

NEUE FOSSILE FÖHRENRESTE AUS DEM RAUM VON LINZ
Zur Stammesgeschichte der Schwarzföhre, *Pinus nigra* ARN.

Von Wilhelm Klaus

(Mit 11 Abb. auf Tafel I und II)

Einleitung

Bei den Großfossilien der Koniferen zählen guterhaltene Zapfenfunde wegen der zahlreichen morphologischen Details, welche geringeren ökologischen Beeinflussungen unterliegen als andere Organe, zu den wichtigsten Bestimmungsmerkmalen. Dies trifft in besonderem Maße für die artenreiche Gattung *Pinus* zu. Die Größe und Form eines Zapfens wie auch Anordnung und Beschaffenheit der einzelnen Schuppenschilder (Apophysen) dienen als Beschreibungs- und Vergleichsgrundlage. Bei zahlreichen Funden wurden mit fossilen Zapfen neue Arten begründet. Ältere Paläobotaniker, wie besonders UNGER, von ETTINGSHAUSEN und GOEPPERT, führten auch intensive morphologische Vergleiche zu heute noch lebenden Arten durch, wobei mit Hochachtung anerkannt zu werden verdient, daß mit vollkommeneren diagnostischen Kriterien und fortgeschrittener Erkenntnis der Rezentflora die alten Befunde größtenteils bestätigt werden müssen (z. B. UNGER).

Gerade die Gattung *Pinus* L. bietet zahlreiche Bestimmungsmerkmale, welche gleichermaßen am rezenten wie auch fossilen Zapfen bei einigermaßen guter Erhaltung erkennbar sind. Wie sich bei der Überprüfung der meisten rezenten Arten feststellen ließ (KLAUS, 1978), gewährt die Ausbildung des Apophysendornes (Mucro), welcher jeder Zapfenschuppe aufsitzt, neue wichtige Anhaltspunkte zur Artbestimmung und Klassifikation. Obwohl in jüngster Zeit gute Abbildungen, welche die Umbormerkmale deutlich erkennen lassen, veröffentlicht wurden (CHRISTENSEN, 1976), muß ein neues, gut erhaltenes Anschauungsmaterial aus Österreich als besonders willkommen angesehen werden, welches noch sämtliche Bestimmungsmerkmale im Zentrum der Apophyse auch im Fossilzustand eindeutig erkennen läßt.

Nach einem ersten Fund mit eindeutig zentromucronaten Zapfen aus den Hausruck-Braunkohlen (*Pinus spinosa* HERBST, Material Dipl.-Ing. Katterl

und Sammlung Herr Suber), welcher eindeutig auf die Subsektion *Australes*, die auf Nordamerika beschränkt ist, hinweist, sind Zapfen mit exzentrischem Mucro der ostasiatischen Sippen bisher nicht zu beobachten gewesen. Erst die jüngsten Funde aus dem Egerien von Linz, auf welche mich in dankenswerter Weise Herr Univ.-Prof. Dr. F. Steininger aufmerksam machte, brachten die höchst erfreuliche Möglichkeit, Fossilien der heute europäisch-ostasiatischen Sippen zu sichten.

Fundumstände

Den umsichtigen Bergungsaktivitäten der Linzer Sammler, Herrn Josef Kastl und Hubert Schiffmann, sind neben zahlreichen, schön erhaltenen Fischresten auch fossile Pflanzenreste zu verdanken. Dabei finden sich inkohlte, spindelförmige Fossilien, welche sich aufgrund der noch deutlich sichtbaren Schuppenstruktur unschwer als Koniferenzapfen, und zwar solche der Gattung *Pinus* L. erkennen lassen. Obwohl der Erhaltungszustand aufgrund von zahlreichen Trockenrissen, Schwund, Verflachen und randlichem Abbröckeln dem ursprünglichen Zustand nicht mehr voll entspricht, finden sich doch noch einige Skulpturdetails der Apophysen, welche wichtige Vergleiche zu bekannten Fossilien und vor allen Dingen zu rezenten *Pinus*-Arten gestattet. Hierbei ergeben sich sehr interessante Hinweise für die systematische Zugehörigkeit und davon ausgehend für die Stammesgeschichte der österreichischen Kiefern.

Herr Josef Kastl, Linz, fand im Frühjahr 1976 bei einem Neuaufschluß für das Kraftwerk Kleinmünchen bei Linz im Basisschlier bei Fischresten die drei abgebildeten Föhrenzapfen. Herr Schiffmann nahm dazu ein geologisches Profil auf, aus dem hervorgeht, daß sich etwa 9–10 m unter dem Straßenniveau im gut geschichteten älteren Schlier die Fossilfundstellen in die Schichtfläche eingeregelt vorfinden. Das Einbettungssubstrat ist ein feinkörniger Tonschiefer, welcher schichtenweise abgehoben werden kann. Es handelt sich um gut geschichteten älteren Schlier (»Schiefer-ton«), welcher nach STEININGER, RÖGL und MARTINI (1976) in das Ober-Oligozän, und zwar oberes Egerien, Nannonplanktonstufe NP 25 (etwa 24 Millionen Jahre alt) einzuordnen ist.

Neben vorwiegend Fischskeletten finden sich vereinzelt Pflanzen, und zwar Tange in größerer Zahl, aber auch Dikotylenblätter und Koniferenreste, vor allen Dingen Nadeln und Zapfen, welche offenbar vom nicht sehr weit entfernten Festland herangespült wurden. Unter den Föhrennadeln finden sich zwei-, drei- und fünfnadelige Kurztriebe in meist unvollständiger Erhaltung. Ihre Bestimmung führt lediglich zu allgemeinen Schlußfolgerungen, etwa in der Weise, daß Föhren der Untergattung *Haploxyton* und *Diploxyton* bereits nebeneinander existierten. Wesentlich größere Bedeutung für eine weiterführende Bestimmung besitzen die Zapfenreste, weshalb auf diese zunächst eingegangen werden soll.

Erhaltungszustand

Die spärlich auftretenden Zapfenfunde liegen in den Schichtflächen eingeregelt. Sie sind weitgehend flach gepreßt und vollständig inkohlt, von Rissen durchsetzt und haben durch Abbröckeln und Schwundrisse das natürliche Aussehen eingebüßt. Einzelne Details, wie besonders die Skulpturelemente der diagnostisch wichtigen Zapfenschuppen, lassen sich dennoch recht gut erkennen. Herr Schiffmann hat die Zapfenumrisse im frischen, offenbar z. T. noch bergfeuchten Zustand körperlich besser erhalten vorgefunden und deren Skulptur photographisch in dankenswerter Weise festgehalten und die Negative zur Verfügung gestellt. Es handelt sich um drei Exemplare von Föhrenzapfen (Taf. I, Fig. 1, 2, 3), wovon die beiden ersten wohl zwei nahe verwandte Arten darstellen, während der Kiefernzapfen Nummer drei eine weitere Art dokumentiert. Um einer Neubeschreibung nach Vorliegen weiterer Funde nicht vorzugreifen, bezeichne ich die Zapfen zunächst provisorisch als Kleinmünchen Nr. 1, 2 und 3.

Fossilbeschreibung

Zapfen Kleinmünchen 1

Fam.: Pinaceae

Genus: *Pinus* L.

Subgenus: *Pinus* LITTLE & CRITCHFIELD, 1969 (früher *Diploxylon*)

Sektion: *Pinus* LITTLE & CRITCHFIELD, 1969

Subsektion: *Sylvestres* LOUD. emend LITTLE & CRITCHFIELD (früher *Lariciones* SHAW)

Pinus aff. palaeodrymos SAPORTA, 1865

Tafel I, Fig. 1

1865: *Pinus palaeodrymos* SAPORTA-SAPORTA p. 78, Taf. IV, Fig. 5

Material: Es liegt ein nahezu vollständig erhaltener Zapfen (Taf. I, Fig. 1) vor, lediglich der Stiel fehlt. Ein weiteres Exemplar ist in Zapfenmitte stark abgebogen, weniger vollkommen erhalten, jedoch mit Stiel versehen. Es liegen zusätzlich noch einige kleine Bruchstücke mit erhaltenen Schuppenschildern vor.

Beschreibung: An Hand des am vollständigsten konservierten Zapfens (Taf. I, Fig. 1) läßt sich die Morphologie am besten überblicken.

Form und Größe: Es handelt sich um einen zylindrischen, an der Spitze konisch zulaufenden, langen, schmalen Zapfen, welcher im unteren Drittel schwach nach einer Seite gekrümmt erscheint. Die Länge beträgt 100 mm, die größte Breite liegt im unteren Drittel bei etwa 24 mm, im oberen Drittel noch bei 21 mm und an der Spitze bei etwa 8 mm. Auch der andere Zapfen läßt trotz der starken Krümmung eine ähnliche schmale, lange, zylindrische Gestalt erkennen.

Stiel und Symmetrie: An dem abgebildeten Exemplar ist der Zapfenstiel nicht sichtbar, jedoch an einem weiteren stark umgebogenen und sonst stärker beschädigten Stück ist er deutlich zu erkennen. Im Vergleich zu der schmalen Zapfenbasis (22 mm) erscheint er ziemlich breit, mit einem Durchmesser von 7 mm bei einer Länge von 10 mm. Eine beachtliche Dimension für einen derart schmalen, eher zierlich gebauten Zapfen. Die Abbruchstelle befindet sich zwischen Stiel und Zweig (*Pinus sylvestris*-Typ).

Mit der Insertion des Zapfenstieles eng verbunden ist die Frage nach der Symmetrie. Man darf Zapfenkrümmung nicht mit Asymmetrie des Stieles verwechseln. Im vorliegenden Fall mündet der Stiel zentral in die Zapfenbasis, es liegt also keine Asymmetrie vor. Es ist anzunehmen, daß der Zapfen etwa senkrecht vom Zweig wegstand. Er ist an der Basis als radiärsymmetrisch (aktinomorph) bis subradiär zu deklarieren. Im unteren Drittel hingegen läßt sich eine leichte bis manchmal auch extrem starke Krümmung nach einer Seite des Zapfens verzeichnen. Sie mag dadurch zustande kommen, daß der Zapfenstiel und auch noch die Basis senkrecht vom Zweig abstehen und mit diesem sehr steif verbunden sind, während die Zapfenspitze aufgrund der größeren Länge und der dünneren Ausbildung nach abwärts hängt. Daß keine ausgesprochene Asymmetrie des Zapfens selbst vorliegt, beweist auch die rundum gleiche, flache Ausbildung der Zapfenschuppen.

Zapfenschuppen: Jede Zapfenschuppe endet an der Zapfenoberfläche in ein Schuppenschild (Apophyse), welches das Endprodukt eines mehrjährigen schrittweisen Wachstumsprozesses der Samenschuppen der Blüte darstellt. Durch die Vergrößerung des Schildes während des Wachstums stellt sich in Schrägzeilen eine bestimmte Berührungsordnung (Phyllotaxis) ein. Die Schrägzeilen vorliegenden Exemplares besitzen einen für den gesamten Zapfen relativ konstanten Steigungswinkel von etwa 35°, was noch als flach zu bezeichnen ist. Was den Berührungsmodus selbst betrifft, gehört der Zapfen nicht den Formen der sogenannten definitiven Phyllotaxis (SHAW, 1914) an, wo sich rhombische Zapfenschuppen in direkten Kontakt befinden (z. B. *Pinus pinaster*), sondern zeigt eine Versetzung der Berührung um etwa eine halbe Schuppenbreite. Sie stellt nach SHAW einen höheren Evolutionsgrad unbestimmter Phyllotaxis dar (rezentes Beispiel *Pinus nigra* ARN.). Die lange zylindrische Gestalt bedingt je-

doch eine auf die ganze Länge gleichmäßige Berührungsordnung und somit eine »niedere Phyllotaxis«. Nach SHAW eher ein Merkmal der primitiven Weichkiefern (Stroben). Auch die Anzahl der sichtbaren Schuppenschilder pro Schrägzeile ist überraschend gering. Es entfallen etwa nur vier Schuppenschilder (Apophysen) auf eine sichtbare Zapfenbreite. Nach SHAW ist die geringe Anzahl der Schuppenschilder ein primitives Merkmal. Die einzelnen Schilder sind am abgebildeten Zapfen verhältnismäßig gut erhalten, so daß auch zahlreiche Bestimmungsdetails zur Beobachtung zur Verfügung stehen.

Der U m r i ß der Apophyse kann nur sehr allgemein als etwa rhombisch bezeichnet werden. Bei den Basisschuppen trifft dies noch am ehesten zu, während die höheren durch die »unbestimmte« Berührungsordnung am rechten Rand abgeschrägt und daher eher regelmäßig pentagonal erscheinen. Sie sind in dieser Hinsicht außerordentlich ähnlich den Schuppenschildern der heutigen Schwarz-Föhre (*Pinus nigra* ARN.).

Der O b e r r a n d der Apophysen ist am ganzen Zapfen regelmäßig halbrund ausgebildet – ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber anderen ähnlichen Arten. Abgesehen von ganz schwach angedeuteten Kerbungen bei ein bis zwei Schuppen in Zapfenmitte liegen keinerlei unregelmäßige Randbildungen vor.

G r ö ß e d e r A p o p h y s e n : In Zapfenmitte beträgt der Querdurchmesser 9–10 mm und die Höhe 8–9 mm. Es ist auffällig, daß am ganzen Zapfen eine relativ gleichmäßige Größe der Schuppenschilder auftritt. An der Basis beträgt der Querdurchmesser etwa 7 mm, die Höhe 6 mm. An der Spitze 8 mm quer und 7 mm hoch. Der Zapfen besitzt also relativ wenige, aber sehr gleichmäßig ausgebildete große Apophysen.

Das Schuppenschild wird von einem markanten Querkiel in ein Ober- und Unterfeld gegliedert. Der Kiel selbst ist an den Rändern schwach nach unten gebogen. So wie das Schuppenschild zeigt sich auch die obere Hälfte vollkommen flach, nicht hervorspringend sowie skulpturlos glatt. Eine Radialstreifung, wie sie bei vielen ähnlichen Zapfen auftritt, läßt sich an keiner Schuppe finden. Dorsal, etwa in der Mitte des Schuppenschildes, sitzt ein deutlich abgegrenztes Nabelfeld. Einer oder mehrere Längskiele sind weder im Ober- noch im Unterfeld auch nur andeutungsweise vorhanden.

U m b o : (Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 1) Die Position des Nabels ist ziemlich konstant etwa oberhalb des Zentrums der Apophyse gelegen, aber typisch dorsal wie bei allen Arten der Untergattung *Diploxylon* angeordnet. Am Zapfen läßt sich allerdings eine geringfügig gerichtete Variation der Lage des Umbo von der Basis bis zur Spitze in der Weise feststellen, daß sich ganz allmählich das Umbofeld von der zentralen Anordnung an der Zapfenbasis über eine schwach in die obere Hälfte verschobenen Lage an der Zapfenmitte bis endlich zu einer deutlich terminal verschobenen Lage an der Spitze verlagert. Ebenso nimmt die Größe des Umbofeldes in Richtung Zapfenspitze eher zu. Das Feld des Nabels ist deut-

lich begrenzt, besitzt etwa rhombische bis rundliche Gestalt und wird vom Querkiel der Apophyse nicht vollständig durchzogen. In Zapfenmitte ist eine Feldbreite von etwa 3 mm und eine Höhe von 2 mm festzustellen. Der Unter- rand des Umbofeldes verläuft halbrund, der Oberrand meist ebenso, jedoch bisweilen ist ein Knick nach oben in der Mitte festzustellen. Nirgends scheinen die Umbofelder vorgewölbt, sondern verlaufen flach bis oft zentral grubig eingesenkt. An den Basisschuppen (Taf. II, Fig. 1 links unten) ist das Umbofeld nicht kleiner, sondern auch verflacht und, was wesentlich erscheint, skulpturlos. Weder Querkiel noch Mucro lassen sich deutlich oder auch nur in Spuren beobachten. Dagegen finden sich in Zapfenmitte auf der Spitze einige charakteristische Skulpturelemente des Umbonalfeldes. Einmal die Fortsetzung des Querkies. Es erscheint bemerkenswert, daß dieser das Umbonalfeld nicht vollständig durchquert, sondern nur an den Enden vorhanden ist und dort sogar höckerartig hervortritt, dagegen im Zentrum in einer schwachen Vertiefung des Umbofeldes verflacht bis vollkommen verschwindet.

Mucro: Mit Ausnahme der Basisschuppen besitzt jeder Umbo einen sehr kleinen höckerartigen Dornfortsatz, der in typischer Weise exzentrisch, also ins Oberfeld des Umbo verschoben, auftritt (vgl. Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 1). Er fehlt an den Basisschuppen vollständig, ist an der Zapfenmitte, etwa in der Mitte zwischen Zentrum und Oberrand des Umbonalfeldes, und an der Zapfenspitze etwas näher gegen den Oberrand zu verschoben. Sein sehr schwacher Fortsatz scheint eher nach abwärts zu weisen. Auf die Wichtigkeit dieses Merkmales zur Klassifikation wird weiter unten noch näher eingegangen werden.

Vergleich mit ähnlichen Fossilfunden

In der einschlägigen Literatur findet sich eine beträchtliche Zahl fossiler *Pinus*-Zapfen. Wenn man allerdings von den bruchstückhaften Erhaltungszuständen und sehr generalisierten Zeichnungen absieht, finden sich nur wenige echt vergleichbare Formen. Auch hat sich die deskriptive Petrefaktenbehandlung so wenig mit der Morphologie der heute lebenden *Pinus*-Zapfen beschäftigt, daß keine Übersicht über die wichtigsten Bestimmungsmerkmale herrscht. Da von den alten Typen aber auch kaum Originalphotos, sondern nur stark verallgemeinerte, aber schöne Zeichnungen vorliegen, fehlen die wichtigsten Anhaltspunkte sowohl für den Fossil- als auch für den Rezentvergleich. Nur bei sehr charakteristischer, ins Auge springender Gestalt sind solche Vergleiche möglich. Abgesehen von UNGERs beispielhaften und seiner Zeit weit vorausblickenden Arbeiten liegen aus neuerer Zeit einige vorzügliche Photobelege vor (CHRISTENSEN, GORBUNOV, KILPPER). Wenn man von der extramucronaten Umbobeschaffenheit unserer Zapfens »Kleinmünchen 1« ausgeht, so finden derartig ausgebildete Apophysen bei jenen Zapfen, welche CHRISTENSEN 1975 vor-

züglich aus der mittelmiozänen Braunkohle von Jütland unter dem Namen *Pinus thomasiana* (GOEPP.) REICHENBACH abbildet. Die rhombischen Apophysen und die gedrungene Form des Zapfens stimmen allerdings mit vorliegendem Fossil in keiner Weise überein. HEER 1869 S. 23, hat die oberoligozänen Samlandfunde wegen der vermeintlich guten Übereinstimmung mit der Schwarzföhre *Pinus laricio thomasiana* (GOEPP.) HEER umbenannt. Die Zapfen sind kürzer und gedrungener als jene von Linz. Einige davon *Pinus nigra* gewiß ähnlich, jedoch besteht wegen der verschiedenen Gestalt des Materials sowohl bei HEER (1869) als auch bei GOEPPERT (1845) die Wahrscheinlichkeit, daß ganz verschiedene Arten unter dem gleichen Namen *Pinus thomasiana* vereinigt wurden. Das Merkmal extramucronater Apophysen läßt sich auch an den interessanten Abbildungen von E. REICHENBACH in KRÄUSEL (1917) erkennen. Sie stimmen mit unseren vorliegenden Funden nicht überein, da die Basisapophysen vorspringen und auch die abweichende Gesamtform einen näheren Vergleich nicht gestattet. Sicherlich gehören sie aber zum gleichen Verwandtschaftskreis der *Syvestres*. *Pinus haidingeri* UNGER dürfte möglicherweise auch in die Verwandtschaft gehören, nur scheidet die Form zu einem näheren Vergleich schon wegen des breiteren Wuchses aus. Wesentlich kleinere Formen, aber im Ausbildungstypus ebenso ähnlich, bildet GORBUNOV (1958) unter verschiedenen Varietätsnamen von *Pinus thomasiana* aus der oberoligozänen Braunkohle von Tomsk in Sibirien ab. Nach Größe und Form ergibt sich noch die beste Übereinstimmung zu den Zapfenformen, welche SAPORTA (1845, Taf. IV, Fig. 5) aus dem Oligozän von Südfrankreich, nämlich von Armissan im Becken von Narbonne unter dem Namen *Pinus palaeodrymos* abbildete und auf S. 78 beschrieb. Wenngleich etwas kleiner, so spricht der charakteristisch dicke symmetrische Zapfenstiel, der ähnliche halbrunde Oberrand der Apophyse, die länglich konische Form für eine nahe Verwandtschaft. Obwohl der Mucro und die sonstigen Apophysendetails auf den Zeichnungen nicht erkennbar sind, vergleicht SAPORTA doch bereits mit Arten der *Sylvestres*, wie z. B. *Pinus sylvestris* und *Pinus massoniana*, welche beide tatsächlich extramucronate Arten darstellen. Auch wird vermerkt, daß die Form nicht selten auftritt. Es scheint daher naheliegend, daß die Formen von Linz jenen von Armissan nahestehen. Kleiner, aber zu einem ähnlichen Verwandtschaftskreis mag auch *Pinus hampeana* UNGER zu zählen sein, welche von GAUSSEN (1960) als ein Synonym zu *Pinus thomasiana* angesehen wird. *Pinus ornata* STERNBERG besitzt ähnliche Gestalt, jedoch radialstrahlige Ausbildung der Apophysen und scheidet schon deshalb für einen näheren Vergleich aus.

Tafelerklärung

Tafel I

Fig 1: *Pinus* aff. *palaeodrymos* SAPORTA. Nat. Größe. Linz/Kleinmünchen. Zapfen 1. Ein ausgestorbener Vorläufer unserer Schwarzföhre (Photonegativ von Herrn Schiffmann). Ober-Oligozän, Egerien.

Fig. 2: *Pinus* aff. *cylindrica* SAPORTA. Nat. Größe. Linz/Kleinmünchen. Zapfen 2. Ober-Oligozän, Egerien (Photonegativ von Herrn Schiffmann).

Fig. 3: *Pinus thomasi* var. *kasparanica* GORB. Nat. Größe. Linz/Kleinmünchen. Zapfen 3. Ober-Oligozän, Egerien (Photonegativ von Herrn Schiffmann).

Fig. 4: Schuppenschild (Apophyse) des fossilen Zapfens Kleinmünchen 1, höherer Zapfenabschnitt mit Nabel (Umbo), Querkiel und exzentrischem Mucro (Dornfortsatz) im Oberfeld des Umbo. Vergrößerung 6mal. Phot. Klaus.

Fig. 5: Schuppenschilder des fossilen Zapfens Kleinmünchen 2. Mucro oberhalb Querkiel, flacher Ringwulst umgibt konzentrisch den Umbo. Vergrößerung 6mal. Phot. Klaus.

Tafel II

Alle Bilder 6mal vergrößert (Phot. Klaus)

Fig. 1: Schuppenschild des fossilen Föhrenzapfens Kleinmünchen 1. Links unten ein Nabel ohne Dorn. Bildmitte ein höheres Schuppenschild mit schwachem Dornfortsatz im Oberfeld des Nabels.

Fig. 2: Schuppenschilder der rezenten Schwarzföhre (*Pinus nigra* ARN.). Schildform, Querkiel und Nabel mit exzentrischem Dorn stimmen mit dem Fossil vollkommen überein. Ebenso das Fehlen des Mucro an tieferen Schuppenschildern.

Fig. 3, 4 und 5: Verschiedene Ausbildungen von Dornfortsätzen (Mucro) der Schwarzföhre zum Vergleich. Ähnliche finden sich im abgeflachten Zustand auf dem fossilen Zapfen Kleinmünchen 1 (Taf. I, Fig. 1).

Fig. 6: Seltene Variante eines Schwarzföhrenumbo, wo manchmal eine schwache Ringbildung konzentrisch um das Nabelfeld herum angedeutet sein kann.



1



2



3



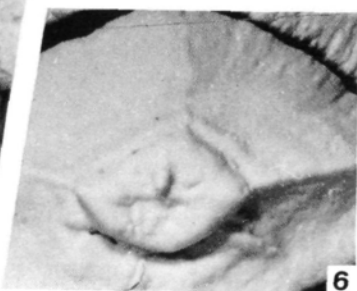
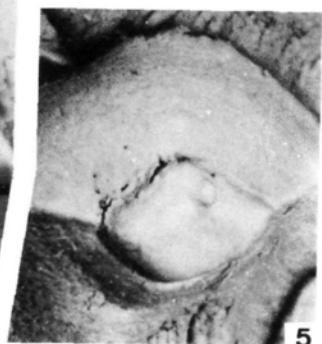
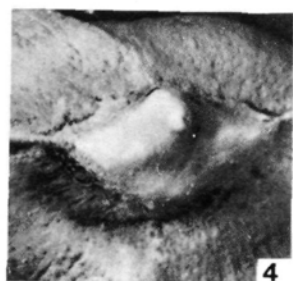
5



4



Tafel II



Stammesgeschichtliche Bedeutung der Funde

Der vorliegende *Pinus*-Zapfen aus dem Oligozän von Linz ist der bisher älteste, an welchem sich das Merkmal des exzentrischen Mucro feststellen läßt. Damit muß die Entstehung der Subsektion *Sylvestres*, welche auch unsere heute in Europa lebenden Kiefern (z. B. *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra* etc.) umfaßt, sehr weit ins Alt-Tertiär oder vielleicht sogar in die Kreide zurückverlegt werden. Wenn man berücksichtigt, daß im Ober-Oligozän die Separation des Mucro von der Querkiellinie des Umbo und die Wanderung ins Oberfeld schon so weit fortgeschritten war, daß zum heutigen Apophysenbau der Schwarzföhre kaum mehr ein Unterschied besteht (vgl. Taf. II, Fig. 1 gegenüber 2, 3, 4, 5), dürfte wohl die Annahme berechtigt sein, daß die Separation von den ursprünglich zentromucronaten Sippen noch sehr weit, vielleicht noch bis in die Kreide, zurückzuverlegen sein mag. Damit werden Arealprobleme der Subsektion *Sylvestres* leichter erklärbar. Denn es ist sicher überraschend, daß die an Europa und Ostasien gebundenen Kiefernarten der Subsektion *Sylvestres* immerhin zwei Arten völlig isoliert auf dem amerikanischen Kontinent besitzt. Dies ist *Pinus tropicalis* auf Kuba und *Pinus resinosa* an der nördlichen Ostküste von Nordamerika. Beide sind exzentromucronat, aber *Pinus tropicalis* besitzt noch einen durchlaufenden Querkiel und einen diesem stärker genäherten Mucro, weist somit heute ein weniger evoluiertes Stadium als das Fossil aus dem Oligozän von Linz auf. Daher muß seine Entwicklung wesentlich älter sein und in eine Zeit fallen, wo Europa und Nordamerika zumindest über die Nordpassage Grönland in direktem Kontakt standen und eine Pflanzenausbreitung ungehindert möglich war. Andererseits werden durch das hohe Alter des Fundes einige Merkmale, welche schon an rezenten *Pinus*-Zapfen als primitiv von SHAW (1914) vermutet wurden, in ihrer Ursprünglichkeit bestätigt. Dies betrifft die lange schmale Zapfenform, welche, wenn man mit der Schwarzföhre vergleicht, tatsächlich einen Vorläufer der Rundform darstellt, ferner der symmetrische Zapfen mit rundum gleichmäßiger Schuppenausbildung – auch dies trifft bei unserem Oligozänzapfen zu – sowie auch die geringere Zahl der Schuppenschilder im Oligozän gegenüber der höheren Zahl der rezenten Schwarzkiefer.

Im Schuppenschild dokumentiert sich die Verwandtschaft in ausgezeichneter Weise. Der exzentrische Mucro kommt zwar bei allen *Sylvestres*-Arten vor, jedoch wenige zeigen die Eigenschaft, an der Zapfenbasis mucrolose Umboausbildungen zu besitzen. Dies trifft bei unseren Fossilformen genauso zu wie bei der rezenten Schwarzkiefer *Pinus nigra* ARN. Ferner ist der Mucro an der Zapfenspitze nicht so weit randlich verschoben wie heute bei den auch zu dem Vergleich in Frage kommenden chinesischen Arten. Der Oberrand der Apophyse ist gleichmäßig gerundet, womit auch der nähere Verwandtschaftskreis *Pinus heldreichii* und *Pinus thunbergiana* ausgeschlossen werden kann. Alle Merkmale des fossilen Zapfens sprechen für eine nahe Verwandtschaft zu unse-

rer Schwarzkiefer. Es weisen jedoch noch viele primitive Eigenschaften darauf hin, daß es sich um eine ausgestorbene Art oder Varietät derselben handelt (langer Zapfen, wenig Schuppen, Symmetrie). Im Miozän, wie aus den Arbeiten von CHRISTENSEN, KRÄUSEL, HEER, GOEPPERT ersichtlich, finden sich bereits beachtliche Reduktionen der Längenmaße, so daß dann schon eine annähernde Identifizierung mit *Pinus nigra* möglich sein sollte. Am ähnlichsten scheint wohl die Florengesellschaft SAPORTA's aus dem Oligozän von Südfrankreich zu sein und es ist sicher bemerkenswert, daß es sich hier um eine Zeit vorherrschender heute eurasiatischer Elemente handelt.

Zapfen Kleinmünchen 2

Fam.: Pinaceae

Genus: *Pinus* L.

Pinus aff. cylindrica SAPORTA, 1865

Tafel I, Fig. 2

1865: *Pinus cylindrica* SAPORTA-SAPORTA p. 78, Taf. IV, Fig. 12

Material: Ein inkohlter flachgepreßter Zapfen der gleichen Fundstelle.

Beschreibung: Ebenfalls aus der Sammlung von Herrn Kastl, Linz, stammt ein Zapfen der gleichen Fundstelle Kleinmünchen, welcher trotz Ribildungen und starker Verflachung der Skulpturelemente noch die Form und auch die Morphologie einzelner Zapfenschuppen erkennen läßt. Er besitzt annähernd gleiche Dimensionen wie Zapfen 1. Länge 97 mm, maximale Breite 27 mm. Die Form ist länglich zylindrisch, gegen die Spitze allmählich konisch zulaufend.

Stiel und Symmetrie: Stiel kaum erkennbar, Spuren des Ansatzes deuten auf einen ziemlich breiten (7 mm) und symmetrisch angesetzten Stiel ähnlich wie Zapfen 1.

Schuppenschilder: Die Spiralzeilen der Schuppenschilder steigen wesentlich steiler an als bei Zapfen 1, etwa in einem Winkel von 60°. Sechs Schuppenschilder sind in einer Schrägzeile erkennbar. Phyllotaxis unbestimmter höherer Ordnung. Die Form der Apophysen kann als rhombisch bis pentagonal angenommen werden. Der Oberrand ist jedoch vorwiegend halbrund ohne wesentliche Randeinkerbungen. Die Oberfläche erscheint glatt ohne radialstrahlige Skulpturen. Ein deutlicher, an den Enden nach unten geschwungener Querkiel teilt die Apophyse in ein gleich großes Ober- und Unterfeld. Dies ist einer der Unterschiede zu Zapfen 1.

Umbo: Querkiel im Umbo nur undeutlich zu erkennen, verschwindet vielmehr im Zentrum in der grubigen Vertiefung. Umbo allgemein flach und im Unterfeld sogar eingesenkt. Rand des Oberfeldes in der Mitte oft angewinkelt.

M u c r o : Exzentrisch als schwach erkennbarer Fortsatz in der Mitte zwischen Querkiel und Umbooberrand (Taf. I, Fig. 5, Ausbildung in Zapfenmitte).

R i m u l a : Die auffälligste Erscheinung dieses Zapfens, welche ihn von den anderen unterscheidet, ist die Ausbildung eines Ringwulstes auf der Apophyse, welche den Umbo konzentrisch umgibt (Taf. I, Fig. 2–5). Natürlich wurde er während der Fossilisation stark abgeflacht. Er ist taxonomisch von Bedeutung und findet sich rezent nur bei primitiven Ausgangssippen der Untergattung *Diploxylon* (z. B. *Leiophyllae*, *Pineae*) und bildet den Übergang zu der haploxylen Sektion *Parrya*.

Fossilvergleich : In den Zeichnungen SAPORTAs von Armissan finden sich Ringwulstandeutungen mehrfach (Taf. IV, Fig. 12, 3; Taf. III, Fig. 6). *Pinus ornata* STERNBERG weist zwar ähnliche Form auf, jedoch nicht nur die Phyllotaxis, sondern auch die radialstrahlige Skulptur der Apophyse sind von unserem Fund völlig verschieden. Auch wird dort keine Rimula angedeutet. MENZEL zeichnet völlig klar die einfachen Details der Apophyse heraus. Somit verbleibt nach Ausbildung und Größe die Abb. 12, Taf. IV bei SAPORTA (1865) von *Pinus cylindrica* für einen näheren Vergleich am geeignetsten. Fundstelle Armissan, Frankreich, Oligozän.

Stammesgeschichtliche Bedeutung

Die exzentrische Mucroausbildung würde die Form eindeutig der heutigen Subsektion *Sylvestres* zuordnen. Allein der Ringwulst um den Umbo kommt in dieser Sektion heute nicht in dieser Ausprägtheit vor. Er findet sich nur bei ursprünglichen, wie *Leiophylla*, *Pineae* und in ganz schwachen Andeutungen bei den *Halepenses*. Als seltenste Varietät findet man gelegentlich auf einem Zapfen von *Pinus heldreichii* und *Pinus nigra* (Taf. II, Fig. 6) schwach angedeutete Ringwülste um den Umbo, so daß angenommen werden kann, daß der Ausgangspunkt der *Sylvestres* in den Übergangsgruppen zur Sektion *Parrya* zu sehen ist. *Pinus tropicalis*, die primitivste Art der *Sylvestres*, zeigt den Ringwulst noch auf der Zapfenspitze. Der vorliegende Zapfen müßte innerhalb der *Sylvestres* die ursprünglichste Ausgangsposition einnehmen und würde sie im System auf einen Platz verweisen, der einen Übergang sowohl zu den *Pineae* (diploxyl) als auch zu der Sektion *Parrya* (habloxyl) vorsieht.

Zapfen Kleinmünchen 3

Fam.: Pinaceae

Genus: *Pinus* L.

Pinus thomasiana var. *kasparanica* GORBUNOV, 1958

Tafel I, Fig. 3

1958: *Pinus thomasiana* var. *kasparanica* GORBUNOV-GORBUNOV, Taf. III, Fig. 6–10, p. 349

Material: Ein inkohlter flach gepresster, von Rissen durchzogener Zapfen.

Fossilbeschreibung: Der kleine konische Zapfen mißt 57 mm Länge bei 22 mm Breite an der Basis und 9 mm Breite an der Spitze. Stiel nicht vorhanden.

Schuppenschilder: Rhombisch bis hexagonal in steilen Schrägzeilen etwa fünf bis sechs Schilder pro Seite sichtbar. Ein deutlicher gerader Querkiel durchzieht horizontal die Schuppenschilder, welche nicht im Oberfeld, sondern im Zentrum stark vorgewölbt erscheinen. Die rinnenartige Ausbildung des Querkiels halte ich für einen ungünstigen Erhaltungszustand. Auch an rezenten, oft halbvermoderten Zapfen findet man solche Bilder, wenn die äußersten Epidermisschichten abgetragen worden sind. Denselben Eindruck vermittelt auch der stark vorgewölbte Umbo, an welchem die Spitze abgebrochen zu sein scheint oder stärker korrodiert ist. Eine Diagnose zur Sektionszugehörigkeit oder sonstiger Verwandtschaft innerhalb der Gattung *Pinus* scheint aufgrund des Erhaltungszustandes kaum möglich.

Fossilvergleich: Aufgrund der Größe und Form ist am naheliegendsten der Vergleich mit jenen Zapfen, welche GORBUNOV (1958) aus dem Ober-Oligozän von Sibirien (Tomsk) abbildete (Taf. III, Fig. 3, 4, 6–10). Auch die gezeichneten Apophysen mit dem zentral vorspringenden Umbo dürften unserem Fossil am ehesten entsprechen (*Pinus thomasiana* var. *kasparanica* GORB.). Obwohl das Vorkommen stratigraphisch von Interesse sein kann, da es ebenso wie Armissan und Linz dem Oligozän angehört, läßt sich stammesgeschichtlich wegen der fehlenden Umbodetails keine Aussage treffen. Verwandtschaftliche Beziehungen zu *Pinus nigra* scheinen beim vorliegenden Fossil kaum vorzuliegen.

Zusammenfassung

Aus dem Ober-Oligozänschlier (Egerien) von Kleinmünchen bei Linz werden drei neue Koniferenzapfen beschrieben und abgebildet. Die morphologische Beschaffenheit des kohligen Erhaltungszustandes gestattet für die Fossilien die Zuordnung zur Gattung *Pinus* L., und zwar zur Subsektion *Sylvestres* LOUD. emend. LITTLE & CRITCHFIELD 1969, bzw. in der älteren Systematik zum Subgenus *Diploxylon*, sect. *Lariciones* SHAW ex KOMAROV 1934. Damit ist eine bemerkenswert frühe Herausbildung der vergleichsweise stärker

abgeleiteten Föhren des eurasiatischen Raumes neuerdings bewiesen. Die an rezenten Pinuszapfen in jüngster Zeit festgestellte Bestimmungsmöglichkeit mittels Mucrodifferenzierung im Schuppenschild führen zu der Annahme, daß es sich bei dem Zapfen Kleinmünchen 1 um eine zwar ausgestorbene aber nahe verwandte Form der heimischen Schwarzföhre (*Pinus nigra* ARN.) handelt. Die lange schlanke Zapfenform stellt im Vergleich zur heutigen kurzen, gedrunge- nen wohl die ursprünglichere Ausgangsform in der Evolutionsreihe dar. Sie ähnelt in dieser Hinsicht den als ursprünglich anzusehenden Stroben. Im Fossilbe- reich findet die Form gewisse Vergleichbarkeit zu einigen Zapfen von Armissan in Frankreich (de SAPORTA, 1865), ferner zu Varianten von *Pinus thomasiana* (GOEPPERT) REICHENBACH und *Pinus ornata* STERNBERG. Die mei- sten Formen finden sich im Ober-Oligozän bis tieferen Miozän in Mitteleuropa als auch im Baltikum und Sibirien. Der Zapfen Kleinmünchen 2, weniger voll- ständig erhalten, kann aufgrund der Mucroanalyse der gleichen Subsektion *Syl- vestres* zugewiesen werden. Es handelt sich jedoch um eine Art, welche ebenfalls heute ausgestorben ist. Im Rezentbereich finden sich die nächsten vergleichba- ren Formen am Balkan (*Pinus heldreichii* CHRIST.) als auch in Ostasien (*Pinus thunbergiana*). Ein dritter Zapfenfund wird mit dem Fossil *Pinus thomasiana* var. *kasparanica* GORBUNOV, einem Fund aus dem Ober-Oligozän von Sibi- rien, verglichen. Es zeigt sich, daß nahe Verwandte jener Kiefern, welche heute noch in Europa und Ostasien leben, bereits vor 24 Millionen Jahren im Raum von Linz deutlich vorhanden waren.

Summary

Three coalified, compressed conifer cones, belonging to the genus *Pinus* L. have been discovered in Upper Oligocene layers (Egerien) near Linz/Austria. As a result of recent studies the development and symmetry of the mucro in the umboarea of cone apophysis of modern pine species, fossil 1 and 2 of Kleinmünchen can be grouped under Subgenus *Diploxylon*, Section *Laricion* SHAW ex KOMAROV, 1934 or in terms of recent taxonomy under Subsection *Sylvestres* LOUD. emend. LITTLE & CRITCHFIELD, 1969. Cone 1 shows close morphologic relation to modern *Pinus nigra* ARN. (Austrian pine) and gives new evidence of the considerable geologic age and distribution of ancestors of that species. However, according to the much elongated shape the cone may be considered as an extinct variety or species. Comparing with fossil findings, there is some similarity to pines cones of southern France (de SAPORTA, Armissan) and such as *Pinus thomasiana* (GOEPPERT) REICHENBACH group of the Baltikum (HEER) and of the Upper Oligocene of Siberia (GORBUNOV).

Cone 2 resembling *Pinus ornata* STERNBERG has morphologic contact to *Pinus heldreichii* from Greece and *Pinus thunbergiana*, the Japanese black pine often considered as close related to Austrian pine. Cone 3, the smallest of all is compared with the findings of Tomsk in Siberia (*Pinus thomasiana* var. *kasparanica* GORB.). The highly evolved micro features of the new findings almost at the level of modern species lead to the assumption that the roots of evolution of the subsection *Sylvestres* can be considered reaching down to Palaeogen or even Cretaceous. The *Pinus nigra* cone evolution leads from long narrow cones (Oligocene) to short broad conic ones in modern varieties. The obviously more primitively long and narrow cone reminds in that respect to the »Strobos« ancestors.

Literatur

- Christensen, E. F., 1975: The Soby Flora: Fossil plants from the Middle Miocene delta deposits of the Soby-Fasterholt area, Central Jutland, Denmark. Part I. – Danm. Geol. Unders. II. Rk. 103.
- Critchfield, W. & Little, E., 1966: Geographic distribution of the pines of the world. – U.S. Dep. Agr. M. Publ. 991, Washington D.C.
- Gausson, H., 1960: Les Gymnospermes actuelle et fossil. – Trav. du Lab. Forest des Toulouse. 6 (9): 1–272.
- Goepfert H. R. & Berendt, G. C., 1845: Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt. – Berlin. 125 p.
- Gorbunov, M. G., 1958: Tertiary Pines (*Pinus*) of Western Sibiria. – Bot. Z. Akad. Wiss. USSR, 43 (3): 337–352. Moskau (russ.).
- Heer, O., 1869: Miocene baltische Flora. – Beitr. Naturk. Preuss. Z., p. 1–104.
- Klaus, W., 1977: Der Fund einer fossilen Aleppo-Kiefer (*Pinus halepensis* MILL.) im Pannon des Wiener Beckens. – Beitr. Paläont. Österr., 2: 59–69. Wien.
- Klaus, W., 1977: Neue fossile Pinaceen-Reste aus dem österreichischen Jung-Tertiär. – Beitr. Paläont. Österr., 3: 105–127. Wien.
- Kräusel, R., 1917: Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. – Jb. preuß. geol. Landesanst., 38 (1–2), pp. 1–338.
- Little, E. & Critchfield, W., 1969: Subdivision of the Genus *Pinus* (Pines). – U.S. Dep. Agr. M. Publ. 114, Washington D.C. 1969.
- Mirov, N. T., 1967: The genus *Pinus*. – New York. Ronald Press.
- Niklfeld, H., 1972: Der niederösterreichische Alpenostrand – ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. – Ver. Schutz Alpenpflanzen und Tiere e. V. München, Jb. 1972, 37: 1–54.
- Saporta, G., 1865: Etudes sur la vegetation de la France à époque tertiaire. – Ann. des sci. nat., 5ser. Botanique 3.
- Shaw, G. R., 1914: The Genus *Pinus*. – Publ. Arnold. Arb. 5, p. 1–96.
- Steininger, F., Röggl, F. & Martini, E., 1976: Current Oligocene/Miocene biostratigraphic concept of the Central Paratethys (Middle Europe). – News Stratigr. 4: 174–202. Stuttgart.
- Sternberg, K., 1821: Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. – 33 p. Leipzig–Prag.
- Unger, F., 1847: *Chloris protogea*. Beiträge zur Flora der Vorwelt. – Leipzig. p. 93–149.
- Unger, F., 1852: *Iconographia plantarum fossilium*. – Wien.
- Wendelberger, G., 1963a: Die Relikt-Schwarzföhrenwälder des Alpenostrandes. – Vegetation 11: 265–287.
- Wendelberger, G., 1963b: Über das Vorkommen der Schwarzföhre in Niederösterreich. – Allg. Forstz. 74, Folge 7–8.