclintockia*- und *Ginkgo*-Blättern, sowie Baumstämmen und beblätterten Zweigen, die dem heutigen Küstenmammutbaum *Sequoia sempervirens* zugeordnet werden, waren nach KOCH (1963), PEDERSEN et al. (1994) und BONDE (1987) auf dem skandinavischen Festland Auwälder an langsam fließenden Gewässern mit höher gelegenem warmgemäßigem Regenwald vorhanden. Die mittlere Jahrestemperatur lag bei 14 – 15 Grad.

Ungeklärt ist bisher das Fehlen von altertären *Metasequoia*-Resten im Moler, obgleich aus der paläarktischen Flora große Bestände dieser Gattung nachweisbar sind und keine klimatischen und geographischen Gründe einer Migration nach Europa entgegenstanden (LE PAGE et al., 2005). Ergebnisse physiologischer Untersuchungen von JAGELS & EQUISA (2005) verdeutlichen, dass *Metasequoia* in höheren Breiten gegenüber *Sequoia* und *Taxodium* einen Konkurrenzvorteil hatte. Eine größere Zuteilung der produzierten Biomasse in die Entwicklung des Stammholzes bei *Sequoia* und *Taxodium* erfolgt aber zum Nachteil der Kronenentwicklung. Die geringere Kronenentwicklung reduziert die Wettbewerbsfähigkeit für Licht im Vergleich zur *Metasequoia*.

Werden diese Ergebnisse hypothetisch auf die Florenzusammensetzung in niederen Breitengraden angewendet, ergibt sich eine mögliche Erklärung für das Fehlen oder sehr geringes Auftreten der *Metasequoia* im Moler. In diesen Breiten entfällt die Dunkelheit langer Polarnächte. Die immergrüne *Sequoia* hat gegenüber der laubabwerfenden *Metasequoia* einen Konkurrenzvorteil. Sie kann auch trotz verkürzter Tageslänge in den milden Wintern des frühen Tertiärs Photosynthese betreiben, mehr Assimilationsprodukte in die Kronenentwicklung investieren und sich damit als Konkurrent der *Metasequoia* durchsetzen, wie auch die zahlreichen *Sequoia*-Funde aus dem Moler beweisen.

Trotz der sehr guten Gesamterhaltung des vorliegenden Molerfundes und der relativ sicheren Bestimmung des Holzes können auf Grund eines einzigen allochthonen Fundes nur vage Rückschlüsse auf eine Florenzusammensetzung getroffen werden. Vermutlich bildete *Metasequoia* nur sehr kleine Bestände am Rand der Auwälder neben der dominierenden *Sequoia*.

Überwiegend breites Frühholz und sehr schmales Spätholz in den Jahresringen bei *Taxodioxyton metasequoianum* und *Podocarpoxyton hanklitianum* lässt auf stärkere Regenfälle im Sommer und milde regenärmere Winter schließen, was auch den Standortbedingungen der rezenten Vertretern dieser Arten entspricht. *Juniperoxyton* wird etwas höhere Lagen als Standort bevorzugt haben. Plötzlich auftretende sehr weite Jahresringe lassen auf günstigere Standortbedingungen schließen. Durch Windbruch und / oder starke Vulkantätigkeit können umliegende Konkurrenten geschädigt oder beseitigt und dadurch ein besseres Wachstum bisher unterdrückter Gehölze ermöglicht worden sein.

Holzfunde aus dem Moler sind bisher aber zu wenig bekannt, bzw. untersucht worden, um umfassendere Aussagen über Artenzahlen und damit einer Florenzusammensetzung machen zu können. Weitere Untersuchungen der Umgebung des Riffs am Hanlit und an anderen Molerfundstätten sind erforderlich.

6. Danksagung

Herrn G. Schreiber vom Geologischen Institut der Freien Universität Berlin danke ich für die Herstellung der Dünnschliffe, Frau Lohmann vom Botanischen Garten der FU Berlin für die Bereitstellung des rezenten Vergleichsmaterials, Herrn Dr. Erik Thomsen vom Geologischen Institut der Universität Århus für Informationen über weitere Molerfundstätten und der Fa. Metzdorf in Berlin für die Überlassung spezieller Schleifpasten. Herzlicher Dank gilt ferner meinem Sohn Dipl. Phys. Lars Miersch und Herrn Dr. R. Lindner für die Vorbereitung und Durchführung der Tauchgänge und meiner Frau Karin Miersch für die Durchsicht des Manuskriptes auf Verständlichkeit.

Literatur

- ADAMS, R. P. (1995): Revisionary study of Caribbean species of *Juniperus* (Cupressaceae). – *Phytologia* 78, 134 – 150.
- BONDE, N. (1987): Moler – its origin and its fossils especially fishes, 51 pp. Nykøbing/Mors: Skamol.
- BOYD, A. (1992): Revision of the Late Cretaceous paleot flora from West Greenland: Gymnosperms (Cycadales, Cycadeoidales, Caytoniales, Ginkgoales, Coniferales): – *Palaeontographica* Abt. B 225, 105 – 172. Stuttgart.
- BRAUN, H. J. (1970): Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse I, 190 pp. Berlin / Stuttgart: Bornträger.
- BURGH, J.V.D. (1964): Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation. – *Acta Botanica Neerlandica* 13, 250 – 301.
- CARLQUIST, S. (2001): Comparative Wood Anatomy, 448 pp. Berlin/ Heidelberg / New York: Springer.
- CHANEY, R.W. (1951): A Revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western North America based on the recent discovery of *Metasequoia*. - *Transactions of the American philosophical Society* 40/3, 176 – 263. Philadelphia.
- CHRISTENSEN, E. F. (1975): The Søby Flora: Fossil plants from the Middle Miocene delta deposits of the Søby-Fasterholt area, Central Jutland, Denmark. – *Geological Survey of Denmark II. Series. No. 103*, 1 – 57. Kopenhagen.
- DOLEZYCH, M. & BURGH, J.V.D. (2004): Xylotomische Untersuchungen an inkohlten Hölzern aus dem Braunkohlentagebau Berzdorf (Oberlausitz), Deutschland. – *Feddes Repertorium* 115, 397 – 437. Weinheim.

- ESAU, K. (1969): Pflanzenanatomie, 594 pp. Stuttgart: Fischer
- FLORIN, R. (1952): On *Metasequoia*, living and fossil. – Botaniska Notiser I, 1 – 29. Lund.
- GOTHAN, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. - Abhandlungen der preußischen geologischen Landesanstalt N.F. 44, 1–110. Berlin.
- GOTTWALD, H. (1966): Eozäne Hölzer aus der Braunkohle von Helmstedt. – Palaeontographica Abt. B 119, 76 – 93. Stuttgart.
- GOTTWALD, H. (1992): Hölzer aus marinen Sanden des oberen Eozän von Helmstedt (Niedersachsen). – Palaeontographica Abt. B 225, 27 – 103, Stuttgart.
- GOTTWALD, H. (2004): Neue taxonomische Untersuchungen an 205 tertiären Hölzern und 2 verkieselten Rindenresten aus der südlichen Frankenalb und deren Randgebieten - mit Aussagen über Herkunft und Flora, Klima und Alter. – Documenta naturae 153, 1 – 93. München.
- GREGUSS, P. (1955): Xylotomische Bestimmungen der heute lebenden Gymnospermen. 308 pp. Budapest: Akademiai Kiado.
- GREGUSS, P. (1957): Ein Lignit aus dem Miozän von Rixhöft. – Abhandlungen der deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 3, 1 – 10. Berlin: Akademie-Verlag.
- GREGUSS, P. (1967): Fossil Gymnosperm woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. 136 pp. Budapest: Akademiai Kiado.
- GREGUSS, P. (1972): Mammutbaum-Waldungen aus dem Tertiär von Ungarn auf Grund der Palä dendrologie. – Paläontologische Abhandlungen B III, 5, 727 –734, Berlin: Akademie-Verlag.
- JAGELS, R. & EQUIZA, A. (2005): Competitive Advantages of *Metasequoia* in Warm High Latitudes. In: LePage, B.A., Williams, C.J., Yang, H. (Hrsg.), The Geobiology and Ecology of *Metasequoia*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, S.335 – 352.
- KOCH, E. (1963): Fossil Plants from the Lower Paleocene of the Agatdalen (Angmartussut) Area, Central Nûgssuaq Peninsula, North-west Greenland. – Meddeling om Grønland 172, 1 – 120, Kopenhagen.
- KRÄUSEL, R. (1921): Der Bau des Wundholzes bei fossilen und rezenten Sequoien. – Paläobotanische Notizen VI, Senckenbergiana III, 5, 135 –142. Frankfurt/Main.
- KRÄUSEL, R. (1949): Die fossilen Koniferen-Hölzer unter Ausschluß von Araucarioxylon Kraus. – Paläontographica B 89, 83 – 200, Stuttgart.
- LEPAGE, B.A., YANG, H. & MATSUMOTO, M. (2005): The Evolution and Biogeographic History of *Metasequoia*. In: LePage, B.A., Williams, C.J., Yang, H. (Hrsg.), The Geobiology and Ecology of *Metasequoia*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, S.3 – 114.
- MÜLLER-STOLL, W.R. & SCHULTZE-MOTEL, J. (1990): Gymnospermenhölzer des Deutschen Jura. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft Band 141, 61 – 77. Schweizerbart, Stuttgart.
- PEDERSEN, G. K. & SURLYK, F. (1983): The Fur Formation a late Paleocene ash-bearing diatomite from northern Denmark. – Bulletin of the Geological Society of Denmark 32, 43 – 65. Kopenhagen
- PEDERSEN, S.A.S. (1996): Progressive glaciotectionic deformation Weichselian and Palaeogene deposits at Fekkeklit, northern Denmark. – Bulletin of the Geological Society of Denmark, Vol. 42, 153 – 174. Kopenhagen.

- PEDERSEN, S.S., PEDERSEN, G.K. & NOE, P. (1994): Moler auf Mors. 48 pp. Nycøbing Mors: Morsø Localhistoriske Forlag.
- SCHLOEMER-JÄGER, A. (1958): Alttertiäre Pflanzen aus Flözen der Brögger-Halbinsel Spitzbergens. – *Paläontographica* B 104, 39 –103. Stuttgart.
- SCHLOEMER-JÄGER, A. (1959): Keine Funde von *Metasequoia*-Zapfen in der Braunkohle von Düren und Zülpich im Rheinland. – *Paläontographica* B 105, 158 –159. Stuttgart.
- SCHÖNFELD, E. (1955): *Metasequoia* in der Westdeutschen Braunkohle. – *Senckenbergiana lethaea* 36, 389-399, 3text-figs, 2pls; Frankfurt/Main.
- SCHWARZ, O. & WEIDE, H. (1962): Systematische Revision der Gattung *Sequoia* Endl. – *Feddes Repertorium* 66, 59 –192. Berlin: Akademie-Verlag.
- SELMEIER, A. & VOGELLEHNER, D. (1968): *Podocarpoxyton triassicum* n. sp., ein phylogenetisch bedeutsames „modernes“ Sekundärholz aus dem Keuper von Franken. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 132, 87 – 96. Stuttgart.
- SHIGO, A. L. (1985): Kompartimentierung als Abwehrreaktion bei Bäumen. – *Spectrum der Wissenschaft* 7, 86 –94. Heidelberg: Spektrum Verlag.
- STOCKEY, R.A., ROTHWELL, G.W. & FALDER, A.B. (2001): Diversity among Taxodioid Conifers: *Metasequoia foxii* sp. nov. from the Paleocene of Central Alberta, Canada. - *International Journal of Plant Sciences* 162, 221-334. Chicago: Chicago Press.
- SÜSS, H. & RATHNER, U. (1998): Ein neues fossiles Holz, *Juniperus wagneri* sp. nova, aus der miozänen Braunkohle von Wetrow (Oberlausitz / Sachsen, Deutschland). – *Feddes Repertorium* 109, 15 – 24. Weinheim.
- SÜSS, H. & VELITZELOS, E. (1997): Fossile Hölzer der Familie Taxodiaceae aus tertiären Schichten des Versteinerten Waldes von Lesbos, Griechenland. – *Feddes Repertorium* 108, 1 – 30. Weinheim
- SÜSS, H. & VELITZELOS, E. (2000): Zwei neue fossile Hölzer der Formgattung *Podocarpoxyton* Gothan aus tertiären Schichten der Insel Lesbos, Griechenland. – *Feddes Repertorium* 111, 135 – 149. Weinheim.
- VAUDOIS, N. & PRIVÉ, C. (1971): Révision des bois fossiles de Cupressaceae. – *Palaeontographica* B 134, 61 – 86. Stuttgart.
- VISSCHER, G. E. & JAGELS, R. (2003): Separation of *Metasequoia* and *Glyptostrobus* (Cupressaceae) based on wood anatomy. – *IAWA Journal* 24, 439 – 450.
- WILUMSEN, P. S. (2004): Palynology of the Lower Eocene deposits of northwest Jutland, Denmark. – *Bulletin of the Geological Society of Denmark* Vol. 52, 141 – 157. Kopenhagen.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1–4, 6–7 und 9–12: *Taxodioxylon metasequoianum* SCHÖNFELD (1955) emend. und Fig. 5 und 8 rezentes Vergleichsmaterial.

Fig. 1: Stammstück, durch Wassertransport gerundet. (Maßstrich = 40 mm)

Fig. 2: Querschliff: Abrupter Übergang vom Spät- zum Frühholz; Tracheiden in radialer Anordnung und Verlauf der Holzstrahlen. (Maßstrich = 100 μ m)

Fig. 3: Tangentialschliff mit Spiralstreifung der Tracheiden und kleinen behöften Tangentialtöpfeln; Separation der Zellen im rechten Markstrahl. (Maßstrich = 60 μ m)

Fig. 4: Radialschliff mit längs geschnittenen beidseitig angeordneten großen einfach behöften Tangentialtöpfeln breiter Frühholztracheiden zum axialen Parenchym, kleineren intertracheidalen doppelt behöften Töpfeln und großen quer geschnittenen radialen Hoftöpfeln. (Maßstrich = 40 μ m)

Fig. 5: *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, rezentes Vergleichsmaterial im Spätholz. Radialschnitt: Wie Fig. 4, nur mit Tüpfelkanälen in den dicken Tracheidenwänden des Spätholzes. (Maßstrich = 30 μ m)

Fig. 6: Tangentialschliff mit teilweise zweischichtigem Markstrahl und z. T. getüpfelten Tangentialwänden. (Maßstrich = 45 μ m)

Fig. 7: Radialschliff: Ausschnitt eines 14 Zellen hohen Markstrahls mit glatten und teilweise leicht perlschnurartig verdickten Tangentialwänden. (Maßstrich = 25 μ m)

Fig. 8: *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, rezentes Vergleichsmaterial. Radialschnitt mit glyptostroboiden und taxodioiden Kreuzungsfeldtöpfeln und unterschiedlicher Anordnung in den mittleren und äußeren Zelllagen. (Maßstrich = 25 μ m)

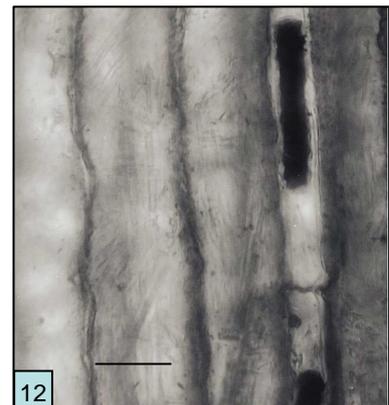
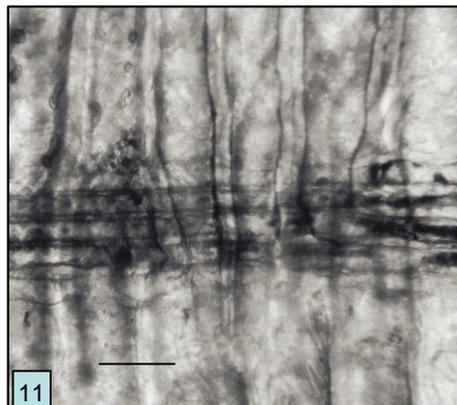
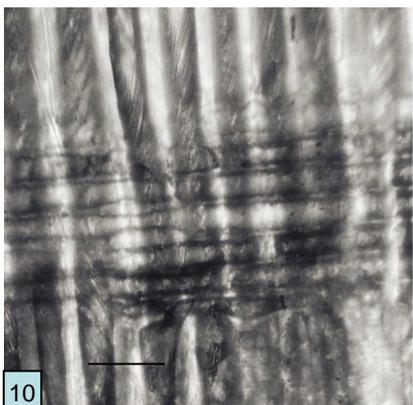
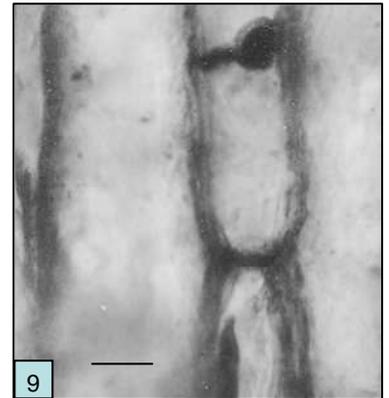
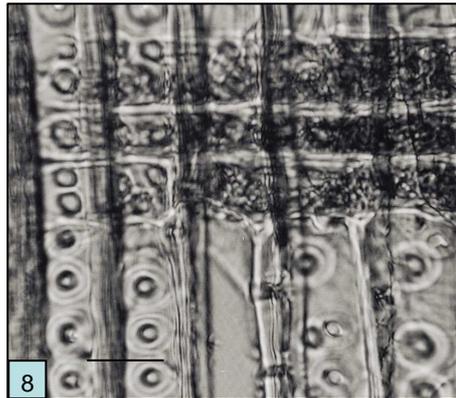
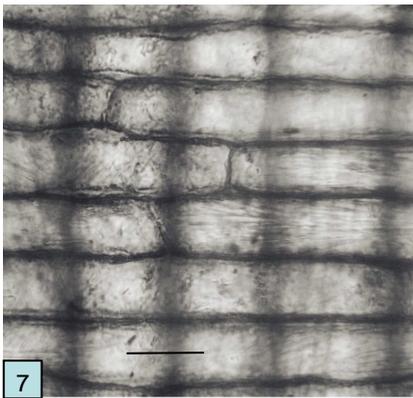
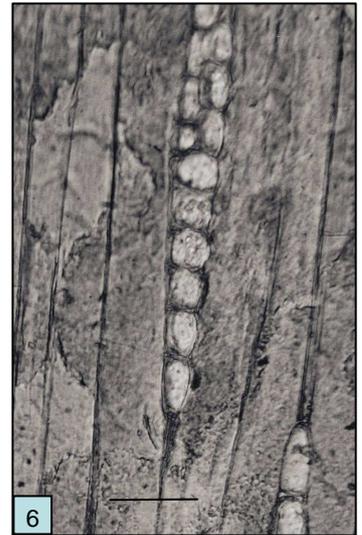
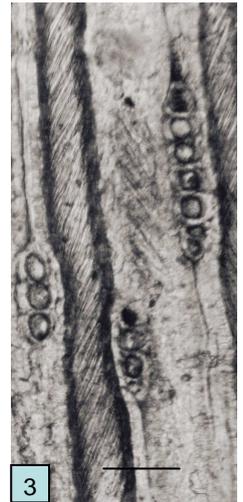
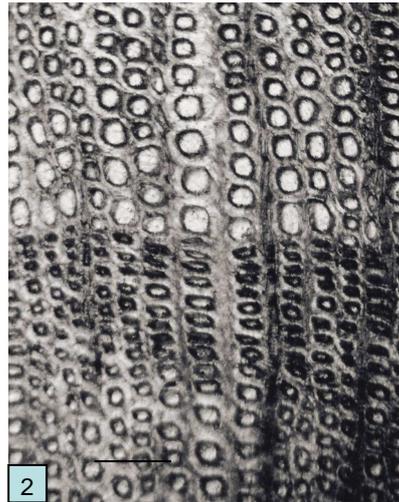
Fig. 9: Radialschliff: Längsparenchymstrang im Frühholz mit runder Verdickung der Querwand. (Maßstrich = 30 μ m)

Fig. 10: Radialschliff: Markstrahl im Spätholz mit einem Tüpfel pro Kreuzungsfeld und schrägem oder senkrecht gestelltem Porus, der der Spiralstreifung folgt. (Maßstrich = 40 μ m)

Fig. 11: Radialschliff: Markstrahl im Frühholz mit Anordnung der Kreuzungsfeldtöpfel mit rundem Porus, der z. T. die Hofgrenze erreicht. (Maßstrich = 40 μ m)

Fig. 12: Radialschliff: Markstrahl im Frühholz mit glatter Querwand. (Maßstrich = 50 μ m)

Tafel 1



Tafel 2

Fig. 13–17: *Taxodioxyton metasequoianum* SCHÖNFELD (1955) emend. und Fig. 18 rezentes Vergleichsmaterial.

Fig. 13: Radialschliff: Breite Frühholztracheiden mit zweireihig opponierten Hoftüpfeln und taxodioiden und glyptostroboiden Tüpfeln in den Kreuzungsfeldern eines angeschnittenen Markstrahls. (Maßstrich = 70µm)

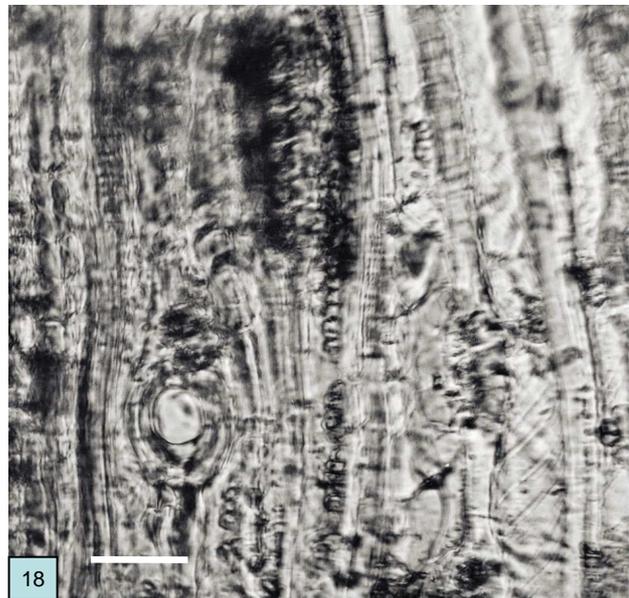
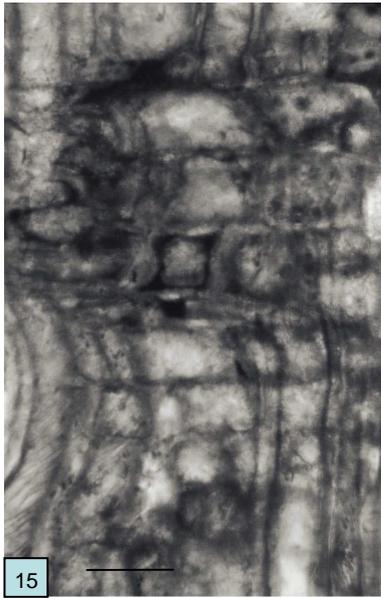
Fig. 14: Querschliff: Dreireihiger Markstrahl mit Anschluss an eine Harztasche, deren Drüsenzellen einen zugespitzten Extrusionspol besitzen. (Maßstrich = 100 µm)

Fig. 15: Radialschliff mit callusartiger Wundholzbildung und unterschiedlicher Tüpfelung in den deformierten Zellen. (Maßstrich = 40 µm)

Fig. 16: Radialschliff: Fortgeschrittene Harztaschenbildung durch Lysis der Wundholzzellen und normaler Tüpfelung im anschließenden gesunden Gewebe. (Maßstrich = 80 µm)

Fig. 17: Tangentialschliff in Wundholznähe: Horizontaler Harzkanal in einem zusammengesetzten Markstrahl. (Maßstrich = 30 µm)

Fig. 18: *Metasequoia glyptostroboides* HU et CHENG, rezentes Vergleichsmaterial von Wundholz. Tangentialschnitt mit einer angeschnittenen vertikalen Harztasche und horizontalem Kanal in einem Markstahl. (Maßstrich = 30 µm)



Tafel 3

Fig. 19–30: *Podocarpoxyton hanklitianum* nov. spec. Holotypus

Fig. 19: Stammstück, Querschliff mit deutlichen Zuwachszonen. (Maßstrich = 30 mm)

Fig. 20: Querschliff mit abruptem Übergang vom Spät- zum Frühholz, radialer Tracheidenanordnung, die von einer Harztasche unterbrochen wird. (Maßstrich = 80 µm)

Fig. 21: Tangentialschliff mit abschnittsweise zweireihigen Markstrahlen. (Maßstrich = 100 µm)

Fig. 22: Tangentialschliff mit verbreiterten Zellen eines einreihigen Markstrahls. Die gebündelten Parenchymstränge haben eine glatte Querwand und dunklen Inhalt. (Maßstrich = 35 µm)

Fig. 23: Tangentialschliff mit z. T. gegliederten Holzstrahlen und häufig zweireihigen Hoftüpfeln auf den Tracheidenwänden. (Maßstrich = 50 µm)

Fig. 24: Radialschliff: Breite Tracheiden mit Trabeculae. (Maßstrich = 35 µm)

Fig. 25: Radialschliff: Markstrahl mit unterschiedlich hohen Zellen und glatten Horizontalwänden. Die Tangentialwände sind teilweise leicht verdickt. In einigen Kreuzungsfeldern der höheren Randzellen sind zwei übereinander liegende Tüpfel ausgebildet. (Maßstrich = 40 µm)

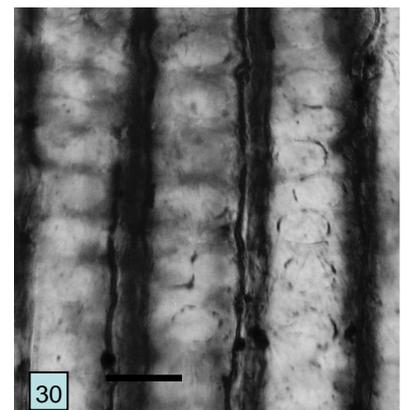
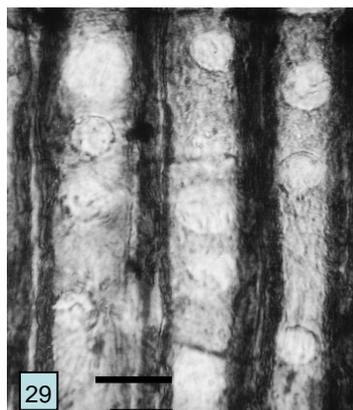
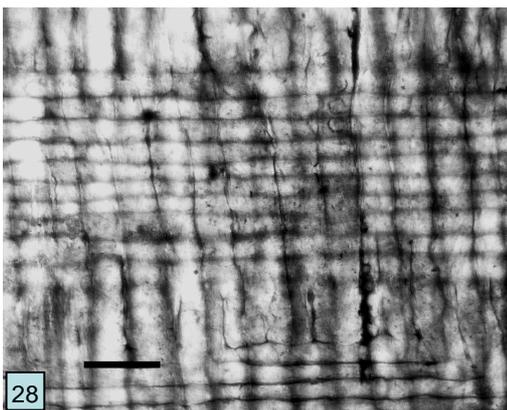
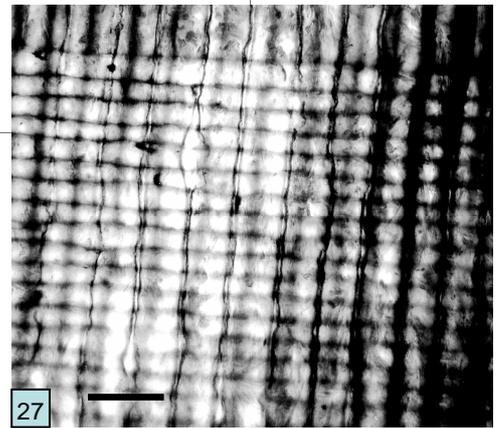
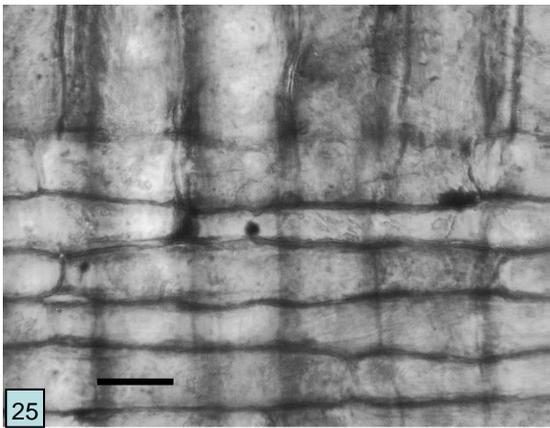
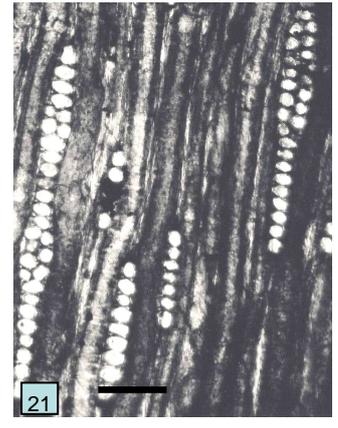
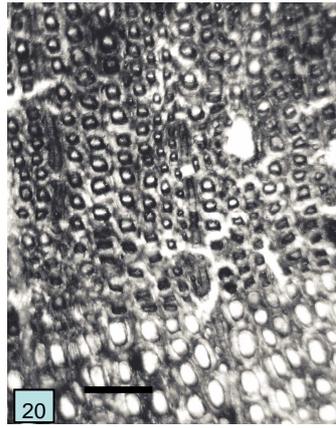
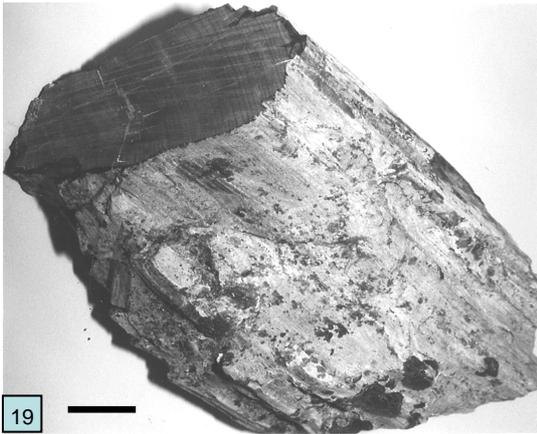
Fig. 26: Radialschliff mit einfachen Tüpfeln im Längsparenchymstrang. (Maßstrich = 40 µm)

Fig. 27: Radialschliff: Ausschnitt aus einem 22 Zellen hohen Markstrahl mit Übergang vom Spät- zum Frühholz und podocarpoiden Kreuzungsfeldtüpfeln. (Maßstrich = 60 µm)

Fig. 28: Radialschliff: Markstrahl mit runden bis leicht ovalen Kreuzungsfeldtüpfeln mit steilem Porus. (Maßstrich = 60 µm)

Fig. 29: Radialschliff mit Hoftüpfelanordnung in schmalen Tracheiden. (Maßstrich = 30 µm)

Fig. 30: Radialschliff mit Hoftüpfelanordnung in breiten Tracheiden. (Maßstrich = 30 µm)



Tafel 4**Fig. 31–40: *Juniperoxylon pottoniense* (STOPES) KRÄUSEL**

Fig. 31: Gesplittertes Stammstück mit deutlichen Zuwachszonen. (Maßstrich = 60mm)

Fig. 32: Querschliff mit abruptem Übergang zwischen Spät- und Frühholz und radialem Verlauf eines Holzstrahls und der Tracheiden, der bei manchmal gestört ist. (Maßstrich = 70 µm)

Fig. 33: Querschliff: Mehrreihiger Markstrahl mit knotigen Verdickungen der Radial- und Tangentialwände und großen angrenzenden Tracheiden. (Maßstrich = 45 µm)

Fig. 34: Tangentialschliff: Einzelne und tangential gebündelte Längsparenchymstränge mit lakunösem dunklem Inhalt und spindelförmigen Markstrahlen. (Maßstrich = 60 µm)

Fig. 35: Radialschliff: Ausschnitt aus einem Markstrahl mit getüpfelten Radial- und Tangentialwänden und thylloiden Strukturen im Zellinneren. (Maßstrich = 20 µm)

Fig. 36: Tangentialschliff: Perlschnurartige Verdickungen der Querwände in den Längsparenchymsträngen; Markstrahlzellen mit einfachen Tüpfeln in den radialen Wänden zum Längsparenchym und mit treppenartiger Juniperustüpfelung in den tangentialen Querwänden. (Maßstrich = 40 µm)

Fig. 37: Radialschliff: Markstrahl mit perlschnurartig verdickten Tangential- und Radialwänden. (Maßstrich = 30µm)

Fig. 38: Radialschliff: Spätholz mit abietoider Tüpfelung der radialen Tracheidenwände und Markstrahl mit einem Tüpfel pro Kreuzungsfeld. (Maßstrich = 60 µm)

Fig. 39: Radialschliff: 16 Zellen hoher Markstrahl im Frühholz mit zwei bis drei Tüpfeln pro Kreuzungsfeld. (Maßstrich = 60 µm)

Fig. 40: Radialschliff: Cupressoide Kreuzungsfeldtüpfel im Frühholz z. T. mit durchscheinenden Hoftüpfeln angrenzender Tracheiden. (Maßstrich = 30 µm)

