Feddes Repertorium 120 (2009) 5-6, 273-292 DOI: 10.1002/fedr.200911108

Weinheim, Oktober 2009

<sup>1</sup> Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin

<sup>2</sup> DAStietz, Museum für Naturkunde, Chemnitz

<sup>3</sup> Albert-Ludwigs-Universität, Forstzoologisches Institut, Freiburg im Breisgau

H. SÜSS<sup>1</sup>; R. RÖßLER<sup>2</sup>; M. BOPPRÉ<sup>3</sup> & O. W. FISCHER<sup>3</sup>

# Drei neue fossile Hölzer der Morphogattung *Primoginkgoxylon* gen. nov. aus der Trias von Kenia

Mit einer Karte und 10 Abbildungen

#### Zusammenfassung

Drei permineralisierte Gymnospermenhölzer aus der Oberen Trias der Mazeras-Formation (Duruma-Gruppe, Mombasa-Becken) werden beschrieben und aufgrund ihrer ginkgoalen Holzstruktur der neu errichteten Morphogattung **Primoginkgoxylon** gen. nov. zugeordnet (**P. crystallophorum**, **P. muthamii**, **P. shimbaense**). Die Kieselhölzer sind dreidimensional anatomisch erhalten und stammen aus dem fluviatil-deltaischen Mazeras-Sandstein, aufgeschlossen im Tal des Manolo River im Mwaluganje Community Elephant Sanctuary/Shimba-Hills, im Südosten Kenias. Der Fundort wurde bisher nicht systematisch untersucht, erscheint jedoch sehr reich an Fossilien und verdient umfangreichere Untersuchungen wie in den Schlussbemerkungen erläutert wird.

# **Einleitung und geologischer Rahmen**

Die Entdeckung versteinerter Hölzer in Kenia reicht bis in die frühen Jahre der geologischen Erforschung Ostafrikas Mitte des 19. Jahrhunderts zurück. Damals hatte Richard Thornton auf der Zambezi-Expedition (1858–1864) von David Livingstone zahlreiche naturwissenschaftliche Belege gesammelt, darunter auch Kieselhölzer. Andererseits gibt es bis heute nur wenige Arbeiten, die permineralisierte Hölzer aus dem Mombasa-Becken im Südosten Kenias erwähnen oder sich im Detail damit befassen (z. B. WILLIAMS 1930). Die geologische Karte des Mombasa-Kwale-Gebietes von 1953 (CAS- Summary

Three new fossilized woods of the morphogenus *Primoginkgoxylon* g. nov. from the Triassic of Kenya

Three permineralized gymnosperms from the Late Triassic Mazeras Formation (Duruma Group, Mombasa Basin) are described and, based on their ginkgoalean wood structure, referred to the newly erected morphogenus *Primoginkgoxylon* gen. nov. (*P. crystallophorum*, *P. muthamii*, *P. shimbaense*). These petrified samples are three-dimensionally preserved and come from the fluvial-deltaic Mazeras Sandstone outcropping along the course of Manolo River in the Mwaluganje Community Elephant Sanctuary/Shimba Hills, SE Kenya. The site has not been systematically investigated but appears very rich in fossils and, as pointed out in the concluding remarks, deserves for more extensive study.

WELL & BAKER 1953) stellt die im Gelände auskartierten, Kieselhölzer führenden Schichten nicht nur dar, hier wird im Besonderen auf ihre stratigraphische Relevanz hingewiesen. Doch gerade wegen der Kieselholzfunde waren die Schichten anfangs irrtümlicher Weise in das Karbon gestellt worden (THORNTON 1862), heute ist das triassische Alter ihrer Ablagerungen unumstritten (SCHLÜTER 1997). Die Fundschichten gehören zur Mazeras-Formation (Mazeras Sandstone, Shimba Grits), einer klastischen, fluviatil-deltaischen Abfolge innerhalb der obertriassischen Duruma-Gruppe. Diese insbesondere wegen der mehrere hundert Meter mächtigen, schräggeschichteten Sandsteine auch



© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim 0014-8962/09/5-610-0273



Karte 1

Fundort der neu beschriebenen Fossilien im Mwaluganje Elephant Sanctuary (\*) an der Südküste Kenias

morphologisch im Landschaftsbild in Erscheinung tretenden Schichten bilden die "Shimba Hills" (Karte 1; Abb. 1). Der helle Mazeras-Sandstein ist von geringer kompositioneller Reife, besteht überwiegend aus Quarz mit hohen Anteilen kaolinisierter Feldspäte und Glimmer und ist teilweise silikatisch oder karbonatisch zementiert. Insgesamt verwittert er jedoch relativ leicht zu Sand. Mit der Mazeras-Formation wird die Karoo-Sedimentation im Mombasa-Becken abgeschlossen, sie beginnt mit undeutlicher Diskordanz im Top der Mariakani-Formation (SCHLÜTER 1997). Obwohl auch größere silifizierte Stämme aus einem kartierbaren Schluffsteinhorizont an der Basis der Mazeras-Formation angegeben werden, muss aus der generellen Fundsituation der meisten Kieselholzfragmente auf eine fluviatile Umlagerung und Resedimentation geschlossen werden. Die verwitterungsresistenten Kieselhölzer reichern sich bis heute im Schotterbett der temporär Wasser führenden Flussläufe an.

Das nachfolgend beschriebene Fossilmaterial stammt aus einer zufälligen Aufsammlung im Mwaluganje Elephant Sanctuary, einem Reservat, das einer lokalen Genossenschaft gehört und als Ökotourismus-Projekt bewirtschaftet wird; es bildet in der Nähe der Distrikt-Hauptstadt Kwale einen Korridor zwischen dem Shimba National Reserve und weiteren Schutzgebieten. Der Fundort hat die Koordinaten 04°20'977 S, 39°32'206 E.

# Permineralisierte Hölzer aus den Shimba Hills

Anfang des 20. Jahrhunderts wurden von Meta McKinnon Wood neben anderen, insbesondere stratigraphisch relevanten Fossilresten auch zahlreiche Kieselhölzer aus dem Mazeras-Sandstein im Südosten Kenias gesammelt, die dann über John W. Gregory an das Hunterian Museum in Glasgow gelangten und von WILLIAMS (1930) einer ersten Bearbeitung unterzogen wurden. In der Mehrzahl handelt es sich dabei um Funde vom Bau der Eisenbahnlinie Kenia-Uganda, vom Westufer des Manolo River und vom Bau der Mombasa-Pipeline. Es fanden sich überwiegend isolierte Sekundärxylem-Bruchstücke von Gymnospermenhölzern, welche nicht näher bestimmbar sind. Nur in einem Fall konnten auch Teile der primären Gewebe identifiziert werden. WILLIAMS (1930) bestimmte diesen Fund als Dadoxylon sclerosum WALTON, einem aus der Trias der Molteno-Formation Südafrikas stammenden Taxon. Die zahlreich im Mark vorkommenden Sklereide, die einfachen Blattspuren und die vorwiegend uniseriaten Tüpfel der Sekundärxylem-Tracheiden charakterisieren diesen Holztyp als Konifere. Bei einigen der Hölzer wurden auch mehr oder weniger deutliche Zuwachszonen mit jeweils schmalem Spätholzanteil erwähnt.

Der vorliegende Beitrag stellt neue Funde aus den Shimba Hills (Karte 1; Abb. 1) vor. Die Kieselhölzer stammen aus dem Mazeras-Sandstein der Oberen Trias (Abb. 2). Während ein großer Teil der abgerollten, umgelagerten Kieselhölzer zwar als solche zu erkennen sind (Abb. 1E), schränkt die oft ungenügende Zellerhaltung die Identifizierung der fossilen Hölzer ein. Einige sind von zahlreichen Mikrorissen durchzogen, der Quarz ist stark rekristallisiert, und kleinere Hohlräume sind von Quarzkristallrasen erfüllt, mit Einzelkristallen im Millimeterbereich. Bereits vor der weitgehend konservierenden Silifizierung waren einige der

274



Abb. 1 Landschaftsansichten des Mwaluganje Elephant Sanctuary E — offen liegende Kieselhölzer

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Alter	Lithostratigraphie		Lithologie und Fossilführung
Jura	Kambe-Limestone-Formation		flachmarine Karbonate
Trias	ope	Mazeras-Formation	konglomeratische Sandsteine, Sandsteine, Schluffsteine
		Matolani-Formation	Sandsteine
	Grup	Mariakani-Formation	Sandsteine, Schluffsteine ${\cal C}$
Permo-Trias	Duruma	Maji ya Chumvi-Formation	Sandsteine, Arkosen, Schwarzpelite ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔ ↔
Oberkarbon ?		Taru-Formation	Sandsteine, Schluffsteine, Karbonate, kohlige Schluffsteine mit Pflanzenfossilien, unreife Klastite (Arkosen, Konglomerate), Tillite
Neoproterozoikum	Basement-Komplex (Mozambique Belt)		Gneise, Migmatite, Amphibolite, Quarzite, Charnockite, metamorphe Schiefer, Graphitschiefer, Marmor
<ul> <li>Versteinerte Hölzer</li> <li>Pflanzendetritus</li> </ul>	<b>₩</b>	Tetrapoden ↔ ↓ Fischfossilien / Ichthyolithe	Sporomorphen 🐑 Muscheln 🌾 Pflanzenfossilien (Abdrücke) Conchostraken 🖉 Grabgänge

Abb. 2

Stratigraphische Tabelle der Schichtenfolge im Mombasa-Becken bis zum Mesozoikum; nach GREGORY (1921), CANNON et al. (1981), RAIS-ASSA (1988)

Hölzer von Braunfäulepilzen befallen. Dieses Schadbild hat den Zellverband stark in Mitleidenschaft zogen und die Gewebe teilweise aufgelöst. Wir richten unser Augenmerk an dieser Stelle auf drei Hölzer mit ginkgoaler Holzstruktur, die unter der Morphogattung *Primoginkgoxylon* gen. nov. beschrieben werden.

# Primoginkgoxylon gen. nov.

# Generotypus: Primoginkgoxylon crystallophorum sp. nova

Für Fossilien mit ginkgoaler oder vermeintlich ginkgoaler Holzstruktur wurden bisher die Morphogattungen Physematopitys GÖPPERT (1850), Caenoxylon ZALESSKY (1911), Baieroxylon GREGUSS (1961), Ginkgomyeloxylon GIRAUD & HANKEL (1986), Ginkgophytoxylon BROUTIN (in VOZENIN-SERRA et al. 1991), Protoginkgoxylon CHUDAJBERDYEV emend. ZHENG & ZHANG (2000), Ginkgoxylon SAPORTA emend. SÜSS (2003) ex PHILIPPE & BAMFORD (2008), Ginkgoxylpropinquus SAVIDGE (2006) und Pecinovicladus FALCON-LANG (2004), ein Schössling mit einer juvenilen ginkgoalen Holzstruktur, aufgestellt. Davon werden Baieroxylon und Ginkgophytoxylon von ZHENG & ZHANG (2000) zur Gattung Protoginkgoxylon gestellt. Von

PHILIPPE et al. (1999) und BAMFORD & PHILIP-PE (2001) wird *Baieroxylon* jedoch als selbstständige, legitime Gattung anerkannt. Nach SEWARD (1919: 8ff.) und PRILL & KRÄUSEL (1920) besitzen die zu *Physematopitys* gestellten Arten keine ginkgoale Holzstruktur. ZA-LESSKY (1911) betrachtet *Caenoxylon* als ein mögliches Glied in der phylogenetischen Kette, das zur rezenten Art *Ginkgo biloba* L. führen könnte. Nach der Beschreibung zu urteilen, muss jedoch die Zugehörigkeit zu den Ginkgoales bezweifelt werden.

Ein für alle ginkgoalen Holzstrukturen typisches Merkmal, angefangen von den permischen Arten der Morphogattungen Baieroxylon, Ginkgophytoxylon und Protoginkgoxylon bis hin zum Holz von Ginkgo biloba, sind die auf dem Querschnitt des Holzes in radialen Reihen unmittelbar nebeneinander liegenden oder auch unregelmäßig angeordneten Tracheiden mit unterschiedlich großen Durchmessern. Diese Erscheinung beruht auf der Fähigkeit der Tracheiden, sich nach ihrer Abgliederung von den Kambiuminitialen durch ein bipolares Spitzenwachstum nachträglich noch beträchtlich verlängern zu können. Dabei überlappen sich die Enden nicht gegenseitig, wie von SRIVASTAVA (1963: 170, Fig. 4) dargestellt, sondern sie dringen durch Spaltung der Mittellamelle zwischen die Mittelstücke der Tracheiden ein und

verwachsen mit ihnen. Auf dem Holzquerschnitt liegen dann die im Durchmesser kleineren Tracheidenenden neben den im Durchmesser größeren Tracheidenmittelstücken. Dieses, sich stets im Zellverband abspielende Wachstum, wird als Interpositionswachstum (SCHOCH-BODMER 1945; SCHOCH-BODMER & HUBER 1949) oder "intrusive growth" (SINNOT & BLOCH 1939) bezeichnet. Bei den Gymnospermen ist ein größeres, nachträgliches, bipolares Spitzenwachstum der Tracheiden nur den Ginkgoales eigen. Erst unter den Angiospermen haben dikotyledone Baumarten diese Fähigkeit wieder erworben (Süss 1973; Süss & LIER 1985).

Die auffälligsten Merkmale der in vorliegender Arbeit beschriebenen ginkgoalen Fossilien sind die zahlreich vorkommenden Kristallidioblasten, das Vorkommen von Kristallen in Tracheiden und die spiralverdickten Tracheiden. Diese Merkmale gehen im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung bis zur monotypischen Gattung Ginkgo KAEMPFER entweder verloren oder werden zumindest nicht mehr in dieser Form ausgebildet. Idioblasten mit oder ohne Kristalle kommen nur in Arten der Gattungen Protoginkgoxylon, Ginkgomyeloxylon und Ginkgoxylon sowie im Holz von Ginkgo biloba vor. In der Gattung Ginkgomyeloxylon sind es "riesige Tracheiden" (trácheides geantes), die zweifellos als Idioblasten gedeutet werden können. Die Idioblasten von Ginkgo biloba enthalten eine Kalziumoxalat-Druse; in den Idioblasten der in vorliegender Arbeit beschriebenen Fossilien befindet sich ein hexagonaler dipyramidaler Kristall.

Das Merkmal "Kristalle in Tracheiden" ist in keiner Art der bisher beschriebenen ginkgoalen Morphogattungen vorhanden, und auch im Holz von *Ginkgo biloba* ist dieses Merkmal unbekannt. In Gymnospermen sind Kristalle in den Tracheiden äußerst ungewöhnlich, lediglich PEIRCE (1934) und GARCÍA ESTABAN et al. (2002: 83) berichten von ihrem Auftreten in einigen Koniferenarten.

Spiralverdickte Tracheiden sind bisher ausschließlich in Arten der Gattung *Baieroxylon* mit Sicherheit nachgewiesen, in *Ginkgo biloba* kommen sie nach GREGUSS (1955: 45, 139) nur gelegentlich vor.

Die Merkmalskombination "Kristallidioblasten, Kristalle in Tracheiden und spiralverdickte Tracheiden" wird wegen ihrer Einmaligkeit von uns als ursprünglich für die Ginkgoales angesehen. Für ginkgoale Holzfossilien mit dieser bisher unbekannten Holzstruktur stellen wir deshalb die Morphogattung *Primoginkgoxylon* gen. nov. auf.

Als Typus-Art bestimmen wir *Primogink-goxylon crystallophorum* sp. nova.

# Diagnose

Holz aus Tracheiden, Kristallidioblasten und Holzstrahlen zusammengesetzt, Zuwachszonen vorhanden, auf dem Querschnitt Tracheiden in radialen Reihen angeordnet, Reihen verschieden großer Tracheiden unmittelbar nebeneinander liegend, Tracheiden spiralig verdickt, Kristalle in Tracheiden vorhanden, Hoftüpfel auf radialen Tracheidenwänden abietoid angeordnet, Kristallidioblasten mit kreisförmigen Durchmessern über den Querschnitt zerstreut, in Längsschnitten mit einem großen hexagonalen dipyramidalen Kristall, Holzstrahlen einbis dreireihig, bis ca. 25 Zellen hoch, horizontale Wände dünn und glatt, Tüpfel im Kreuzungsfeld cupressoid.

# Diagnosis

Wood composed of tracheids, crystalidioblasts and rays, growth layers present, in the crosssection tracheids in radial rows, rows of various large tracheids directly lie side by side, tracheids with helical thickenings, crystals in tracheids present, bordered pits on radial tracheid walls arranged abietoid, crystalidioblasts with circular diameter scattered over the crosssection, in the longitudinal-sections with one big hexagonal dipyramidale crystal, rays 1–3 seriate, up to 25 cells high, horizontal walls thin and smooth, cross-field pits cupressoide.

#### Primoginkgoxylon crystallophorum sp. nova

Abb. 3A, 4A-D, 5A-F, 6A-E

Von dieser Art liegen ein fossiles Stammstück von  $110 \times 50 \times 70$  mm Größe, Quer- und Längsschliffe, darunter ein Quer-Dünnschliff von 5 cm Breite und 10,5 cm Länge sowie weitere sieben Dünnschliffe zur Bearbeitung vor. Auf dem Querschnitt zeigt das Stück, neben dem meist gut erhaltenen Holzgewebe, einige bereits in Auflösung befindliche Holz-



# Abb. 3 Querschnitte der neu beschriebenen Arten

A — Primoginkgoxylon crystallophorum sp. nova, Querschnitt mit ca. 15 Zuwachszonen, zahlreichen Rissen, Spalten, Gewebelücken und, unten im Bild, von Braunfäulepilzen stark abgebautes Holzgewebe. B — Primoginkgoxylon muthamii sp. nova, Querschnitt mit 4–5 Zuwachszonen, mehreren Rissen und Spalten und im Innern des Stückes mehrere unregelmäßig verteilte, teilweise bereits stark abgebaute und durch Kristallbildungen ausgefüllte Gewebekomplexe. C — Primoginkgoxylon shimbaense sp. nova, Querschnitt eines jungen Stämmchens mit Resten vom Mark, 4 Zuwachszonen und durch Kristallbildungen ausgefüllte Querrisse, Ringrisse und mehreren kleineren Längsrissen

Maßstäbe: 2 cm

zonen sowie zahlreiche Risse, Spalten und Lücken im Holzgewebe (Abb. 3A).

# Holzbeschreibung

# Topographie

Sekundäres Stammholz mit Gymnospermenholzstruktur, aus Tracheiden, Kristallidioblasten und Holzstrahlen zusammengesetzt. Zuwachszonen undeutlich, 0,3-4,7 mm breit, Frühholz die gesamte Breite einnehmend, Zuwachsgrenzen nur durch 1-2 radial abgeflachte Spätholztracheiden markiert, falsche und radial versetzte Zuwachsgrenzen vorhanden (Abb. 4A, B, 6A, B). Tracheiden die Grundmasse des Holzes bildend, auf dem Holzquerschnitt mit unterschiedlich großen Durchmessern in 1-8 radialen Reihen zwischen den Holzstrahlen liegend, nur gelegentlich Tracheiden mit anderen Querschnittsformen und einzelne Tracheidenspitzen zwischen den Reihen vorkommend, in den Zwickeln aneinanderstoßender Tracheiden Interzellularen vorhanden. Kristallidioblasten und Kristalle führende Tracheiden sind auf dem Holzquerschnitt nicht sicher voneinander zu unterscheiden, beide Zellelemente sind zahlreich über den Querschnitt verstreut und bilden etwa 50 % der Holzmasse, ca. 140 je mm<sup>2</sup>, auf den Längsschnitten Kristallidioblasten in vertikalen Reihen übereinander liegend (Abb. 4A-D, 5C). Holzstrahlen auf dem Querschnitt in radialen Reihen verlaufend, an der Zuwachsgrenze häufig verbreitert, 1-3 Zellen, meist eine Zelle breit, 1-27, meist 2-11 Zellen hoch, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, zwischen den Längswänden der Tracheiden und Strahlzellen Interzellularen (Abb. 4A, B, 5A, E, F).

# Holzelemente

Tracheiden im Querschnitt meist kreisförmig, aber auch radial- und tangential-ovale sowie rechteckige Querschnittsformen vorkommend,  $60-100 \mu m$ , im Mittel 80  $\mu m$  im Durchmesser, im Verlauf der Zuwachszone Tracheidendurchmesser kontinuierlich kleiner werdend, Spätholztracheiden an der Zuwachsgrenze radial 15–40  $\mu m$ , im Mittel 25  $\mu m$ , tangential 35–65  $\mu m$ , im Mittel 50  $\mu m$  ausgedehnt, Wände spiralig verdickt, Wände der Frühholztracheiden 2–15  $\mu m$ , im Mittel 12  $\mu m$  dick,



# Abb. 4

Primoginkgoxylon crystallophorum sp. nova

A — Übersicht vom Querschnitt mit einer Zuwachsgrenze zeigt die in radialen Reihen unmittelbar nebeneinanderliegenden unterschiedlich großen Tracheiden und die radial verlaufenden Holzstrahlen. B — Ausschnitt aus A zeigt Interzellularen in den Zwickeln aneinander stoßender Tracheiden, Kristalle in Kristallidioblasten und in Tracheiden und verbreiterte Holzstrahlen an den Zuwachsgrenzen. C — Ausschnitt vom Querschnitt mit zahlreichen Kristallidioblasten und Kristalle führenden Tracheiden, beide Elemente auf dem Querschnitt des Holzes nicht sicher zu unterscheiden. D — Übersicht vom Querschnitt zeigt den durch Braunfäule weit fortgeschrittenen Abbau der Tracheidenwände und die vom Abbau nicht betroffenen Kristallelemente

Maßstäbe: 200 µm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim



Abb. 5 Primoginkgoxylon crystallophorum sp. nova

A — Verlauf der Tracheiden und Anordnung der Holzstrahlen in Tangentialansicht. Tracheiden von kleinen Kristallen besetzt. B — Verlauf der Tracheiden in Radialansicht. Tracheidenwände mit ein- und zweireihig alternierend angeordneten Hoftüpfeln besetzt. C — Tracheiden mit Kristallen und übereinander angeordneten Kristallidioblasten in Radialansicht. D — Tracheiden mit großen hexagonalen dipyramidalen Kristallen in Tangentialansicht. E — Radialansicht zeigt einen mehrstöckigen Holzstrahl, Reste von Spiralverdickungen der Tracheiden sowie einreihig, abietoid übereinanderstehende Hoftüpfel auf den Tracheidenwänden. F — Radialansicht eines achtstöckigen Holzstrahls mit 1–2 Tüpfel im Kreuzungsfeld

Maßstäbe: 200 µm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Wände der Spätholztracheiden 2-6 µm dick, Tracheiden häufig von hexagonalen Kristallen unterschiedlicher Größe dicht besetzt, Hoftüpfel auf radialen Wänden kreisförmig, abietoid, auf weiten Strecken einreihig dicht übereinander stehend, in Überlappungszonen zweireihig alternierend, selten araucarioid vorkommend, 18-20 µm im Durchmesser, Porus 5 µm im Durchmesser (Abb. 4A-C, 5A-E). Kristallidioblasten auf dem Holzquerschnitt kreisförmig, 90-100 µm im Durchmesser, auf den Längsschnitten von leicht bauchiger Gestalt, 125–150 µm lang mit einem bis 50 µm breiten und bis 125 µm langen hexagonalen dipyramidalen Kristall besetzt (Abb. 4B-D, 5C). Holzstrahlzellen in Tangentialansicht kreisförmig, 22-40 µm, im Mittel 29 µm im Durchmesser, horizontale und vertikale Wände glatt und unbetüpfelt, 3 um dick (doppelte Wandstärke), im Kreuzungsfeld 1-3 horizontal nebeneinander liegende kleine Tüpfel mit kreisförmigem Hof, 10 µm im Durchmesser, durch die Erhaltung bedingt Tüpfelart nicht feststellbar (Abb. 5A, E, F).

# Bestimmung

Das hier beschriebene Fossil mit Gymnospermen-Holzstruktur wird wegen der auf dem Holzquerschnitt in radialen Reihen unmittelbar nebeneinander liegenden Tracheiden mit unterschiedlich großen Durchmessern, den kristallführenden und spiralverdickten Tracheiden, den auf radialen Tracheidenwänden abietoid angeordneten Hoftüpfeln und wegen der Kristallidioblasten zur Morphogattung *Primoginkgoxylon* gestellt.

Durch das zahlreiche Vorkommen von Tracheiden mit Kristallen, durch die Tracheiden mit kreisförmigen Querschnittsformen und durch die kreisförmigen Holzstrahlzellen grenzt sich dieses Fossil von den auf den Seiten 283 ff. und 285 ff. beschriebenen ginkgoalen Arten eindeutig ab. Bei *Primoginkgoxylon muthamii* und *P. shimbaense* kommt das Merkmal Tracheiden mit Kristallen weniger oft vor; die Tracheiden im Holz von *P. muthamii* haben häufig auffällig tangential verlängerte rechteckige Querschnittsformen und die Holzstrahlzellen sind von vertikal-ovaler Gestalt. *Primoginkgoxylon shimbaense*, ein Fossil mit juveniler Holzstruktur, hat bedeutend kleinere kreisförmige Tracheidendurchmesser und niedrigere Holzstrahlen mit tangential-ovalen Querschnittsformen.

Im unteren Teil des Stückes zeigt das Holz Befall durch einen Braunfäulepilz (Abb. 3A). Hier sind die Zellwände bereits stark abgebaut. Da Kristallidioblasten nicht von Braunfäulepilzen angegriffen werden, treten die Kristalle an diesen Stellen deutlich hervor (Abb. 4D). Größere Risse und Spalten sind in den vom Pilz befallenen Holzpartien mit Achatbildungen ausgefüllt (Abb. 6D).

Auf den Quer- und Längsschliffen des Holzes sind zahlreiche Risse, Spalten und kleine Gewebelücken vorhanden (Abb. 3A), die, nach ihrer Struktur zu urteilen, noch am lebenden Baum durch starke mechanische Überbelastung des Stammes wie zum Beispiel Sturmböen, entstanden sind. Nach Angaben in der Literatur wird diese Erscheinung durch Faserstauchungen verursacht (FREY-WYSSLING 1953; TRENDELENBURG & MAYER-WEGELIN 1955: 486). Dabei treten Gleiterscheinungen auf, die in radialer Richtung zu Gewebeverschiebungen führen und sich auf dem Querschnitt durch die in radialer Richtung versetzt verlaufenden Zuwachsgrenzen und die ineinander verkeilten Gewebekomplexe zeigen (Abb. 6A-C, E).

An der Peripherie, entlang des gesamten Stückes, sind mehrere Gewebekomplexe vorhanden, die sich durch die unregelmäßig angeordneten Zellen deutlich vom normalen Holzgewebe unterscheiden. Ihre Zellen sind dünnwandiger, auch häufig Kristalle führend, sie sind unregelmäßig angeordnet und von meist kreisförmigen Querschnittsformen. An einigen Stellen dringen sie weit in das Holzgewebe ein. Dieses Gewebe deuten wir als Wundgewebe, welches einige der Risse, Spalten und Gewebelücken ausfüllt (Abb. 6C). Wundgewebe kann nur von lebenden parenchymatischen Zellen gebildet werden, Tracheiden sind dazu nicht in der Lage. Das Wundgewebe kann demnach nur im lebenden Baum von Holzstrahlzellen oder vom Kambium gebildet worden sein.

Das beschriebene Fossil wird wegen der sehr zahlreich vorhandenen Kristallidioblasten und kristallführenden Tracheiden *Primoginkgoxylon crystallophorum* sp. nova genannt.



Abb. 6 Primoginkgoxylon crystallophorum sp. nova

Übersichten von Querschnittsbildern zeigen die durch Faserstauchungen verursachte Holzzerstörung

A — Eine radial versetzt verlaufende Zuwachszone und, links oben im Bild, zerstörtes Holzgewebe. B — Eine in radialer Richtung verlaufende Bruchzone und drei versetzt verlaufende Zuwachszonen. C — In sich verkeilte Gewebekomplexe. Die entstandene Gewebelücke ist durch Wundholzzellen ausgefüllt. D — Querschnittsbild zeigt eine durch Achatbildung ausgefüllte Gewebelücke. E — Durch Faserstauchungen verursachte Holzzerstörungen in Tangentialansicht

Maßstäbe: 200 µm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

# Diagnose

Sekundärholz der Morphogattung Primoginkgoxylon Süss, Rössler, BOPPré & FISCHER mit Stammholzstruktur, Zuwachszonen undeutlich, Frühholz die gesamte Breite der Zuwachszone einnehmend, Zuwachsgrenze nur durch ein bis zwei radial abgeflachte Tracheiden markiert, auf dem Querschnitt Reihen unterschiedlich großer Tracheiden nebeneinander liegend, Tracheidendurchmesser kreisförmig, im Mittel 80 µm, Wände 2-15 µm dick, spiralig verdickt, Kristalle in Tracheiden zahlreich vorhanden, Hoftüpfel auf radialen Wänden abietoid, einreihig dicht übereinander stehend oder zweireihig alternierend angeordnet, Kristallidioblasten zahlreich, Holzstrahlen 1(-3)-reihig, bis 27, meist 2-11 Zellen hoch, Zellen kreisförmig, im Mittel 29 µm im Durchmesser, im Kreuzungsfeld 1-3 kleine Tüpfel, zwischen Längswänden der Tracheiden und Strahlzellen Interzellularen.

#### Diagnosis

Secondary xylem of the morphogenus Primoginkgoxylon SÜSS, RÖSSLER, BOPPRÉ & FI-SCHER with the wood structure of stem, growth layers indistinct, early wood taking up all of the growth layer, growth boundaries marked only of one to two radial flattened tracheids, in transverse section rows of differently large tracheids lie side by side, tracheid diameter circular, on an average 80 µm, walls 3–15 µm thick, with helical thickenings, crystals in tracheids numerously present, bordered pits on radial tracheid walls abietoid, closely arranged in one or two rows, if in two rows alternately, crystalidioblasts numerous, rays 1(-3) seriate, up to 27, mostly 2-11 cells high, cells roundish, on an average 29 µm in diameter, crossfield with 1-3 small pits, between ray cells and longitudinal tracheid walls intercellular spaces.

Holotypus: Silifiziertes Holz Nr. MfNC K 5850 mit acht Dünnschliffen. Das Fossilmaterial wird in der Sammlung des Museums für Naturkunde, Chemnitz, aufbewahrt.

Stratum typicum: Mazeras-Formation, Duruma-Gruppe, Obere Trias, SE Kenia (vgl. Abb. 2).

# Primoginkgoxylon muthamii sp. nova

Abb. 3B, 7A-D, 8A-E

Von dieser Art liegen Quer- und Längsschliffe eines fossilen Stammholzes, darunter ein QuerDünnschliff über den vorliegenden Gesamtquerschnitt, und weitere vier orientierte Dünnschliffe zur Bearbeitung vor. Der Querschnitt des Fundstückes beträgt 6 cm in der Breite und 9 cm in der Länge. Im Innern des Stammstückes befinden sich einige unregelmäßig verteilte zersplitterte und teilweise bereits  $\pm$  abgebaute Gewebekomplexe. Der größte Teil des Stammes ist gut erhalten, so dass eine sichere Bestimmung möglich ist (Abb. 3B).

# Holzbeschreibung

# Topographie

Sekundäres Stammholz mit Gymnospermen-Holzstruktur, aus Tracheiden, Kristallidioblasten und Holzstrahlen zusammengesetzt. Zuwachszonen undeutlich und häufig verlaufend, ca. 1,5–1,7 cm breit, Frühholz nahezu die gesamte Breite der Zuwachszone einnehmend, Spätholz durch 4-5 Reihen abgeflachter Tracheiden gebildet (Abb. 7A, B). Tracheiden die Grundmasse des Holzes bildend, auf dem Querschnitt in 1-8 radialen Reihen mit unterschiedlich großen Durchmessern und Querschnittsformen zwischen den Holzstrahlen liegend, innerhalb der Zuwachszone sowohl beginnende als auch endende Tracheidenreihen vorhanden, einzelne Tracheidenspitzen zwischen den Tracheiden häufig vorkommend, kleine Interzellularen in den Zwickeln aneinander stoßender Tracheiden oft vorhanden, auf Radialschnitt Tracheidenenden nicht selten irregulär und etwas bogenförmig verlaufend (Abb. 7A-C, 8B, C). Kristallidioblasten einzeln oder in kurzen radialen Reihen über den Querschnitt zerstreut, ca. 35 pro mm<sup>2</sup>, auf Längsschnitten meist vertikal übereinander liegend, aber auch an Randzellen der Holzstrahlen grenzend (Abb. 7A, C, D). Holzstrahlen auf dem Querschnitt in radialen Reihen verlaufend, im Spätholz an der Zuwachsgrenze häufig um das Doppelte verbreitert, 1-2(-3) Zellen breit, 1-27, meist 2-13Zellen hoch, aus mehr oder weniger gleichartigen Zellen zusammengesetzt, 9-10 Strahlen je mm (Abb. 7A, B, D, 8B, E).

#### Holzelemente

Tracheiden im Querschnitt von sehr unterschiedlicher Größe und Gestalt, überwiegend auffällig tangential verlängerte rechteckige



# Abb. 7 Primoginkgoxylon muthamii sp. nova

A — Übersicht vom Querschnitt mit einer Zuwachsgrenze zeigt die in radialen Reihen nebeneinanderliegenden unterschiedlich großen, meist rechteckigen Tracheiden, die kreisförmigen, zerstreut oder in kurzen radialen Reihen angeordneten Kristallidioblasten und die radial verlaufenden, an der Zuwachsgrenze verbreiterten Holzstrahlen. B — Querschnittsbild zeigt den Übergang vom Spät- zum Frühholz mit radial stark abgeflachten Tracheiden an der Zuwachsgrenze, die in radialen Reihen nebeneinander liegenden unterschiedlich großen Tracheiden und sowohl endende als auch und beginnende Tracheidenreihen. C — Querschnittsbild zeigt große, kreisförmige Kristallidioblasten, radiale Tracheidenreihen mit unterschiedlich großen Tracheiden und einen in radialer Richtung verlaufenden Holzstrahl. Etwa in Bildmitte Kristallidioblast mit der Spitze eines hexagonalen dipyramidalen Kristalls. D — Übereinander angeordnete Kristallidioblasten, Kristalle führende Tracheiden und ein- bis dreireihigen Holzstrahlen in Tangentialansicht

Maßstäbe: 200 µm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Querschnittsformen vorkommend, aber auch quadratische, kreisförmige, radial-ovale und radial verlängerte Querschnitte vorhanden, die tangential verlängerten rechteckigen Tracheiden im Frühholz radial 35-95 µm, im Mittel 55 µm, tangential 50-125 µm, im Mittel 100 µm ausgedehnt, im Spätholz radial 20- $35 \,\mu\text{m}$ , im Mittel 30  $\mu\text{m}$ , tangential  $30-65 \,\mu\text{m}$ , im Mittel 50 µm ausgedehnt, Wände der Frühholztracheiden 5-25 µm, Wände der Spätholztracheiden 2-10 µm dick, Wände spiralig verdickt, hexagonale Kristalle gelegentlich vorhanden, Hoftüpfel auf radialen Tracheidenwänden kreisförmig, abietoid, einreihig dicht übereinander stehend, 15-20 µm im Durchmesser, gelegentlich auch gegenseitig abgeflacht vorkommend, Porus 5 µm im Durchmesser, auf tangentialen Wänden Hoftüpfel vorhanden (Abb. 7A-C, 8A, B, D). Kristallidioblasten mit kreisförmigen Querschnitten, bis 140 µm im Durchmesser, im Längsschnitt von leicht bauchförmiger Gestalt, 190-310 µm lang, mit einem hexagonalen dipyramidalen Kristall, 20-50 µm im Durchmesser, 35-50 µm breit und 50–125 µm lang (Abb. 7A–C). Holzstrahlzellen in Tangentialansicht von vertikal-ovaler Gestalt, 15-23 µm, im Mittel 20 µm breit und 25-35 µm, im Mittel 29 µm hoch, horizontale Wände unbetüpfelt und ungleichmäßig stark wellig verdickt, 2-7,5 µm dick (doppelte Wandstärke), im Kreuzungsfeld ein cupressoider Tüpfel (Abb. 7D, 8E).

# Bestimmung

Das vorstehend beschriebene Fossil mit Gymnospermen-Holzstruktur wird auf Grund der in radialen Reihen unmittelbar nebeneinander liegenden Tracheiden mit unterschiedlich großen Durchmessern der Kristalle führenden und spiralverdickten Tracheiden, der auf radialen Wänden abietoid angeordneten Hoftüpfel und der vorhandenen Kristallidioblasten zur Morphogattung Primoginkgoxylon gestellt.

Das Holz zeigt eindeutige Stammholzstruktur und unterscheidet sich von Primoginkgoxylon crystallophorum und dem hier ebenfalls beschriebenen P. shimbaense vor allem durch die auf dem Querschnitt vorhandenen Tracheiden mit sehr unterschiedlichen, meist jedoch tangential mehr oder weniger stark verlängerten rechteckigen Querschnittsformen. Außerdem

sind, bedingt durch die rechteckigen Tracheiden, ihre schmalen radialen Wände stets nur mit einreihig übereinander liegenden Hoftüpfeln besetzt, und die Holzstrahlzellen haben vertikal-ovale Querschnittsformen. Im Holz von Primoginkgoxylon crystallophorum und P. shimbaense kommen auf den radialen Tracheidenwänden auch zwei- bis dreireihige Hoftüpfel vor und die Holzstrahlzellen haben andere Querschnittsformen.

Das Fossil wird auf Grund seiner einmaligen Holzstruktur als eigene Art geführt und Primoginkgoxylon muthamii sp. nova genannt.

Etymology: Die Namensgebung erfolgt zum Gedenken an Patrick Muthama, so seine verdienstvolle Arbeit für das Shimba Hills National Reserve und die vielfältige Unterstützung von M. Boppré dankbar würdigend.

# Diagnose

Sekundärholz der Morphogattung Primoginkgoxylon Süss, Rössler, Boppré & Fischer mit Stammholzstruktur, Zuwachszonen undeutlich, Frühholz nahezu die gesamte Breite der Zuwachszone einnehmend, Spätholz von 4-5 Reihen radial abgeflachter Tracheiden gebildet, auf Querschnitt Reihen unterschiedlich großer Tracheiden unmittelbar nebeneinander liegend, Tracheiden mit tangential verlängerten rechteckigen Querschnittsformen, im Mittel 100 µm ausgedehnt, Wände 5–25 µm dick, spiralig verdickt, häufig Kristalle führend, Hoftüpfel auf radialen Wänden abietoid, einreihig dicht übereinander stehend, Kristallidioblasten vorhanden, ca.  $35 \text{ mm}^2$ , Holzstrahlen 1-2(-3)-reihig, 1-27, meist 2-13 Zellen hoch, Zellen von vertikal-ovaler Gestalt, im Mittel 29 µm hoch, im Kreuzungsfeld ein cupressoider Tüpfel.

# Diagnosis

Secondary xylem of the morphogenus Primoginkgoxylon SÜSS, RÖSSLER, BOPPRÉ & FI-SCHER with a wood structure of stem, growth layers indistinct, early wood taking up nearly all of the growth layers, late wood composed of 4-5 radial flattened tracheids, in transverse section rows of various large tracheids directly lie side by side, tracheids rectangular elongated in tangential direction, on an average 100 µm extensive, walls  $5-25 \,\mu m$  thick, with helical



Abb. 8 Primoginkgoxylon muthamii sp. nova

A — Anordnung der Hoftüpfel auf den tangentialen Tracheidenwänden. B — Mehrstöckige Holzstrahlen, spiralverdickte Tracheiden, Kristalle in Tracheiden und etwas bogenförmig verlaufende Tracheidenenden in Radialansicht. Links im Bild ein Sphärolith. C — Irregulär verlaufende Tracheidenenden in Radialansicht zeigt die Anordnung der einreihig übereinanderstehenden Hoftüpfel auf radialen Tracheidenwänden. E — Radialansicht eines Holzstrahls mit je einem cupressoiden Tüpfel im Kreuzungsfeld Maßstäbe: A–D: 200 μm; E: 100 μm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

thickenings, crystals frequently present, bordered pits on radial tracheid walls abietoid, closely arranged in one row, crystalidioblasts present, ca  $35/\text{mm}^2$ , rays 1-2(-3) seriate, 1-27, mostly 2-13 cells high, cells vertical oval, on an average 29 µm high, cross-field with one cupressoid pit.

Holotypus: Silifiziertes Holz Nr. MfNC K 5851 mit fünf Dünnschliffen. Das Fossilmaterial wird in der Sammlung des Museums für Naturkunde, Chemnitz, aufbewahrt.

Stratum typicum: Mazeras-Formation, Duruma-Gruppe, Obere Trias, SE Kenia (vgl. Abb. 2).

# Primoginkgoxylon shimbaense sp. nova

Abb. 3C, 9A–D, 10A–E

Von diesem Fossil liegen Quer- und Längsschliffe, darunter ein Stück von  $110 \times 70 \times$ 35 mm Abmessung sowie drei Dünnschliffe vom Holz eines jungen Stämmchens zur Bearbeitung vor. Im Querschliff sind Reste des Marks, des primären Xylems und mehrere Risse und Spalten vorhanden (Abb. 3C).

# Holzbeschreibung

# Topographie

Sekundäres Holz eines jungen Stammes mit Gymnospermen-Holzstruktur, aus Tracheiden, Kristallidioblasten und Holzstrahlen zusammengesetzt. Zuwachszonen undeutlich, 0,3-2,0 cm breit, Frühholz nahezu die gesamte Breite einnehmend, Zuwachsgrenzen bogenförmig und häufig verlaufend vorhanden, nur von 2-4 Reihen radial abgeflachter Tracheiden gebildet (Abb. 3C). Tracheiden die Grundmasse des Holzes bildend, auf dem Querschnitt in 1-10 radialen Reihen mit unterschiedlich großen Durchmessern und Querschnittsformen zwischen den Holzstrahlen liegend (Abb. 9A-C). Kristallidioblasten zahlreich, einzeln oder in kurzen radialen Reihen über den Querschnitt zerstreut, nicht immer mit Sicherheit von den Tracheiden zu unterscheiden, jedoch mindestens 70 Kristallidioblasten je mm<sup>2</sup>, auf den Längsschnitten übereinander angeordnet (Abb. 9A, B, D, 10A, B, D). Holzstrahlen auf dem Querschnitt in radialen Reihen verlaufend, eine, selten partiell oder auch über die gesamte Höhe zwei Zellen breit, 1-14, meist 2-8 Zellen hoch, 7-8 Strahlen je mm, zwischen Längswänden der Tracheiden und den Strahlzellen Interzellularen (Abb. 9A, 10A-D).

# Holzelemente

Tracheiden im Querschnitt von sehr unterschiedlicher Größe und Gestalt, meist kreisförmig, aber auch quadratisch bis rechteckig, alle Übergänge vorkommend, kreisförmige Tracheiden 30-80 µm, im Mittel 50 µm im Durchmesser, Wände 5-10 µm dick und spiralig verdickt, kleine hexagonale Kristalle gelegentlich vorhanden, Hoftüpfel kreisförmig, abietoid, auf radialen Wänden einreihig dicht übereinander stehend oder zwei- bis dreireihig alternierend angeordnet, zuweilen einreihig, gegenseitig abgeflacht vorkommend, Höfe 12 × 18  $\mu$ m bis 20  $\times$  20  $\mu$ m im Durchmesser, gegenseitig abgeflachte Höfe 8 × 15 µm im Durchmesser, Porus  $2,5 \times 5 \,\mu\text{m}$  bis  $5 \times 5 \,\mu\text{m}$  im Durchmesser, auf tangentialen Wänden kleine Hoftüpfel gelegentlich vorhanden (Abb. 9A, B, 10A, C, D). Kristallidioblasten auf dem Querschnitt kreisförmig, bis 100 µm im Durchmesser, auf den Längsschnitten von mehr oder weniger tropfenförmiger Gestalt, 100-180 µm lang, mit einem hexagonalen dipyramidalen Kristall, 20-30 µm im Durchmesser und 40-60 µm lang, zuweilen 50-60 µm breite und 125 µm lange Kristalle vorhanden (Abb. 9A, B, D, 10A, B, D). Holzstrahlzellen in Tangentialansicht von meist rundlicher tangentialovaler Gestalt, 25-40 µm, im Mittel 35 µm breit, 20-40 µm, im Mittel 30 µm hoch, horizontale Wände unbetüpfelt und ungleichmäßig stark verdickt, 2-6 µm dick (doppelte Wandstärke), im Kreuzungsfeld 1-3, in einer horizontalen Reihe liegende cupressoide Tüpfel (Abb. 9A, 10A, E).

#### Bestimmung

Das vorstehend beschriebene Fossil mit Gymnospermen-Holzstruktur wird auf Grund der auf dem Holzquerschnitt in radialen Reihen unmittelbar nebeneinander liegenden Tracheiden mit unterschiedlich großen Durchmessern, der spiralig verdickten Tracheidenwände, der auf den radialen Tracheidenwänden meist abietoid angeordneten Hoftüpfel, der Kristalle führenden Tracheiden und wegen des Vorkommens von Kristallidioblasten zur Morphogattung *Primoginkgoxylon* gestellt.



# Abb. 9 Primoginkgoxylon shimbaense sp. nova

A — Übersichtsbild vom Querschnitt zeigt die in radialen Reihen unmittelbar nebeneinander liegenden unterschiedlich großen Tracheiden, die zerstreut und in kurzen radialen Reihen angeordneten kreisförmigen Kristallidioblasten, die in radialer Richtung verlaufenden Holzstrahlen und den unterschiedlich weit fortgeschrittenen Abbau der Tracheiden. B — Vergrößerter Ausschnitt aus A. C — Querschnittsbild von einer durch Rissbildung an der Zuwachsgrenze entstandene und durch Kristallbildungen ausgefüllte Gewebelücke. D — Verlauf der Tracheiden und Anordnung der Holzstrahlen in Tangentialansicht. Rechts im Bild Kristallidioblast mit einem hexagonalen dipyramidalen Kristall

Maßstäbe: 200 µm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim



Abb. 10 Primoginkgoxylon shimbaense sp. nova

A — Tangentialansicht zeigt kristallführende Tracheiden, Anordnung der Holzstrahlen und übereinander angeordnete Kristallidioblasten. B — Ausschnitt aus A zeigt Kristallidioblasten mit je einem Kristall. C — Anordnung der sowohl einreihig übereinander stehenden als auch zwei- bis dreireihig alternierend angeordneten Hoftüpfel auf radialen Tracheidenwänden. D — Reste von Spiralverdickungen der Tracheiden und ein Kristallidioblast mit hexagonalen dipyramidalen Kristall in Radialansicht. E — Radialansicht eines Holzstrahls mit 1–2 cupressoiden Tüpfeln im Kreuzungsfeld

Maßstäbe: A, C, D: 200 µm; B, E: 100 µm

© 2009 WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Durch den teilweise bereits weit fortgeschrittenen Zellwandabbau der Tracheiden bedingt (Abb. 9A, B) sind die spiraligen Verdickungen der Tracheiden nur noch als Reste an einigen Tracheidenwänden vorhanden (Abb. 10D). Spiralige Verdickungen sind auf die Tertiärwand aufgelagerte Zellsubstanzen (LIE-SE 1970: 129) und werden durch holzzersetzende Pilze als erstes abgebaut.

Dieses Fossil hat die juvenile Struktur eines Stämmchens und kann durch die kleinen Tracheidendurchmesser und die niedrigen Holzstrahlen mit Zellen von tangential-ovalen Querschnittsformen sowohl von *Primoginkgoxylon crystallophorum* als auch von *P. muthamii*, beides Arten mit typischer Stammholzstruktur, unterschieden werden.

Im Gegensatz zur jetztzeitlichen Art *Ginkgo biloba*, in deren Holz die Zellen mit Kristallbildungen nicht vor dem 7. oder 8. Zuwachsring gebildet werden (SRIVASTAVA 1963), sind im Holz des hier beschriebenen Fossils Kristallidioblasten bereits im ersten Zuwachsring, in unmittelbarer Nähe des Marks, vorhanden.

Die in Marknähe oder vorwiegend an den Grenzlinien zwischen Spät- und Frühholz vorhandenen Ringrisse, Spalten und Gewebelücken sind meist durch Achat- und Hämatitbildungen ausgefüllt. Einige besonders eigenartige Kristallbildungen überqueren die Risse und Spalten in radialer Richtung (Abb. 3C, 9C).

Die Ringrisse sind mit großer Wahrscheinlichkeit bereits vor dem Absterben des Baumes entstanden, denn an rezenten Bäumen entstehen Ringrisse gewöhnlich durch Wuchsspannungen im lebenden Baum, diese können durch unregelmäßige Zuwachszonenbildung, einseitige Kronenausbildung, Windeinwirkung und Kambiumverletzung hervorgerufen werden (WA-GENFÜHR & SCHEIBER 1974: 168 f).

Das hier beschriebene Fossil wird wegen seiner einmaligen Holzstruktur als eigene Art geführt und *Primoginkgoxylon shimbaense* sp. nova genannt.

# Diagnose

Sekundärholz der Morphogattung *Primoginkgoxylon* SÜSS, RÖSSLER, BOPPRÉ & FISCHER mit juveniler Stammholzstruktur, Zuwachszonen undeutlich, Grenzen nur durch 2–4 radial abgeplattete Tracheiden markiert, auf dem Holzquerschnitt Reihen verschieden großer Tracheiden unmittelbar nebeneinander liegend, Tracheidendurchmesser klein, meist kreisförmig, im Mittel 50 µm, Wände 5–10 µm dick und spiralig verdickt, Kristalle gelegentlich vorhanden, Hoftüpfel auf radialen Wänden abietoid, einreihig dicht übereinander stehend oder zwei- bis dreireihig alternierend angeordnet, Kristallidioblasten zahlreich, ca. 70/mm<sup>2</sup>, Holzstrahlen 1(–2)-reihig, 1–14, meist 2–8 Zellen hoch, Zellen im Mittel 30 µm hoch, im Kreuzungsfeld 1–3 cupressoide Tüpfel, zwischen Tracheidenwänden und Strahlzellen Interzellularen.

# Diagnosis

Secondary xylem of the morphogenus Primoginkgoxylon SÜSS, RÖSSLER, BOPPRÉ & FI-SCHER with a juvenile wood structure of stem, growth layers indistinct, boundaries only marked of 2-4 radial flattened tracheids, in transverse section of various large tracheids directly lie side by side, tracheid diameter small, mostly circular, on average 50 µm in diameter, walls  $5-10 \mu m$  thick, with helical thickenings, crystals occasionally present, bordered pits on radial walls abietoid, closely arranged on one row or on two to three rows, if in two or three rows alternately arranged, crystalidioblasts numerously, ca. 70/mm<sup>2</sup>, rays 1(-2) seriate, 1-14, mostly 2-8 cells high, cells roundish, on an average 30 µm high, in the cross-field 1-3 cupressoide pits, between tracheid walls and ray cells intercellular spaces.

Holotypus: Silifiziertes Holz Nr. MfNC K 5852 mit drei Dünnschliffen. Das Fossilmaterial wird in der Sammlung des Museums für Naturkunde, Chemnitz, aufbewahrt.

Stratum typicum: Mazeras-Formation, Duruma-Gruppe, Obere Trias, SE Kenia (vgl. Abb. 2).

# Schlussbemerkungen

Aus triassischen Fundorten sind, außer den in dieser Arbeit beschriebenen *Primoginkgoxylon*-Arten, nur *Baieroxylon cicatricum* PRASAD & LELE (1984) aus Indien, *Protoginkgoxylon dockumense* (TORREY) CHUDAJBERDYEV (1971) und *Ginkgoxylpropinus hewardii* SA-VIDGE (2006) aus den USA sowie *Ginkgomye*-

*loxylon tanzanii* (GIRAUD & HANKEL 1986) aus Afrika bisher bekannt geworden. Mit diesen Arten erlischt auch das Vorkommen dieser Gattungen in der Erdgeschichte. Ab dem Jura sind ginkgoale Holzstrukturen durch Arten der Morphogattung *Ginkgoxylon* nachgewiesen. Wie mikroskopische Aufnahmen eines Kieselholzes zeigen (KELBER 2007: 53, Abb. b, c), sind Vertreter der Ginkgoaceen aber auch im süddeutschen Keuper vorhanden gewesen, denn bereits die Querschnittsbilder weisen auf eine ginkgoale Holzstruktur hin. (Eine aktuelle Übersicht über fossile Ginkgoales gibt ZHOU 2009.)

Die den hier gegebenen Neubeschreibungen zu Grunde liegenden Funde sind zufällige Aufsammlungen vom Straßenrand, die uns von Verantwortlichen des Mwaluganje Community Elephant Sanctuary mit der Frage "Sind das wirklich Fossilien?" anvertraut worden sind. Eine oberflächliche Inspektion des Flussufers zeigte eine enorme Fülle an fossilen Hölzern sehr unterschiedlicher Größe. Früher wurden in dem Gebiet auch ganze Baumstämme gefunden; einer davon ist im Mwaluganje Visitors' Center ausgestellt, zahlreiche weitere sollen von Privatpersonen im Laufe der Jahre abtransportiert worden sein. Wir empfehlen dringend eine systematische Untersuchung; die Fossilien von Mwaluganje erscheinen in einem sehr guten Erhaltungszustand, und man kann erwarten, dass nicht nur weitere interessante triassische Florenelemente, sondern auch fossile Tiere gefunden werden (cf. HARRIS & CAR-ROLL 1977). Es ist allerdings dringend angesagt, das Gebiet zu inventarisieren und zu schützen (s. http://www.fzi.uni-freiburg.de/en/ 58.php).

In größerem Kontext ist zu erwähnen, dass die Fossilien von Mwaluganje vermutlich die ältesten kenianischen Hölzer repräsentieren. Ein versteinerter Wald im Sibiloi National Park stammt aus dem jüngeren Tertiär (sieben Millionen Jahre).

# Dank

Wir danken Herrn Prof. Dr. Dieter Vogellehner (†) und Herrn Prof. Dr. Thomas Speck, Freiburg, für Diskussionen und Herrn Josef Vit für die Anfertigung von Dünnschliffen. Besonderer Dank gilt unseren kenianischen Kollegen, speziell Onesmus Macharia, Mr Amboga, and Mr Mwadudu.

# Literatur

- BAMFORD, M. K. & PHILIPPE, M. 2001: Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. – Rev. Palaeobot. Palynol. 113: 287–297.
- CANNON, R. T.; SIMIYU SIAMBI, W. M. N. & KA-RANJA, F. M. 1981: The Proto-Indian Ocean and a probable Palaeozoic-Mesozoic triradial rift system in East Africa. – Earth Plant. Sci. Lett. 52: 419–426.
- CASWELL, P. V. & BAKER, B. H. 1953: Geology of the Mombasa-Kwale Area. – Geol. Surv. Kenya, Rep. No. 24: 1–69. – Nairobi.
- CHUDAJBERDYEV, R. 1971: The woody fossil Ginkgoales. – In: T. A. SIXTEL, Y.M. KUZICHKINA, L. I. SAVITSKAYA, R. CHUDAJBERDYEV & E. M. SHETSOVA, History of development of Ginkgoales in middle Asia. – Paleobot. Uzbekistan 2: 98–104 (Russ.).
- FALCON-LANG, H. J. 2004: A new anatomically preserved ginkgoalean genus from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of the Czech Republic. – Palaeontology 47: 349–366.
- FREY-WYSSLING, A. 1953: Über den Feinbau der Stauchlinien in überbeanspruchtem Holz. – Holz Roh- u. Werkstoff 11: 283–288.
- GARCÍA ESTABAN, L.; DE PALACIOS DE PALACIOS, P.;
  GUINDEO CASASÚS, A.; GARCÍA ESTABAN, LY.;
  LÁZARO DURÁN, I.; GONZÁLES FERNÁNDEZ, L.;
  RODRÍGES LABRADOR, Y.; GARCÍA FERNÀNDEZ,
  F.; BOBADILLA MALDONADO, I. & CAMACHO
  ATALAYA, A. 2002: Anatomia e identificatión de
  madera de coníferas a nivel de especie. Madrid.
- GIRAUD, B. & HANKEL, O. 1986: Nouveaux bois fossiles de Gymnospermes des dépôts du Karoo du Bassin du Luwegu (Tanzanie méridionale). – Ann. Paléontol. **72**: 1–27.
- GÖPPERT, H. R. 1850: Monographie der fossilen Coniferen. – Leiden.
- GREGORY, J. W. 1921: The Rift Valleys and Geology of East Africa. 479 pp. London.
- GREGUSS, P. 1955: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. – Budapest.
- GREGUSS, P. 1961: Permische fossile Hölzer aus Ungarn. – Palaeontographica, B 109: 131–146.
- HARRIS, J. M. & CARROLL, R. L. 1977: Kenyasaurus, a new eosuchian reptile from the Early Triassic of Kenya. – J. Palaeontol. 51: 139–149.
- KELBER, K.-P. 2007: IV. Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper (Trias, Ladinium bis Rhätium): 37–100. – In: H. SCHÜSSLER & TH. SIMON (Hrsg.), Aus Holz wird Stein. Kieselhölzer aus dem Keuper Frankens. – Bergatreute, Aulendorf.

- LIESE, W. 1970: Elektronenmikroskopie des Holzes: 109-170. - In: H. FREUND (Hrsg.), Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Bd. V, T. I. -Frankfurt am Main.
- PEIRCE, A. S. 1934: Anatomy of the xylem of Pseudolarix. - Bot. Gaz. 95: 667-677
- PHILIPPE, M. & BAMFORD, M. K. 2008: A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. - Rev. Palaebot. Palynol. 148: 184-207.
- PHILIPPE, M.; ZIJLSTRA G. & BARBACKA, M. 1999: Greguss's morphogenera of homoxylous fossil woods: a taxonomic and nomenclatural review. -Taxon 48: 667-676.
- PRASAD, M. N. V. & LELE, K. M. 1984: Triassic ginkgoalean wood from the South Rewa Gondwana Basin, India. - Rev. Palaeobot. Palynol. 40: 387-397.
- PRILL, W. & KRÄUSEL, R. 1920: Die Hölzer der schlesischen Braunkohle. - In: R. KRÄUSEL, Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. - Jb. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. 1917, Teil II, 38: 219-319.
- RAIS-ASSA, R. 1988: Stratigraphy and geodynamics of the Mombasa Basin (Kenya) in relation to the genesis of the proto-Indian Ocean. - Geol. Mag. 125: 141-147
- SAVIDGE, R. A. 2006: Xylotomic evidence for two new conifers and a ginkgo within the Late Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona, USA. - In: W. G. PAR-KER, S. R. ASH & R. B. IRMIS (eds.), A Century of Research at Petrified Forest National Park 1906-2006. - Museum of Northern Arizona, Bull. 62: 147 - 149
- SCHLÜTER, T. 1997: Geology of East Africa. In: F. BENDER, V. JACOBSHAGEN & G. LÜTTIG (Hrsg.), Beiträge zur Regionalen Geologie der Erde. Bd. 27: 484 S. - Berlin, Stuttgart.
- SCHOCH-BODMER, H. 1945: Interpositionswachstum, symplastisches und gleitendes Wachstum. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 55: 313-319.
- SCHOCH-BODMER, H. & HUBER, P. 1949: Über Flächenwachstum, insbesondere über Fasergabelungen. - Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 94: 188-193.
- SEWARD, A. C. 1919: Fossil Plants. Vol. IV. Cambridge
- SINNOT, E. W. & BLOCH, R. 1939: Changes in intercellular relationships during the growth and differentiating of living plant tissues. - Amer. J. Bot. 26: 625–634.
- SRIVASTAVA, L. M. 1963: Cambium and vascular derivatives of Ginkgo biloba. - J. Arnold Arbor. 44: 165-192.

- Süss, H. 1973: Zur Evolution des Holzstammes der Laubhölzer unter besonderer Berücksichtigung seiner Festigkeit. – Feddes Repert. 84: 517–531.
- Süss, H. 2003: Zwei neue fossile Hölzer der Morphogattung Ginkgoxylon SAPORTA emend. Süss aus tertiären Schichten der Insel Lesbos, Griechenland, mit einer Übersicht über Fossilien mit ginkgoaler Holzstruktur. - Feddes Repert. 114: 301-319.
- SÜSS, H. & LIER, W. 1985: Das Längenwachstum der Holzfasern und seine Auswirkungen auf den Gewebeverband. - Gleditschia 13: 47-52.
- THORNTON, R. 1862: On the Geology of Zanzibar. -Quart. J. Geol. Soc. London 18: 44.
- TRENDELENBURG, R. & MAYER-WEGELIN, H. 1955: Das Holz als Rohstoff. - München.
- VOZENIN-SERRA, C.; BROUTIN, J. & TOUTIN-MORIN, N. 1991: Bois Permiens du Sud-Ouest de L'Espague et du Sud-Est de la France implications pour la Taxonomie des Gymnospermes Paleozoiques et la Phylogenie des Ginkgophytes. - Palaeontographica, B 221: 1-26.
- WAGENFÜHR, R. & SCHEIBER, CHR. 1974: Holzatlas. - Leipzig.
- WILLIAMS, S. 1930: XII. Preliminary report on fossil plants collected in Kenya colony: 213-216. - In: Monographs of the Geological Department of the Hunterian Museum Glasgow University. IV. Reports on geological collections from the coastlands of Kenya colony. - Glasgow.
- ZALESSKY, M. 1911: Note préliminaire sur le Caenoxylon Scotti nov. gen. et sp. - Études Paléobotaniques, pt. I: 13-16. - St. Petersburg.
- ZHENG, S. & ZHANG, W. 2000: Late Paleozoic ginkgoalean woods from northern China. - Acta Palaeontol. Sinica (Suppl.) 39: 119-126.
- ZHOU, Z.-Y. 2009: An overview of fossil Ginkgoales. - Palaeoworld 18: 1-22.

Anschriften der Autoren:

Prof. Dr. Herbert Süß, (Korrespondenz-Autor),

Maybachstraße 2c, D-14471 Potsdam, Deutschland; PD Dr. Ronny Rößler, DAStietz, Museum für Naturkunde, Moritzstraße 20, D-09111 Chemnitz,

Deutschland: E-Mail: roessler@naturkunde-chemnitz.de

Prof. Dr. Michael Boppré, Ottmar W. Fischer, Albert-Ludwigs-Universität, Forstzoologisches Institut, D-79085 Freiburg i. Br., Deutschland. E-Mail: boppre@fzi.uni-freiburg.de

Manuskripteingang: 22. Juli 2009.