

Einzigartig und dennoch ausgestorben – Die Schachtel- halm-Giganten des Perms

Die Schachtelhalmgewächse sind im Verlauf der Erdgeschichte ohne Zweifel eine der erfolgreichsten, aber gleichzeitig auch eine der rätselhaftesten Gruppen unter den Gefäßpflanzen. Unübersehbare konstruktive Gemeinsamkeiten bei den fossilen und rezenten Sphenopsiden schließen Vielgestaltigkeit nicht aus. Die attraktiven Anularia-Blätter oder Calamostachys-Fruktifikationen sind nicht nur dem Paläontologen ein Begriff und bilden seit über 300 Jahren einen beliebten Gegenstand für Sammler und Forscher gleichermaßen (BARTHEL 2004); ja sie gehören zu den häufigsten Fossilresten aus dem Karbon und Perm weltweit.

Sicher inspiriert durch den möglichen Vergleich mit heute lebenden Schachtelhalmen fehlen die Calamiten, baumförmige Schachtelhalmgewächse des Erdaltertums, in keiner Lebensraum-Rekonstruktion, wengleich die Vervollkommnung der zeichnerischen und Modellrekonstruktionen nur in sehr kleinen Schritten voran schreitet. Vorstellungen zu ihrer Wuchsform beruhen in der Mehrzahl auf den weit verbreiteten Abdruck-Erhaltungen ihrer Marksteinkerne (Sedimentfüllungen der Markhohlräume) und auf Coal Balls aus dem Oberkarbon des paläoäquatorialen Florengürtels (DAVIERO & LECOUSTRE 2000). Letztere sind fossilreiche Dolomit-Konkretionen, die in den vom Meer beeinflussten Kohlenmooren der nördlichen Hemisphäre gebildet wurden. Sie sind für die herausragende, dreidimensionale Erhaltung der Zell- und Gewebestrukturen ihrer fossilen Reste bekannt und durch einfach herzustellende Peels der mikroskopischen Untersuchung zugänglich (ROTHWELL 2002). Allein ihre geringe Größe schränkt den Erkenntnisgewinn über die baumförmigen Riesen so weit ein, dass bei isolierten Achsenfragmenten häufig nicht einmal zu entscheiden ist, ob es sich um juvenile Hauptachsen oder Verzweigungen unterschiedlicher Ordnung handelt. Viele anatomische Merkmale (siehe Abb. 1), die häufig zur Abgrenzung von Arten

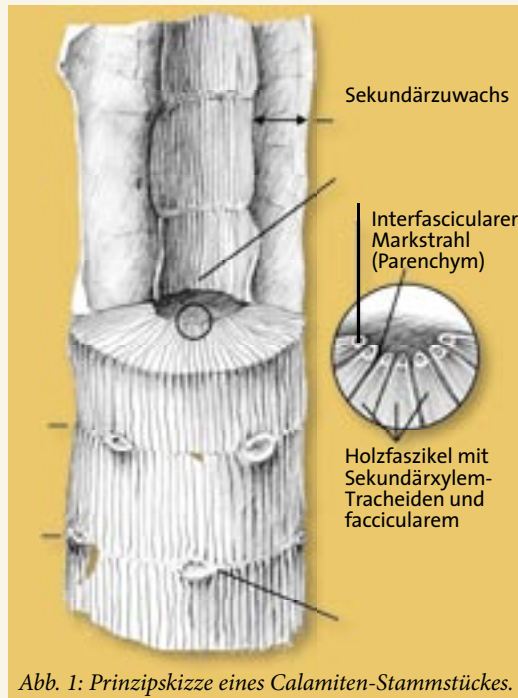


Abb. 1: Prinzipische Skizze eines Calamiten-Stammstückes.

herangezogen wurden, haben sich als zu variabel, umweltabhängig und damit denkbar ungeeignet für taxonomische Belange erwiesen. Dazu gehören das Verhältnis Markhöhle/Stammdurchmesser, die Länge der Internodien, die Größe der Carinalkanäle, das Ausmaß des Sekundärzuwachses, die Anzahl der Holzfaszikel, die Wandstruktur der Tracheiden, der Aufbau der interfascicularen Markstrahlen und der Parenchymanteil des Holzes.



Abb. 2: Reizvolle Landschaft am Rio Tocantins – Fundgebiet des permischen versteinerten Waldes im Norden Brasiliens.

Zweifel beflügelt die Forschung

Insgesamt werden die Calamiten seit Jahrzehnten sowohl morphologisch/anatomisch als auch ökologisch als recht einheitliche Pflanzengruppe dargestellt. Lehrbuchillustrationen zeigen sie als klonale, unterirdischen Rhizomen entspringende, regelmäßig wirtelig verzweigte Bäume. Doch nicht alles passt in dieses Bild. Wir sollten deshalb öfter mal am Bekannten und scheinbar Unumstößlichen zweifeln oder genaueren eigenen Beobachtungen den Vorzug geben. Es sind gerade die letzten Vertreter der im Perm nahezu aussterbenden Calamiten, die das Bild, das wir von diesen Pflanzen haben, in jüngster Zeit ins Wanken bringen. Einige Funde sind geeignet, die Wuchsform, die natürliche Variabilität und letztlich auch die Systematik in dieser Gruppe zu hinterfragen. Sowohl von der Typuslokalität der weit verbreiteten Calamiten-Organogattungen *Arthropitys* und *Calamodendron*, dem versteinerten Wald von Chemnitz, als auch aus dem versteinerten Wald von Tocantins/Brasilien gibt es neue Belege in herausragender Erhaltung. Dabei handelt es sich um vegetative Organe, die neben dem Internbau des Holzes auch ihre Verzweigungsmuster zeigen. Für jeden, der die Calamiten bislang mit den Bruchstücken im Kohlezechen-Abraum verbunden hat oder dabei an die grauschwarze Karbonvitrine im naturhistorischen Museum denkt, offenbart sich nun eine völlig neue, faszinierende Welt.

Räumlich unverdrückte, mehrere Meter lange Stämme, die auf farbenprächtigen Schnitten den Internbau der pflanzlichen Gewebe zeigen, bilden die Basis jüngster Untersuchungen. Der Pfälzer Freizeitforscher Robert Noll, der sich schon durch seine ausgezeichneten Beobachtungen an Gymnospermen-Hölzern vom Donnersberg einen Namen unter den Paläobotanikern gemacht hat, konnte bereits so manchem Fossil durch sachkundige Präparation seine Geheimnisse entlocken. In dankenswerter Weise übernahm er die Sandstrahlpräparation zahlreicher Großstücke, nachdem er mich auch bei den Expeditionen begleitet hatte. Erst im Zuge dieser mühevollen Arbeit war der unschätzbare Wert der Neufunde für die Wissenschaft zu erahnen. Jetzt konnten orientierte Anschliffe angefertigt und die morphologischen bzw. anatomischen Merkmale eingehend studiert und dokumentiert werden.

Versteinerter Wald mit Überraschungen

Zahlreiche neue Funde stammen aus dem Perm der Südhemisphäre (Abb. 2). Drei Expeditionen in die tropische Feuchtsavanne im Norden des Staates Tocantins, Brasilien, lieferten seit 2000 einzigartige Pflanzenfossilien (RÖSSLER & NOLL 2002). Hier fanden wir die Calamiten als untergeordnete floristische Komponenten einer Baumfarn-dominierten, Feuchtigkeit liebenden Pflanzengesellschaft. Feinschichtige



Abb. 3: *Arthropitys* sp. mit verholzten Seitenzweigen und Zweignarben, Perm von Tocantins/Brasilien.

Schluffsteine der Schwemmebene eines ausgedehnten Flusssystemes konservierten einige der weltweit größten und instruktivsten Calamitenreste in unmittelbarer Nähe ihres Wuchsortes.

Erste Untersuchungen zeigten, dass die Verzweigungsmuster dieser Calamiten viel variabler und unregelmäßiger sind, als wir das bislang von diesen Pflanzen wahrhaben wollten bzw. von den allzu fragmentarischen Sammlungsstücken schlussfolgern konnten. Mehrere Meter lange Stämme zeigen völlig verschiedene Verzweigungstypen. Dazu gehören verholzte, permanente Seitensprosse, die vom Stamm in unregelmäßigen Abständen abzweigen (Abb. 3). Der Überlieferung der Fossilreste nahe dem Wuchsort der Pflanzen verdanken wir, dass einige dieser Seitensprosse sogar noch am Stamm ansitzen. Darüber hinaus finden wir die zahlreichen Narben krautiger (?saisonal) und sicher beblätterter Zweige an einzelnen Knoten. Während letztere von der Peripherie des Markraumes durch das gesamte Holz hindurch zu verfolgen sind und sich dabei allmählich vergrößern, ist von den starken, verholzten Seitensprossen im Markraum noch nichts zu sehen. Sie entstehen meist aus einem Markstrahl inmitten des Holzmantels. Somit sind jene massiven Seitensprosse, die die Biomechanik der Pflanze am nachhaltigsten beeinflussen haben dürften, weder am Marksteinkern noch im marknahen Holz der permischen Calamiten erkennbar. Aber ge-

rade die Abdruck-Erhaltungsformen bildeten über Jahrzehnte die Datenbasis für die bekannten zeichnerischen und Modell-Rekonstruktionen.

Darüber muss man nun neu nachdenken. Möglicherweise wurden die krautigen Zweige periodisch abgeworfen und wiederholt gebildet. Diese Anpassung wäre ein Hinweis auf saisonale Klimabedingungen und hier insbesondere auf periodische Trockenzeiten. Einen anderen Hinweis auf wechselnde Temperatur und Feuchte fanden wir sowohl in Calamiten aus Tocantins, als auch an jenen aus Chemnitz: Zuwachszonen, d.h. konzentrisch angeordnete Unregelmäßigkeiten im Durchmesser der Holzzellen, die beim sekundären Dickenwachstum entstehen (Abb. 4). Wenngleich diese

Abb. 4: Zuwachszonen (Pfeile) bei *Arthropitys* cf. *bistriata* - Indikatoren für klimatische Zyklizität, Perm von Chemnitz.



nicht als Jahresringe im eigentlichen Sinne gedeutet werden müssen, unterstützen sie doch die anderen genannten Hinweise auf klimatische Zyklizität im Perm.

Riesenwachstum und Anpassungsfähigkeit

Im Februar 2002 wurde im Zuge von Altbau-Sanierungen im Stadtgebiet von Chemnitz der größte, bislang bekannte Calamit geborgen (Abb. 5).



Abb. 5: *Arthropitys ezonata* Göppert, der größte Calamit der Welt, Perm von Chemnitz.

Hinter diesem Superlativ verbirgt sich ein fast eine Tonne schwerer *Arthropitys-ezonata*-Stamm von bis zu 60 cm Durchmesser, der – noch aufrecht an seinem Wuchsort stehend – von den Ablagerungen pyroklastischer Ströme eingeschlossen und konserviert wurde. Den 15 mm dicken Markraum flankieren 74 Holzkeile, die nahe ihrer inneren Begrenzung die diagnostischen Carinalkanäle zeigen. Das sind für Schachtelhalme typische Röhren, die dem Wassertransport der sich rasch teleskopartig streckenden Pflanzen dienen und an jenen Stellen entstehen, wo die allerersten Holzzellen (Protoxylem) gebildet wurden. Welch ein Pflänzchen wäre wohl nach dem Sedimentkern einer derartig dünnen Markröhre rekonstruiert worden? Mit Sicherheit nicht der größte Calamit der Welt. Der im Querschnitt recht homogen wirkende,

bis 35 cm dicke Holzmantel zeigt im Tangentialschnitt eine weitere Überraschung: Das insgesamt sehr lockere, großlumige Holz dieser Bäume enthält einen hohen, bis zu 50% betragenden Anteil Parenchym (Abb. 6). Dieses saftige Speichergewebe suggeriert die Möglichkeit, dass die Pflanze im Stande war, auch trockenere Phasen durch eine gewisse „Sukkulenz“ zu überdauern. Aber welchen Vorteil brachte das Riesenwachstum für die Pflanze noch?

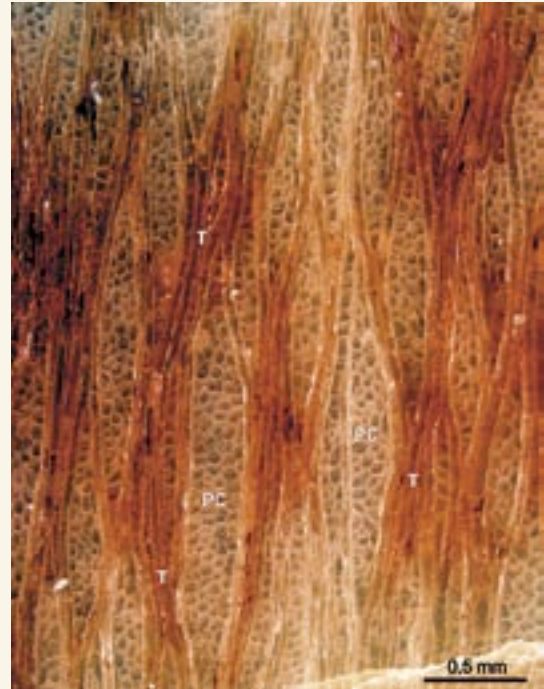


Abb. 6: Der Tangentialschnitt von *A. ezonata* zeigt den hohen Anteil Parenchym (PC) im Vergleich zu den Tracheiden (T) des Holzes.

Zumindest war mit der Erhöhung des Individualalters eine Vervielfachung der Reproduktionsmöglichkeiten verbunden – eine Chance, die zur Erhaltung der Art erforderliche Reproduktionsrate auch unter erschwerten Bedingungen einer gestressten Umwelt zu garantieren. Hier gibt es Parallelen zu anderen permischen Pflanzengruppen, wie beispielsweise den Medullofen, einer Gruppe baumförmiger Farnsamer. Auch bei ihnen zeigen die letzten (permischen) Vertreter der bis dahin sehr erfolgreichen und innovativen Pteridospermen-Familie die Ausbildung mächtiger Holz-

stämme und damit eine Tendenz zur Erhöhung ihres Individualalters.

All diese Merkmale, die variablen Verzweigungstypen mit einerseits permanenten und andererseits saisonal hinfalligen Seitenzweigen sowie die „Sukkulenz“, die übrigens bei mehreren *Arthropitys*-Formen zu beobachten ist, dürften als Anpassungen an ein insgesamt dynamischeres Environment im unteren Perm zu interpretieren sein. Die permischen Calamiten waren demnach in ökologischer Hinsicht viel toleranter und anpassungsfähiger, als ihre karbonischen Vorfahren, die derartiges an ihren monotonen, sumpfigen Uferstandorten nicht nötig hatten.

Was nicht sein darf, kann doch sein

Wenngleich wir seit Mitte des 19. Jahrhunderts Abbildungen aus der Fachliteratur kennen, die freistämmige Calamiten zeigen (GRAND'EURY 1877), so hat die Annahme, alle Calamiten entspringen unterirdischen Kriechtrieben, sog. Rhizomen, erst in den letzten Jahren ernsten Zweifel erregt (BARTHEL 2002). Als Sporenpflanzen, die sich polar entwickeln, haben die Calamiten „normalerweise“ keine Primärwurzel. Doch wie geraten viele Stämme so tief ins Substrat?

Wir glauben zumindest für einige Vertreter belegen zu können, dass das tief liegende Rhizom möglicherweise nur in einer frühen Wuchsphase der Pflanze eine gewisse Stütz- und Speicherfunktion für die vegetativen Achsen erfüllte. Möglicherweise wurden Letztere im Zuge der Ausbildung beblätterter Seitenzweige und der damit verbundenen Assimilationsleistung immer unabhängiger und zunehmend freistämmig. Das Sekundärwachstum erfolgte an Hauptachsen, an Seitensprossen und an sprossbürtigen Adventivwurzeln gleichermaßen, so dass die Stämme schließlich durch mehr oder weniger verholzte, sekundäre Wurzeln im Bodensubstrat verankert und versorgt werden konnten (Abb. 7).

Bei der Aufklärung der Wuchsstrategie fossiler Calamiten kann auch die Beobachtung an rezenten Pflanzen etwas beitragen, wie eine Studie über die vegetative Fortpflanzung von *Montrichar-*



Abb. 7: *Arthropitys* sp., basaler Stamm mit sprossbürtigen Adventivwurzeln (W) unterschiedlicher Dimension, Perm von Tocantins/Brasilien.

dia arborescens im Orinoco-Delta Venezuelas und an der Amazonasmündung, im Norden Brasiliens, zeigt (PFEFFERKORN et al. 2001). Dabei werden aus der vergleichbaren Stammarchitektur bei karbonischen Calamiten und der Monocotyle *Montrichardia* und ähnlichen Umweltpräferenzen evolutive Konvergenzen abgeleitet. Auch der Bambus (z.B. der über 30 m hohe *Dendrocalamus brandisii*), das größte Gras, liefert eine Reihe anschaulicher Parallelen.

Ungeahnte Variabilität

Mehrere anatomische Merkmale des primären und sekundären Pflanzenkörpers, die im Laufe der Forschungsgeschichte oftmals die Grundlage systematischer Konzepte bildeten, haben sich als viel variabler als bisher angenommen erwiesen. Darüber hinaus verändern sich mehrere biometrische Merkmale im Laufe der Individualentwicklung beträchtlich. Ferner gibt es Merkmale, die Abhängigkeiten von lokalen Umweltbedingungen, d. h. ökologischen, klimatischen und edaphischen Gegebenheiten zeigen und die systematische Abgrenzung von Arten zusätzlich erschweren. Solange wir es aber mit isolierten Or-

ganen zu tun haben und nur in Ausnahmefällen den Zusammenhang bestimmter Achsentypen mit Blättern und Fruktifikationen nachweisen können, bleibt uns nur die Zuordnung zu künstlich gebildeten Formtaxa.

Dennoch wurde der Blick dafür geschärft, dass sämtliche, in der historisch gewachsenen Systematik benutzten anatomischen und morphologischen Merkmale dringend einer Neubewertung hinsichtlich ihrer taxonomischen Relevanz bedürfen. Die einseitige Orientierung auf bestimmte Erhaltungsformen, wie beispielsweise auf Marksteinkerne oder auch auf Coal Balls führt dabei nicht zum Ziel, da diese den Habitus der Pflanzen nicht in ausreichendem Maße widerspiegeln. Nur die Summe aller verfügbaren Merkmalskomplexe, wie der Verzweigungsmodus oder der Internbau der Gewebe und insbesondere die ontogenetische Entwicklung und Veränderlichkeit beider wird in Zukunft eine konsistentere Systematik ermöglichen, die stärker als bisher von natürlichen Formengruppen getragen sein sollte.

In Chemnitz werden die Forschungen – stimuliert durch die Fundmöglichkeiten aktueller Bautätigkeit – weiter fortgesetzt. Der Wissenschaftsstandort soll durch Anerkennung als Weltnaturerbe der UNESCO weiter gestärkt werden. Im Norden Brasiliens ist die planmäßige

Erforschung des dortigen versteinerten Waldes in Angriff genommen. Erste gemeinschaftliche Projekte sehen die Ausbildung von Studenten und Doktoranden vor, aber auch den Aufbau eines naturhistorischen Museums in Palmas, der Hauptstadt des Staates Tocantins.

Literatur

- BARTHEL, M. (2002): *Calamites undulatus* in Ma-nebach (Thüringer Wald). Veröff. Naturkundemuseum Erfurt 21: 7-13.
- BARTHEL, M. (2004): Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Teil 2: Calamiten und Lepidophyten. Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen 19: 19-48.
- DAVIERO, V. & R. LECOUSTRE (2000): Computer simulation of sphenopsid architecture. Part II. *Calamites multiramis* WEISS, as an example of Late Palaeozoic arborescent Sphenopsids. Rev. Palaeobot. Palynol. 109: 135-148.
- GRAND'EURY, C.F. (1877): Mémoire sur la flore Carbonifère du département de La Loire et du centre de la France. Mém. Acad. Sci. Inst. Nat. France 24: 1-624.
- PEFFERKORN, H.W., A. W. ARCHER & E. L. ZODROW (2001): Modern tropical analogs for Carboniferous standing forests: Comparisons of extinct *Mesocalamites* with extant *Montrichardia*. Historical Biology 15: 235-250.
- ROTHWELL, G.W. (2002): Coal Balls: Remarkable evidence of Palaeozoic plants and the communities in which they grew. In: DERNBACH, U. & W. D. I. TIDWELL (Eds.) *Secrets of Petrified Plants: Fascination from millions of years*. S. 38-47 pp. D'Oro, Heppenheim.
- RÖSSLER, R. & R. NOLL (2002): Der permische versteinerte Wald von Araguaína/Brasilien: Geologie, Taphonomie und Fossilführung. Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz 25: 5-44.

Roefler, R.: Unique but extinct. The giant horse-tails of the Permian

New material of gigantic fossil horse-tails is recorded both from the famous fossil forest in the town of Chemnitz in Germany and in the area of Rio Tocantins in northern Brazil. In the latter area these horse-tails occur as a minor component of a fern-dominated plant association. Both occurrences are of Permian age. Former reconstructions of the habit of these giant plants, well-known from both popular and science books are seriously questioned after a first unprejudiced study of new material. Especially the mode of ramification in the giant horse-tails is more irregular and variable than previously thought. Possibly there are some adaptations to periodically dry environments and to seasonality. The largest specimen is an in-situ buried stem of the giant horse-tail *Arthropitys* coming from the centre of Chemnitz with a diameter of 60 cm and a weight of almost one ton. Further studies based on the exceptionally preserved material from Chemnitz and from Brazil are necessary to establish taxonomically relevant characters.



PALÄONTOLOGISCHE
— GESELLSCHAFT —

Mitglieder der Paläontologischen Gesellschaft berichten aus Forschung und Wissenschaft.

Der 1912 in Greifswald gegründeten Paläontologischen Gesellschaft gehören heute annähernd 1000 Paläontologen, Geologen, Biologen, Ur- und Frühgeschichtler, aber auch zahlreiche Hobbypaläontologen an. Seit 1984 wurde bereits 17mal die Karl-Alfred-von-Zittel-Medaille der Gesellschaft an verdiente Hobbypaläontologen verliehen.