



Tempskya – Eine Neuinterpretation der Wuchsform des kreidezeitlichen Baumfarns

Jörn Lies, Leipzig

Kurzfassung

Der Beitrag stellt eine lange überfällige Neuinterpretation der Wuchsform von *Tempskya* vor. Hierfür wurden alte und neue Funde gesichtet und Schlussfolgerungen aus der Kombination der in den Versteinerungen überlieferten Pflanzenmorphologie und den biomechanischen Eigenschaften rezenter Farne mit ähnlichen Wuchseigenschaften einzelner Rhizome bzw. Hauptachsen gezogen. Ein Hauptaugenmerk liegt dabei auf dem Verhältnis von Wedelstieldurchmesser zur gesamten Wedelgröße. Zu offenen Fragen von Morphologie und Wuchs werden Diskussionsansätze angeboten, die zur weiteren Auseinandersetzung mit der Thematik beitragen sollen.

Abstract

The contribution presents a long overdue reinterpretation of the growth form of *Tempskya*. For this purpose, old and new finds were examined and conclusions were drawn from the combination of the plant morphology preserved in the fossils and the biomechanical properties of extant ferns with similar growth characteristics of individual rhizomes or main axes. A main focus is on the ratio of frond stem diameter to total frond size. Discussion approaches are offered on open questions of morphology and growth, which should contribute to further discussion of the topic.

1 Einführung

In der über 400 Millionen Jahre andauernden Geschichte der Landpflanzen hat sich das Konzept des aufrecht stehenden Baumes mit verholztem Gewebe und sekundärem Dickenwachstum als besonders erfolgreich erwiesen. Es haben sich jedoch immer wieder auch andere baumartige Konstruktionen entwickelt, z. B. wurzelgestützte Baumfarne wie *Psaronius* ohne sekundäres Dickenwachstum, die heute zwar ausgestorben sind, deren entfernte Verwandte aber in rezenten Familien von Baumfarnen, wie zum Beispiel *Cyatheaceae* und *Dicksoniaceae* bis heute überlebt haben.

Ein völlig anderes Konzept war das des Scheinstammes, das sich bereits im Fröhkarbon Australiens bei den Zygoteridenfarnen (*Symplocopteris wyattii*) und im Oberkarbon bis Perm Brasiliens bei den Botryopteridenfarnen (*Botryopteris nollii*) entwickelt hatte (Röbler et al. 2004). Diese bildeten „falsche Stämme“ aus der Verflechtung von Hauptachsen, Wedelstielen und Adventivwurzeln, die erstaunlich leicht und trotzdem relativ fest und widerstandsfähig waren.

Bei den *Tempskyaceae* handelt es sich um eine ausgestorbene Familie mesozoischer Farne, die durch eine einzige Gattung – *Tempskya* – repräsentiert werden (Tidwell 2002). *Tempskya* ähnelt im Großen und Ganzen den Zygoteridenfarnen aus dem Unterkarbon Australiens (Galtier & Hueber 2001) und besteht aus einem Scheinstamm, der im Inneren aus zahlreichen kleinen verzweigten Hauptachsen und Wedelstielen besteht, die in ein Geflecht aus unzähligen feinen und ineinandergreifenden Adventivwurzeln eingebettet sind (Brown 1936), wodurch ein typisches seil- oder filzartiges Erscheinungsbild entsteht.

Die Gattung *Tempskya* Corda wurde 1845 erstmals von A. C. J. Corda anhand von in Böhmen (dem heutigen Tschechien) gefundenen Exemplaren beschrieben und war in Europa und Nordamerika weit verbreitet. Spätere Entdeckungen dehnten ihr Verbreitungsgebiet bis nach Asien, Argentinien und Australien aus.

Anschrift des Autors

Jörn Lies, Hardenbergstraße 5, 04275 Leipzig, E-Mail: info@joernlies.com



Abb. 1 | Verzweigungs-Modell der *Tempskya*-Rekonstruktion mit Wedeln und Wurzeln einer Generation (PalaeoBiome/Lies).

Die systematische Verwandtschaft der Familie blieb jedoch aufgrund des Fehlens assoziierter Blätter und Fortpflanzungsorgane bisher unklar (Tidwell & Ash 1994). Kürzlich korrigierten Martinez & Olivo (2015) die Familie der *Tempskyaceae* anhand außergewöhnlich gut erhaltener Tempskyen, deren Fortpflanzungsorgane denen heute lebender *Polypodiopsida* ähneln und darauf hindeuten, dass *Tempskya* tatsächlich zu den *Cyatheales* gehört (Martinez & Olivo 2015).

Anatomisch unterscheidet sich *Tempskya* von *Symplocopteris* und *Botryopteris* aber durch Siphonostelen mit Phloem- und C-förmigen Xylemsträngen, einer Kombination aus Parenchym- und Sklerenchymrinde sowie diarchen Wurzeln, die der Hauptachse direkt entspringen.

Es mag etwas verwundern, dass es bei der Häufigkeit und Funddichte von Tempskyen weltweit gerade für diese Gattung von Baumfarnen keine aktuelle Rekonstruktion gibt. Funde von *Tempskya* gibt es aus der Kreide Mitteleuropas, Nord- und Südamerikas, Asiens und Australiens. Beschrieben sind diverse Formen bzw. Arten, unter anderem 12 Arten aus Nordamerika und 8–10 Arten aus Europa (Tidwell et al. 2003, Clifford et al. 2005).

Bei vielen Pflanzenfossilien handelt es sich allein aufgrund der schieren Größe der meist baumartigen Pflanzen fast ausschließlich um Fragmente und nicht um vollständige Exemplare. Dementsprechend besteht eines der lohnendsten Ziele der Paläobotanik darin, zuverlässige Rekonstruktionen zu erstellen, um zu zeigen, wie die komplette Pflanze ausgesehen haben könnte. Keine leichte Aufgabe, vor allem, wenn man zusätzliche Probleme wie die unterschiedlichen Erhaltungsformen an den verschiedenen Fundorten berücksichtigt. Aber die Ergebnisse sind den Aufwand allemal wert, denn diese Rekonstruktionen können die Pflanzen vor unserem geistigen Auge lebendig werden lassen.

Die letzten Rekonstruktionen liegen über ein dreiviertel Jahrhundert (Andrews & Kern 1947) bzw. über ein Jahrhundert (Kidston & Gwynne-Vaughan 1911) zurück, wobei zwei neuere Modelle (Yang et al. 2018 und Yan et al. 2023) im Prinzip bloße Abbildungen des Modells von Andrews und Kern aus 1947 sind. Ich erachte es deshalb als überaus notwendig und sinnvoll, hier eine Neubewertung und -illustration des derzeitigen Forschungsstandes vorzunehmen.



Abb. 2 | Modell der *Tempuskyia*-Rekonstruktion als lebendiges, juveniles und abgestorbenes Exemplar (PalaeoBiome/Lies).

2 Fragestellungen zur Rekonstruktion und Widersprüche in älteren Rekonstruktionen

Für die Rekonstruktion einer ausgestorbenen Pflanze sind viele einzelne Fragen zur Pflanzenmorphologie und Biomechanik der Pflanze zu erörtern und zu beantworten, um schlussendlich und im günstigsten Falle in ein logisches und möglichst vollständiges Bild bzw. Modell der Pflanze integriert zu werden.

Wie tragfähig z. B. ist ein bestimmtes System, d. h. wie groß kann die Pflanze werden. Wie bestimmen Lichtmangel und Wassertransportmöglichkeiten der Pflanze ihr tatsächliches Aussehen und die Belaubung? Jede einzelne Detailfrage wirft dabei oft mehrere Folgefragen auf. Sicherlich werden nicht alle diese Fragen in einem Guss beantwortet werden können. Doch allein die Fragestellung kann das Bild, auch in seiner Lückenhaftigkeit, schon weiter schärfen. Ich will deshalb hier die Voraussetzungen der Rekonstruktion und die sich daraus ergebenden Fragen kurz zusammenfassen:

- *Tempuskyia* wächst als Scheinstamm aus einer Kombination von Hauptachsen, Wedelstielen und dünnen Adventivwurzeln
- Die Wurzeln haben immer ungefähr den selben Durchmesser (etwa 1–2 mm)
- Der Durchmesser des Scheinstammes kann bis zu 30 cm und die Höhe bis zu 3,7 Meter betragen
- Unten besteht der Stamm nur aus Adventivwurzeln, manchmal findet sich in unteren Querschnitten keine einzige Hauptachse, manchmal wenige
- Die Hauptachsen verzweigen sich nach oben hin gabelig und im Prinzip exponentiell, deshalb sind Querschnitte mit vielen Hauptachsen eher oben in der Pflanze verortet
- Die Durchmesser der Hauptachsen betragen ca. 0,5–1,5 cm
- Alle etwa 4,5 cm verzweigt sich eine Stele
- Alle etwa 3–5 mm entspringt ein neuer Wedelstiel
- *Tempuskyia* ist, wie alle Farne, nicht holzbildend

Sich daraus ergebende offene Fragen:

- Wie weit entfernt von der Triebspitze der Hauptachse entspringen die ersten Wurzeln?
- Wie weit ragen deshalb die Hauptachsen unbewurzelt oben aus dem Scheinstamm heraus bzw. tun sie dies überhaupt?
- Wie sieht angesichts der beiden vorherigen Fragen dann die tatsächliche Scheinstammspitze aus?
- Wie groß sind die Wedel im Verhältnis zur Größe der Pflanze?
- Wieviel wiegen die Wedel, und wie verhalten sie sich an einer freistehenden Hauptachse?
- Wie lange sind Wedel fotosynthetisch aktiv, und wann werden sie abgeworfen, d. h. wie viele lebendige Wedel stehen an einer aktiven Hauptachse, d.h. wie dicht belaubt war ein typischer Stamm?
- Kann die Pflanze solitär wachsen und wie wirkt sich ein solitärer Wuchs auf die Belaubung aus?
- Wie sah das typische Habitat aus und wie dicht war der Bewuchs im Habitat?
- Wie alt werden die Wedel? Schauen sie eventuell nur als junge leichte Wedel oben an den unbewurzelten Hauptachsen heraus und wenn sie älter und schwerer sind, werden sie schon von den sich bildenden Wurzeln mit eingeschlossen und getragen? Die Hauptachsen müssten dafür langsam wachsen, die Wedel und Wurzeln relativ schnell.
- Wie funktioniert der Wassertransport? Durch die Hauptachsen und Wurzeln? Oder auch durch Kapillarwirkung innerhalb des Wurzelmantels? Stirbt der Scheinstamm in den älteren Teilen ab oder bleibt der gesamte Scheinstamm lebendig? Die Antwort auf diese Frage muss Konsequenzen für den Wuchs nach Windschäden haben. *Dicksonia antarctica* zum Beispiel, ein Blatt-Wurzel-Stamm mit singulärer Zentralstele, kann nach einem Abtrennen eines Stammes von seiner Basis und späterem Einsetzen in neues Substrat unten am Stamm im Substrat neue Wurzeln bilden.

Abb. 3 & 4 (rechts): Die beiden bisher bekannten Rekonstruktionen von *Tempskya* – das ursprüngliche Modell von Kidston und Gwynne-Vaughan aus 1911 und das von Andrews und Kern aus 1947.

Abb. 3–4

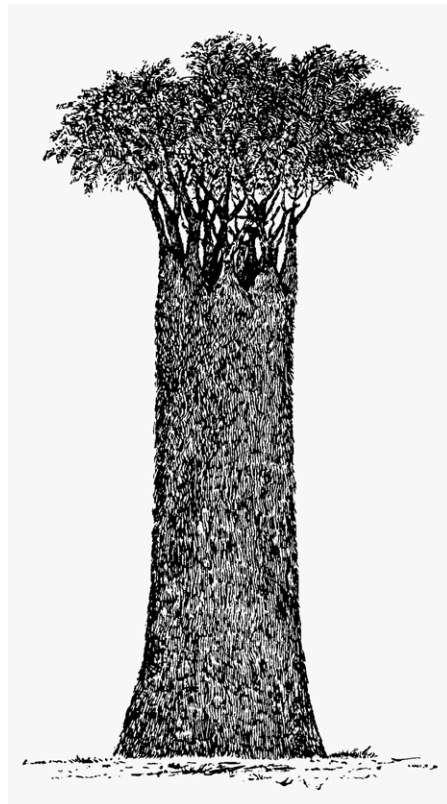




Abb. 5 | *Anemia fremontii* (Knowlton 1917).



Abb. 6 | *Anemia fremontii*, Rekonstruktion (PalaeoBiome/ Lies 2025).



Tidwell unterscheidet zwei Gruppen von Tempskyen: Aufrecht stehende Scheinstämme mit Radialsymmetrie und Stämme mit zurückgeneigtem oder dorsiventralem Habitus mit Blattnarben in nur eine Richtung, die lianenähnliche Sprossachsen hatten. Er vermutet aber, dass es sich bei dem dorsiventralem Habitus in Wirklichkeit nur um Fragmente des charakteristischen radialen Typus handelt und eigentlich alle Tempskyen aufrecht wuchsen (Tidwell 2002). Trotzdem bleibt die Frage, wie die Pflanze mit sich anbietenden Möglichkeiten zu einem rankenden oder kletternden Wuchs umgegangen sein könnte.

Meiner Meinung nach müssen die gängigen Darstellungen von *Tempskya* als überholt beziehungsweise unvollständig angesehen werden, denn in beiden fehlen wichtige Eigenschaften der Pflanze, die die Wuchsform und den äußeren Habitus maßgeblich mitbestimmen: Die für die Wuchsform äußerst bedeutsamen unzähligen Adventivwurzeln, eine in beiden Fällen aus unterschiedlichen Interpretationsrichtungen her unrealistische Belaubung und in beiden Fällen die unzutreffend dargestellte Umkehr der Dickenverhältnisse in den Scheinstämmen. Realistisch erscheint eher eine Kombination der Modelle aus 1911 und 1947 mit der Ergänzung eines sich nach außen hin ausdünnenden Adventivwurzelmantels.

Abb. 7 | Zentraler Teil eines *Tempskya* Scheinstamms mit gut abgebildeten äußeren Abformungen dichotomisierender Rhizome, die am bzw. im Scheinstamm hinaufwuchsen (Sender et al. 2018), Bildbreite ca. 80 mm.

3 Rekonstruktion

Funde von Scheinstämmen der Gattung *Tempskya* sind charakteristisch für die Kreidesedimente mehrerer Kontinente und kommen auch im Kreidebecken von Pecínov, Tschechien sehr häufig vor. Die mineralisierten xyolitischen Gewebe von *Tempskya* werden hier typischerweise in fluvialen bis gezeitenabhängigen Sandsteinen gefunden (Mikuláš et al. 2003). Dies impliziert wiederkehrend überschwemmte Flussauen, Lagunenränder und Auenwaldsümpfe bzw. Niederungen mit besonders hohem Grundwasserspiegel als bevorzugtes Habitat von *Tempskya*.

Aufgrund seines modularen Aufbaus und der Fähigkeit zur vegetativen Regeneration durch sprossbürtige Achsen und Adventivwurzeln wird *Tempskya* als möglicher Pionierorganismus in gestörten Feuchtlebensräumen interpretiert. Die verzweigte Wuchsform und die kompakte Wurzelhülle ermöglichten wahrscheinlich ein schnelles Wachstum und eine effektive Verankerung in instabilen Substraten, wie sie etwa an Flussufern, in temporären Sandbänken oder in ehemaligen Hangrutschungen existieren. Studien deuten darauf hin, dass *Tempskya* bevorzugt in solchen dynamischen, ökologisch instabilen Zonen siedelte, etwa entlang aktiver Flussläufe, wo wiederkehrende Störungen neue Besiedlungsnischen eröffneten (Kvaček 2000, Martínez & Olivo 2015).

Für Pionierpflanzen, die Farne auf Lavadecken von Hawaii zum Beispiel bis heute sind, wäre diese Lebensweise sehr plausibel. Aber ab der Oberkreide erhielten die Farne zunehmend Konkurrenz durch Angiospermen. Vielleicht waren die Angiospermen – zumindest in den wiederholt gestörten Feuchtlebensräumen – konkurrenzstärker und anpassungsfähiger, was möglicherweise mit zum Aussterben von *Tempskya* beigetragen haben könnte.



Abb. 8 | Modell der *Tempskya*-Rekonstruktion im Größenvergleich zum Menschen mit ca. 1,80 m Höhe, einige *Tempskyen* konnten bis zu 3,7 Meter hoch werden (PalaeoBiome/Lies).



Abb. 9 | Stammaußenseite von *Dicksonia antarctica* mit zahlreichen kurzen Adventivwurzeln, die kein Wurzelgeflecht bilden, aber eine denkbare Oberfläche einer lebenden *Tempskya* zeigen, Bildbreite ca. 28 cm.

3.1 Wedel und Belaubung

Aufbau und Struktur ganzer Wedel innerhalb der Gattung *Tempskya* sind bisher nicht geklärt. Assoziierte bzw. in-situ-Funde von ganzen Wedeln scheint es noch nicht gegeben zu haben bzw. wurden solche bisher noch nicht publiziert, und Funde des Laubes scheinen bisher nur äußerst selten vorgekommen zu sein. Einer der wenigen frühen Funde von Abdruckfossilien der vermutlichen Belaubung von *Tempskya* (*Anemia fremontii*) wurde zwar durch Knowlton gesammelt und erstmals beschrieben, aber zu diesem Zeitpunkt noch nicht *Tempskya* zugeordnet (Knowlton 1917). Schon bei ihm findet sich aber die Vermutung, dass es sich um eine Eozäne Art handelt, die sehr eng verwandt oder sogar identisch mit einer Europäischen *Anemia* ist.

Später wurden fertile Fiederchen von *Anemia fremontii* mit in-situ vorhandenen Sporen gefunden und als *Anemia fremontii* forma fertilis Andrews (Andrews & Pearsall 1941) beschrieben. Die gleiche Art wurde aus dem Cenomanium der Tschechischen Republik für Europa nachgewiesen (Knobloch 1999).

In nur einem einzigen Fall beschreibt Tidwell einen Fund aufrecht stehender, autochtoner Scheinstämme von Tempskyen aus Utah in deren originaler Wuchsposition (Tidwell et al. 1992), unter denen Wedel von *Anemia fremontii* als Abdruckfossilien gefunden wurden. Diese waren in die kohlehaltigen Sedimente rund um die in-situ gefundenen Scheinstämme eingebettet. Da diese Abdrücke an diesem Fundort regelmäßig unter *Tempskya*-Scheinstämmen auftraten, legt dieser Fund nahe, dass es sich bei *Anemia fremontii* um die Wedel von *Tempskya* handeln könnte.

Momentan noch offene Fragen die Belaubung betreffend:

- Wie lang waren die Wedelstiele?
- Welches spezifische Gewicht hatten die Wedel und wie müssen sie sich deshalb an den Stelen verhalten haben?



Abb. 10 Verzweigungsmodell einer einzelnen *Tempskya*-Hauptachse, die sich etwa alle 4,5 cm diarch teilt; etwa alle 3 mm entspringt eine neuer Wedelstiel, Rekonstruktion (PalaeoBio-me/Lies 2025).



Abb. 11 Teilweise zersetzte und sekundär verkieselte (verquarzte) Hauptachse mit mindestens zwei Wedelstielen und mehreren assoziierten Adventivwurzeln und sie umgebende, teilweise sekundär verkieselte Adventivwurzeln.

- Wie weit waren die Stelen nach unten hin belaubt?
- Wie lange bleiben die Wedel an den Triebspitzen lebendig, d. h. wie viele lebendige Wedel stehen an einer aktiven Hauptachse?

Die Zunahme der aktiven Hauptachsen nach oben hin durch den dichotomen Wuchs muss auch zu einer stärkeren Belaubung im oberen Teil des Scheinstammes geführt haben. Vermutlich waren Tempskyen eher oder nur im oberen Drittel belaubt, während in den unteren Bereichen Licht- und Platzmangel eine Rolle gespielt haben dürften, was den unteren Wedeln klare Nachteile gegenüber den oberen Wedeln gebracht haben wird. Dabei kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass sich auch in den unteren Bereichen vereinzelt oder kleinere Wedel befunden haben. Auch eine Reaktivierung bzw. ein Neuaustrieb älterer Hauptachsen im äußeren Scheinstammbereich und eine Überwachsung von unten her am Stamm hinauf wäre morphologisch möglich.

Frühere Rekonstruktionen haben auf Grund der relativ kleinen Wedelstielquerschnitte auch relativ kleine Wedel gezeigt (s. Abb. 3 und 4). Dass dies ein Fehlschluss sein könnte, zeigen besonders die Wedel von *Davallia denticulata*, einem in seinen Wuchseigenschaften des Rhizoms vergleichbaren heutigen Farn, die bei einem durchschnittlichen Wedelstieldurchmesser an der Basis von nur ca. 5–6 mm trotzdem eine Länge von weit über 100 cm und eine Breite von über 50 cm erreichen. Etwa die Hälfte der Gesamtlänge nimmt dabei der Wedelstiel (Rhachis) in Anspruch. Hierzu als Übersicht die Maße verschiedener *Davallia*-Arten:

Art	Rhizomdurchmesser	Wedellänge/Breite	Wedelstieldurchmesser
<i>denticulata</i>	ca. 1,1–1,7 cm	ca. 90–120/60–80 cm	ca. 5–6 mm
<i>canariensis</i>	ca. 1,9–2,3 cm	ca. 50–80/50–60 cm	ca. 3–5 mm
<i>bullata</i>	ca. 0,6–0,7 cm	ca. 17–22/8–10 cm	ca. 1,3 mm

Für die fehlende Überlieferung von Wedeln in direktem Zusammenhang mit *Tempskya* werden mehrere taphonomische und ökologische Gründe diskutiert. Zum einen wird angenommen, dass die Wedel relativ zart gebaut waren, vergleichbar mit heutigen tropischen Farnen. Eine solche morphologische Ausprägung begünstigt eine



Abb. 12 | Verzweigungsmodell mit Wedeln einer Generation, Rekonstruktion (PalaeoBiome/Lies 2025).

schnelle Zersetzung nach dem Absterben und reduziert die Chance auf Fossilisation erheblich. Zum anderen könnten hydrodynamische Prozesse im von Überschwemmungen geprägten Habitat eine Abtrennung der Wedel vom Scheinstamm bewirkt haben, sodass sie räumlich versetzt sedimentiert wurden oder gar nicht erhalten blieben.

Zusätzlich wird vermutet, dass die Belaubung saisonal oder periodisch abgeworfen wurde, etwa vor Überschwemmungsereignissen, was ebenfalls eine fehlende Erhaltung begünstigt hätte. Auch die typische Wuchsform aus Hauptachsen und Adventivwurzeln und einer angenommenen Belaubung nur im oberen Bereich hätte ihre Erhaltung im Zusammenhang mit dem restlichen Pflanzenkörper weiter erschwert.

Zwar existieren plausible Zuordnungen und funktionale Rekonstruktionsversuche, doch mangelt es an anatomisch-diagnostischen Fossilfunden. Die Ursache für dieses Überlieferungsdefizit liegt höchstwahrscheinlich in einer Kombination aus biologischen Eigenschaften der Pflanze und taphonomischen Bedingungen ihres bevorzugten Habitats: Zarte, sich schnell zersetzende Wedel, ungünstige Ablagerungsbedingungen, hydrodynamische Separierung und eventueller saisonaler Blattabwurf gelten als Hauptgründe für das Fehlen fossiler Blätter.

Eine Schlüsselfrage bezüglich der Wedel von *Tempskya* ist, ob sie zur Hauptachse hin ein Trenngewebe aufwiesen oder nicht. Wenn ja, dann wären sie eher auf den Boden gefallen und fossilisiert worden, wenn nicht, dann wären sie vermutlich eher am Stamm vertrocknet und wären nur bei größeren gewaltsamen Wetterlagen in das sie umgebende Sediment eingebettet und fossilisiert worden. (siehe dazu auch Kapitel 4.3).

3.2 Scheinstamm, Wachstum und Absterben von *Tempskya*

Generell war der Wuchs von Scheinstamm bildenden Farnen vermutlich sehr ähnlich. Die Scheinstämme bestehen dabei aus vielen kleinen, sich dichotom verzweigenden Hauptachsen, die in eine dichte, seilartig verwobene Masse aus Adventivwurzeln, Blattstielen und Blattstielbasen eingebettet sind. Die einzelnen Hauptachsen von *Tempskya* bilden kleine, amphiphloisch-exarche Siphonostelen, die dünne Wedelstiele aus C-förmigen Phloem-/



Abb. 13 Zwei epiphytisch wachsende Rhizome von *Davallia denticulata*, einem rezenten Farn, dessen Rhizome den einzelnen Hauptachsen von *Tempskya* relativ nahe kommen.



Abb. 14 Ein vitales distales Rhizom von *Davallia denticulata* mit einem abgehenden Wedelstiel.

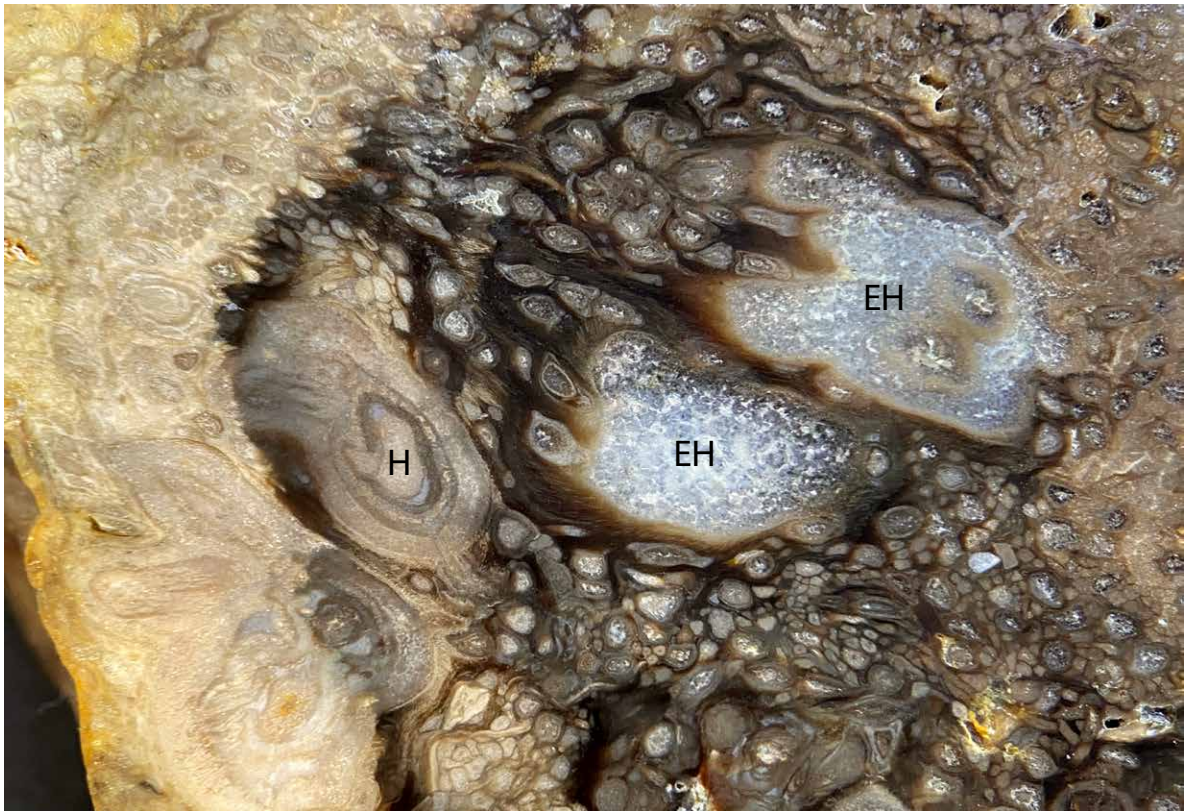


Abb. 15 | Sekundär verkieselte (verquarzte) Hohlräume ehemaliger oder bereits weitgehend zersetzter Hauptachsen und Wurzeln (EH) und permineralisierte Hauptachse mit abgehenden Wurzeln und Wedelstiel (H), Bildbreite ca. 35 mm, Sammlung Georg Schiecke, Sammlungs-Nr. 1296.

Xylemsträngen hervorbringen. Die meist dreischichtige Rinde besteht dabei aus Parenchym und Sklerenchym. Die Blattspuren entstehen manchmal in Radialsymmetrie und manchmal nur auf einer Seite des Stiels in zwei Reihen. Die diarchen Wurzeln, deren Rinde aus Parenchym und Sklerenchymfasern besteht, entspringen in kurzen Abständen von mehreren Millimetern direkt aus der Hauptachse, meist gegenüber der Blattspurenbildung, und bilden dabei nach unten hin ein äußerst dichtes und filzartiges Wurzelgeflecht, das die Pflanzen stützt und trägt, und ihnen dabei das typisch feingliedrige Aussehen verleiht (Rößler et al. 2004).

Die Oberfläche bzw. Außenseite der meisten verkieselten Scheinstämme zeigt dabei mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht die tatsächlichen Randbereiche der Pflanze, sondern eine mechanisch verschliffene oder biologisch degenerierte Version des Randbereiches. Da der gesamte Scheinstamm aus einem dichten Geflecht von dünnen Adventivwurzeln bestand, welches sich nach außen hin vermutlich nur langsam ausgedünnt haben wird, werden die äußersten, lichtereren Bereiche der Wurzeln vermutlich regelmäßig nicht mit verkieselt und deshalb nicht mit überliefert worden sein. Indirekt für diese Vermutung sprechen könnten die zahlreichen „offenporigen“ Außenflächen verkieselter Tempskyen, die jeweils zahlreiche durchtrennte Adventivwurzeln und manchmal auch durchtrennte Hauptachsen zeigen. Direkte Belege dafür sind momentan zwar noch nicht vorhanden, könnten aber in Verkieselungen epiphytischer Besiedlungen der Außenbereiche von Tempsken zu finden sein.

Inwiefern Wedelstiele und Hauptachsen für den aufrechten Wuchs und besonders den Halt der Konstruktion eine entscheidende Rolle spielten, kann leider nur schwer nachvollzogen werden. Einerseits verkeilen sich die Hauptachsen untereinander selbst durch die altertümliche Dichotomie und die später dazu kommenden Wedelstiele, und die Adventivwurzeln scheinen das System dann strukturell zu perfektionieren. Andererseits scheinen abgestorbene und sich zersetzende Hauptachsen zumindest teilweise Hohlräume in dem Konstrukt zu hinterlassen (Abb. 7). Hierauf deuten sekundäre Verquarzungen in Stücken aus Sachsen hin, die vermutlich aus dem Böhmischem Kreidebecken stammen (Abb. 39–41) und sie sind von Sender an mindestens einem Stück direkt



Abb. 16 | Eine *Tempskya* in absolut herausragender Erhaltung aus der Kiesgrube Zeithain, überliefert sind nicht nur feinste Details in den Wurzeln und Hauptachsen, sondern auch eine von der primären Permineralisation sich besonders deutlich unterscheidende sekundäre Verquarzung der Hohlräume ehemaliger und bereits zersetzter Hauptachsen, die in diesem Kontrastreichtum extrem selten ist, Größe ca. 80 x 140 mm, Sammlung Georg Schiecke, Sammlungs-Nr. 1269.



Abb. 17 | Wedelstiel einer *Tempskya*, eingebettet in einen Wurzelfilz aus Adventivwurzeln, Haaren (Trichome) und Schuppen (Paleae), Bildbreite ca. 6 mm, Sammlung Georg Schiecke, Sammlungs-Nr. 1296.

beschrieben (Sender et al. 2018). Die Herkunft der Hohlräume in dem Stück von Sender ist allerdings nicht geklärt und wird nur lose mit der kohligen Erhaltung von Adventivwurzeln in Verbindung gebracht, die vermutlich durch Brände verkohlt wurden (Sender et al. 2018). Prinzipiell könnten also auch diese Hauptachsen verkohlt und nach der Mineralisation des Scheinstammes herausgewaschen worden sein. Möglicherweise sind außen liegende Hauptachsen auch regelmäßig abgestorben, weil zu starke Sonneneinstrahlung durch Austrocknung den Wassertransport abreißen ließ?

Das netzartige Geflecht von dünnen Adventivwurzeln dürfte dem Stamm eine erstaunliche Festigkeit und Zähigkeit verliehen haben, was möglicherweise auch eine Art sekundärer Resilienz gegen Stürme ermöglicht haben könnte. Besonders, wenn man davon ausgeht, dass die zarten Wedel nicht sehr schwer waren. Denn die Wedel sind, im Gegensatz zu der Masse an überlieferten Wurzeln/Scheinstämmen, äußerst selten erhalten, was an ihrem vermutlich zarten Aufbau und der dadurch begründeten schnellen Vergänglichkeit liegen könnte. Vergleichbare Wedel rezenter Farne wiegen erstaunlich wenig. Bei einem Durchmesser des Scheinstammes von 10–20 cm hatte er vermutlich nur ein bis wenige Kilogramm an Belaubung zu tragen.

Da ein neuer Trieb einer Hauptachse in den ersten Zentimetern kein Licht benötigt – denn diese befinden sich aufgrund ihres leistungsfähigen Transportgewebes gewissermaßen direkt an der Quelle – und im Pflanzenreich sowohl Leit- als auch Stützgewebe eine Funktion als Lichtleiter übernehmen, vermute ich Platzmangel als einen wesentlichen Grund für die Grenzen eines solchen Systemes, da die Konstruktion nicht übermäßig kopflastig werden durfte. Denn eine solche Instabilität hätte einen Selektionsnachteil bedeutet (vergl. Kapitel 4.4).

Allerdings setzte vermutlich auch der Wassertransport – sowie der damit verbundene stetige Wasserbedarf infolge kontinuierlicher Verdunstung – einem unverholzten System enge konstruktive Grenzen. Möglicherweise handelte es sich dabei dennoch um ein sehr effizientes System, denn sämtliche Hauptachsen, Wedelstiele und Wurzeln verfügen über Leitbündel, die dem Transport von Wasser (Xylem) und Assimilaten (Phloem) zur Verfügung stehen. Auch das partielle Verrotten der Scheinstämme von unten her zu Lebzeiten eines Individuums könnte eine zusätzliche Schwäche der Konstruktion dargestellt haben.

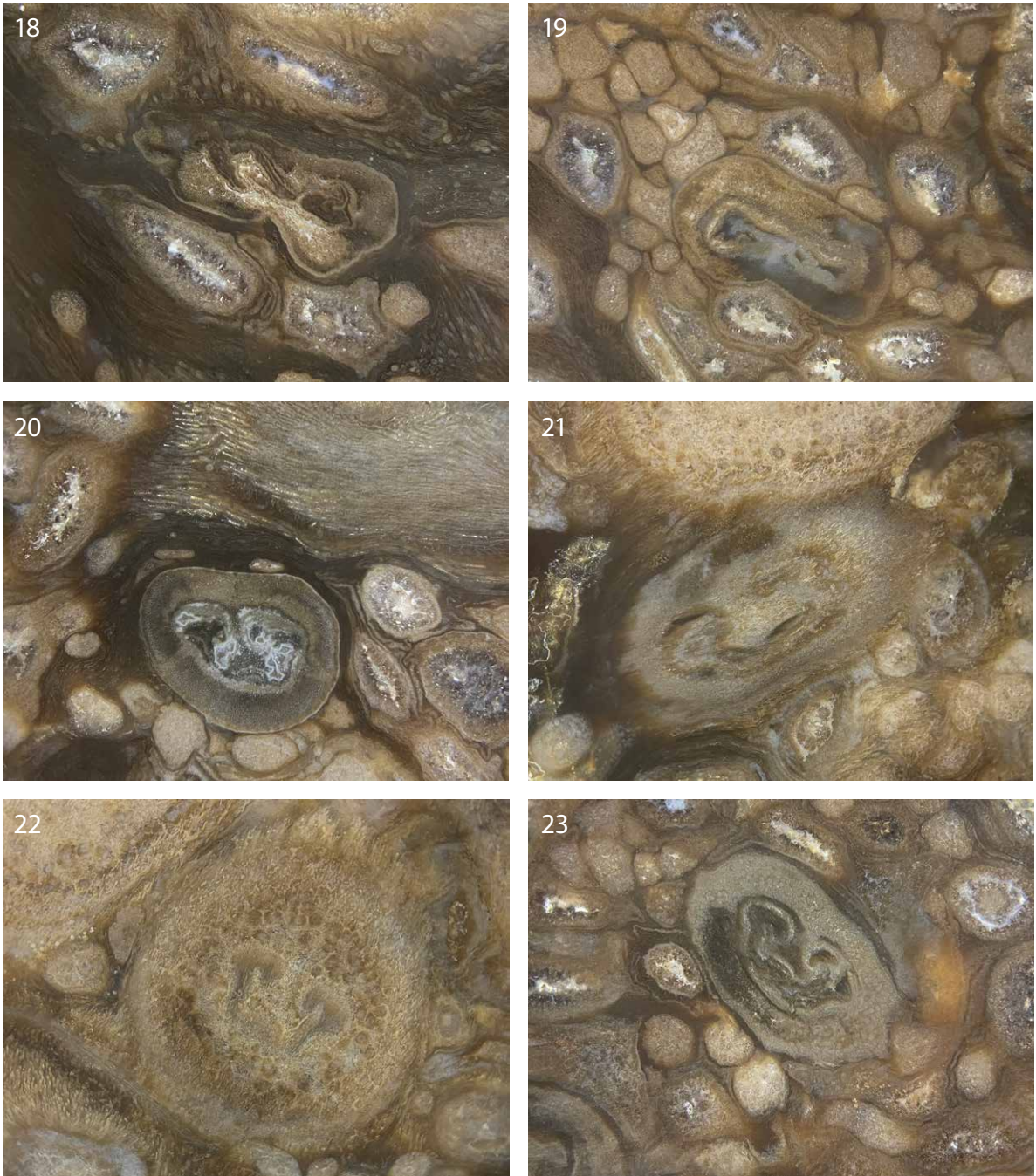


Abb. 18–23 | Verschiedene Beispiele für Querschnitte von Wedelstielen einer *Tempskya*, eingebettet in Adventivwurzeln und verschiedene pflanzliche Gewebe, Bildbreiten jeweils ca. 6 mm, Sammlung Georg Schiecke, Sammlungs-Nr. 1296.

Insgesamt war solch eine Art Wurzelfilz sicher ein gut abgepuffertes System von Feuchte und Schutz und verbesserte entscheidend die Feuchtebilanz sowie die Rückhalte- und Aufnahmefähigkeit von Wasser. Dennoch hat es sich trotz mindestens dreimaligen Anlaufs im Laufe der Erdgeschichte nicht durchgesetzt und hat nicht überlebt. Es muss demnach gewichtige Selektionsnachteile gegenüber durchsetzungsfähigeren Konkurrenten besessen haben.



Abb. 24 In diesem Stück scheint eine deutlich sichtbare Richtungspräferenz nach ca. 14 Uhr vorzuliegen, denn eine Vielzahl von Wedeltrieben links der gepunkteten Linie weist in diese Richtung. Rechts der gepunkteten Linie und zu einem späteren Zeitpunkt im Leben der Pflanze scheinen andere Wachstumsbedingungen vorgeherrscht zu haben. Das Stück stammt aus Sumter County, South Carolina. Größe ca. 16,5 × 10,2 cm, Sammlung Douglas Moore (USA).

Noch ungeklärte Fragen:

- Wie weit entfernt von der Triebspitze einer Hauptachse entspringen die ersten Wurzeln und
- Wie weit ragen deshalb die Hauptachsen unbewurzelt oben aus dem Scheinstamm heraus?
- Wie und warum stirbt die Pflanze?
- Was passiert, wenn sie umknickt? Können die vitalen oberen Bereiche dann einfach weiter wachsen?

4 Diskussion

4.1 Genereller Wuchs

Bei Hans Steur findet sich der Hinweis auf einen ca. 1 mm dicken Bereich an der Außenseite des Stammes, innerhalb dessen die Hauptachsen vollständige Wedelstiele treiben können (Steur 2022). Das heißt, nur wenn ein neuer Wedeltrieb rasch in den Genuss von Licht kommt, hat er eine Chance auf weitere Entfaltung. Befindet er sich weiter innen im Scheinstamm, ist dies nicht der Fall, er bekommt kein Licht und verkümmert wahrscheinlich. Dieses Phänomen würde die Narbenhaftigkeit loser Blattstiele im Inneren von *Tempskya*-Querschnitten erklären. Dies wäre bei relativ dicken Scheinstämmen durchaus nachvollziehbar, bei anderen, deutlich dünneren Scheinstämmen wäre es vermutlich eher nicht zu erwarten.

Wenn Wedel nur in einem relativ dünnen, äußeren vitalen Bereich gebildet werden können, hätte dies möglicherweise weitreichende Konsequenzen für die Wuchsform: Denn wenn Wedelstiele nur nach außen wachsen und nach innen hin verkümmern, werden außen liegende Hauptachsen gegenüber innen liegenden Hauptachsen bevorzugt und es müsste sich auch eine bevorzugte Wuchsrichtung nach außen und zu stärkerem Lichteinfall hin ergeben. Genau dies scheinen zwei hier gezeigte Stücke zu zeigen (Abb. 16 und 24).

In einem der Fälle könnte man auch über veränderte Wachstumsbedingungen während des Wuchses speku-



Abb. 25 | *Tempskya*-Rekonstruktion eines abgestorbenen und eines vitalen Scheinstammes (PalaeoBiome/Lies).

lieren, die sich in dem Stück abbilden könnten. Denn die Richtungspräferenz der Wedeltriebe verändert sich in der rechten äußeren Hälfte des Stückes nach außen hin deutlich (siehe Abb. 24). Von dem Stück existieren mehrere Scheiben, die alle eine ähnliche Richtungsprävalenz aufweisen. Gegebenenfalls könnte man sogar über ein sekundäres Wachstum spekulieren, da möglicherweise Außen liegende untere Hauptachsen von unten am bereits gebildeteren Scheinstamm hochwachsen und ihn von unten her erneuern und verdicken könnten. Bei *Davallia denticulata* konnte sowohl ein erneutes Wachstum eines neuen Rhizoms über ein eigenes altes Rhizom, als auch ein erneuter Wedelaustrieb sehr alter Rhizombereiche beobachtet werden (Abb. 13).

4.2 Unterschiedliche Erhaltungszustände bei Hauptachsen

Abgestorbene Hauptachsen scheinen innerhalb der Scheinstämme regelmäßig zu verrotten und hinterlassen dabei Hohlräume; dieses Phänomen wurde bisher an mindestens zwei Stücken direkt

beobachtet (Abb. 7, Sender et al. 2018 und Abb. 26); an mehreren anderen Stücken könnten unterschiedliche Färbungen einzelner Hauptachsen und sekundäre Verquarzungen von Hohlräumen dafür sprechen. Denn es finden sich, besonders in vorliegenden sächsischen Fundstücken, immer wieder Hauptachsen in völlig unterschiedlicher Erhaltung (vergl. Abb. 15, 16, 39–41): eher bräunlich gefärbte, vorzüglich permineralisierte und die Organanatomie zeigende Hauptachsen und eher farblos erhaltene, vermutlich sekundär verquarzte, ehemalige Hohlräume von Hauptachsen, die manchmal auch noch stark zersetzte Reste der Pflanzenanatomie zeigen, aber ansonsten nur grobkristallinen Quarz zeigen. Dieses Phänomen findet sich grundsätzlich auch bei den Adventivwurzeln (Abb. 11 und 27) und spricht stark dafür, dass in den Scheinstämmen aktive und abgestorbene Hauptachsen nebeneinander existierten und damit teilweise weit weniger Hauptachsen in einem Scheinstamm aktiv gewesen sein könnten, als die mit Querschnitten von Hauptachsen überhäuften Schnittbilder zeigen.

Die These der bereits zu Lebzeiten eines Individuums verrotteten und Hohlräume hinterlassenden Hauptachsen unterstützen könnten auch Ergebnisse eigener Versuche, bei denen sich vitale, anatomisch vergleichbare Rhizome von *Phlebodium aureum* innerhalb weniger Wochen fast vollständig zersetzten. Diese lagen dabei ca. 4–8 Wochen auf feuchtem Substrat auf, sind dabei völlig in sich zusammen gefallen und haben ihren Umfang dabei ungefähr auf 1/3 reduziert. Dabei hinterließ dieser Prozess eine leere Hülle der Rhizome, und es waren deutlich die Hohlräume im Inneren der Rhizome sichtbar (Abb. 29). Diese Beobachtungen könnten, besonders in Anbetracht des feuchten und schlecht belüfteten Mikroklimas im Wurzelfilz der Scheinstämme, auf ein regelmäßiges Zersetzen bereits abgestorbener Hauptachsen innerhalb eines vitalen *Tempskya*-Scheinstammes hindeuten und die unterschiedlichen Erhaltungszustände einzelner mineralisierter Hauptachsen erklären. Die bei der Zersetzung entstandenen Hohlräume der Hauptachsen boten im oben genannten Erklärungsversuch der eindringenden Kieselsäure keine „Akkumulationsfläche“ für die Permineralisation.

Es ist zu vermuten, dass bereits zu Lebzeiten verrottende Hauptachsen von *Tempskya* auch wieder von Adventivwurzeln durchdrungen worden sind. Dies legen Funde von Tidwell nahe, in denen durchwurzelte Teile bereits zersetzter Lianen gefunden wurden. Dabei wurden die Fremdsprosse teilweise zerstört oder stark verändert



Abb. 26 | Querschnitt einer *Tempskya* aus Tschechien, die neben einer fehlenden Hauptachse und zugehöriger Wedelstiele (vergl. Abb. 32) vermutlich auch viele wiederbewurzelte Hohlräume ehemaliger Hauptachsen zeigt, Größe ca. 10 × 11 cm, Sammlungs-Nr. #0604.

(Abb. 30, Tidwell et al. 2010). Auch ein durchwurzelter Wedelstiel in einem Stück aus Sachsen (Abb. 32) zeigt dies. Indizien für das Auffüllen verrotteter Hauptachsen durch frische Adventivwurzeln sind auch das regelmäßige fehlen von Hauptachsen in den unteren Bereichen der Scheinstämme und wiederholt fehlerhafte Stellen in der Verkieselung an den Außenseiten der Scheinstämme und im Inneren von unteren Querschnitten, wo an den betreffenden Stellen auf Grund der Verteilung dieser Stellen innerhalb der Querschnitte ehemalige Hauptachsen vermutet werden können bzw. müssen und die vermutlich jeweils unvollständig mit Wurzeln ausgefüllte ehemalige Hohlräume von Hauptachsen zeigen.

Exemplarisch hierfür steht ein Stück aus dem Böhmischem Kreidebecken (Abb. 26 und 31), das nur an den Rändern noch erhaltene Hauptachsen zeigt. Im Innern des Stückes sind nur noch ehemalige (vermutlich wiederbewurzelte) Hohlräume von Hauptachsen zu sehen. Im oberen Bereich ist sogar der Hohlraum einer Hauptachse mit zugehörigen Wedelstielen in den dafür ganz typischen Umrissen erhalten (Abb. 26).

Dass es sich tatsächlich um ehemalige Hauptachsen handelt, kann allerdings nur durch eine Indizienkette vermutet werden: Es kann als gegeben angenommen werden, dass zu einem früheren Zeitpunkt des Wachstums Hauptachsen im Inneren vorhanden waren. Hauptachsen können zu Lebzeiten verrotten, das zeigt das Stück (und mehrere andere) selbst. Über das Stück sind „schlechter erhaltene Bereiche“ in ähnlichem Rhythmus verteilt,

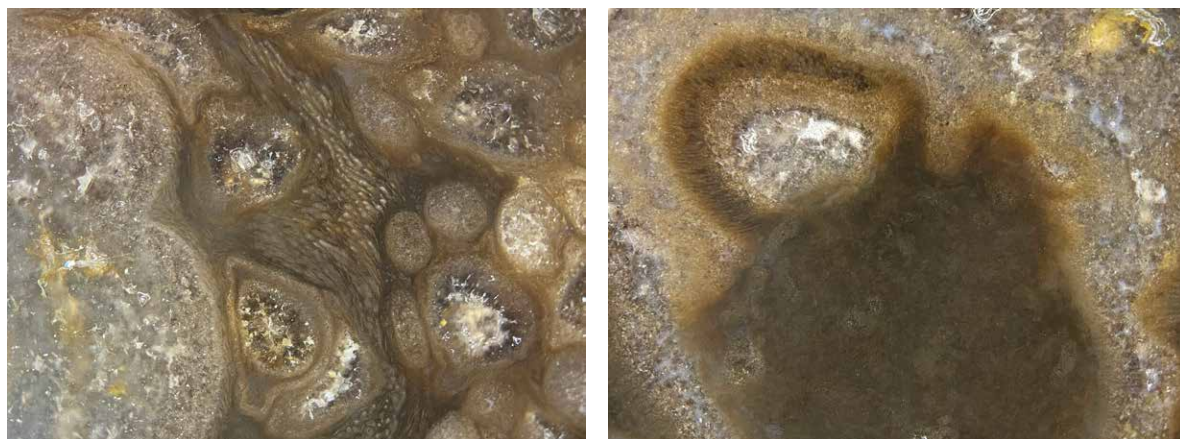


Abb. 27–28 | Sekundär verkieselte (verquarzte) Hohlräume ehemaliger oder bereits zersetzter Hauptachsen und Wurzeln (links) und permineralisierte Hauptachse mit teilweise verquarztem Wedelstiel (rechts), Bildbreiten jeweils ca. 6 mm, Sammlung Georg Schiecke, Sammlungs-Nr. 1296.

wie man es von Hauptachsen kennt. Zudem sind viele Querschnitte mit großem Durchmesser aus den unteren Bereichen von Scheinstämmen bekannt, die keinerlei Hauptachsen, sondern nur Wurzeln zeigen. Man kann deshalb vermuten, dass es sich bei den „schlechter erhaltenen Bereichen“ – zumindest teilweise auch – um ehemalige Hohlräume von verrotteten Hauptachsen handelt.

Auch Wedelstiele sind in den unteren Bereichen nicht erhalten und müssen, da Rhizome (und Wedel) nur an den Außenbereichen der Pflanzen wachsen (Andrews & Kern 1947) also zersetzt und die ehemaligen Hohlräume wieder mit Adventivwurzeln ausgefüllt sein. Die Adventivwurzeln scheinen damit die langlebigsten Organe der Pflanze zu sein.

4.3 Belaubung

Vermutlich verhinderten fluviatil-palustrine, im Böhmisches Kreidebecken auch tidale Überschwemmungszonen, in denen *Tempskya* vorzugsweise wuchs, die Überlieferung der Wedel. *Tempskya*-Wedel waren vermutlich dünn und wenig sklerifiziert, also zart gebaut – ähnlich wie bei heutigen tropischen Farnen. Solche Blattstrukturen zersetzten sich rasch, besonders in den warm-feuchten, mikrobiell aktiven Böden des Kreidezeitklimas.

In früheren Arbeiten wurde versucht, die Größe der Belaubung von *Tempskya* anhand von Vergleichen mit modernen Baumfarnen zu rekonstruieren. Hierbei wurde von dem relativ geringen Rhachis-Durchmesser bei *Tempskya* auf sehr kleine Wedel mit einer größtmöglichen Länge von höchstens 30 cm geschlossen (Andrews & Kern 1947). Diese Argumentation hat eine gewichtige Schwäche: Moderne Baumfarne wie *Dicksonia* oder *Cyathea* eignen sich auf Grund einer völlig anderen Morphologie und Physik der Pflanzen nicht zum Vergleich mit Farnen mit kriechendem Rhizom, und die Verhältnisse von Wedelstieldicke zu Wedelgröße lassen sich nicht einfach von diesen rezenten Baumfarne auf *Tempskya* übertragen. Realistischer wäre es, Arten mit kriechendem Rhizom, zum Beispiel Davallien, als Vergleich heranzuziehen.



Die Wedel von *Davallia denticulata* sind, obwohl über 100 Zentimeter lang und im vitalen Zustand physisch ähnlich beschaffen, wie die Wedel von *Dicksonia* oder *Cyathea*, in verwelktem Zustand vergleichsweise zart und hauchdünn. Während die einzelnen Fiederchen von *Dicksonia* und *Cyathea* sich kräuseln und nach dem

Abb. 29 | Blick auf ein zersetztes Rhizom von *Phlebodium aureum* mit deutlich sichtbarem Hohlraum innerhalb des Rhizoms, Bildbreite ca. 5,5 cm.

Austrocknen hart und spröde werden, bleiben die Fiederchen von *Davallia denticulata* im Großen und Ganzen in ihrer ursprünglichen Form, und nur der Wedel kräuselt sich etwas bzw. fällt etwas in sich zusammen. Es liegt nahe, dass die zarten Wedel sich in dauerhaft feuchter Umgebung schnell zersetzen und leicht abtransportiert werden würden, was ja die Annahme für die fehlende Überlieferung von *Tempskya*-Wedeln ist.

Der komplette Wedel einer rezenten *Davallia denticulata*, in Konstruktion und Ausführung möglicherweise am ehesten vergleichbar mit *Anemia fremontii*, wiegt bei ca. 121 cm Länge und 105 cm Breite (Abb. 33) nur etwa 55 Gramm (getrocknet etwa 7–15 Gramm). *Davallia denticulata* besitzt für ihre Größe sehr zarte Fiederchen und dabei überraschend feste, fast drahtartig-zähe Wedelstiele. Bei einer relativ hoch veranschlagten Anzahl von 50 Wedeln hätte ein größerer Scheinstamm so nur 2–3 Kilogramm an Wedelmasse zu tragen. Da die Wedel von *Tempskya* sehr wahrscheinlich aber sehr viel kleiner als die Wedel von *Davallia denticulata* waren, würde sich auch die angenommene Gesamtmasse noch deutlich reduzieren.

Aus diesen Überlegungen ergäben sich exemplarisch und hypothetisch folgende mögliche Wedelmaße für *Tempskya* nach einem durchschnittlichen Rhachisdurchmesser von 3 Millimetern (gemessen am Schliffpräparat von G. Schiecke, Sammlungs-Nr. 1296) anhand der Verhältnisse von:

A:	<i>D. denticulata</i>	(100 x 70 x 5,5 cm)	–	54 x 38 cm
B:	<i>D. canariensis</i>	(70 x 55 x 4 cm)	–	53 x 41 cm
C:	<i>D. bullata</i>	(20 x 9 x 1,3 cm)	–	46 x 21 cm

Eine Schlüsselfrage bezüglich der Belaubung von *Tempskya* ist das Vorhandensein oder Fehlen von Trenngewebe zwischen Wedelbasis und Hauptachse, an dem die Wedel regelmäßig saisonal oder bei Verrottung abgeworfen werden. Da die Wedelstiele zur Gesamtkonstruktion von *Tempskya* gehören, sollten diese im besten Falle kein Trenngewebe zu den Hauptachsen hin aufweisen, denn sonst wäre die Gesamtkonstruktion durch lose Wedelstiele im Inneren des Konstrukts geschwächt und es gäbe vermutlich sonst auch mehr überlieferte *Tempskya*-Wedel. Realistischer wäre ein Fehlen von Trenngewebe, was der Gesamtkonstruktion durch festere Verspannung mehr Stärke verleihen würde. Nicht abfallende Wedel könnten ökologisch aber auch nachteilig sein. Alte Wedel erhöhen beispielsweise die Last und bieten Angriffsfläche für Wind.

Andererseits könnte ein Vorhandensein von Trenngewebe ein zusätzlicher Puzzlestein auf der Seite der Selektionsnachteile gewesen sein. Momentan muss diese Frage allerdings unbeantwortet bleiben und zukünftigen Bearbeitern überlassen werden. Anzumerken wäre hier aber zumindest, dass viele heutige Vertreter kriechend und kletternd wachsender Farne (Davallien und Phlebodien) Trenngewebe aufweisen.

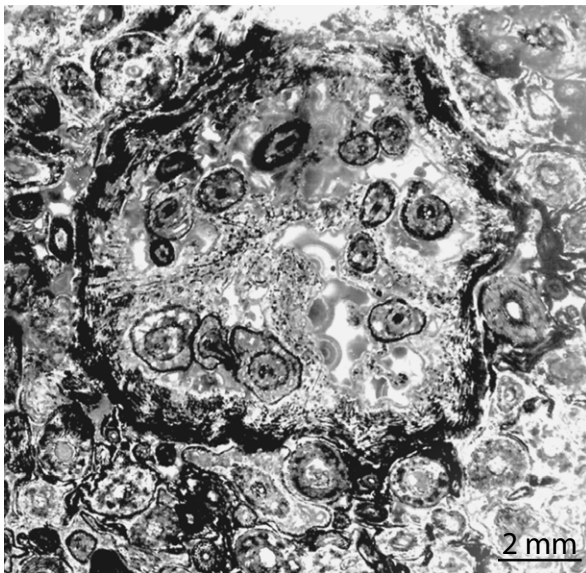


Abb. 30 | Nahaufnahme einer zersetzten und von *Tempskya*-Wurzeln durchwurzelter Liane, aus Tidwell et al. 2010.



Abb. 31 | Detail aus Abb. 26, Hohlraum einer Hauptachse und zweier zugehöriger Wedelstiele, Bildbreite ca. 1,8 cm.



Abb. 32 | Zersetzter und zerfallener Wedelstiel in dem Stück aus Abb. 16, der in seinem Inneren eine Adventivwurzel zeigt, Bildbreite ca. 6 mm, Sammlung Georg Schiecke, Sammlungs-Nr. 1296.

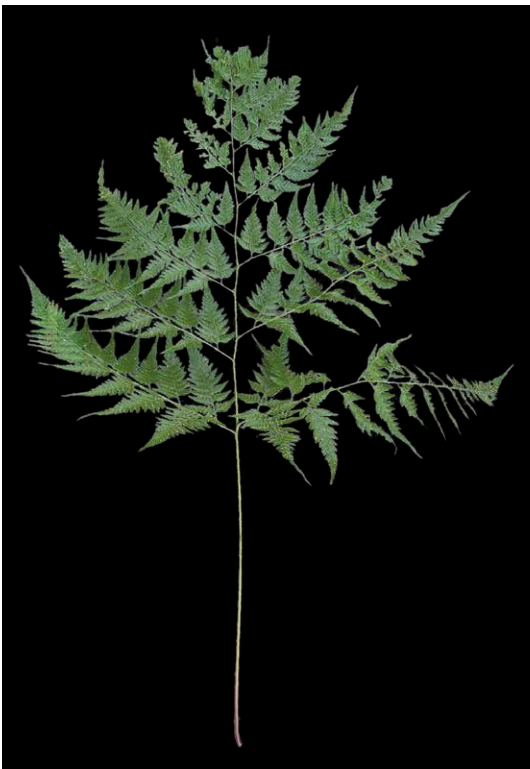


Abb. 33 | Kompletter Wedel einer *Davallia denticulata* (121 x 105 cm), einem rezenten Farn, dessen Wedel den Wedeln von *Tempskya* im grundsätzlichen Aufbau relativ nahe kommen dürften.

Auffällig ist, dass es in Querschnitten durch die Scheinstämme quasi keine Längsschnitte durch Wedelstiele gibt. Wenn diese Beobachtung zutrifft, hätte dies mehrere Implikationen für das generelle Aussehen der Pflanze, denn die Wedel wären dann innerhalb des Scheinstammes tendenziell nur nach oben gewachsen und wären dann erst außerhalb des Scheinstammes etwas abgesenkt gewesen. Insgesamt würde diese Konstruktion eher eine Wuchsform in Richtung des „Schopfmodelles“ unterstützen.

Außerdem fehlen in den Wedelquerschnitten innerhalb der Scheinstämme jegliche Ansätze von Fiederchen, was eine lange und unbelaubte Rhachis voraussetzen würde, die erst und nur außerhalb des Scheinstammes Fiederchen bzw. Spreiten aufweisen würde. Für die Scheinstamm-Konstruktion von *Tempskya* wäre dies durchaus nachvollziehbar, da eine lange Rhachis der Pflanze dabei hilft, schnell und effizient ans Licht zu kommen. Für Pflanzen, die nicht nur als Pionierpflanzen fungierten, sondern als Unterwuchs auch mit sehr viel größeren Pflanzen konkurrierten, kein unbedeutender Aspekt.

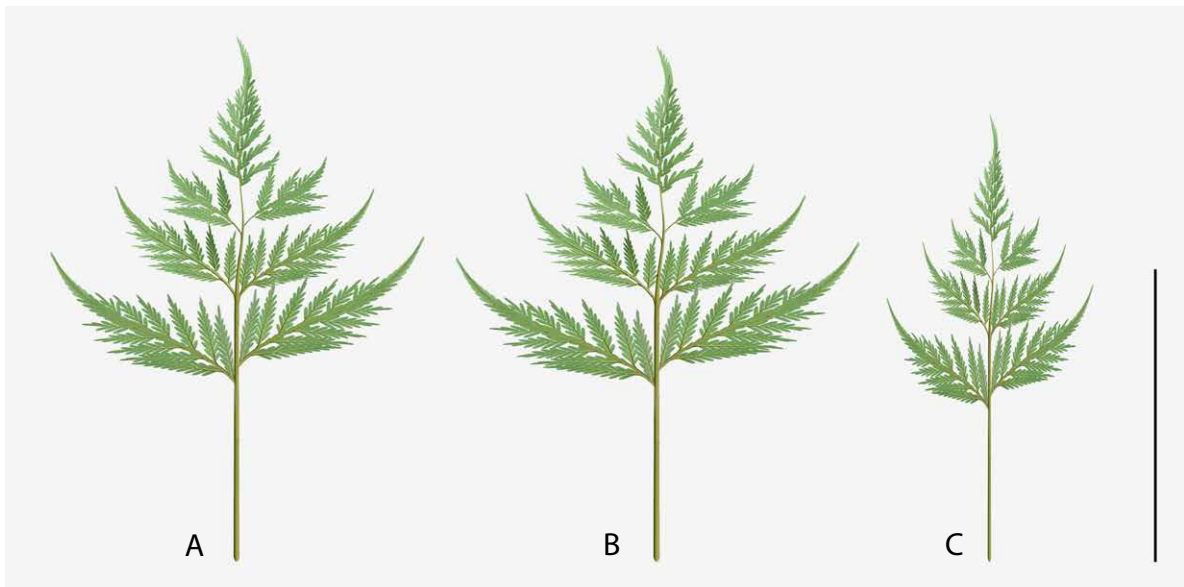


Abb. 34 | Größenvergleich hypothetisch möglicher *Tempskya*-Wedel anhand der Verhältnisse der Wedelmaße von *D. denticulata* (A), *D. canariensis* (B) und *D. bullata* (C), Balkenlänge 30 cm.

Größenverhältnisse der hypothetischen *Tempskya*-Wedel an einem Scheinstamm mit 2 Metern Höhe.

Abb. 35



4.4 Kopflastige Wuchsform

Die Scheinstämme wurden nachgewiesenermaßen kopflastig, zumindest lassen das viele bekannte Stücke vermuten und zeigen dies in ihrer Keulenhaftigkeit deutlich (Abb. 36). Möglicherweise war diese Kopflastigkeit der Selektionsnachteil, der diese Art von Scheinstämmen auch nach mehrfacher evolutionärer Entwicklung wiederholt hat aussterben lassen? Nach Starkregen und insbesondere im Zusammenhang mit Stürmen könnte die kopflastige Wuchsform den Tempskyen zur tödlichen Falle geworden sein: Da die Stämme nicht verholzen, sich nach oben hin verdicken und durch die Masse an feinem, wasseraufnehmendem Gewebe enorm viel Wasser speichern konnten, könnte bei Dauerregen, insbesondere im Zusammenhang mit zeitgleich auftretendem Wind, irgendwann ein Kipppunkt des Systems erreicht worden sein. Dies gilt insbesondere vor dem Hintergrund, dass der Scheinstamm unter gewöhnlichen Bedingungen nur eine geringe mechanische Belastung zu tragen hatte. Dies wäre im Übrigen nicht nur bei dem bekannten keulenartigen Wuchs zu erwarten, sondern auch bei älteren und damit höheren Exemplaren von *Tempskya*.

Kvaček führt zwar ein partielles Verrotten der Scheinstämme noch zu Lebzeiten eines Individuums im unteren Teil des Stammes an, wodurch sich die nach unten

hin verjüngte und spitze Kegelform der Scheinstämme ergeben haben soll (Kvaček 2000). Dies soll als Möglichkeit für die Kopplastigkeit der überlieferten Fossilien nicht in Frage gestellt werden. Doch die Zunahme des Durchmessers der Scheinstämme nach oben hin durch die dichotome Wuchsform der Hauptachsen dürfte hier zumindest eine zusätzliche und unterstützende Rolle gespielt haben.

Die drohende Kopplastigkeit, welche sich in vielen der Fossilien in der typischen Keulenhaftigkeit widerspiegelt, könnte allerdings auch nur von einer Zersetzung der unteren äußeren Bereiche des Adventivwurzelmantels zu Lebzeiten der Pflanze herrühren und nichts mit den tatsächlichen Wuchseigenschaften der Pflanze zu tun haben. Besonders, wenn man die sumpfig-feuchten Standorte mit in die Überlegungen einbezieht, auf denen *Tempskya* zumindest teilweise wuchs.

4.5 Lianenartiger Wuchs von *Tempskya*

Tidwell beschreibt Scheinstämme von Tempskyen (Tidwell et. al 2010) mit durch sie hindurch wachsenden Lianen (*Munzingoxylon delevoryasii* und *Rodoxylon scheetzii*). Die Lianen sollen an jungen *Tempskya*-Stämmen empor geklettert und später in die Scheinstämme integriert worden sein. Hinweise auf spezielle Kletterorgane wie Ranken, Haken oder Haftscheiben fehlen jedoch. Vermutlich nutzten die Lianen die Oberfläche junger *Tempskya*-Stämme zum Emporklettern und mit dem weiteren „Dickenwachstum“ der Scheinstämme wurden ihre Sprosse dann von den nachwachsenden Adventivwurzeln des Farnes umwachsen und konserviert. Bei Baumfarnen ist das Umwachsen und Einschließen von fremden Pflanzenachsen eine vielfach gemachte Beobachtung (Rößler 2000) und zuletzt wurden zahlreiche fossile Farne in Brasilien betreffend in Rößler et al. (2024) beschrieben und illustriert. Aus Sachsen gibt es den Beleg (Abb. 41 und 41a) einer Gymnosperme als Epiphyt. Eine epiphytische Besiedelung liegt hier zwar nahe, aber es stellt sich trotzdem Frage, ob es nicht auch genau umgekehrt gewesen sein könnte: Orientierte sich *Tempskya* bei gegebener Möglichkeit am Wuchs anderer Pflanzen und schloss diese dann später in den Scheinstamm mit ein?

4.6 Regeneration

Tempskya wuchs vermutlich als Pionierpflanze in tidalen und fluviatilen Überschwemmungszonen, war also immer wieder auch Überschwemmungen und möglicherweise auch Starkregenereignissen ausgesetzt. Besonders die tendenzielle Kopplastigkeit der Wuchsform könnte in diesem Zusammenhang wiederholt zu umgeknickten und fortgespülten Tempskyen geführt haben. Da die vitalen Teile der Pflanze aber immer wieder neu austreiben und auch bewurzeln können, solange genügend Wasser und Sediment zur Verfügung stehen, legt dies ein mögliches Weiterwachsen umgeknickter oder transportierter Scheinstämme am selben oder auch an neuen Wuchsorten zumindest nahe. Ein Weiterwachsen nach einem Umknicken durch Wetterereignisse müsste sich prinzipiell auch in bestimmten fossilen Stammformen widerspiegeln. Zu erwarten wären relativ starke Knicke von 45 bis 90 Grad innerhalb eines Scheinstammes. Solche *Tempskya*-Scheinstämme wurden bisher allerdings noch nicht gefunden, was natürlich nicht zwangsläufig bedeutet, dass sie nicht existieren bzw. existiert haben. Ein erstes Indiz zur Bestätigung der These für eine Regeneration nach einem Umknicken könnte ein *Tempskya*-Querschnitt aus Nordamerika (Abb. 37) darstellen, der mehrere mehrfach verzweigte Hauptachsen zeigt, die in einer völlig unüblichen „horizontalen“ Ebene durch den gesamten Querschnitt hindurch gewachsen sind. Es ist hier nicht auszuschließen, dass dieses Richtungswachstum die Reaktion auf ein Umknicken des Scheinstammes darstellt und einzelne noch vitale Hauptachsen sich nach dem zum Liegen gekommenen Scheinstamm ihren Weg durch den Wurzelfilz gesucht haben, um die Pflanze zu revitalisieren.



Ein besonders kopplastig erhaltenes Beispiel einer *Tempskya* aus Westböhmen, Höhe des Stückes 22 cm, Copyright: Marian Timpe. | Abb. 36



Abb. 37 | *Tempskya*-Querschnitt von Greenhorn Mountain, Oregon, USA, ca. 13 × 15 cm, der ein seltenes Beispiel „horizontalen“ Wachstums der Hauptachsen zeigt, was auf das Umknicken des Scheinstammes hindeuten könnte, Sammlung Rod Miller (USA).

Auch das stark richtungsgebundene Wachstum mehrerer nebeneinander liegender Hauptachsen in eine bestimmte Richtung, wie es an einzelnen Stücken immer wieder beobachtet werden kann, könnte mit einem Umknicken der Scheinstämme zu tun haben. Es könnte sich allerdings auch nur um eine Reaktion der Pflanze auf veränderte Lichtverhältnisse an ihrem ursprünglichen Standort handeln.

4.7 Rekonstruktion des Habitats von *Tempskya* im späten Mesozoikum

Tempskya weist einzigartige morphologische Merkmale auf, die auf eine Anpassung an dauerhaft feuchte Standorte schließen lassen. Die Art war durch ein modulares Wachstum als Scheinstamm gekennzeichnet, bei dem zahlreiche sprossbürtige Hauptachsen und unzählige Wedelstiele in einer dichten Hülle aus Adventivwurzeln zusammengefasst waren. Diese Struktur ermöglichte sowohl Stabilität in weichen Substraten als auch eine vermutlich hohe Regenerationsfähigkeit (Taylor et al. 2009).

Fossilfunde aus Europa, Nordamerika und Südamerika belegen eine Präferenz für feuchtgebietsnahe Standorte in subtropischen bis tropischen Klimazonen. Die stratigraphischen Kontexte deuten auf Flussauen, Lagunenränder und sumpfige Niederungen hin, in denen *Tempskya* vermutlich als Pionierpflanze auf offenen, periodisch überfluteten Flächen vorkam (Tidwell, W.D. 2002, Kvaček 2000, Martínez & Olivo 2015). Die Abwesenheit xeromorpher Anpassungen sowie die Begleitflora – bestehend aus anderen Farnen, frühen Angiospermen und Koniferen – sprechen für ein humides Mikroklima mit hoher Luftfeuchtigkeit und geringen saisonalen Schwankungen. Dies



Abb. 38 | Rekonstruktion eines kreidezeitlichen Habitats mit zahlreichen *Tempskyas* (PalaeoBiome/Lies).

passt zum Meeresspiegelhochstand, der während der Oberkreide in Mitteleuropa weit verbreitete und große Wasserflächen schuf.

Insbesondere in küstennahen Tieflandregionen mit hohem Grundwasserspiegel boten die nährstoffreichen Auen-Sedimente ideale Bedingungen für das Wachstum von *Tempskya*. Diese hinteren Auenbereiche bzw. Auenwaldsümpfe wiesen einen relativ armen Unterwuchs aus krautigen Lycophyten und Farnen auf und waren wahrscheinlich der ursprüngliche Wuchsort von *Tempskya*. Die Pflanzen traten vermutlich in lockeren Beständen auf, wobei ihre dichte Wurzelmasse vermutlich gut zur Stabilisierung dynamischer Substrate wie Schwemmsand oder Schlack beitrug. Am ehesten könnten diese Paläoumgebungen mit den heutigen *Taxodium*-Sümpfen in Florida verglichen werden (Kvaček 2017).

Darüber hinaus legt ein in Argentinien gefundenes Exemplar mit aerenchymatischem Gewebe rund um die Adventivwurzeln nahe, dass *Tempskya* zumindest dort auch in echten Sumpfgebieten wuchs (Martínez & Olivo 2015). Aerenchym als spezielles pflanzliches Gewebe, das durchzogen von großen Interzellularräumen (Luftkammern) ist, lässt im Allgemeinen auf an sumpfige Standorte angepasste Pflanzen schließen.

Die ökologische Nische von *Tempskya* lässt sich als die eines feuchtigkeitsliebenden Baumfarns in wiederholt gestörten, aber konstant feuchten Lebensräumen beschreiben – ein Habitustyp, der in der heutigen Flora keine exakte Entsprechung mehr findet.

4.8 Zusammenfassung der Selektionsnachteile

Vermutlich war es eine Vielzahl von möglichen kleinen Selektionsnachteilen, die im Zusammenhang und besonders in Kombination mit den Vorteilen, die Angiospermen ab der Oberkreide besaßen, zum Aussterben von *Tempskya* führte. Hervorzuheben ist hier sicher die tendenziell kopflastige Wuchsform, die ein dyarches Wachstum mit sich bringt und die besonders im Zusammenhang mit Starkwetterereignissen von Regen und Wind eine verhängnisvolle Physik erzeugen können.

Zum Tragen gekommen sein wird auch ein deutlicher Selektionsvorteil von Angiospermen ab der Oberkreide, durch die die Farne heftige Konkurrenz erhielten. Vermutlich waren die Angiospermen – zumindest in diesen Lebensräumen – besser und anpassungsfähiger. Auf jeden Fall hatten sie einen deutlichen Vorteil, was den Kampf um das Licht betrifft: Durch ihre Verholzung konnten sie sehr viel höher werden, als die Farne. Und mit dem Fallen des Meeresspiegels und der voranschreitenden Verlandung waren sie bei der Besiedlung der neu entstehenden und was Wetter- und Umweltbedingungen betrifft, viel stetigeren Lebensräume vermutlich klar im Vorteil.



Abb. 39 | Originalgröße, 80 x 140 mm, Sammlung Georg Schiecke, S.-Nr. 1269.



Originalgröße, 91 x 116 mm, S.-Nr. #0527. | Abb. 40

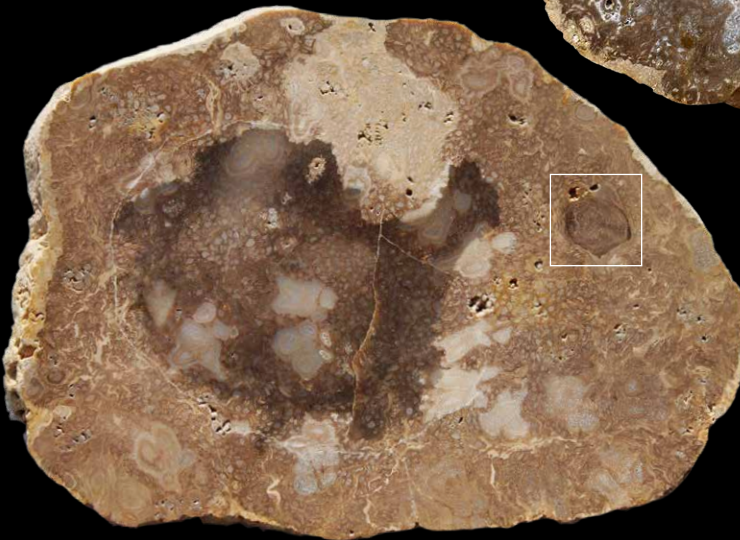


Abb. 41 | Originalgröße, 75 x 100 mm.



Abb. 41a | Gymnospermenachse.

Abb. 39–41 | *Tempskya* aus der Kiesgrube Zeithain, Sachsen; *Tempskya* aus dem Kieswerk Mühlberg, Brandenburg und *Tempskya* aus dem Kieswerk Mühlberg, Brandenburg mit Epiphyt aus der Sammlung Werner Gehlert.

Auch der Umstand, als Pionierpflanze auf eher sandige und immer wieder durch Überflutungsereignisse beeinträchtigte Böden angewiesen zu sein, könnte ein entscheidender Selektionsnachteil gewesen sein. Besonders im Zusammenhang mit den tropischen bzw. subtropischen Anforderungen an den Lebensraum und dem Rückzug des Meeresspiegels in Kombination mit der Kontinentaldrift der angestammten Lebensräume in kältere Klimazonen Richtung Norden.

Schlussendlich könnte auch die Länge der Rhachis von *Tempskya*, die bisher nicht belegt ist, für die Selektionsnachteile eine Rolle gespielt haben. Denn eine angenommene kurze Rhachis würde zu einem langsamen ans Licht kommen der Pflanze führen, was besonders in Konkurrenz zu den viel höheren Angiospermen ab der Oberkreide zu einem Selektionsnachteil geworden sein könnte.

5. Ausblick

Anhand neuerer und älterer Funde von *Tempskya* wurde eine Neuinterpretation der Wuchsform von *Tempskya* vorgenommen. Dabei wurden besonders die in bisherigen Rekonstruktionen vernachlässigten Adventivwurzeln berücksichtigt und aus den Wuchseigenschaften rezenter Farne eine morphologisch anzunehmende Belaubung rekonstruiert.

Ein Vermutstropfen bleibt das nachhaltige Fehlen eindeutiger in-situ-Funde der Belaubung von *Tempskya*. Die Entdeckung kompletter *Tempskya*-Wedel und deren fertiler Überreste direkt an den Scheinstämmen wäre wissenschaftlich sehr bedeutsam und könnte zur Klärung vieler offener Fragen beitragen.

Literatur

- Andrews, H. N. & Pearsall, C. S. (1941): On the flora of the Frontier Formation of southwestern Wyoming. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **28**(2): 165–192.
- Andrews, H. N. (1943): Notes on the genus *Tempskya*. – *American Midland Naturalist*, **29**(1): 133–136.
- Andrews, H. N. & Kern, E. M. (1947): The Idaho *Tempskya*s and associated fossil plants. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **34**: 119–186.
- Brown, R. W. (1936): Field identification of the fossil ferns called *Tempskya*. – *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **2**(2): 45–52.
- Clifford, T. H. & Dettmann, M. E. (2005): First record from Australia of the Cretaceous fern genus *Tempskya* and the description of a new species, *T. judithae*. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **134**: 71–84.
- Galtier, J. & Hueber, F. M. (2001): How early ferns became trees. – *Proc. R. Soc. Lond. B*, **268**: 1955–1957.
- Hueber, F. M. & Galtier, J. (2002): *Symplocopteris wyattii* n. gen. et n. sp.: a zygopterid fern with a false trunk from the Tournaisian (Lower Carboniferous) of Queensland, Australia. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **119**: 241–273.
- Knobloch, E. (1999): Neue oder wenig bekannte Pflanzenarten aus den Peruczer Schichten (Cenoman) der Böhmisches Masse. – *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B – Historia Naturalis*.
- Knowlton, F. H. (1917): A fossil flora from the Frontier Formation of southwestern Wyoming. – *Shorter contributions to general geology*: 73–107; Washington (U.S. Geol. Surv.).
- Kvaček, Z. (2000): Oddělení: Polypodiophytaneboli Pterophyta kapradinovitě rostliny. – In: Kvaček, Z. et al.: *Základy systematické paleontologie I. Paleobotanika, paleozoologie bezobratlých*, 4551. Karolinum, Praha.
- Kvaček, J. (2017): Late Cretaceous Floras in Central Europe and their palaeoenvironment. Dissertation, Karlsuniversität Prag.
- Sender, L. M.; Nishida, H. & Diez, J. B. (2018): The extinct tree fern *Tempskya* Corda from the Albian of Spain: palaeophytogeographical and palaeoenvironmental implications. – *Earth Envir. Sci. Transact. R. Soc. Edinb.*, **108**(4): 437–448.
- Martínez, L. C. A. & Olivo, M.S. (2015): *Tempskya* in the Valanginian of South America (Mulichinco Formation, Neuquen Basin, Argentina) – Systematics, palaeoclimatology and palaeoecology. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **219**: 116–131.
- Mikuláš, R. & Dvůrák, Z. (2003): Borings in xylem tissues of the tree fern *Tempskya* in the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. – *Geosci. Res. Rep.*, **36**: 129–131.
- Rößler, R. (2000): The late Palaeozoic tree fern *Psaronius* – an ecosystem unto itself. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **108**(1–2): 55–74.

- Rößler, R. & Galtier, J. (2004): Origin of the tree fern habit with emphasis on false stems; Abstract, VII. Int. Org. Palaeobot. Conf., Bariloche, Argentina, 2004.
- Rößler, R.; Noll, R.; Annacker, V. & Niemirowska, S. (2024). Interrelatedness of biota revealed in fossil trees from the Permian fossil forest of northern Tocantins, Central-North Brazil. – In: Iannuzzi, R.; Rößler, R. & Kunzmann, L. (eds): Brazilian Paleofloras. Cham (Springer Nature Switzerland).
- Steur, H. (2022): <https://steurh.home.xs4all.nl/engtemp/estelen.html>, Ellecom, The Netherlands.
- Tidwell, W. D. & Hebert, N., (1992): Species of the Cretaceous tree fern *Tempskya* from Utah. – Int. J. Pl. Sci., **153**: 513–528.
- Tidwell, W. D. I. (2002): *Tempskya* – a unique fern from the Cretaceous. – In: Dernbach, U. & Tidwell, W. D. I.: Secrets of Petrified Plants: Fascination from Millions of Years: 153–159; Heppenheim (D'ORO).
- Tidwell, W. D. I. & Wright, W. W. (2003): *Tempskya dernbachii* sp. nov. from Neuquen Province, Argentina, the first *Tempskya* species reported from the Southern Hemisphere. – Rev. Palaeobot. Palynol., **127**: 133–145.
- Tidwell, W. D.; Ash, S. R. & Britt, B. (2010): Oldest known dicotyledonous lianas from the early late Cretaceous of Utah and New Mexico, USA. – In: Gee, C. T. (ed.): Plants in Mesozoic Time: Morphological Innovations, Phylogeny, Ecosystems: 270–291; Indiana University Press.
- Yang, X.; Liu, F. & Cheng, Y. (2018): A new tree fern stem, *Tempskya zhangii* sp. nov. (Tempskyaceae) from the Cretaceous of Northeast China. – Cret. Res., **84**: 188–199.
- Yan, Y.; Yu, X.-Y.; Xu, H.-Y. und Xie, Z.-R. (2023): A unique petrified tree fern from northeast China. – Gems & Gemology, **59**(4): 450–465.

Anmerkungen und Dank

Die Nummern hinter den Abbildungsnummern sind Sammlungsnummern meiner privaten Sammlung, d. h. alle z. B. so (#0371) gekennzeichneten Stücke stammen aus meiner eigenen Sammlung, alle anders gekennzeichneten Stücke stammen aus anderen Sammlungen und sind jeweils mit dem Namen und ggf. der Sammlungsnummer des Besitzers oder Finders versehen.

Mein besonderer Dank gilt Werner Gehlert aus der Lausitz und Georg Schiecke aus Leipzig, die mir wichtige, hier dokumentierte Stücke zur Verfügung gestellt haben. Werner Gehlert danke ich darüber hinaus für seine langjährige, fachlich fundierte Unterstützung sowie für die großzügige Weitergabe seines umfangreichen, auf jahrzehntelanger Erfahrung beruhenden Wissens auf dem Gebiet der Paläobotanik.

Mein besonderer Dank gilt auch PalaeoBiome für die Erstellung der 3d-Grafiken und die Umsetzung all meiner Vorstellungen zu *Tempskya* und die damit verbundene großartige Zusammenarbeit.

Auch Rolf Engelmann vom Botanischen Garten Leipzig möchte ich danken, der mich regelmäßig mit rezenten Pflanzenproben und seinem weitreichenden Wissen über lebendige Farne unterstützt hat.

Zu guter Letzt gilt mein besonderer Dank Prof. Ronny Rößler vom Museum für Naturkunde Chemnitz für die Möglichkeit der Veröffentlichung und die inhaltliche und lektorale Unterstützung und Ergänzung meines paläobotanischen Wissens.

Anmerkungen, Kritik und Ergänzungen senden Sie bitte an info@joernlies.com – herzlichen Dank!