Kelber, K.-P. (2007): Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper (Trias, Ladinium bis Rhätium).- pp. 37-100; In: Schüßler, H. & Simon, T. (eds.): Aus Holz wird Stein - Kieselhölzer aus dem Keuper Frankens.- (Offsetdruck Eppe GmbH), Bergatreute-Aulendorf.

KLAUS-PETER KELBER

IV. *Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper* *(Trias, Ladinium bis Rhätium)*

1 *Einleitung*

Unter den seit Generationen gesammelten Keuperfossilien sind die zahlreichen Funde von silifiziertem Holz besonders hervorzuheben, weil sie – oft zu farbenprächtigen Scheiben gesägt und poliert – schon von alters her das ästhetische Empfinden der Menschen entzückt haben. Andererseits, im Gegensatz zu den zerfallsgefährdeten zarten Abdruckfossilien aus tonig-siltiger Gesteinsmatrix, konnten die Kieselhölzer durch ihre robuste Härte auch wechselvolle Zeitenläufe in zahlreichen privaten und musealen Sammlungen unbeschädigt überstehen. Allerdings schlummert in diesem riesigen Reservoir vorhandener Exponate die alles entscheidende pflanzenanatomische Information in vielen Fällen noch unentdeckt in den Stücken, denn nur von einer vergleichsweise geringen Anzahl konnten bislang orientiert geführte Gesteinsdünnschliffe hergestellt und damit einhergehende holzanatomische Untersuchungen durchgeführt werden.

Schon 1737 berichtet JOHANN SEBASTIAN ALBRECHT über versteinertes Holz aus dem Keuper von Coburg: *„... dass ein großes Stück, oder besser der Stamm eines versteinerten Baumes gefunden worden, von dem die Höhe einen Fuß und 8 Zoll, die Breite einen Fuß und 6 Zoll Nürnberger Maßes, das Gewicht aber mehr als 3 Zentner beträgt. Sein Mark verläuft nicht im Zentrum, sondern wie bei natürlichen Stämmen, exzentrisch. Unzweifelhafte Spuren von Ästen und einer der Versteinerung vorausgegangenen Fäulnis wurden gefunden ..."* (deutsche Übersetzung aus dem Lateinischen, zitiert aus FREYBERG 1932: 104). Diese wahrscheinlich älteste paläobiologische Beobachtung und Schlussfolgerung über ein Keuper-Kieselholz spielte dazumal jedoch noch keine Rolle, weil sich Paläontologie und Paläobotanik erst ab der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts und mit rasanter Entwicklung dann im 19. Jahrhundert als Teilgebiete der geologischen und biologischen Wissenschaften etablieren konnten.

Merkantile Interessen standen zunächst bei den Kieselholzfunden im Vordergrund. Im 18. Jahrhundert fertigten die herzoglichen Steinschleifer zu Coburg aus Kieselholz Tabatieren, Stockknöpfe und „Frauenzimmerschmuck". Immense Vorräte von Kieselhölzern wurden zur Weiterverarbeitung zusammengetragen. TOBIAS CONRAD HOPPE beschrieb 1751 die Verhältnisse im Herzogtum Coburg: *„Der große Vorrat von diesem versteinerten Holze, welchen daselbst Ihro Herzogl. Durchl. besitzen und in dero Residenz mir haben zeigen lassen, hat mich in große Verwunderung gesetzt. Es besteht dieser Vorrat in etlichen 1000 Centnern, worunter Stämme und Klötzer sind, welche zwey bis drey Mann dick sind"* (zitiert nach FREYBERG 1932).

Noch bis in die jüngste Zeit hinein waren an den Parkwegen und an den Wegeinfassungen zur Veste Coburg Kieselhölzer zu beobachten, die von dem einst reichen Kieselholz-Vorkommen aus dem Keuper von Coburg zeugten.

Nur allmählich begann das Interesse an wissenschaftlichen Fragestellungen zu wachsen. Die ersten wissenschaftlich orientierten Arbeiten über Kieselhölzer aus dem Keuper mussten sich auf eher spekulative Vergleiche von äußeren Formen und Oberflächen mit solchen der rezenten Bäume beschränken (Aspekte zur vorwissenschaftlichen Behandlung der silifizierten Hölzer sind den Arbeiten von FREYBERG [1932: 104] und VOGELLEHNER [1965: 4] zu entnehmen). Erst durch die Erfindung des Gesteinsdünnschliffs und der erfolgreichen erstmaligen Anwendung dieser Technik durch HENRY T. WITHAM (1831) bei permineralisiertem Holz konnte die seriöse Erforschung der zellulären Organisation bei den Kieselhölzern beginnen. Der österreichische Paläobotaniker FRANZ UNGER (1842) beschrieb in seinem Werk *„Chloris protogaea"* mit Hilfe der Dünnschliffmethode als erster auch zwei Koniferen-Taxa aus dem fränkischen Keuper.

Neben den im Zentrum des Interesses stehenden zahlreichen Kieselholz-Funden soll jedoch nicht außer Acht gelassen werden, dass Hölzer in den verschiedensten Erhaltungen fossil überliefert werden können. Dieser Beitrag ist als ein Zustandsbericht gedacht, der einerseits eine Zusammenfassung der bekannt gewordenen unterschiedlichen Erhaltungsformen von fossilem Holz aus dem Keuper der germanotypen Trias geben will, darüber hinaus aber auch auf Perspektiven und paläobiologische Interpretations-Ansätze hindeutet, die sich von neuen Funden aus dem süddeutschen Keuper herleiten lassen oder sich aus der Auswertung von Kieselholzfloren anderer Gebiete und anderer geologischer Systeme ergeben haben.

Abb. 1
Inkohltes Treibholz, Grenzdolomit, Unterer Keuper (Erfurt-Formation). Kanalbau Nähe Bahnhof, Prichsenstadt
Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg

2 *Holz in Abdruck-, Steinkern-, Gagat- und Holzkohlenerhaltung*

Zunächst soll auf Holzfunde in organischer Erhaltung näher eingegangen und deren geologisches Schicksal näher beleuchtet werden. Holzreste, die durch frühzeitige Sedimenteinbettung der Einwirkung des Sauerstoffs und damit der völligen Zersetzung durch Pilz- und Mikrobentätigkeit entzogen wurden, waren im Verlauf der nachfolgenden geologischen Zeiträume starkem Gebirgsdruck ausgesetzt. Hierdurch kam es zur Komprimierung und schließlich zur Inkohlung des pflanzlichen Materials, d. h. durch den Stoffaustausch kam es zu einer relativen Anreicherung von C und zu einer Verarmung an O und H; Methan, Wasser und CO_2 wurden freigesetzt. Unter Erhöhung von Druck und Temperatur kann dieser Abbau graduell bis auf fast reinen Kohlenstoff weitergehen. Der kontinuierlich voranschreitende Vorgang der Inkohlung ist irreversibel.

Durch die lokale Anreicherung von pflanzlichem Material kam es im Keuper zur Bildung von unreinen Kohlen. Kleine Kohlelinsen und geringmächtige Kohleflöze sind vor allem aus dem Unteren Keuper (Er-

5 cm

furt-Formation, siehe Abb. 3e), aber auch aus dem Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Stubensandstein (Löwenstein-Formation) und dem Rhät bekannt geworden. Diese Vorkommen waren in der Vergangenheit oft der Anlass zu riskanten Bergbau-Unternehmungen, die aber nur in den seltensten Fällen zum Erfolg geführt haben (VOIGT 1802; KLARMANN 1921; FRANK 1949; STUBENRAUCH 1965). Die starke Verunreinigung der Kohlenflöze und kohligen Tone durch Pyrit (vgl. Abb. 3i) führte zur Weiterverarbeitung der pyritreichen Schichten in Röstereien und Siedereien, wo als begehrtes Endprodukt Alaun und Vitriol gewonnen wurde (VOIGT 1802: 82; FREYBERG 1932: 80; WEBER 1996).
Die lignifizierten Bestandteile bzw. die Mazerale der Kohlen (die die Kohle aufbauenden organischen Gefügebestandteile) aus dem Keuper sind kohlenpetrographisch bislang noch wenig untersucht. PÖPPELREITER konnte in einem Anschliffpräparat aus dem Unteren Keuper Cutinit, Sporinit und Vitrodetrinit nachweisen (PÖPPELREITER 1999). Reflexionsmessungen an Vitrinit-Partikeln aus dem Unteren Keuper gaben Hinweise auf den Inkohlungsgrad und den geothermischen Gradienten der kleinen Kohlevorkommen. Hieraus konnte die Versenkungstiefe bzw. die Mächtigkeit der ehemaligen Deckschichten errechnet werden, die in der geologischen Vergangenheit über den heute zutage tretenden Unterkeuper-Kohlevorkommen sedimentiert waren, aber in jüngerer Zeit der Erosion zum Opfer gefallen sind (BACHMANN et al. 2002).

Abb. 2
Abdrücke von Holz an der Unterseite eines fluviatilen Rinnensandsteins. Coburger Sandstein (Hassberge-Formation).
Steinbruch VETTER, Schönbachsmühle, Ebelsbachtal

2.1 Kohlige Holzabdrücke

In allen Sandsteinhorizonten aus dem Keuper können immer wieder an der Basis der fluviatilen Rinnen größere Lagen inkohlter Holzfragmente beobachtet werden, die ehemals unter hochenergetischen Bedingungen transportiert worden sind (Abb. 2; siehe auch MADER 1990, Taf. 81;

Abb. 3 (Seite 41)
Abdruck-, Steinkern- und Gagaterhaltung von Holz aus dem süddeutschen Keuper (Maßstab jeweils 1 cm).

a) Steinkernerhaltung von Koniferenholz, „Voltzia coburgensis". Der Steinkern steckt noch im Sandstein. Steinbruch an der Passmühle, Ebelsbachtal
Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg

b) Abdruck von Holz, Coburger Sandstein (Hassberge-Formation), Steinbruch an der Passmühle, Ebelsbachtal
Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg

c) Herausgewaschene Gagat-Klasten, Rhätium, Tongrube Muggenbach bei Coburg *Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg*

d) Vergrößerung aus Abb. 3c rechts. Fettglanz und muscheliger Bruch von Gagat.

e) Geringmächtiges Kohleflöz, Unterer Keuper (Erfurt-Formation), Werksandsteinbruch Schleerieth (Maßstab: Hammer, Bildmitte). Im oberen Bildteil die Basis der Albertibank *Foto: K.-P. KELBER, (2006)*

f) Abdruck des Farnstammes „Chelepteris strongylopeltis SCHENK" Unterer Keuper (Erfurt-Formation), Estenfeld
Sammlung: Paläont. Inst. Univ. Würzburg, Nr. PIW F933; Original zu SCHENK 1858, 1863/64

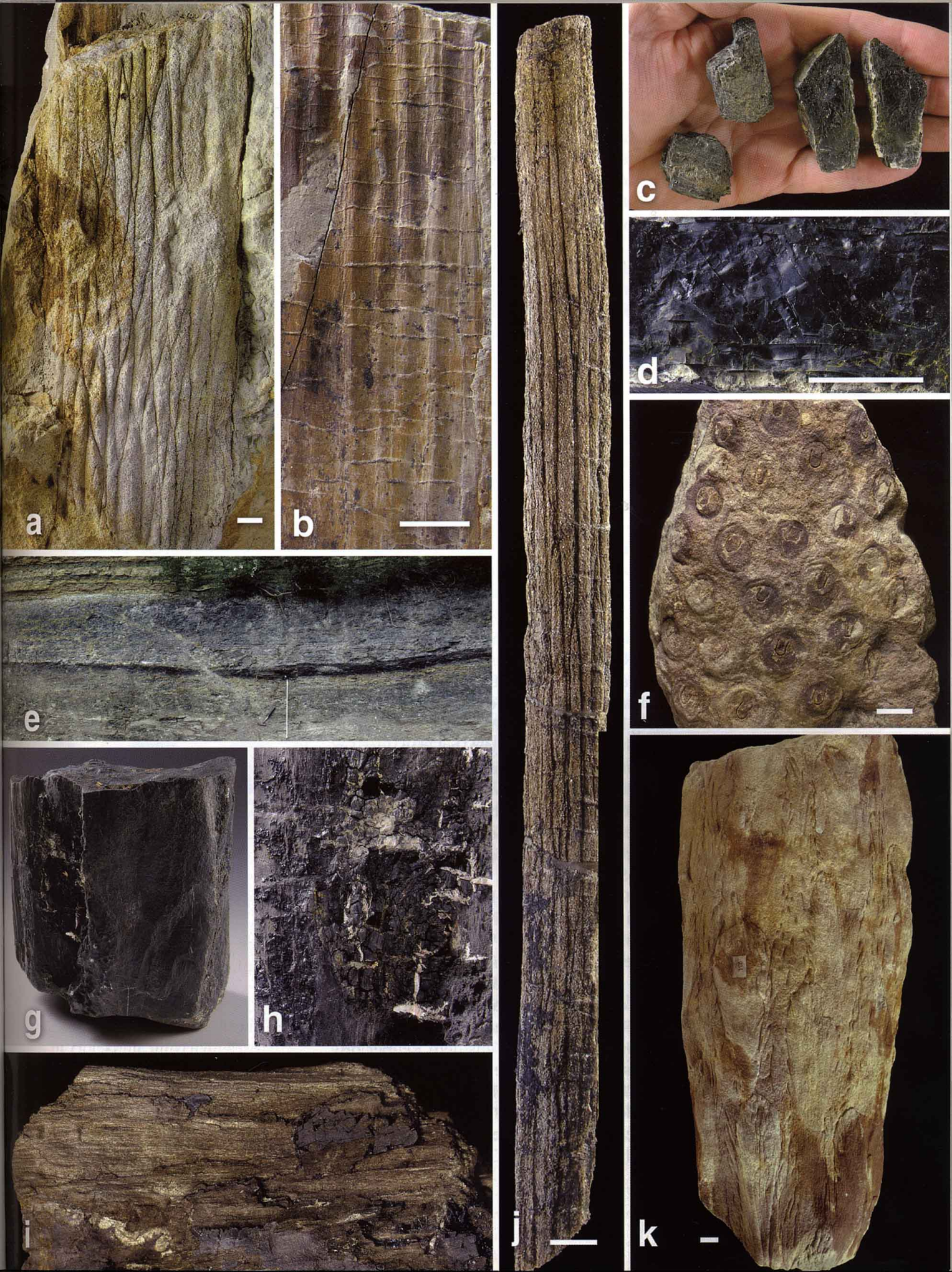
g) Silifizierter Kernbereich eines Holzes, ehemals umhüllt von inkohlten Holzpartien. Lautertal-Eisenlautern, Löwensteiner Berge *Sammlung: H. WREDE, Adolzfurt, Nr. 306*

h) Detail aus Abb. 3g. Anhaftendes gagatisiertes Holz und Schwundrisse, gefüllt durch Baryt (weiß)

i) Gagatisiertes Holz, feinfilzig durchsetzt mit Pyrit. Unterer Keuper (Erfurt-Formation), Vellberg
Finder: DR. E. NITSCH, Stuttgart

j) „Voltzia coburgensis", Steinkernerhaltung von Koniferenholz. Steinbruch an der Passmühle, Ebelsbachtal
Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg

k) Steinkernerhaltung des Farnstammes „Chelepteris macropeltis", Unterer Keuper (Erfurt-Formation), Estenfeld
Sammlung: Paläont. Inst. Univ. Würzburg, Nr. PIW F934; Original zu SCHENK 1863/64


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k

MADER 1995, Taf. 12; KELBER & NITSCH 2005). Das in Abb. 1 abgebildete Treibholz aus dem Grenzdolomit von Prichsenstadt im Steigerwald dokumentiert die charakteristischen Eigenschaften dieser fossilen Überlieferung. Die voluminösen Holzpartien wurden stark zusammengepresst und inkohlt, kleinere längliche Holzspäne sind mehr oder weniger subparallel mit dem großen Stammstück eingeregelt.
Durch die Schrumpfung des inkohlten Holzes während der Fossildiagenese, ursächlich verbunden mit der Kompaktion des halbverfestigten Sediments, kam es zur Bildung von typischen transversalen Schrumpfungsrissen. Im kohligen Abdruck ist die ehemalige Holzsubstanz in kleine eckige Kohlestückchen zerbrochen, letztendlich zerfällt sie zu Kohlemulm. Sie kann auch restlos aus der Gesteinsmatrix herausgewaschen sein. Dann werden die dem plastischen Sediment aufgeprägten Schwundrisse im Gesteinsabdruck sichtbar (Abb. 3b). Inkohlte Pflanzenreste aus dem Felsengips des Gipskeupers scheinen jedoch weniger durch transversale Schwundrisse gekennzeichnet zu sein (Abb. 23).
Außer Koniferenholz wurden im Keuper nur ganz selten verholzte Achsen anderer Pflanzengruppen abgeformt, wie hier die Außenseite des Farnstammes *Chelepteris strongylopeltis* (Abb. 3f) mit den charakteristischen hufeisenförmigen Wedelbasen (Original zu SCHENK 1858, 1863/64). Über die Vielfalt der krautigen Pflanzen aus dem Keuper informiert die Arbeit von KELBER & HANSCH (1995).

2.2 Steinkernerhaltung

Durch die Zersetzung eines Pflanzenrestes im Sediment, aber auch durch die totale Zerstörung des Kernbereichs eines Holzstammes kann ein Hohlraum entstehen, der nachträglich wieder mit feinkörnigem Sediment verfüllt sein kann und dann die äußere Gestalt des ehemaligen zerfallenen Pflanzenteils wiedergibt. In großer Zahl bekannt geworden sind solche dreidimensionalen Steinkernerhaltungen bei den fossilen Schachtelhalmen, die durch ihren Bauplan mit einem zentralen Markhohlraum für diese Erhaltungsform prädestiniert waren. Dort kann man zwischen Marksteinkernen mit gerieften Oberflächen der Gefäßbündel und zwischen Rindensteinkernen mit anhaftenden Abdrücken der Rinden und Blattscheiden unterscheiden (KELBER & HANSCH 1995).
In den Keupersandsteinen (vgl. SCHENK 1863/64: 308), besonders im Coburger Sandstein/Kieselsandstein (Hassberge-Formation), werden Funde von ellipsoid-zylindrischen Steinkernen mit langgestreckt rhombischen Oberflächenbeprägungen (Abb. 3a, 3j) als Stammholz von *Voltzia coburgensis* betrachtet. Diese Erhaltung ähnelt sehr der *Tylodendron*-Erhaltung von Holzfossilien aus dem Paläozoikum (siehe NOLL & WILDE 1999, 2002), allerdings ist dort die Mark-Ausfüllung nur wenige Zentimeter stark. MÄGDEFRAU (1953) weist zu Recht darauf hin, dass Koniferenholz mit stark ausgeprägten Markzonen aus dem Keuper bislang unbekannt geblieben ist. Deshalb sind die hier dargestellten Steinkerne nicht mit den paläozoischen *Tylodendron*-Marksteinfüllungen identisch. Sogar teilverkieselte Hölzer mit einem silifizierten Kernbereich, ähnlich wie in Abb. 3g, tragen zuweilen auf der Oberfläche des verkieselten Holzkernes eine schwache rhomboidale Ornamentation.

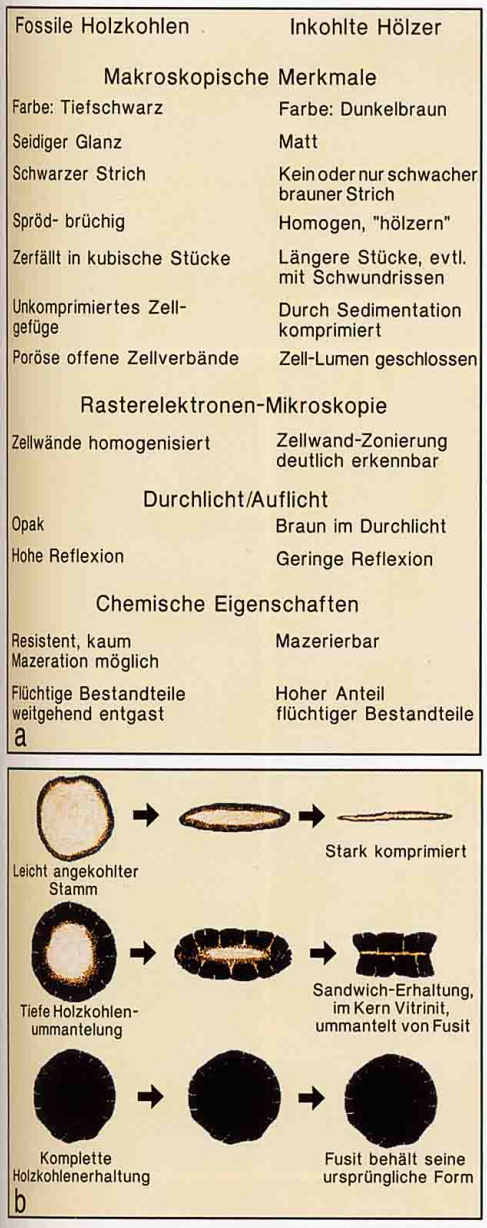


Abb. 4
Die Eigenschaften von fossiler Holzkohle.
a) Synoptische Darstellung wichtiger Eigenschaften gegenüber inkohlten Holzfossilien.
Nach JONES & CHALONER *(1991)*
b) Das Verhalten von leicht bis stark in Holzkohle umgewandelten Holzfossilien bei der Sedimentkompaktion.
Umgezeichnet nach JONES *et al. (1993)*

Immerhin hat der in Abb. 3a abgebildete *Voltzia coburgensis*-Steinkern einen Durchmesser von ungefähr 8 cm. Bei feinkörnigerer Sedimentausfüllung werden auch bei dieser Erhaltungsform zusätzlich dem Sediment aufgeprägte transversale Schwundrisse sichtbar (Abb. 3j). Die Problematik der *Voltzia coburgensis*-Steinkernerhaltung scheint noch nicht in allen Einzelheiten gelöst zu sein. Ein Abriss der bisherigen Erforschungsgeschichte solcher Funde aus dem Keuper wurde von VOGELLEHNER (1965: 62) gegeben.
Die Steinkernerhaltung des Farnstammes *Chelepteris macropeltis* aus dem Unteren Keuper (Erfurt-Formation) von Estenfeld bei Würzburg ist eine absolute Rarität (Abb. 3k). Das Exponat zeigt große, aber entfernt stehende Blattkissen mit ovalen hufeisenförmig gebogenen Blattspurnarben (SCHENK 1863/64).

2.3 Gagaterhaltung

Aus dem Rhät der Tongrube Muggenbach südwestlich von Coburg liegen herausgewaschene kantengerundete Klötzchen von gagatisiertem Holz vor (Abb. 3c, 3d). Gagatfunde wurden ebenso aus dem Stubensandstein Baden-Württembergs bekannt (BACHMANN & GWINNER 1971: 103; KELBER & HANSCH 1995, Abb. 252). Als Gagat wird tiefschwarzes bituminisiertes fossiles Holz von großer Dichte bezeichnet, welches nur bis zum Braunkohlen-Stadium vergelt (stofflich metamorph verändert) wurde und deshalb ein geringes spezifisches Gewicht aufweist. Zuweilen ist gagatisiertes Holz intern durch faserigen Pyrit feinfilzig durchsetzt (Abb. 3i). Auch die kohlige Substanz bei den stark komprimierten Treibhölzern aus dem Grenzdolomit kann als Gagat angesprochen werden (Abb. 1), des Weiteren die inkohlten Randpartien bei nur partiell permineralisierten Kieselhölzern (Abb. 3h). Allerdings dürfen die gagatisierten Hölzer (Leichtbraunkohlen) nicht mit schwarz eingefärbten Kieselhölzern verwechselt werden. Nur nebenher konnten einige wenige kohlig erhaltene Reste des Holzkörpers von *Voltzia coburgensis* durch VOGELLEHNER (1965: 61) paläoxylotomisch untersucht werden. Kohlenpetrologische oder genauere paläoxylotomisch-paläobotanische Bearbeitungen der Gagathölzer aus dem Keuper liegen bislang noch nicht vor.
Wegen ihrer leichten Schnitzbarkeit, besonders aber wegen ihres Glanzes, sind Gagat-Holzfossilien schon in prähistorischer Zeit zu Schmuckperlen verarbeitet worden. Gagat aus dem Posidonienschiefer (Toarcium) von Schwäbisch Gmünd war der Rohstoff, aus dem in späterer Zeit Rosenkränze hergestellt wurden. In England wird Gagat als „jet" bezeichnet. Die Vorkommen aus der Umgebung der Hafenstadt Whitby in Yorkshire waren der Ausgangspunkt einer blühenden Schmuckindustrie in der viktorianischen Zeit und darüber hinaus. Heutzutage kann Gagat mit den Methoden der Kohlenpetrographie und der Auflichtmikroskopie untersucht und nach seinen unterschiedlichen Zusammensetzungen unterschieden werden (ALLASON-JONES & JONES 2001, BECHTEL et al. 2001).

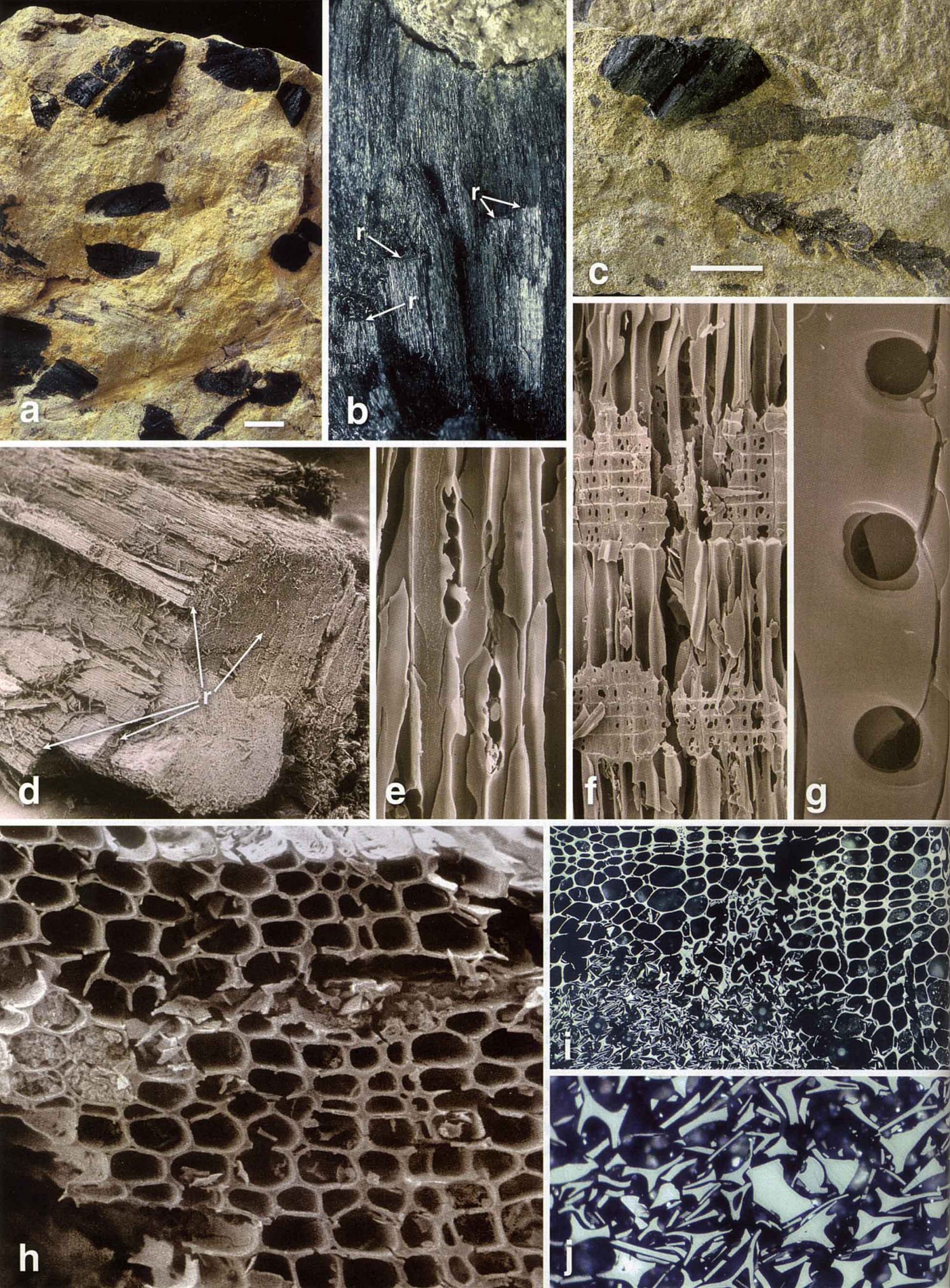

a
b
r
r
r
c
d
r
e
f
g
h
i
j

Abb. 5 (Seite 44)
Fossile Holzkohlen aus dem fränkischen Keuper (Maßstab jeweils 1 cm).

Fundort für Abb. 5a, 5c, 5h: Coburger Sandstein (Hassberge-Formation), Steinbruch an der Passmühle, Ebelsbachtal.

Fundort für Abb. 5b, 5i, 5j: Rhätsteinbruch Heilgersdorf.
SEM-Aufnahmen Abb. 5d-h: Dr. R. Wolf, Biozentrum Univ. Würzburg
(alle Exponate Sammlung K.-P. Kelber, Würzburg)

a) Unverdrückte isoliert im Sediment liegende Holzkohle-Klasten.
b) Seidig glänzende fossile Holzkohle mit rechtwinkeligen Bruchflächen (Pfeile „r").
c) Die unkomprimierte Einbettung eines Holzkohle-Klasten im Vergleich zu einem stark kompaktierten und inkohlten Koniferenzweig (im Bild rechts unten).
d) SEM-Foto, rechtwinkelige Bruchflächen (Pfeile „r") und sprödsplitterige Absonderungen eines kleinen fossilen Holzkohle-Klötzchens.
e) SEM-Foto, Markstrahlen (Holzstrahlen) in tangentialer Ansicht.
f) SEM-Foto, Holztracheiden (senkrecht) und Markstrahlen (waagrecht) in radialer Ansicht. Bemerkenswert ist die klare Konturierung der Kreuzungsfeldtüpfel.
g) SEM-Foto, radiale Ansicht, Hoftüpfel.
h) SEM-Foto, offene Tracheidenlumen. Von der Bildmitte bis nach rechts unten zieht sich eine Zuwachszone (kleinere Tracheiden-Lumen).
i) Fossile Holzkohle („Fusit"), stark reflektierend, offene Tracheiden-Lumen. Anschliff, mikroskopische Auflicht-Aufnahme. Im oberen Bildbereich von links nach rechts eine schwache Zuwachszone.
j) Ausschnitt aus Abb. 5i: Zerbrochene Tracheiden, „Bogenstrukturen"-Erhaltung.

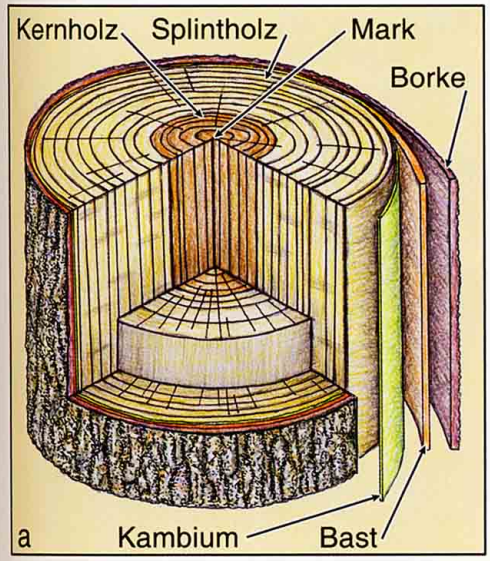
e/fh: Fundort Heilgersdorf, Rhät
g: Fundort Stbr. Brünner, Passmühle, Coburger Sdst.
di: Fundort Stbr. Hahn, Eltmann, Coburger Sandstein

Aus dem Unteren Keuper (Erfurt-Formation, Ladinium), dem Schilfsandstein (Stuttgart-Formation, Karnium), dem Coburger Sandstein (Kieselsandstein, Hassberge-Formation, Karnium) und dem Rhätium konnten mittlerweile fossile Holzkohlenreste geborgen werden (Kelber 1999, 2001). So gut wie immer handelt es sich bei diesen gar nicht zu seltenen Funden, die jedoch in der Vergangenheit offensichtlich übersehen wurden, um isolierte Stücke von kantig-kubischer Gestalt bis zu 3 x 3 x 2 cm (Abb. 5a, 5c, 5d; Abb. 16b, 16c). Sehr oft sind glatte und rechtwinkelige Bruchflächen zu erkennen („r" in Abb. 5b, 5d), ein kennzeichnendes Merkmal, entstanden durch den Vorgang der Pyrolyse.
Alle Funde geben sich schon makroskopisch durch ihren seidigen Glanz (Abb. 5b), ihr poröses Gefüge (Abb. 5h, 5i) und durch ihren sprödsplitterigen Zerfall als Holzkohlen (Fusit, charcoal, fusain) zu erkennen. Hochgradig fragmentierte fossile Holzkohlenpartikel sind in den Anschliffen bei kohlenpetrographischen Untersuchungen, z. B. in den relativ unreinen Kohlen des Unteren Keupers, als äußerst hell reflektierende Partikel unter dem Mikroskop wahrzunehmen. Im Gegensatz zu gewöhnlichen Pflanzenfossilien, die bei der Fossilgenese stark zusammengepresst und letztendlich als kohlige Abdrücke vorliegen, bleiben die fossilen Holzkohleklasten von der Sedimentkompaktion gänzlich unbetroffen (Abb. 4b; Abb. 5a, 5c, 5d).
Allerdings soll nicht unerwähnt bleiben, dass bei natürlichen Wildfeuern auch häufig Übergänge zwischen nur wenig verändertem Holz und eindeutiger Holzkohle vorkommen können. Nur äußerlich von der Holzkohlenumwandlung betroffene Hölzer zeigen dann im inneren Kernbereich, fossil geworden, den Zustand von Semifusinit oder von Vitrinit (Jones et al. 1993).
Von besonderer Relevanz ist bei den Holzkohlen der Zustand der Tracheidenwand im Querschnitt. Diese setzt sich bei den Koniferen, wie in Abb. 6b schematisch dargestellt, aus der Mittellamelle (ML, im mikroskopischen Bild meist von der dünneren Primärwand PW nicht zu trennen), und der Sekundärwand (S) zusammen, die sich wiederum in einen dünneren inneren (S_3) und äußeren (S_1) Bereich gliedert und deren innerer Bereich, die Sekundärwand 2 (S_2), am dicksten ist. Im Gegensatz zu den lignitischen Holzfossilien ändert sich nach der Umwandlung von Holz zu Holzkohle durch den Vorgang der Pyrolyse das mikroskopische Bild: Bis zu einer Feuertemperatur von 280°C bleibt die Mittellamelle im Endprodukt noch sichtbar. Das betroffene Holzgewebe kann dann kohlenpetrographisch als Vitrinit oder Semifusinit erkannt werden (siehe Abb. 4b). Zwischen Temperaturen von 280 und 320°C homogenisieren die einzelnen Zellwände, dann ist keine Differenzierung im mikroskopischen Bild mehr möglich. Bei kohlenpetrographischer Ansprache handelt es sich hierbei um Fusit. Bei höheren Feuertemperaturen, ab 370°C, beginnen die homogenisierten Holz-Zellwände zunehmend wieder auseinander zu reißen, sichtbar durch Sprünge, die durch den Verlauf der ehemaligen Mittellamelle geführt werden (Jones et al. 1993; Scott 2000). Der Zustand der Tracheidenwand-Homogenisation ist bei den fossilen Holzkohlen aus dem Keuper verwirklicht (Abb. 5h-j), auch die

Sprünge im Bereich der Mittellamelle nach höheren Temperaturen sind bei machen Stücken teilweise sichtbar (vgl. KELBER 2003: 50).
Ein weiteres kennzeichnendes Merkmal der Holzkohlen sind außerdem die unverfüllten Tracheiden-Lumen, die allerdings kollabiert sein können (Abb. 5h, 5i; Abb. 16e, 16f). Die zerbrochenen und isoliert im Sediment eingebetteten Zell-Lumen-Fragmente zeigen dann im Querschnitt die typischen Formen der sogenannten „Bogenstrukturen" (Abb. 5j). Die wichtigsten Zuordnungskriterien der fossilen Holzkohlen im Vergleich mit lignitischen Holzfossilien sind in Abb. 4a dargestellt.
Im Vergleich zu den eher schwierig zu gewinnenden pflanzenanatomischen Bildern aus den silifizierten Schliff-Fossilien präsentieren sich die biologischen Merkmale der fossilen Hölzer in Holzkohlenerhaltung in detailreicher Schärfe. Unter dem Auflichtmikroskop, besonders aber unter dem Raster-Elektronenmikroskop („Scanning Electron Microscope", SEM), sind die dreidimensional erhaltenen Markstrahlen und die Hof- und Kreuzungsfeldtüpfel ausgesprochen gut erkennbar (Abb. 5e-g). Die mikroskopisch näher untersuchten Proben gehören zur Gattung *Dadoxylon*. Auch teilweise ausgeprägte Zuwachszonen lassen sich in den Präparaten gut unterscheiden (Abb. 5h).
Weil das durch den Vorgang der Pyrolyse in Holzkohle umgewandelte Holz sich mikrobiologisch so gut wie überhaupt nicht zersetzen kann, andererseits durch die hohlen Tracheiden-Lumen aber lufterfüllt und damit schwimmfähig geworden ist (NICHOLS et al. 2000), wurden gelegentlich Holzkohlenklasten vor ihrer endgültigen Einbettung durch den Transport im fließenden Wasser abgeschliffen und gerundet. Solche Stücke sind im Schilfsandstein (Stuttgart-Formation) des Steigerwalds in Franken gefunden worden. Einer außergewöhnlichen Fossillagerstätte entstammen die eingeschwemmten fossilen Holzkohlen des „versteinerten Torfes" von Konhalden (siehe Kapitel 3.2.2). Zur paläoökologischen Bedeutung der fossilen Holzkohlenfunde siehe Kapitel 6.3.

3 *Permineralisiertes Holz*

Je nach seinem Versteinerungsmittel kann permineralisiertes Holz als verkieseltes oder silifiziertes Holz, vererztes Holz, phosphorisiertes Holz oder calcitisiertes Holz angesprochen werden. Paläobotanisch sind permineralisierte Fossilien von außerordentlichem Wert, weil hier in vielen Fällen der pflanzenanatomische Feinbau mit seinen feinsten Einzelheiten erhalten geblieben ist. Der komplexe Vorgang der Permineralisation von Pflanzenresten wird auch als Intuskrustation bezeichnet. Verursacht wurde diese Erhaltungsform durch mineralhaltige Lösungen, die, von der umhüllenden Gesteinsmatrix kommend, in das Pflanzenfossil diffundierten und dabei die zellulären Strukturen teilweise oder ganz ersetzt haben.
In verstärktem Maße werden neuerdings in der Paläobotanik die Methoden der Biomechanik und Funktionsmorphologie als Hilfsmittel zum besseren Verständnis der Wuchsform fossiler Pflanzen eingesetzt (NIKLAS & SPECK 2001). Zur Überprüfung dieser Daten ist das Studium der permineralisierten Pflanzenfossilien unverzichtbar.



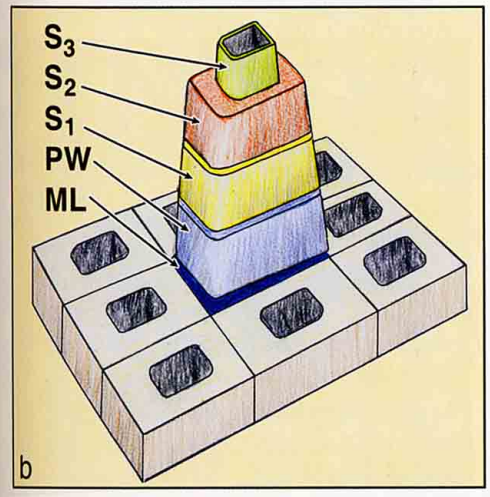


Abb. 6.
Der Feinbau von Holz
(umgezeichnet nach SELL & ZIMMERMANN 1998)

a) Das makroskopische Gefüge von Holz am Beispiel eines angeschnittenen Stammes einer Kiefer. Vom Kambium (grün) wächst neues Holzgewebe nach innen.

b) Schematische Darstellung der einzelnen Schichten der Holztracheiden-Zellwand.
ML = Mittellamelle (Verbindungsschicht zwischen 2 Zellen);
PW = Primärwand (sehr dünn, lichtmikroskopisch nicht ersichtlich);
S = Sekundärwände. Die Sekundärwand 2 (S_2) ist besonders stark entwickelt.

3.1 Pyrit- und Brauneisenerhaltung

Im Spektrum der verschiedenen Erhaltungszustände sind die pyritisierten Pflanzenteile besonders hervorzuheben, weil sie wertvolle Detailinformationen zur zellulären Organisation mancher Keuperpflanzen geliefert haben. Allerdings hat sich der Pyrit (FeS_2) in vielen Fällen in geologisch jüngster Zeit durch Oxidation in Brauneisen umgewandelt (Goethit, „Limonit-Erhaltung"); trotzdem blieb die detailreiche pflanzenanatomische Information in vielen Fällen erhalten.

Schon BORNEMANN (1856) und SCHMID (1874) berichteten über strukturbietende Holzreste in Pyrit- bzw. Goethit-Erhaltung; sogar von vererzten männlichen Koniferenblüten aus dem Unteren Keuper konnten strukturzeigende Anschliffe gewonnen werden (ROSELT 1956). Strukturerhaltene Keuperhölzer in „Limoniterhaltung" (Goethit, Roteisenstein), wahrscheinlich aus dem Schilfsandstein stammend, liegen vom Höhenrücken des Osing bei Bad Windsheim vor (JAKOB & RUMPEL 1977). Auch diese Holzfossilien waren vermutlich primär durch Pyrit vererzt und sind erst später zu Goethit reduziert worden.

Außergewöhnlich ist die Pyriterhaltung krautiger Schachtelhalme aus dem Unteren Keuper (Erfurt-Formation) von Schleerieth in Unterfranken. Bei verdrifteten Achsen von *Neocalamites merianii* fand der Vererzungsvorgang in huminsauren Gewässern statt, ähnlich in jenen unserer gegenwärtigen Sümpfe. Weil in diesem Milieu Sauerstoff weitgehend fehlte, konnte sich das pflanzliche Gewebe mikrobiologisch nicht zersetzen. Die Pflanzenachsen hatten noch intakte, mit Wasser gefüllte Gefäßbündel, in denen durch die Tätigkeit von Schwefelbakterien Pyrit ausgefällt werden konnte, der schließlich das zelluläre Pflanzengewebe im Bereich der Schachtelhalm-Knotenlinien imprägnierte. Nur durch diese besondere Erhaltung kann der anatomische Feinbau dieser Schachtelhalmschäfte heute mit seinen feinsten Details unter dem Auflicht-Mikroskop studiert werden (BRUNNER & KELBER 1988; KELBER 1990; KELBER & HANSCH 1995).

Vom gleichen Fundort stammen die in Abb. 7 dargestellten pyritisierten Holzreste. Die äußerlich unscheinbaren Hölzer (Abb. 7a, oben) sind von einer rotbraun-rostigen Verwitterungsrinde umgeben. Teilweise ummanteln noch unvererzte Holzpartien, die durch den Gebirgsdruck stark inkohlt wurden, als Kohlemulm den vererzten Holzrest. Sicherlich sind solche Funde – weil gering geachtet – in der Vergangenheit schon von vielen Sammlern liegen gelassen oder einfach übersehen worden.

Allerdings wird die wahre Natur der strukturbietenden Pyrithölzer erst nach aufwendiger Präparation offenbar. Über unterschiedliche Untersuchungs- und Präparationsmethoden pyritisierter Pflanzenfossilien wird in den Arbeiten von KRÄUSEL (1950), STEIN et al. (1982), KENRICK (1999), POOLE & LLOYD (2000) und UHL (2004) berichtet.

Die hier gezeigten Stücke aus dem Top des Werksandsteins des Unteren Keupers von Schleerieth wurden tangential, radial oder quer zur Längsachse orientiert mit einer Diamantsäge in Scheiben geschnitten (Abb. 7a, vorne links), in Kunststoff eingegossen (Abb. 7a, vorne rechts), graduell mit immer feinerem Schleifpulver geschliffen und schließlich streifenfrei auf Hochglanz poliert. Dann sind unter dem Auflichtmikroskop schon in

der Übersicht die zentripetal zulaufenden Ketten der Holztracheiden ersichtlich (Abb. 7b). Bei stärkerer mikroskopischer Vergrößerung, unter Verwendung von Ölimmersions-Objektiven, tritt der gelbliche Pyrit mit hohem Kontrast gegenüber dem nicht so stark reflektierenden, eher blaugrauen Goethit der Zellwände hervor (Abb. 7c). Allerdings verschleiern die willkürlichen Grenzen der anorganischen Oxidation im Übergang vom Pyrit zum Goethit bzw. zu den Hohlräumen im Anschliff (im Bild: schwarz) die wahre biologische Information. Erst der Einsatz von zwei Polfiltern nach dem Prinzip der gekreuzten Nicols – ein Polfilter am Austritt der Leuchtfeldblende am Mikroskop, ein weiterer Polfilter gekreuzt im Strahlengang des Objektivs – lässt bei streng gekreuzter Anwendung den Bau der Holztracheiden kontrastreich hervortreten (Abb. 7d). Bei leichter Entkreuzung der beiden Polfilter am Mikroskop treten die schwarzen Bildteile zurück, der gemilderte Bildkontrast lässt den biologischen Bauplan der Holztracheiden am besten erkennen (Abb. 7e).

Bei noch stärkerer Vergrößerung (Abb. 7f) ist sowohl die unterschiedliche Erzfüllung der Tracheiden-Lumen als auch die Differenzierung der Tracheidenwand ausgezeichnet wahrnehmbar. Es ist ersichtlich, dass an vielen Stellen die Mittellamelle der Tracheiden durch Pilzfraß entfernt ist. Honiggelb gefärbte Erzausfüllungen der Tracheiden bestehen teilweise aus sogenannten Pyrit-Framboiden („P" in Abb. 7g; siehe auch das mit vielen Pyritframboiden ausgefüllte Zell-Lumen in Abb. 7d und 7e, jeweils rechte obere Bildecke).

Der komplexe Vorgang der Pyritisierung von Hölzern oder anderen fossilen Pflanzenorganen konnte erst unlängst präziser in seinen Einzelheiten erforscht werden (Grimes et al. 2002). Generell sind mehrphasige Prozesse verantwortlich, bei denen es, abhängig vom kleinräumigen anaerobischen Milieu des Gewässers mit wechselnden ph- und Eh-Werten, zur Ausscheidung von Pyritframboiden, dicht gepackten Lagen von euhedralem bis subhedralem oder mikrokristallinem Pyrit in den pflanzlichen Zellen kommen kann.

Abb. 7 (Seite 49)
Holz in Pyrit- und Goethit-Erhaltung aus dem Werksandstein des Unteren Keupers (Erfurt-Formation) von Schleerieth.

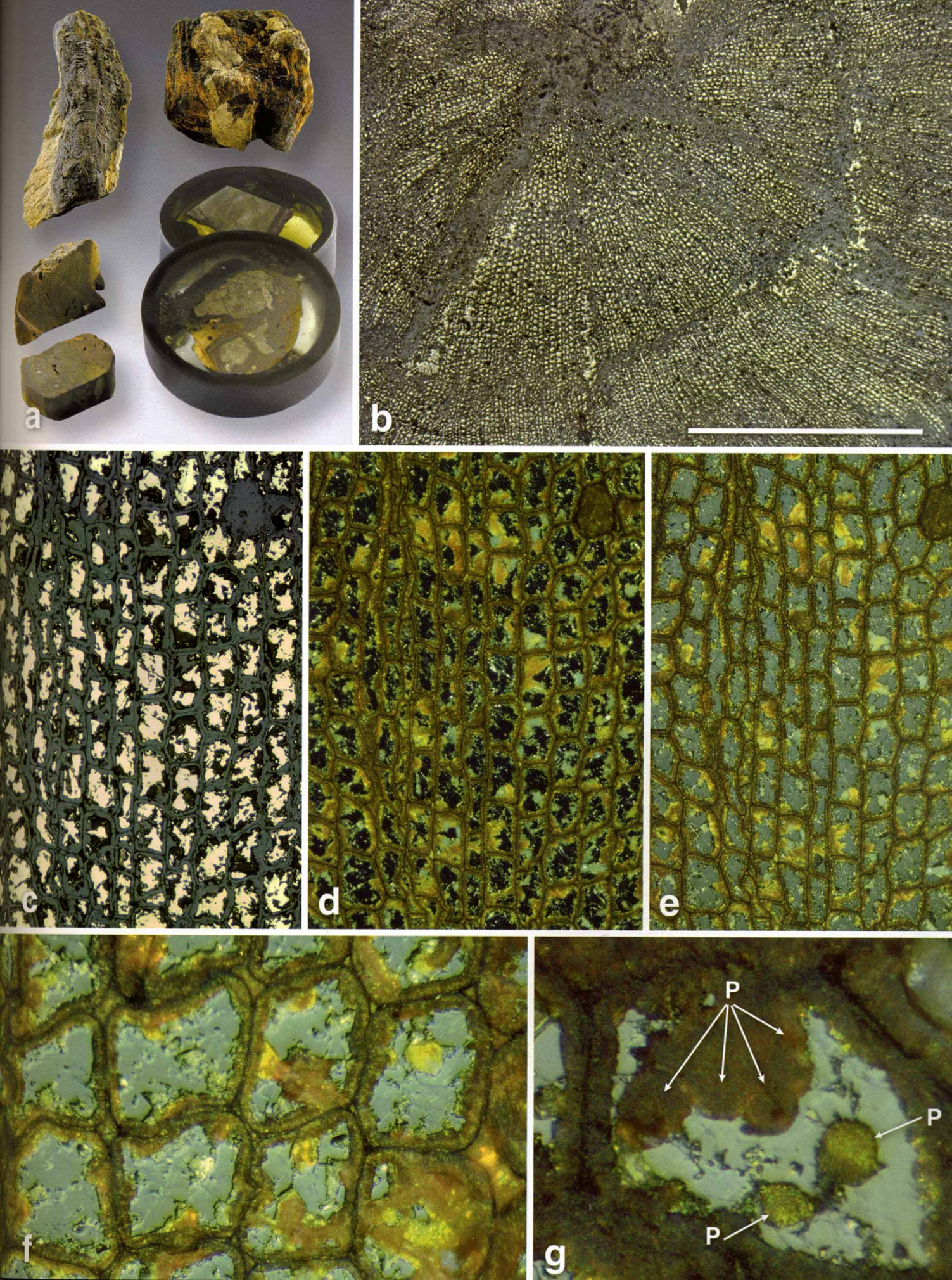
Abb. 7c-g: Mikroskopische Aufnahmen, Auflicht, Öl-Immersion.
Sammlung: K.-P. Kelber, Würzburg

a) Die Herstellung von polierten Erzanschliffen in verschiedenen Stufen. Scheibendurchmesser des Präparats im Bild rechts unten: 4 cm.
b) Querschnitt, polierter Erzanschliff, Präparat SCHL-805a. (Maßstab 2 mm)
c) Ausschnitt aus Abb. 7b: Blaugrau = Zellwände in Goethit-Erhaltung; Gelb = Pyrit.
d) Gleicher Ausschnitt wie Abb. 7c: Gekreuzte Nicols.
e) Gleicher Ausschnitt wie Abb. 7c: Gekreuzte Nicols, schwach entkreuzt.
f) Ausschnitt aus Abb. 7b: gekreuzte Nicols, schwach entkreuzt. Durch selektiven Pilzfraß ist die Mittellamelle teilweise herausgelöst.
g) Ausschnitt aus Abb. 7b: „P" = Pyrit-Framboide.

3.2 SiO_2-Permineralisation

Kieselhölzer konnten horizontal eingebettet in den Sandsteinkörpern des Schilfsandsteins (Stuttgart-Formation), Coburger Sandsteins (Kieselsandstein, Hassberge-Formation) und des Burgsandsteins (Stubensandstein, Löwenstein-Formation) nachgewiesen werden (Jakob 1972, Emmert & Selmeier 1969; siehe auch Etzold & Schweizer 2005). Allerdings gehören größere kompakte Stammfragmente zu den Seltenheiten. Unmittelbar aus dem Schilfsandstein geborgene Kieselhölzer sind innerhalb dieses Schichtenstapels an kein bestimmtes stratigraphisches Niveau gebunden (Emmert & Selmeier 1969).

Die silifizierten Hölzer (z. B. Abb. 10, 12a, 14) können nach ihrer äußeren Erscheinung und nach ihrem Erhaltungszustand, nach ihrer Färbung und nach den Varietäten der auskristallisierten Quarze sowie nach der Paragenese der Begleitminerale ganz unterschiedliche Erscheinungsbilder aufweisen (Rumpel 1979). Diese Merkmale sind allerdings


a
b
c
d
e
f
g
P
P
P

nicht ursächlich mit dem anatomischen Bauplan der Hölzer in irgend einer Weise verknüpft.

Ein interessanter Mischtypus der fossilen Erhaltung ist in Abb. 3g abgebildet. Hier ist nur der Stammkern silifiziert, der äußere Holzmantel wurde in stark inkohlter Form fossil überliefert. Beide Erhaltungsformen gehen nicht ineinander über, sie sind vielmehr messerscharf von einander getrennt. Zuweilen trägt die Oberfläche solcher silifizierten Holzkerne eine schwache *Tylodendron*-artige Ornamentation an der Oberfläche. Allerdings liegt der äußere Stammbereich solcher Stücke, weil zu Kohlegrus und Kohlemulm zerbröselt, heute meistens nicht mehr vor. Kleine noch anhaftende kohlige Holzpartikel belegen jedoch

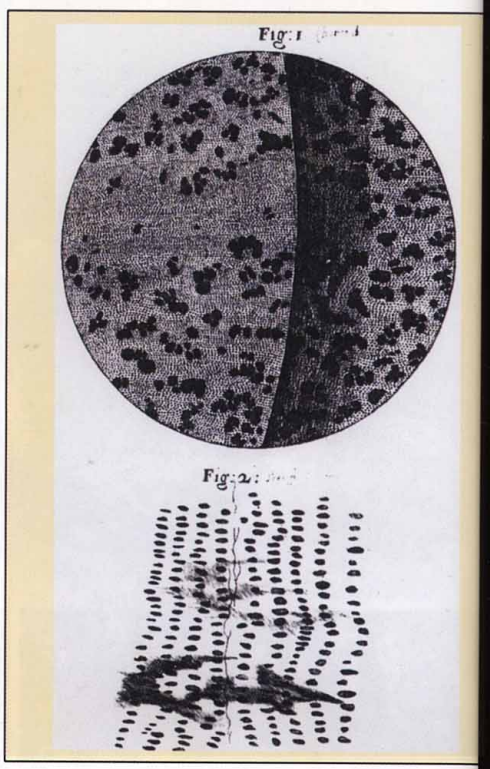


Abb. 8
Die früheste bildliche Darstellung fossiler Holztracheiden aus einem Gesteinsanschliff (= „Fig. 2"), im Vergleich zur Struktur von Holzkohle, gewonnen aus rezenten Bäumen (= „Fig. 1").

Aus Robert Hooke *1665, „Micrographia" (aus* Rudwick *1972)*

Abb. 9 (links)
Die verschiedenen Arbeitsschritte bei der Herstellung von Dünnschliffen verkieselter Hölzer.

Abb. 10 (rechts)
Kieselholz aus dem Stubensandstein (Löwenstein-Formation) von Baierbach bei Öhringen.

Sammlung: H. Wrede*, Adolzfurt*

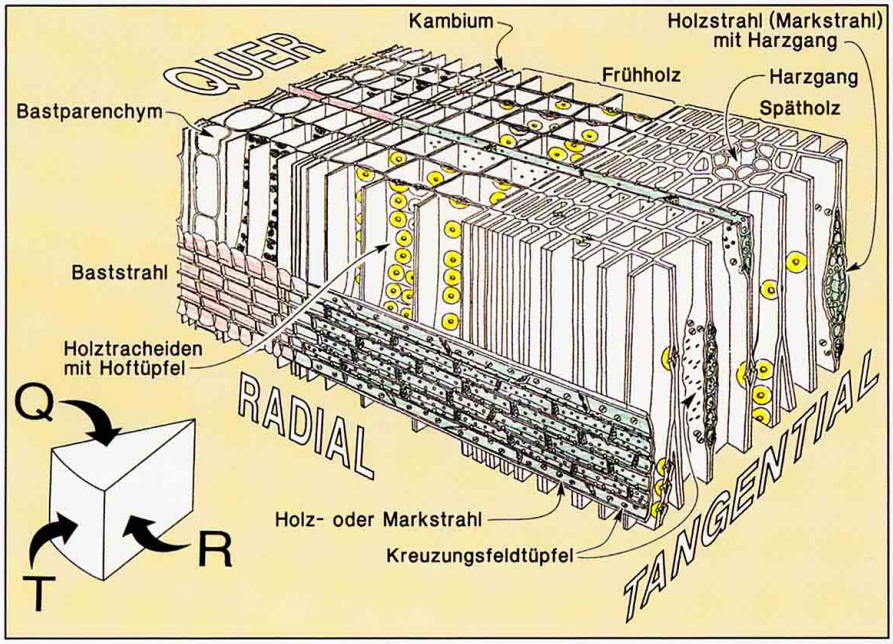


Abb. 11 (links)
Der zelluläre Feinbau eines Nadelholzes im Blockbild-Schema
Nach MÄGDEFRAU, verändert; aus KELBER & HANSCH (199
Tracheiden-Hoftüpfel (gelb) als Membranventile wirkend. Die Orientierung der einzelnen Schnittlagen: Q = Quer T = Tangential, R = Radial

Abb. 12 (Seite 53)
Dünnschliff-Aufnahmen von Kieselhölzern aus dem süddeutschen Keuper.
a) Kieselholz, Schuckhof, Blaufelden (Maßstab 1 cm)
(Sammlung: H. SCHÜSSLER, Rot am See)
Abb. 12b-d: Mikroskopische Aufnahmen, Durchlicht, Dünnschliffe aus Exponat 12a.
b) Tracheiden im Querschliff, in der Mitte ein Markstrahl.
c) Vergrößerung aus Abb. 12b. Die Mittellamelle (ML) und Sekundärwand 3 (S_3) ist partiell durch Pilzfraß zerstört, sichtbar wird die ringförmige Sekundärwand 2 (S_2). Siehe hierzu auch Abb. 17b.
d) Tangentialansicht, Blattspur. Abb. 12e-g. Mikroskopische Dünnschliff-Aufnahmen von Koniferenholz im Durchlicht. Fundort: Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Leippersberg bei Bühlerzell.
Finder: S. NIKEL, Bühlerzell
(Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg)
e) Radialschliff (Büh-003), Kreuzungsfeld mit Kreuzungsfeldtüpfel (linker Bildbereich) und Hoftüpfel (rechter Bildbereich). Spiralstreifung links und rechts sichtbar.
f) Querschliff (Büh-004) Ausschnitt aus Abb. 16b), Zuwachszone. Im unteren Bildbereich Spätholz, im oberen Bildbereich ist Frühholz zu sehen. Drei Markstrahlen (Holzstrahlen) in der Bildmitte ziehen sich von oben nach unten.
g) Tangentialschliff (Büh-009) mit angeschnittenen Markstrahlen. Außerdem ist erkennbar, dass die Holztracheide eine begrenzte Länge haben und an ihren Enden spitz auslaufen.

sicher in Abb. 3h den fossilen Werdegang. Auf teilverkieselte Holzfossilien machten bereits EMMERT & SELMEIER (1969: 77) aufmerksam. Das Vorhandensein solcher Fossilien steht im Widerspruch zu Modellvorstellungen, wonach die Permineralisierung durch mineralhaltige Lösungen an den Hölzern generell von außen nach innen erfolgt sein soll. Besonders im Südwesten des Keuperausstrichs treten verkieselte Hölzer auch gerne in Kohleschmitzen auf (VOGELLEHNER 1965).
Auf die Beantwortung der Frage nach den komplexen Wirkungszusammenhängen bei der SiO_2-Permineralisation sowie nach der Herkunft des SiO_2 in den Keuperschichten soll hier nicht näher eingegangen werden, siehe hierzu KELBER & HANSCH (1995: 117), GÖTZE & RÖSSLER (2000), RÖSSLER (2002) und den Beitrag von A. BARTHOLOMÄ in diesem Band. Auf SiO_2-Horizonte im Keuper wurde in MADER (1990: 1079) hingewiesen.
Allerdings ergibt sich aus der nahezu unverdrückten dreidimensionalen Erhaltung der meisten Keuper-Kieselhölzer ein Hinweis zum zeitlichen Geschehen der Permineralisation. Diese kann nicht unter allzugroßer Sedimentbedeckung geschehen sein, weil sonst die Hölzer stärkere Deformationsspuren durch die Kompaktion der auflastigen Sedimente zeigen müssten. Spätere Stoffumsetzungen, Sammelkristallisationsphänomene oder weitere Imprägnierungen oder Intuskrustationen waren jedoch im Verlauf der nachfolgenden Zeit immer möglich.

3.2.1 Welche Lagerstätten-Typen von silifiziertem Holz sind aus dem Keuper bekannt geworden?

Nicht allzu häufig konnten bisher Kieselholzfunde direkt in den Sandstein-Horizonten des Keupers dokumentiert werden. Ein eindrucksvolles Beispiel liegt aus dem Schilfsandstein (Stuttgart-Formation) von Ober-

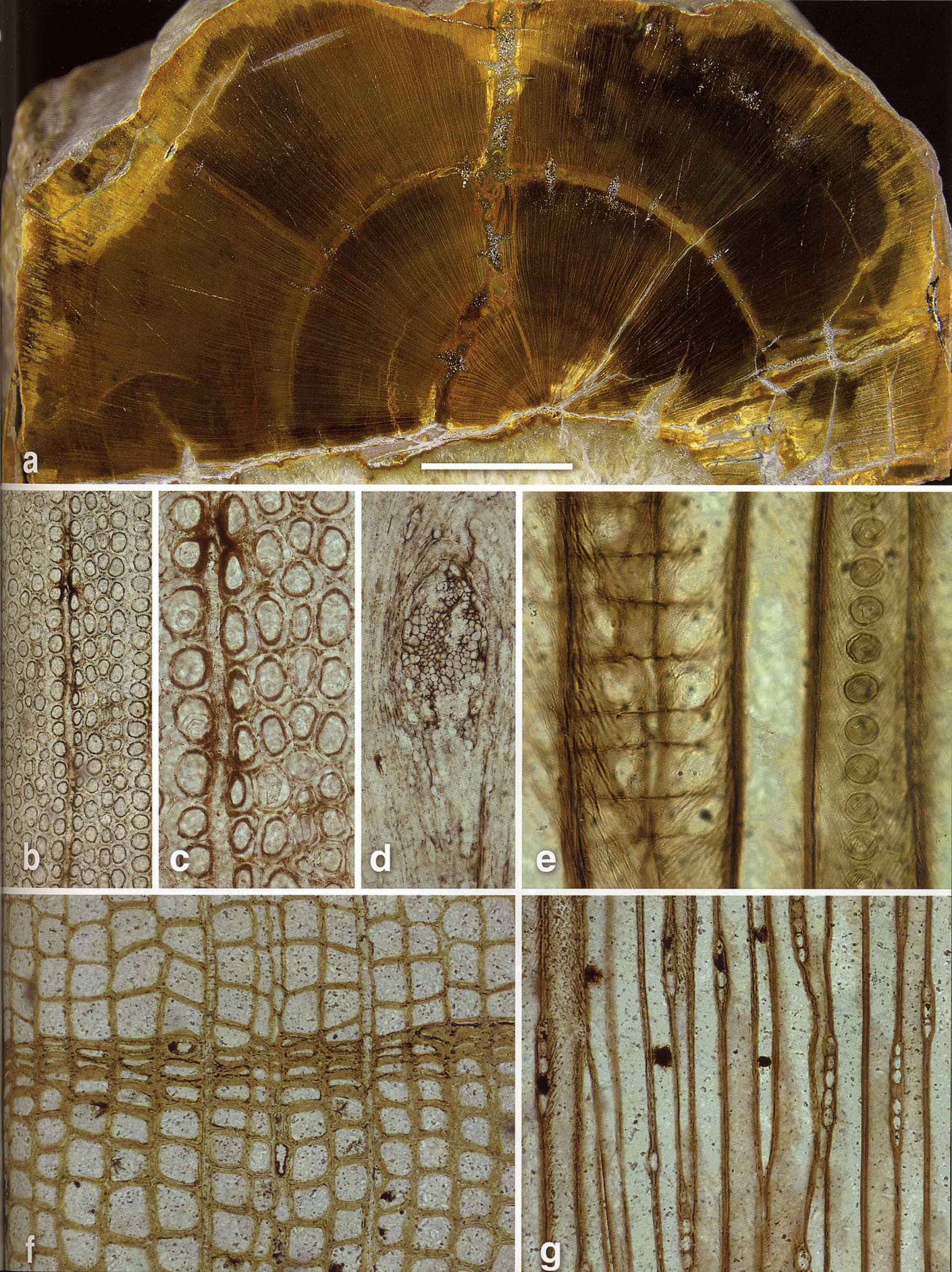

a
b
c
d
e
f
g

Abb. 13
Historische Fotografie eines Kieselholzfundes aus dem anstehenden Schilfsandstein (Stuttgart-Formation). Maßstab siehe Hammer in Bildmitte. Zuweg zum Steinbruch am Rabenberg nördlich von Oberlauringen.

Gefunden von M. PIEL;
Foto: PROF. DR. F. SCHAARSCHMIDT, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main.

Abb. 14 (Seite 56)
Besondere Kieselholzfossilien aus dem süddeutschen Keuper.
(Maßstab jeweils 1 cm)
a-d Silifizierter Achsenrest mit spiralig angeordneten Blattbasen. Lesefund, Unterer Keuper (Erfurt-Formation), NE von Gollachostheim.
Aufgesammelt von DR. C. HEUNISCH (siehe HEUNISCH 1980), Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg.

a) Schrägansicht, mit spiralig gewundenen Blattspuren.
b) Tangentialer Anschliff, mit quer gefächerten Strukturen.
c) Dünnschliff, Tangentialansicht. Unterschiedlich dichte Zellverbände in den Querboden-artigen Strukturen.
d) Dünnschliff, Querschnitt: Schlecht erhaltenes Zellgewebe.
e) Astabgang, polierter Anschliff; Schuckhof, Blaufelden
(Sammlung: H. SCHÜSSLER, Rot am See)
f) Ausgeprägte Zuwachszonen und Markstrahlen im polierten Anschliff; Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Reichenbacher Hof, bei Wettringen
(Sammlung: K. WIEDMANN, Crailsheim)
g) Markparenchym und Sekundärholz im Gesteinsanschliff. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Leippersberg bei Kottspiel, Württemberg
Foto und Sammlung: S. NIKEL, Bühlerzell, Nr. Bühl-002
h) Längs-Anschliff eines silifizierten Farnstammes. Aufsammlung, Birkenfeld bei Maroldsweisach, Hassberge
Finder: R. ROTHLAUF, Ermershausen; Sammlung: K.-P. KELBER Würzburg

lauringen in Unterfranken vor. Dort wurde bei geologischen Kartierarbeiten (PIEL 1990) ein 1,10 m langes Stammfragment von 0,70 m Durchmesser entdeckt, das aus dem Anstehenden geborgen werden konnte und heute im Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, aufbewahrt wird (Abb. 13).

Bei solchen Funden sind die mehr oder weniger horizontal eingebetteten Baumschäfte durch vorangegangene geologische Ereignisse, z. B. Gebirgsdruck, tektonische Bewegungen und letztendlich durch Bodenbildung und Verwitterung, oft selbst in viele kleinere bis kleinste Stücke zersprungen. Nach der sorgfältigen Bergung solcher mittelgroßen *in situ* „Puzzlesteine" können diese akribisch an ihren Bruchflächen zusammengesetzt werden und uns einen Eindruck von den wahren Dimensionen der einstmals mächtigen Treibholz-Stämme vermitteln (Abb. 22; siehe auch NIKEL 1995).

Unter solchen Fundumständen ausgegrabene Kieselhölzer – oder zumindest Holzfragmente, die noch Kontakte zur einhüllenden Matrix des jeweiligen Sandsteins zeigen – können als allochthone Funde, als Funde von einer sekundären Lagerstätte, angesprochen werden (z. B. VOGELLEHNER 1968). Die Holzstämme sind synsedimentär, d. h. im selben Zeitraum in dem die Sandsteine abgelagert wurden, von ihrem Wuchsort zur Lokalität ihrer finalen Einbettung transportiert worden und erst später dort permineralisiert (siehe hierzu auch Kapitel 5.3). Für paläobotanische Untersuchungen ist es von besonderer Bedeutung, wenn Material zur Verfügung steht, das sich nach seinem stratigraphischen Alter genau einordnen lässt.

Aber auch eckige bis wenig gerundete Fragmente von bereits silifizierten Kieselhölzern sind vom Vindelizischen Festland her durch Schichtfluten oder durch fluviatilen Transport beckenwärts in die Sandsteinschüttungen geraten. Dies ist aus Ablagerungen des Stubensand-

a
b
c
d
e
f
g
h

steins/Burgsandsteins (Löwenstein-Formation) belegt. Brekziöse und konglomeratische Sandsteinbänke mit Kieselholzklasten von 1–7 cm wurden bei Röttenbach aus der Gegend von Erlangen beobachtet (RUMPEL 1979).

Echte autochthone Vorkommen, z. B. silifizierte Wurzelstubben *in situ*, wie sie beispielsweise aus Triasablagerungen der höheren Breiten der nördlichen und der südlichen Hemisphere bekannt geworden sind (ASH & BASINGER 1991; CÚNEO et al. 2003), liegen bislang aus dem süddeutschen Keuper nicht vor. Allerdings kennt man aus dem Kieselsandstein/Coburger Sandstein (Hassberge-Formation) und aus dem Stubensandstein/Burgsandstein (Löwenstein-Formation) Wurzelhorizonte von Koniferen (MADER 1990, 1995). Koniferenwurzeln lassen sich in den fossilen Böden leicht erkennen. Sie sind nicht mit den Wurzeln der Equisetales zu verwechseln, die durch ihre monopodiale Verzweigung und ihren kreisrunden Querschnitt sowie dem meist noch vorhandenen Wurzel-Zentralkanal gekennzeichnet sind (MADER 1990; KELBER & HANSCH 1995).

Die meisten Kieselholzfunde entstammen allerdings einem dritten Lagerstättentypus. Durch die Denudation (flächenhafte Abtragung) der alten Landoberflächen in der geologischen Vergangenheit gelangten die fragmentierten und herausgewitterten silifizierten Holzfragmente als Härtlinge in die Bodenzone und wurden über viele Jahrmillionen hinweg fluviatil transportiert (SIMON 1999a, 1999b, 2005, Beitrag SIMON). Sie sind dann teilweise durch Solifluktion (Bodenfließen) verfrachtet oder mit dem eiszeitlichen Wanderschutt verschleppt worden und gelangten letztendlich auch in das Einzugsgebiet der quartären Flusssysteme (PFEIFFER 1932; STÜRMER 1957; SCHNITZER 1985). Die weitaus meisten Kieselholzfragmente liegen heute dispers verteilt und durch den jüngsten Transport gerundet in Feuersteinfluren, Terrassenschottern und Sandablagerungen unserer Flüsse und Bäche. Auch als Windkanter geformte Kieselhölzer aus den ausgeblasenen Schotterebenen sind keine Seltenheit. Durch den hier beschriebenen Verbreitungsmodus ist allerdings auch die Aufarbeitung von wesentlich älteren Kieselholzfloren möglich. Belege für die Durchmischung verschiedenaltriger Kieselholz-Fundkomplexe sind aus den Schotterebenen von Büchenbach bei Erlangen bekannt geworden. Zusammen mit Keuper-Kieselhölzern wurden dort paläozoische *Calamites*-Achsen, der unterdevonische Algenstamm *Prototaxites* sowie wahrscheinliche „Psaronien"-Baumfarn-Stammstücke gefunden (RUMPEL 1979).

3.2.2 Holzrelikte aus den verkieselten Böden des Keupers

In den Kieselholzfluren kommen als besondere Komponente gelegentlich die Reste silifizierter Böden vor (ZASTROW 1993: 322; HOFBECK 2005: 33). Angeschliffene und polierte Fundstücke zeigen deutlich die kleinen Splitter verkieselten Holzes (Abb. 15, 16a). Im Dünnschliffbild, unter dem Mikroskop bei stärkerer Vergrößerung, demaskieren sich vorher unbestimmbare Klasten als aufgearbeitete brekziöse Sedimente (Abb.

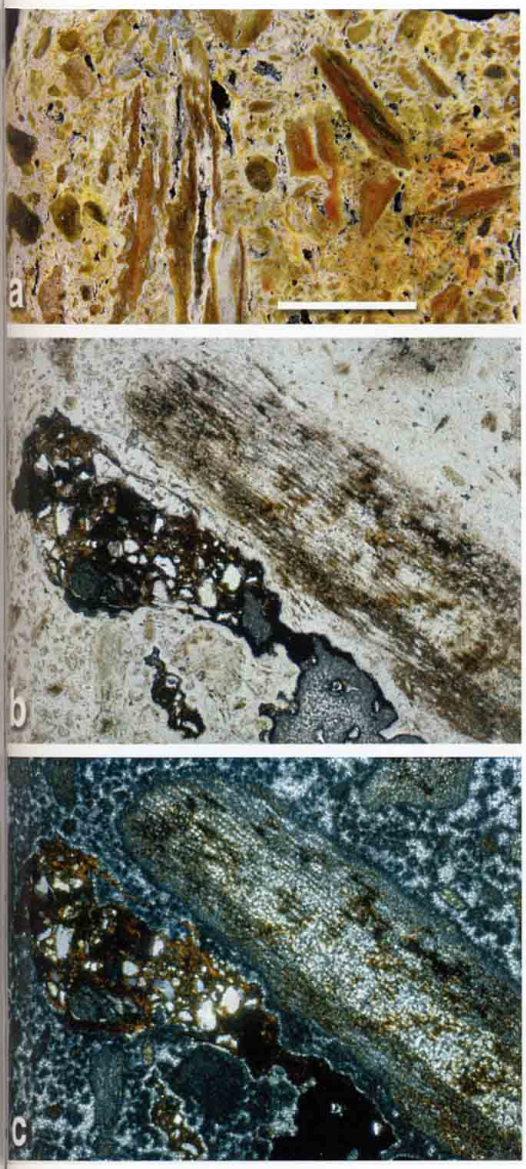


Abb. 15
Fossiler Boden, Aufsammlung, Brettheim bei Rot am See.
Finder: K. Wiedmann, Crailsheim, Sammlung: K.-P. Kelber Würzburg

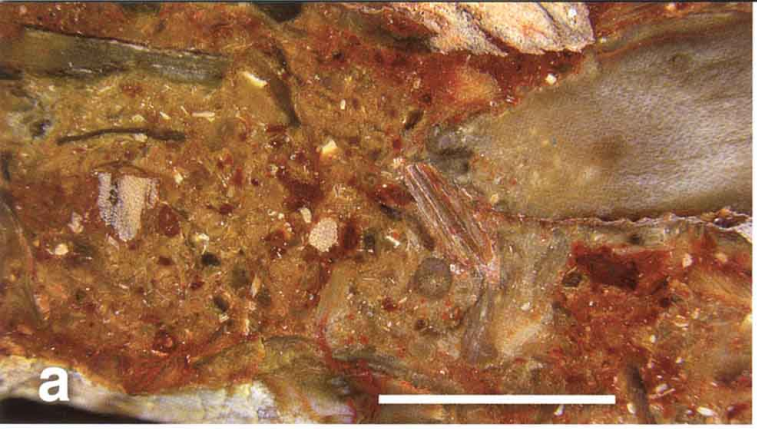
a) Polierter Anschliff eines konglomeratischen silifizierten Gerölls mit Holzklasten. Maßstab: 1 cm.
b) Mikroskopische Dünnschliffaufnahme. Ausschnitt aus Abb. 15a.
c) Dünnschliffaufnahme, gleicher Bildausschnitt wie 15b, gekreuzte Nicols.

15b links); andererseits stellt sich heraus, dass sich manche Holzspäne in den fossilen Böden bereits im Endstadium der Zersetzung befinden und sich gerade noch durch ihr strukturelles Gefüge und die reliktischen Vorkommen vereinzelter Holzzellen erkennen lassen (Abb. 15b rechts). Der gleiche Bildausschnitt zeigt unter polarisiertem Licht bei gekreuzten Nicols, dass alle Klasten in der Quarzmatrix durch eine Ummantelung gekennzeichnet sind, verursacht durch die komplexen Vorgänge bei der Silifizierung des Paläobodens (Abb. 15c).

Über Vorkommen und Entstehung der verkieselten Böden aus dem Keuper berichteten schon Simon & Schüssler (1999). Die Paläoböden sind im Kieselsandstein/Blasensandstein (Hassberge-Formation) und Stubensandstein/Burgsandstein (Löwenstein-Formation) aus Krustenkarbonaten, in Seen des Stubensandsteins/Burgsandsteins durch Ausfällung der Kieselsäure, oder im Knollenmergel/Feuerletten (Trossingen-Formation) durch die Silifizierung karbonatischer Seesedimente gebildet worden. Solche pedogenen Krustenbildungen werden in der Klassifizierung der Paläoböden zur Gruppe der Aridisols gezählt (Nitsch 2005). Ein gutes Beispiel fossilführender verkieselter Bodenbildung sind die Lesesteinfunde von „verkieseltem Torf" (*sensu* Seegis & Goerick 1992) von Konhalden/Dexelhof, Baden-Württemberg, die sich wegen ihrer eindeutigen Fundsituation stratigraphisch sicher dem Knollenmergel zuordnen lassen (Seegis & Goerigk 1992; Seegis 1993). Ursprünglich wurden die lakustrin-palustrinen Sedimente in sehr flachen Süßwasserseen gebildet, deren Uferzonen sich wegen starker Wasserspiegelschwankungen immer wieder verschoben haben. Pflanzliches Material wurde in diese Sedimente eingetragen. Nach dem Trockenfallen des Sees veränderte Bodenbildung das sedimentäre Interngefüge. Durch frühdiagenetisch erfolgte Verkieselungsvorgänge, wahrscheinlich noch im Bereich des Grundwasserspiegels, ist das vordem karbonatisch entwickelte Sediment durch SiO_2 verdrängt worden; es bildeten sich Feuersteinknollen oder bänderförmige Feuersteinlagen (Seegis & Goerigk 1992; Seegis 1993).

Markante Beispiele der fossilen Holzerhaltung von diesem Fundort sind aus Abb. 16b-i ersichtlich. Es sind zwei grundsätzlich verschiedene Holzerhaltungsformen zu beobachten: Einerseits kommen pflanzliche Achsen vor, die im Dünnschliff dunkel- bis rotbraun gefärbt sind (Abb. 16d). Bei stärkerer mikroskopischer Vergrößerung ist hier der anatomische Feinbau sehr gut wahrzunehmen. Andererseits wurde Holzkohle nach Wildfeuer in die lakustrin-palustrinen Sedimente eingeschwemmt. Makroskopisch erkennt man mehr oder weniger rechteckige Klasten bis ungefähr 2 cm Kantenlänge (Abb. 16b, 16c). Bei mikroskopischer Betrachtung sind bei den Holzkohlen die unverfüllten Tracheiden und die opaken Tracheidenwände gut zu sehen (Abb. 16e, 16f).

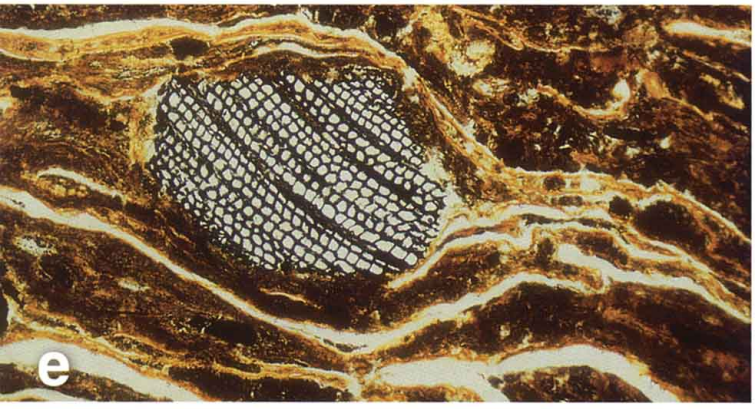
Zuweilen sind die Konhaldener/Dexelhofer fossilen Holzkohlepartikel von dünnen Geweben umsäumt (Abb. 16b, 16d, 16e). Es handelt sich dabei nicht etwa um pflanzliche Achsen, sondern vielmehr um die Anschnitte von verfälteltem flächigem Gewebe. Der naheliegende Gedanke einer Interpretation als Algen- oder Bakterienmatten oder als „Stromatolithen" (Simon & Schüssler 1999: 33) trifft hier nicht zu, weil bei starker mikroskopischer Vergrößerung ersichtlich wird, dass die ver-

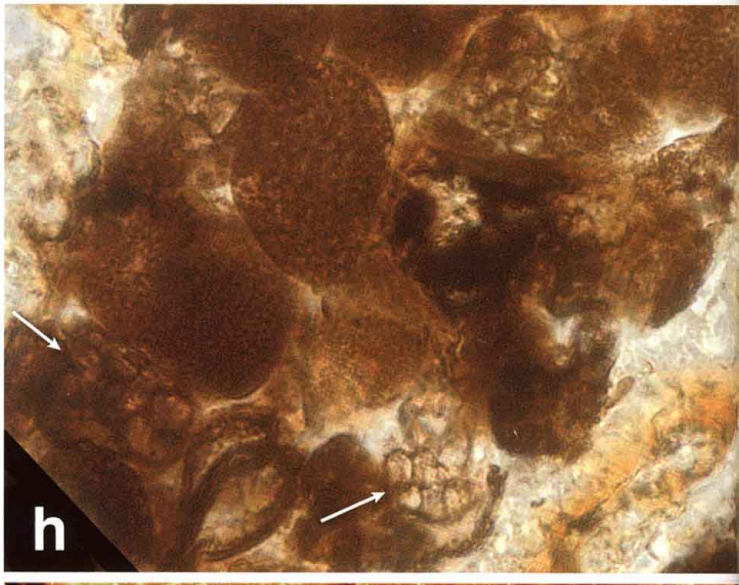

a

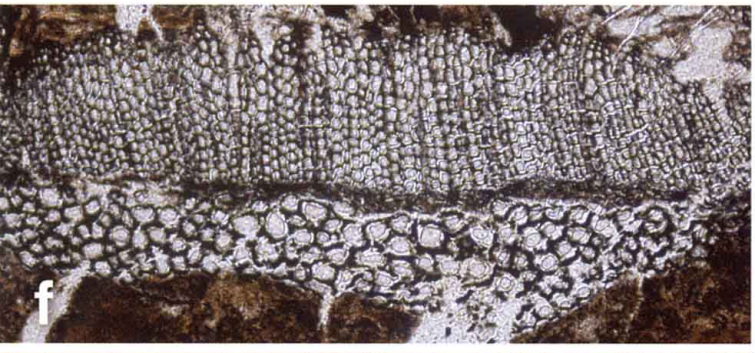
b

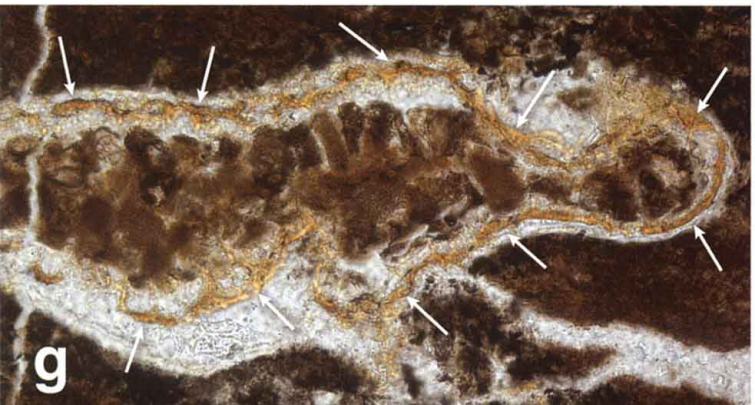
c

d


e


h


f


g

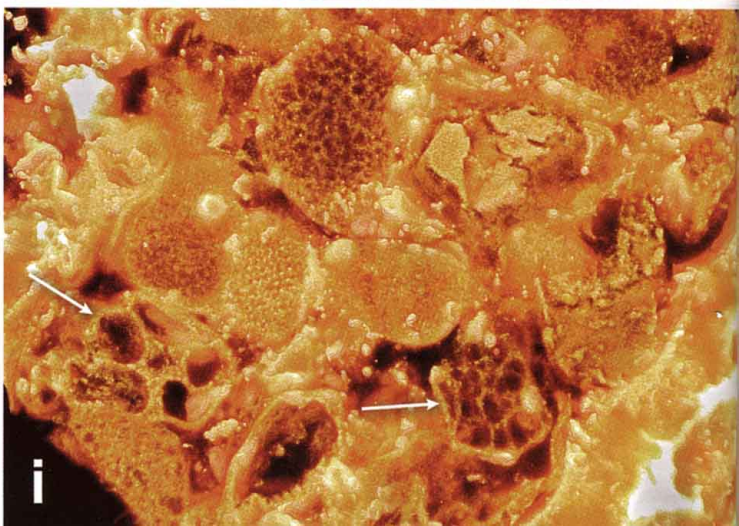

i

Abb. 16
Verkieselte Böden aus dem süddeutschen Keuper.
Abb. 16b-i. Der „verkieselte Torf" aus dem Feuerletten/Knollenmergel (Trossingen-Formation) von Konhalden/Dexelhof Maßstab jeweils 1 cm.
Finder: Dr. D. Seegis, Schorndorf,
Sammlung: K.-P. Kelber, Würzburg

a) Verkieselter Boden mit Holzklasten, Geröll, Blaufelden-Emmertsbühl
Finder: G. Emmert, Gerabronn,
Sammlung: K.-P. Kelber, Würzburg

b) Detailansicht im angewitterten Querbruch eines Handstücks. Angeschmiegt an schwarzen Klasten fossiler Holzkohle sind weißliche Bänder eines flächigen verfältelten Gewebes.

c) Handstück mit eckigen Holzkohle-Klasten.

d) Dünnschliff, schräg angeschnittene, nahezu unverdrückte verholzte Achse (rotbraun). In der Matrix die Anschnitte eines verfältelten flächigen Gewebes.

e) Dünnschliff, Holzkohlebröckchen mit schwarzen (opaken) Zellwänden, eingebettet im flächigen Gewebe. Die Feinheiten der honiggelben „Epidermis" sind in dieser Aufnahme durch die fotografische Überbelichtung nicht mehr sichtbar.

f) Dünnschliff, Holzkohle-Klast, mit Sekundärholz (oben) im Kontakt mit parenchymatischem Gewebe (unten).

g) Dünnschliff, Endstück eines flächig verfältelten Gewebes, umgeben von einer honiggelben „Epidermis" (Pfeile); dazwischen rundliche Körper (linker Bildbereich) oder stäbchenförmige Absonderungen (Bildmitte).

h) Dünnschliffpräparat, Durchlichtaufnahme mit Immersionsöl; Bildausschnitt aus Abb. 16g (Bildausschnitt gedreht). Die Pfeile zeigen auf schemenhafte löcherige Körper.

i) Der gleiche Bildausschnitt wie Abb. 16h, Aufnahme mit einem konfokalen Laser-Raster-Mikroskop (CLSM). Aufnahmen unterschiedlicher Schnittebenen wurden zu einem annähernd dreidimensionalen Bild zusammengerechnet. Die Pfeile zeigen auf die gleichen Objekte wie in Abb. 16h, die hier als angeschnittene Pilz-Sklerotien erkannt werden können.

CLSM-Foto: Dipl. Biol. C. Kelber, Biozentrum Univ. Würzburg

fältelten Gewebe von einem Epidermis- oder Kutikula-ähnlichem Gebilde umschlossen sind (Pfeile in Abb. 16g).

Schon Zastrow (1993) berichtete kurz über verkieselte Funde möglicher „Algenpakete", lieferte zu diesen Objekten aber leider keine Abbildungen. Er beschrieb zahlreiche gewundenene und unverzweigte Bänder, die unter dem Auflichtmikroskop bei zehnfacher Vergrößerung aufgeschnitten erschienen und durch Verwitterung weiß abgehoben waren. Durch diese beschriebenen Merkmale stimmen die dortigen Funde mit der hier in Abb. 16b abgebildeten makroskopischen Ansicht eines Exponats von Konhalden/Dexelhof überein. Allerdings kann wegen des Vorhandenseins der „Epidermis"-Strukturen in den Konhaldener/Dexelhofer Funden die Zuordnung zu Stromatolithen- oder Algenmatten nicht zutreffen (im Vergleich zu algenumkrusteten Pflanzenresten siehe Freytet et al. 1996).

Seegis & Goerigk (1992: 282) interpretieren die gefältelten Strukturen zumindest teilweise als Organe von fossilen Schachtelhalmen. Gegen diese Bestimmung spricht die generelle Abwesenheit von verkieselten Gefäßbündeln im Sediment und das Fehlen jeglicher eindeutiger Stomata-Hinweise (Schließöffnungen) an den fraglichen „Epidermis"-Strukturen, die zudem in der Dünnschliff-Ansicht immer auch an ihren Enden von einer honiggelb gefärbten „Epidermis" umwachsen sind (Abb. 16d, 16g). Auch Symmetrien von angeschnittenen Samenfarn- oder Farnfiederchen oder anderen Pflanzenorganen konnten bis jetzt noch nicht entdeckt werden.

Als Füllung zwischen den „Epidermen" des sich niemals verzweigenden verfältelt-flächigen Gewebes wurden sphäroide und teilweise ornamentierte (Abb. 16g links, Abb. 16h), teils aber auch transversal orientierte stäbchenförmige Gebilde beobachtet (Abb. 16g rechts). Es ist spontan an Palynomorphen (Pollen oder Sporen) zu denken, doch verbietet sich diese Interpretation aufgrund der Anordnung inmitten der „Epidermis". Weitaus plausibler erscheint die Deutung als Kotpillen (Koprolithen, „fecal pellets"). Durch den Einsatz eines neuartigen Mikroskopes, des konfokalen Laser Scanning Mikroskopes (CLSM, „Confocal Laser Scanning Microscope"), konnten neue Strukturen entschlüsselt werden. Bislang lichtoptisch nur undeutlich aufzulösende Objekte innerhalb dieser „Epidermen" (Pfeile in Abb 16h) erwiesen sich als Anschnitte von Sklerotien, den Dauerformen von Pilzen mit dicht verflochtener Myzelmasse (Abb. 16i). Trotz dieser Befunde bleibt die wahre Natur des permineralisierten verfältelten flächigen Gewebes aus dem Konhaldener „verkieseltem Torf" – wahrscheinlich von pflanzlicher, möglicherweise aber auch von pilzlicher Herkunft – noch im Dunklen.

3.3 *Sonstige Permineralisationen*

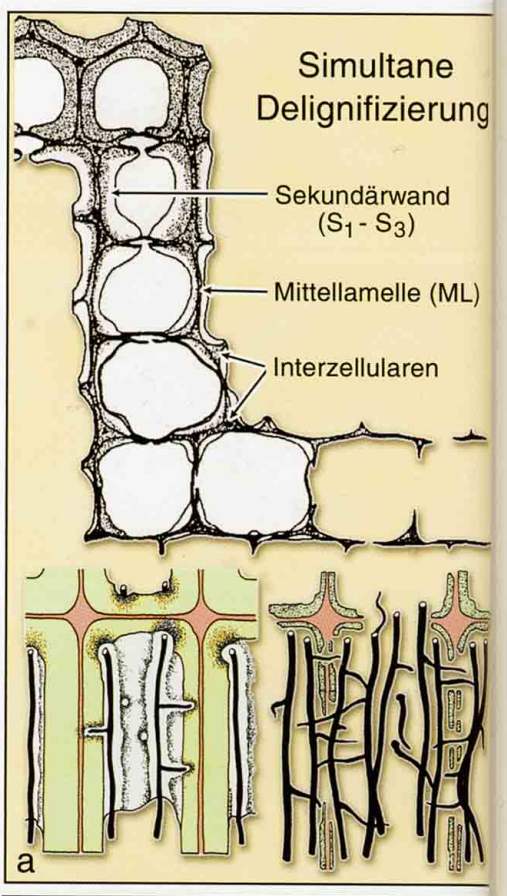
Über Hölzer in partieller Bleiglanz-Erhaltung aus dem Benker Sandstein ist schon berichtet worden (JAKOB & RUMPEL 1977). Uranführende Kieselhölzer liegen aus dem Burgsandstein/Stubensandstein vor (DILL 1988), sie wurden auch in den Schotterterrassen des Mains in Unterfranken gefunden (SCHNITZER 1985). Die Genese von gelegentlich vergesellschafteten Rauchquarzen geht auf die vermehrte harte radioaktive Strahlung in diesen Hölzern zurück (vgl. Beitrag AMELINGMEIER). Weltweit sind mehr als 60 verschiedene Minerale bekannt geworden, die in oder auf fossilen Holzfossilien vorkommen können (MAYR & HOCHLEITNER 2002).

4 *Die Bestimmung silifizierter Hölzer im mikroskopischen Bild*

Schon ROBERT HOOKE, einer der frühesten Pioniere der Mikroskopie, war von der biologischen Struktur des fossilen Holzes fasziniert. Im Vergleich mit rezenten Holzkohle-Stückchen stellte er 1665 die Tracheiden eines fossilen Holzes im Querschliff dar (Abb. 8). HOOKE bemerkte als erster die Übereinstimmung beider Mikrostrukturen, die ihn zur Äußerung veranlassten, dass das fossile Holz durch „petrifizierendes Wasser" durchdrungen sei, welches das Holzgewebe schließlich mit „Stein- und Erdpartikeln" erfüllte (RUDWICK 1972: 54).

Die Entwicklung der Paläoxylotomie, der Lehre von den anatomischen Bauplänen der fossilen Holzreste, konnte sich erst – wie bereits eingangs erwähnt – durch die Anwendung der Gesteins-Dünnschliffmethode zur vollen Blüte entfalten. Mittlerweile sind die xylotomischen Präparationstechniken erprobt und ausgereift, Anleitungen für die Dünnschliffherstellung bei silifizierten Holzfossilien finden sich bei KRÄUSEL (1950), SELMEIER (1990, 1994, 1996a), HASS & ROWE (1999). Eine weitere, zumindest theoretisch mögliche Methode zur Erlangung xylotomischer Information, die Herstellung von strukturzeigenden „peels", verbietet sich aber bei den Keuper-Kieselhölzern in den meisten Fällen, weil hierbei mit der äußerst agressiven und hochgiftigen Flusssäure geätzt werden muss. Die Untersuchungsmethoden zur Anatomie der rezenten Hölzer werden ausführlich in den Arbeiten von BOSSHARD (1982), SELL & ZIMMERMANN (1998) und WAGENFÜHR (1996) behandelt.

Nur eine annähernd gute Erhaltung der fossilen Hölzer macht den Versuch einer Bestimmung der taxonomischen Zugehörigkeit aussichtsreich. Zuweilen ist es möglich, schon mit bloßem Auge oder unter der Lupe Einzelheiten des strukturellen Feinbaus auf den anpolierten Kieselhölzern zu erkennen (vgl. Abb. 14e-h). Doch ist für die Entschlüsselung der maßgeblichen anatomischen Details die mühsame Anfertigung von Gesteinsdünnschliffen unerlässlich. Von der Längsachse eines Kieselholzfragments ausgehend muss möglichst exakt zunächst quer, radial und tangential gesägt werden (Abb. 9 oben). Parallel zu diesen Schnittlagen wird jeweils eine rechteckige, etwa 3–5 mm starke Scheibe heraus-



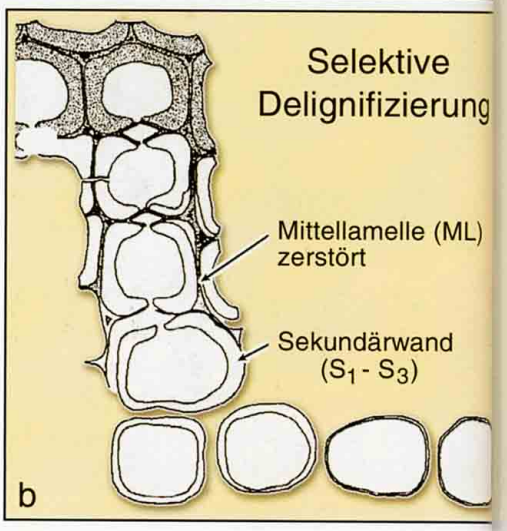


Abb. 17. (Seite 60)
Die graduell zunehmende Holzzerstörung bei der simultanen und selektiven Pilzfäule
(nach BLANCHETTE *(1991) verändert)*

a) Simultaner Pilzfraß, von oben nach unten in fortschreitenden Phasen (Lignin im Bild getüpfelt). Hilfsbilder im unteren Bildbereich von Abb. 17a: Die Tracheidenwand wird von den Pilzhyphen (schwarz) progressiv von den Zell-Lumen her nach außen hin (Richtung Mittellamelle) abgebaut
(nach SCHWARZE *et al. 2000, verändert)*

b) Selektiver Pilzfraß: Lignin (getüpfelt) wird fortschreitend aus der Tracheiden-Zellwand entfernt, es resultiert ein Hohlraum im Bereich der ehemaligen Mittellamelle (ML).
Im fortgeschrittenen Stadium wird auch die Tracheiden-Sekundärwand angegriffen.

gesägt (Abb. 9 Bildmitte), die nach Länge und Breite auf einem mikroskopischen Objektträger Platz finden muss. Eine Breitseite dieser kleinen Scheiben wird in verschiedenen Arbeitsschritten mit Korundpulver in immer feiner werdenden Korngrößen glattgeschliffen und poliert. Die behandelte Seite wird schließlich, möglichst frei von Luftblasen, auf einem Objektträger aufgekittet (Abb. 9 unten links). Nach dem Aushärten kann das aufgeklebte Gesteinsklötzchen knapp bis auf 0,5 Millimeter Stärke mit einer Spezial-Diamantsäge parallel zum Objektträger abgesägt werden. Dann wird das hauchdünne aufgeklebte Gesteinsplättchen vorsichtig und gleichmäßig bis auf eine Stärke von etwa 30–50 µm mit immer feiner werdendem Korundpulver heruntergeschliffen (1 µm ist ein Tausendstel Millimeter). Im letzten Arbeitsgang schließlich wird ein Deckglas blasenfrei aufgebracht (Abb. 9 unten rechts).

Mit dem Durchlichtmikroskop kann nun abhängig nach der Schnittlage der zelluläre Feinbau studiert werden (zur dreidimensionalen Holzorientierung siehe Abb. 11). Der anatomische Bauplan der meisten Kieselholzfunde aus dem Keuper ist relativ homogen, sie werden überwiegend der Formgattung *„Dadoxylon"* zugesprochen und zeigen dann eine zelluläre Organisation ähnlich der der rezenten Nadelbäume (für eher außergewöhnliche Holzfossilien siehe Kap. 6.1).

Wichtige diagnostische Merkmale sind bei den Koniferenhölzern in der Querschnitts-Ansicht die Konfiguration und Wandstärke der Tracheiden, der Nachweis von Zuwachszonen, Markstrahlen, Harzgängen und gelegentlich von erhaltenem Holzparenchym, (Abb. 12, siehe auch Holzkohlenerhaltung in Abb. 5 und pyritvererzte Tracheiden im Auflicht in Abb. 7). Bei stärkerer mikroskopischer Vergrößerung werden im Querschnitt sogar Einzelheiten der mehrlagig aufgebauten Tracheidenwand erkennbar (Abb. 12c). Solche Bilder können genauere Informationen über die selektive Holzzerstörung durch Pilze vermitteln (vgl. Kapitel 5.2).

In radialer Ansicht kann die Form, Anzahl und Reihigkeit der Hoftüpfel sowie der Kreuzungsfeldtüpfel erkannt werden (Abb. 12e; Holzkohlenerhaltung in Abb. 5f, 5g; siehe auch Abb. 24, linke Bildhälfte). Die Kreuzungsfeldtüpfel sind die feinen, oft eiporigen Tüpfel zwischen dem Markstrahl (Holzstrahl) und den Tracheiden (Abb. 11; Abb. 5f).

Die tangentiale mikroskopische Ansicht hingegen gibt Aufschluss über die Breite, Stöckigkeit und Reihung der Holz- oder Markstrahlen (Abb. 12g; Holzkohlenerhaltung in Abb. 5e; siehe auch Abb. 24, rechte Bildhälfte) und das zelluläre Gefüge von vorhandenen Blattspuren (Abb. 12d). Im tangential angeschliffenen Handstück sind Astabgänge mit den feinsten Einzelheiten zu beobachten (Abb. 14e). Erst die Kombination der gewonnenen Einzelbeobachtungen aus den drei Dünnschliffen ermöglicht eine wissenschaftlich gesicherte Holzbestimmung.

Beginnend mit Einzelbearbeitungen aus älterer Zeit (Literatur hierzu in VOGELLEHNER 1965), ist ein breites Spektrum von Kieselhölzern aus dem Keuper in der Vergangenheit schon gründlich holzanatomisch untersucht worden. Wichtige Stationen der paläobotanischen Erforschung waren die Arbeiten des Würzburger Botanikers GREGOR KRAUS, der sich eingehend mit der diagnostischen Brauchbarkeit paläoxylotomischer Merkmale auseinander gesetzt hat und eine erste Revision der Keu-

perhölzer vorlegte (KRAUS 1866/67). Neue Perspektiven ergaben sich aus den Studien GOTHANs, der durch Einbeziehung der Kreuzungsfeldtüpfelung Möglichkeiten zur diagnostischen Unterscheidung erschlossen hat (GOTHAN 1905). Herausragend sind die Monographien von ZIMMERMANN (1953) und von VOGELLEHNER (1965). Letztere wie auch die späteren Arbeiten VOGELLEHNERs (VOGELLEHNER 1966, 1967a, 1967b, 1968) setzten Maßstäbe zur Taxonomie der silifizierten Keuperhölzer, die durch Arbeiten von SELMEIER ergänzt werden konnten (SELMEIER 1968; SELMEIER & VOGELLEHNER 1968; EMMERT & SELMEIER 1969).

Unter den Keuper-Kieselhölzern sind die Sekundärholz-Gewebe der Gattung *Dadoxylon* überproportional repräsentiert. Mehr als 95% der untersuchten Holzfossilien gehören zu dieser Formgattung (VOGELLEHNER 1967b: 47). Der relativ merkmalsarme *Dadoxylon*-Bauplan bezieht sich aber nicht nur auf die unterschiedlichsten Arten von Koniferen. Auch das Sekundärholz der paläozoischen *Cordaites*- und *Calamites*-Bäume zeigt holzanatomisch identische *Dadoxylon*-Gattungsmerkmale. Aus dem süddeutschen Keuper konnten 11 *Dadoxylon*-Arten nachgewiesen werden (VOGELLEHNER 1965). Es ist hier nicht der Ort, um auf die Diversität, Evolutionshöhe und die diagnostischen Merkmale dieser Kieselhölzer ausführlicher einzugehen, doch kann man davon ausgehen, dass sich unter den *Dadoxylon*-Bautypen jene Nadelbäume verbergen, die durch zahlreiche Abdruckfossilien von sterilen und fertilen Organteilen aus der oberen Trias bekannt geworden sind und dann meistenteils der Gattung *Voltzia* zugewiesen wurden (KELBER & HANSCH 1995, KELBER 2005). Allerdings tragen die Formgattungen der Holzfossilien Namen, denen generell die Endung *„-oxylon"* angehängt ist. Nach neueren Revisionen mesozoischer Hölzer sollte die Gattung *Dadoxylon* nomenklatorisch in die Gattung *Agathoxylon* überführt werden (BAMFORD & PHILIPPE 2001: 291).

Auf einige eher seltene permineralisierte Pflanzentaxa aus dem Keuper wird in Kapitel 6.1 eingegangen.

Abb. 18 (Seite 63)
Makroskopische Charakteristika der Holzzerstörung durch Pilze an Kieselhölzern aus dem süddeutschen Keuper. Maßstab jeweils 1 cm.

a) „Pseudo-Farnstamm", Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Bühlerzell, Württemberg
Finder: S. NIKEL, Sammlung: K.-P. KELBER, Würzburg

b) Dünnschliffaufnahme, Querschnitt. Durch Pilzfraß zerstörtes Koniferenholz mit ausgeprägten Zuwachszonen. Die Pfeile zeigen auf rundlich aufgeblähte Zonen. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Leippersberg bei Kottspiel (Büh-004).

c) Spindelförmige Hohlräume im Kieselholz. Schuckhof, bei Blaufelden
Sammlung: H. SCHÜSSLER, Rot am See

d) Scharfbegrenzte rhomboedrische Umrisse, teilweise zonar ausgefällt, auf einem längs geschnittenem Kieselholz. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Reichenbacher Hof bei Wettringen
Sammlung: K. WIEDMANN, Crailsheim

e) Spindelförmige Hohlräume (gelborange bis rostrot) und transversale Hohlräume im grauem Holzbereich, verursacht durch Pilzfraß. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Osing-Höhe, Humbrechtsau bei Bad Windsheim
(Sammlung: H. WREDE, Adolzfurt)

f) Größere rhomboidale und kleinere rundliche Muster auf der angewitterten Querseite eines Kieselholzes. Als feines Muster ziehen sich die Holztracheiden von oben nach unten über die rhomboidalen Strukturen hinweg. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Reichenbacher Hof bei Wettringen
Sammlung: K. WIEDMANN, Crailsheim

4.1 *Was ist eigentlich „Holz" im biologischen Sinne?*

Holz ist das pflanzliche Dauergewebe in den mehrjährigen oberirdischen Achsenorganen der Bäume, Sträucher und Lianen. Es besteht vorwiegend aus Zellulose und dem Verholzungsstoff Lignin; untergeordnet kann es Harze, Wachse, Fette, Öle, Stärke, Zucker, und verschiedene Mineral-, Gerb- und Farbstoffe sowie Alkaloide enthalten.

Ein Nadelholz-Baumstamm lässt sich makroskopisch in Kern- und Splintholz, Rinde (Borke und Bast) und Kambium unterscheiden (Abb. 6a). Das Kambium ist die Wachstumsschicht zwischen Splintholz und der Rinde (Bastzone und Borke). Es ist für das sekundäre Sprosswachstum, das Dickenwachstum, verantwortlich. Das vom Kambium eines Baumes nach innen gebildete Dauergewebe wird als Holz bezeichnet, bei dem nach außen gebildeten parenchymatischen Gewebe spricht man von Bast. Pflanzliches Zellgewebe, welches durch Teilungen eines Kambiums entstanden ist, gehört zu den sekundären Geweben und wird so

a
b
c
d
e
f

von den primären Geweben unterschieden, die nicht aus Kambien entstanden sind.
Koniferenholz ist aus spindelförmig bis schlauchartig aussehenden Zellen, den Tracheiden, aufgebaut, die in radialen Reihen hintereinander liegen. Sie bestehen aus einem Hohlraum, dem Lumen, und den Tracheidenwänden. Die Verbindung von Zelle zu Zelle erfolgt über die in den radialen Zellwänden integrierten Hoftüpfel (gelb markiert in Abb. 11) – Öffnungen, die wie Rückschlagventile wirken. Alle Lumen des Splintholzes sind zu Wasserleitungssystemen miteinander verbunden, in denen Flüssigkeit gegen die Schwerkraft durch Kapillarkräfte von den Wurzeln bis in die entferntesten Blattspitzen befördert wird. Die Hoftüpfel verhindern dabei einen Rückfluss. Das um das Mark im Stammzentrum gruppierte Kernholz ist tot und dient ausschließlich der Standsicherheit. Eingelagerte anorganische und organische Substanzen, beispielsweise Kieselsäure oder Gerbstoffe, können das Kernholz widerstandsfähiger gegenüber dem Angriff von Mikroorganismen oder Insektenfraß machen.
Das Holz der Coniferophytinae ist fest, es ist von nur wenigen dünnen radial angeordneten Zellbändern durchsetzt, den sekundären Markstrahlen (auch Holzstrahlen genannt), die aus Grundgewebe (Parenchymzellen) bestehen (Abb. 11). Diese können von der Rinde bis in das Mark verlaufen. Sie dienen dem Quertransport von Wasser, Stärke und Fett. Auf diesem Wege wird beispielsweise in der frühen Wachstumsphase das noch lebende Mark mit organischen Stoffen versorgt. Parenchym – das lebende Grundgewebe – kommt bei den Koniferenhölzern noch als Auskleidung in den Harzkanälen vor.
Der lamellare Aufbau der Zellwand in rezenten Hölzern ist ausgesprochen komplex, es können fünf Zellwandschichten unterschieden werden (Abb. 6b; siehe hierzu SELL & ZIMMERMANN 1998; SCHWARZE et al. 2000). In jeder Schicht reihen sich Zellulose-Mikrofibrillen aneinander, sie sind in einer Matrix aus amorphem Lignin und Hemizellulosen eingebettet und winden sich spiralförmig um das Zell-Lumen. Die verschieden gearteten Windungen bzw. der Neigungswinkel der Mikrofibrillen relativ zur Achse der Tracheiden bestimmt die axiale Steifigkeit des Holzes.
Im Holzgewebe sind benachbarte Tracheiden durch eine Mittellamelle (ML) miteinander verbunden (Abb. 6b). Diese verleiht durch ihre stärkere Verholzung der Zellwand Druckfestigkeit und Steifigkeit. Dort, wo drei bis vier Mittellamellen der Tracheiden aneinander stoßen, können Interzellularen ausgebildet sein (Abb. 17a) Es schließt sich die sehr dünne Primärwand (PW) an, die sich mikroskopisch aber nicht von der angrenzenden Mittellamelle unterscheiden lässt. Die Sekundärwand mit ihrem ausgeprägten Schichtenbau nimmt den größten Anteil der Tracheidenwand ein. Sie gliedert sich in eine dünne äußere (S_1) und innere (S_3) und eine etwas dickere mittlere Sekundärwand (S_2). Die mittlere Sekundärwand (S_2) spielt durch ihren erhöhten Zellulosegehalt eine große Rolle für die Zugfestigkeit des Holzes.
Der hier geschilderte simple Holzbauplan ist bei vielen Kieselhölzern, beispielsweise beim *Dadoxylon*-Typus, weitgehend identisch. Entwicklungsgeschichtlich jüngere Holzgewächse, so die ab der Unterkreide auftretenden Laubhölzer, sind weitaus differenzierter strukturiert. Einfüh-

rungen über die vielfältigen Bautypen der permineralisierter Pflanzen wurden von GREGUSS (1968) und in kurzen und vereinfachten Darstellungen von HERBST (1996), JUNG (1986, 1996, 2002), SCHAARSCHMIDT (1996) und besonders von SELMEIER (1994, 1996a, 2002) gegeben.

5 *Ausgewählte Beispiele zur Taphonomie der Koniferenhölzer aus dem Keuper*

Die unterschiedliche Erhaltung der Holzfossilien aus dem Keuper wurde tiefgreifend durch taphonomische Prozesse gesteuert. Der noch relativ junge Wissenschaftszweig der Pflanzen- oder Phytotaphonomie beschäftigt sich mit der Erforschung nekrologischer Vorgänge (dem Zerfall und der Zersetzung der Pflanzen), den stratinomischen Prozessen (der Verfrachtung, Sortierung und der Einregelung der fossilen Pflanzenorgane) und den Vorgängen bei der Fossildiagenese (den chemischen und mechanischen Einwirkungen nach der Sedimentation). Die Phytotaphonomie ist an der Erforschung aller Vorgänge und Wirkungsweisen interessiert, die sich im Zeitraum zwischen dem Ableben einer Pflanze bis zu deren Bergung als Fossil abspielen konnten (SPICER 1989, 1991; FERGUSON et al. 1999; BEHRENSMEYER et al. 2000; GASTALDO 2001; FERGUSON 2002).
Zunächst werden einige nekrologische Zustandsbilder von Kieselhölzern aus dem Keuper vorgestellt:

5.1 *Die Spiralstreifung in der mikroskopischen Ansicht*

Bei der in Abb. 12e sichtbaren Spiralstreifung handelt es sich um einen phytotaphonomischen Zustand (GOTHAN 1905; MÜLLER-STOLL 1951; HENES 1959; VOGELLEHNER 1965). Durch chemische, aber auch durch mechanische Vorgänge kam es zur Ausbildung feiner paralleler und spiralig gewundener Spalten im Bereich der sekundären Tracheidenwände. Durch die gleichzeitige Sichtbarkeit der Vorder- und Rückseite der Tracheiden in radialer Ansicht im Dünnschliff unter dem Mikroskop kommt es zur Kreuzung der Spiralen, ganz besonders im Bereich der Kreuzungsfeldtüpfel. Es ist nicht auszuschließen, dass das Phänomen der Spiralstreifung auf die Wirkung holzzersetzender Pilze zurückzuführen ist.

5.2 *Keuperhölzer dokumentieren die Zersetzung des Holzes durch Pilze*

Pilze sind in den terrestrischen Ökosystemen von eminenter Wichtigkeit, weil sie als einzige Lebewesen fähig sind, größere Mengen von Holz in relativ kurzfristigen Zeiträumen in seine Ausgangsbestandteile zurückzuführen. Rezent lassen sich drei grundsätzlich verschiedene pilz-

liche Holzzersetzungsarten unterscheiden (MÜLLER-STOLL 1951: 745; JAHN 1990; BLANCHETTE 1991; SCHWARZE et al. 2000; SCHMIDT 2006):

Bei der **Braunfäule** („brown rot") an rezenten Koniferenhölzern beschränkt sich der Abbau der Tracheidenwand-Substanz meistenteils auf den Zelluloseanteil, Ligninanteile bleiben so gut wie unberührt. Sie wird ausschließlich durch Pilze der Abteilung Basidiomycota verursacht. Die dunklere Färbung des Holzes bei der Braunfäule-Zerstörung erklärt sich aus der relativen Anreicherung von Ligninstoffen. Der vorwiegende Abbau von Kohlehydraten verursacht die brüchige Konsistenz des zersetzten Holzes.
Bei der Pilzzerstörung des Holzes durch die **Weißfäule** („white rot") sind Zellulose- und Ligninanteile der Holzzellen gleichzeitig vom Abbau betroffen. Allerdings kann im Anfangsstadium die Zerstörung der Ligninkörper überwiegen; dann erscheinen betroffene Holzpartien durch die Anreicherung entholzter Zellulose gebleicht oder weiß gefärbt. Weißfäule erregende Pilze sind heutzutage überwiegend mit Laubgehölzen assoziiert.
Das typisierende Kennzeichen der **Moderfäule** („soft rot") ist das Wachsen der Pilzhyphen so gut wie ausschließlich in der Sekundärwand der Holztracheiden. Dies verursacht typische Kavernen, die längs zur Zellachse orientiert sind. Die Bezeichnung „soft rot" weist auf die weiche Konsistenz des zersetzten Holzes hin.

Obwohl sehr viele Keuper-Kieselhölzer offensichtlich von der saprophytischen Lebensweise der Pilze betroffen waren, wurden diese Schadbilder in der Literatur bisher nur nebensächlich behandelt (z. B. VOGELLEHNER 1965; ZASTROW 1993: 321; HOFBECK 2005). Vielleicht muss auch die von RUMPEL (1979) geschilderte Bildung der sogenannten „Zopfachate" mit Pilzfraß in Verbindung gebracht werden. Basierend auf Kieselholz-Exponaten aus privaten Sammlungen soll hier näher auf einige markante Charakteristika der pilzlichen Holzzerstörung eingegangen werden.

5.2.1 Verformte Tracheidengefüge nach Pilzfraß

Durch die enzymatische Tätigkeit der Pilzhyphen können die Tracheiden-Mittellamellen (ML, vgl. Abb. 17b) aus ihrem Verbund gelöst sein. Das Ablösen der Tracheiden voneinander mindert die Steifigkeit des Holzes. Die Holzfasern werden geknickt und die Geometrie der Tracheiden wird seitlich verformt (Abb. 7c-f). Auch erscheinen manche Partien durch die leichte Vergrößerung und Verformung der befallenen Tracheidenbereiche punktuell wie aufgebläht (Pfeile in Abb. 18b; siehe auch KELBER & HANSCH 1995, Abb. 215, 216). Typisch ist außerdem die durch Pilzbefall verursachte ringförmige Ablösung der Sekundärwand (Abb. 17b; Abb. 12b, 12c; siehe auch MÜLLER-STOLL 1951: 743; VOGELLEHNER 1965: 8).
Vererzte Tracheidenwände mit teilweise herausgelösten Mittellamellen wurden schon von JAKOB & RUMPEL (1977: 156) abgebildet, allerdings ohne auf den Pilzbefall näher einzugehen. Auch SÜSS & STEINER (1992:

587) beobachteten bei einem lignitischen Holz aus dem Schilfsandstein die selektive Delignifizierung der Tracheiden-Mittellamellen, führten dieses Phänomen aber nicht auf Pilzfraß, sondern auf eine möglicherweise andere chemische Zusammensetzung der einzelnen Zellwandstrukturen zurück.

5.2.2 Spindelförmige Hohlformen und rautenförmige Stränge

So gut wie immer ist das Mark der Keuper-Kieselhölzer durch die saprophytische Lebensweise der Pilze angegriffen oder weggelöst, fossil erhaltenes Markgewebe gehört deshalb zu den großen Seltenheiten (siehe Abb. 14g, 16f).
Außerdem zeigen Kieselhölzer gelegentlich lange spindelförmige Hohlräume, die sich in Längsrichtung der Holzachsen erstrecken (Abb. 18c, 18e). Es handelt sich dabei um selektive Holzerstörung durch die Einwirkung der Pilze. Ähnliche Stücke, angeblich „spindelförmige Markstrahlenpakete" zeigend, wurden wahrscheinlich in der Vergangenheit für verkieselte Schachtelhalmreste gehalten (ZASTROW 1993). Abdruckfossilien und Gefäßbündel-Steinkerne von Keuper-Schachtelhalmen, so etwa von *Equisetites arenaceus*, zeigen aber eine feinere und gleichmäßigere Anordnung der Gefäßbündel. Schachtelhalmschäfte sind zudem in regelmäßigen Abständen durch transversale Knotenlinien regelmäßig gegliedert (vgl. KELBER & HANSCH 1995). Über die Erhaltung von „Röhren" und „ausgewitterten Erzsträngen" in permineralisierten Hölzern mit Erscheinungsformen „wie die Mottenlöcher in Textilien" berichteten auch JAKOB & RUMPEL (1977: 156), allerdings ohne eine Zerstörung des Holzgewebes durch Pilze zu erwägen.
Große Verwirrung können Kieselholzfossilien stiften, die äußerlich dem in Abb. 18a abgebildeten Exponat ähneln. Der erste Impuls bei der Fossilbestimmung nach äußeren Merkmalen deutet hier auf den Fund eines verkieselten Farnstammes, weil solche Stücke offensichtlich aus mehr oder weniger gleichförmigen bleistiftstarken Strängen zu bestehen scheinen, ähnlich wie bei den silifizierten *Psaronius*-Farnstämmen aus dem Rotliegend von Chemnitz (RÖSSLER 2000, 2001). Erst der Dünnschliff im Querschnitt enthüllt die wahre Natur solcher „Pseudo-Farnstämme" (Abb. 18b). *Dadoxylon*-Holz, sogar mit ausgeprägten Zuwachszonen, ist durch holzzersetzende Pilze in Stränge zerlegt worden. Die Randzonen der noch strukturzeigenden Holzpartien sind gesäumt durch die Ansammlungen von Zellfragmenten zerbrochener Tracheiden (siehe auch KELBER & HANSCH 1995: 117).
In längsseitiger Ansicht zeigt die Oberfläche solcher „Pseudo-Farnstämme" zu Tage tretende „Holzstränge", die noppenartig gerundet sind (Abb. 18a). Rautenförmige oder rhomboidal-gerundete geometrische Muster unterschiedlicher Proportionen sind an manchen Querflächen der Kieselhölzer reliefartig herausgewittert (Abb. 18f). Insgesamt handelt sich um das Phänomen der „psaronioiden Erhaltung", die, mit all ihren Vor- und Zwischenstadien (VOGELLEHNER 1965: 9; NIKEL 2004: 76), auf die saprophytische Lebensweise der Pilze und der damit einhergehenden Holzzerstörung zurückzuführen ist. Leider fehlen noch systematisch

durchgeführte Untersuchungen zu diesem interessanten Thema, wie überhaupt die Paläomykologie noch ein Stiefkind innerhalb der paläobiologischen Wissenschaften zu sein scheint (vgl. TAYLOR & OSBORN 1992).
Scharfbegrenzte rhomboedrische Umrisse werden auch in längsgeschnittenen und polierten Keuper-Kieselhölzern sichtbar, deren Holzsubstanz sich aber, offenbar nach vorangegangenem Pilzfraß, nicht mehr im Feinbau nachprüfen lässt (Abb. 18d). Allerdings resultiert hier der Eindruck von unterschiedlich ausgefällten mineralischen Lösungen mit zonaren Grenzen oder von Kristall-Neusprossungen. Andererseits konnte an Kieselhölzern von anderern Fundorten beobachtet werden, dass die Struktur des Holzes in einem frühen Stadium der Permineralisation durch neue Generationen von Quarzkristallen, die innerhalb der Holzsubstanz gewachsen sind, deformiert bzw. ausgelöscht worden sein kann (WEISS & NOLL 1999). Inwieweit auch solche Bildungen mit vorherigen Zerfallsmustern des Holzes nach Pilzfraß in Zusammenhang gebracht werden können, ist noch unklar.

5.2.3 Transversale Hohlräume, verursacht durch Braunfäule

Bei Handstücken von Kieselholzanschliffen werden immer wieder auch rechteckig geformte Holzklötzchen angetroffen, die in einer SiO_2-Matrix dispers verteilt sind (siehe z. B. NIKEL 2004: 60). Die würfelige Zerbrechung solcher Hölzer ist mit Sicherheit auf die Einwirkung von Pilzfraß zurückzuführen, beispielsweise nach dem Befall der Braunfäule (JAHN 1990: 15). Als Folge des Abbaus der Faserstrukturen wird das Holz leicht brüchig, schrumpft beim Trocknen und bekommt Längs- und Querrisse. Es entstehen Schadbilder der sogenannten Würfelbruchfäule.
Genau dieses makroskopische Charakteristikum ist in dem in Abb. 18e abgebildeten Kieselholz erkennbar. Schmale langgezogene, im Kieselholz gelb-orange bis rost-rot gefärbte Zonen, die auf den in Kapitel 5.2.2 näher beschriebenen spindelförmigen Pilzfraß zurückzuführen sind, wechseln hier mit breiteren beige-grau gefärbten Kieselholzbereichen, in die relativ breite transversale Hohlräume eingeschaltet sind. Für diese Vermorschungsbereiche ist der Befall durch Rotfäule ganz augenfällig.

5.2.4 Ein Baumpilz „in situ"

Schon unlängst wurde über Fruchtkörper von Baumpilzen an fossilem Holz sowie über mögliche „versteinerte Trüffel" aus dem Keuper berichtet (FOHRER & SIMON 2002, 2003; siehe auch Beitrag SIMON & FOHRER in diesem Band); die spektakuläre fossile Überlieferung des in Abb. 20 dargestellten Fundes verdient deshalb besonderes Interesse. Es handelt sich hierbei zweifellos um das Fragment eines permineralisierten konsolenartigen Pilzfruchtkörpers, herausgewachsen aus einem Keuper-Kieselholz. Das Exponat ist der Länge nach durchgeschnitten und poliert. Man erkennt eine scharfe Zonierung des ehemaligen Baumstammes in einen

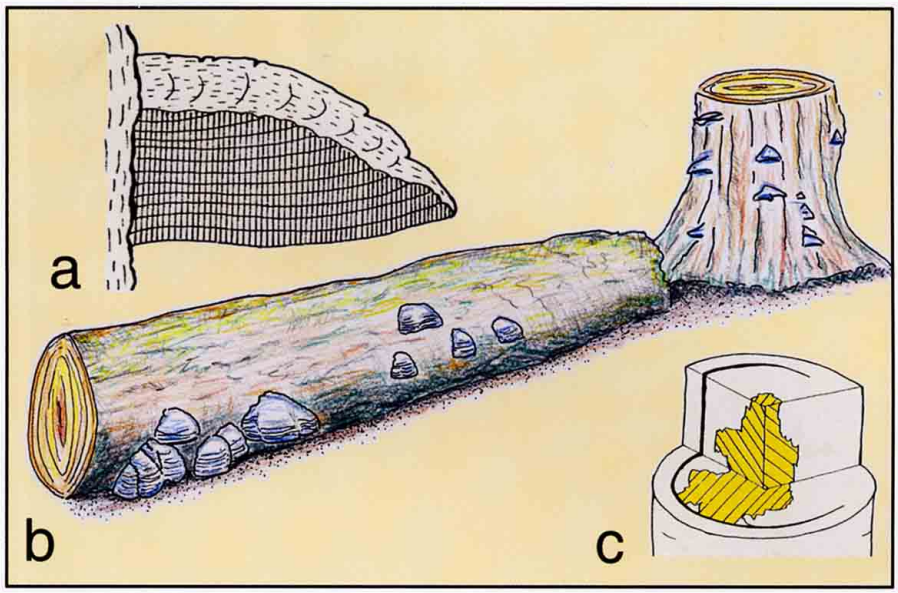


Abb. 19
Pilzfruchtkörper und durch Demarkationslinien abgegrenzte Zonen des Pilzbefalls
umgezeichnet nach JAHN *1990;* SCHWARZE *et al. 2000*

a) Querschnitt durch einen mehrjährigen Pilzfruchtkörper mit geschichteten Röhren (Hymenium)
b.) Die geotrope Orientierung des Zunderschwamms an einem lebenden Baum (rechter Bildbereich) und an liegendem Totholz. Die Öffnungen des konsolenförmigen Fruchtkörpers sind immer nach unten gerichtet.
c) Durch eine als Barriere wirkende Zone (im Bild schwarz, radial verlaufend) wird die voranschreitende pilzliche Holzzersetzung in einem Baumstamm scharf abgegrenzt.

Randbereich und in eine Kernzone. Dabei handelt es sich aber nicht etwa um Mark und Splintholz, vielmehr ist der Kern dieses Holzes so gut wie gar nicht, der in weiten Teilen durch einen klaffenden Riss getrennte Randbereich hingegen ganz stark durch Pilzfraß zersetzt (Abb. 20a). Möglicherweise charakterisiert der Riss eine Demarkationslinie, die ehedem pilzbefallene Partien von gesunden Holzteilen trennte, ähnlich wie bei heutigen pilzlichen Schadbildern an Bäumen (Abb. 19c).
Der fossile Pilzfruchtkörper ist flächig aus dem Holz herausgewachsen, seine Oberseite scheint konzentrisch wellig-rillig zoniert gewesen zu sein (Abb. 20b), doch lässt sich die Oberkruste des Pilzfruchtkörpers nicht mehr eindeutig feststellen. Deutlich ist hingegen im Anschliff zu erkennen, dass das Pilzgewebe einerseits auf der Baumrinde siedelt, andererseits aus der Zone des Kambiums hervorgewachsen ist (Abb. 20c). Der Besatz durch den derblederigen Fruchtkörper schützte hier die „eingewachsene" Baumrinde und den zarten Bereich des Teilungsge-webes, des Kambiums. So gut wie immer ist ansonsten bei den Kiesel-holzfossilien aus dem Keuper die Baumrinde durch die Transportbean-spruchung verloren gegangen.
Das außergewöhnliche Fossil ähnelt sehr dem Porlingfruchtkörper der rezenten Basidimyceten. Unter diesen Baumpilzen kommen mehrjährige Fruchtkörper vor, so z. B. beim Zunderschwamm *Fomes fomentarius* (JAHN 1990; SCHWARZE et al. 2000). Er siedelt heutzutage auf stehenden oder liegenden Stämmen; an der Unterseite des Fruchtkörpers wird jedes Jahr eine neue Zuwachszone ausgebildet. Andererseits können sich die Fruchtkörper bei vielen Arten auch während einer einzigen Vegetationsperiode entwickeln. Auch unter den rezenten Baumpilzen gibt es Arten, z. B. den zottigen Schillerporling, die die Fähigkeiten besitzen, nicht nur das lebende wasser- und nährstoffreiche Splintholz, sondern auch das Kambium anzugreifen (SCHWARZE et al. 2000).
Die konsolen- oder hufeisenförmigen Porlingfruchtkörper beinhalten Fruchtkörperfleisch (Trama) und eine sporenbildende Schicht (Hymenium; vgl. Abb. 19a), aus der jährlich eine unvorstellbar große Menge

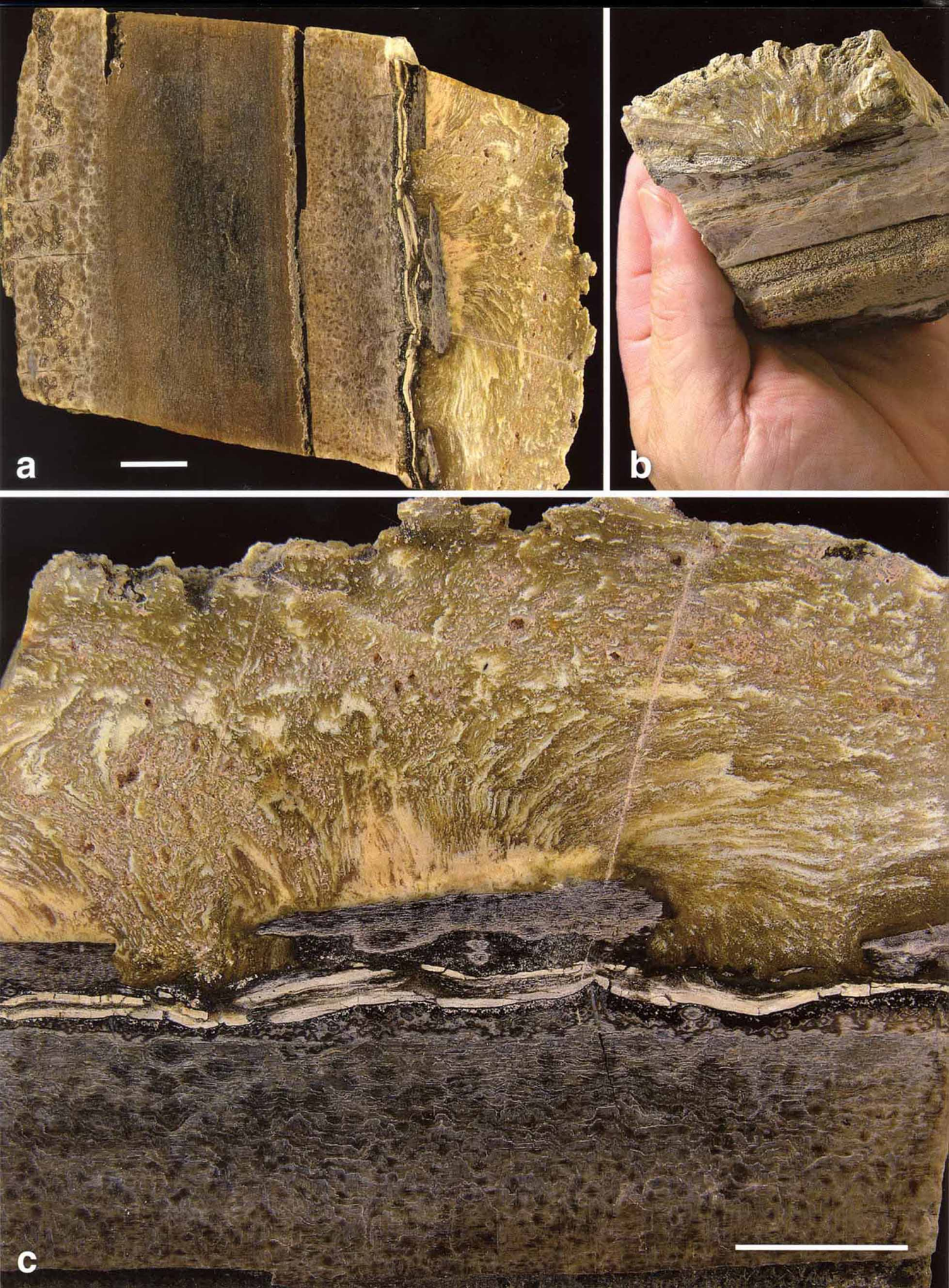

a
b
c

Abb. 20
Ein silifizierter Pilzfruchtkörper in situ. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Reichenbacher Hof, bei Wettringen
Maßstab jeweils 1 cm.
Sammlung KARL WIEDMANN, Crailsheim

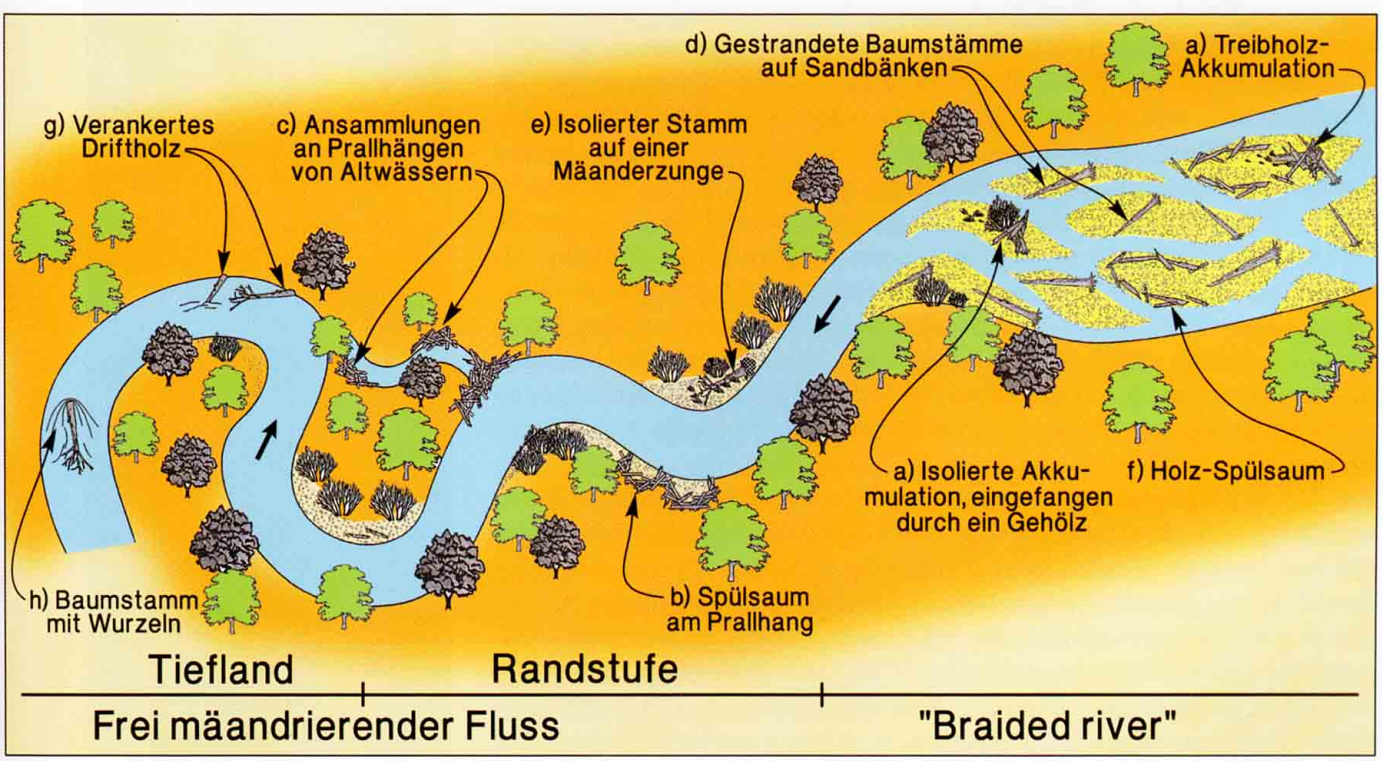
a) Anschliff, Längsansicht des durchgesägten Kieselholzes.
b) Der aufsitzende Pilzfruchtkörper, mit transversal zur Längserstreckung des Stammes verlaufender Lamellierung.
c) Nahaufnahme aus Abb. 20a. Die im Bild sich von links nach rechts erstreckende weiße Zone, teilweise aufgespalten, wird als Kambium gedeutet.

von Pilzsporen entlassen wird. Immer sind die Poren der Baumpilzfruchtkörper, abhängig von der Gravitation, nach unten geöffnet. Weil sowohl liegendes Totholz als auch lebende Stämme befallen werden können (Abb. 19b), ergibt sich die Möglichkeit einer nachträglichen Rekonstruktion. Demnach muss der fossile Fruchtkörper in Abb. 20 anfänglich aus einem aufrechten und noch lebenden Stamm gewachsen sein. Für diese wahrscheinlich noch parasitische, zu diesem Zeitpunkt noch nicht saprophytische Lebensweise spricht auch das Vordringen des Pilzfruchtkörpers aus dem Kambium-Gewebe des Baumes (Abb. 20c).
Bei der Durchmusterung von anpolierten Kieselholzplatten, die für eine andere Fragestellung durchgeführt wurde (vgl. Kapitel 7.3), konnte das Fragment eines ringporigen Pilzfruchtkörpers in einer Wurzelstockbürtigen Kieselholzscheibe entdeckt werden (Abb. 28b-d).

5.3 *Der Nachweis von Baumstamm-Ferntransport durch die Schlüsselsituation der Lokalität Leippersberg*

Es ist nicht zu übersehen, dass viele Kieselhölzer aus den Schichtgliedern des Keupers, beispielsweise aus dem Blasensandstein/Stubensandstein (Löwenstein-Formation), einen ausgesprochenen Treibholzcharakter besitzen (JAKOB 1972). Soweit überprüfbar, tragen beinahe alle Keuper-Kieselhölzer keine Rinde mehr. Dies ist ein starkes Indiz für einen Flusstransport der Stämme (SPICER 1991; LANCASTER et al. 2000).
Baumstämme aus subfossilen Sand- und Schotterablagerungen der mitteleuropäischen Flüsse sind fast immer parallel zur Richtung des damaligen Stromstriches sedimentiert worden (BECKER 1982: 31). Außer-

Abb. 21
Typologie von Stammholz-Anlandungen in großen Flüssen
nach GURNELL et al. 2002, verändert



dem weisen in diesen noch unverfestigten Sedimenten manche Baumstammoberflächen deutliche Auskolkungen und Beschädigungen durch Schotterschliff auf, welche durch das Transportgeschehen und durch mögliche Umlagerungen vor der finalen Einbettung erfolgt sind.

Gegenwärtige ökologische Beobachtungen an ungestörten Flüssen zeigen die vielfältigen Möglichkeiten, unter denen Schwemmgut wie Baumstämme und Baumstümpfe, aber auch Äste und kleinere Holzfragmente akkumuliert werden (MASER & SEDELL 1994; GURNELL et al. 2002). Meistens entstehen nach Hochwässern „Spülsäume" und heterogen zusammengesetzte Holzanhäufungen (Abb. 21a), bevorzugt an den Rändern pflanzenbewachsener Inseln. Spülsäume und lokale Holzanlandungen sind gelegentlich an den Prallhängen zu beobachten (Abb. 21b), aber auch an den Prallhängen der abgeschnürten Flussschlingen und Altarme (Abb. 21c). Auf den Sandbänken ungebändigter zopfartig verzweigter Flüsse („braided river system") sind vereinzelt gestrandete Baumstämme meist parallel zur Fließrichtung eingeregelt (Abb. 21d). Isolierte Baumstämme stranden auch nach Überflutungen an Mäanderzungen in den Flüssen der Bergfußflächen (Abb. 21e). Kleinere und fragmentierte Holzklasten bilden an der Hochwasserlinie der Ufer und Sandbänke häufig Spülsäume (Abb. 21f). In den Flüssen der Tiefländer können Baumstämme temporär am Ufer verankert sein (Abb. 21g). Auch Stammholz mit noch erhaltenem Wurzelteller findet seinen Weg in den Unterlauf der Flüsse (Abb. 21h).

Für die Beantwortung der Frage eines möglichen Ferntransportes der Keuperhölzer vom Hinterland zum Sedimentationsort sind unlängst gemachte Funde von exotischen Geröllen aus der Basis des Schilfsandsteins (Stuttgart-Formation) der Lokalität Leippersberg bei Kottspiel (Baden-Württemberg) von großer Relevanz. An diesem Fundort streicht der basale Teil des in „Flutfazies" entwickelten Schilfsandsteins aus. Die etwa 50 cm mächtige Schilfsandstein-Sohlbank ist hier normal als gelblichbraun gefärbter Sandstein entwickelt. Durch die verdienstvolle Prospektions- und Sammlungstätigkeit von Herrn SIEGFRIED NIKEL, Bühlerzell (NIKEL 1995, 2004; siehe auch Beitrag S. NIKEL in diesem Band), konnten vom Leippersberg eine große Anzahl Kieselhölzer – darunter Reste bis zu 2,15 m Stammlänge – sowie mehr als 150 exotische Gerölle aufgesammelt werden, worunter Metamorphite (Phyllite bis Quarzphyllite, Albitgneise, Aplitgneise), aber auch Magmatite (kataklastische Granite, Tonalite, Granitporphyre), nachgewiesen werden konnten (KELBER et al. 1997). Diese Klasten liegen als Exoten im feinkörnigen und gut sortierten Schilfsandstein. Ein Liefergebiet solcher Fremdgesteine ist in der näheren und weiteren Umgebung des Fundortes nicht zu finden.

Für den Ferntransport dieser exotischen Gerölle kommt als plausibelste Erklärung nur eine Verfrachtung im Wurzelballen verdrifteter Baumstämme in Frage (KELBER et al. 1997; Abb. 5 Beitrag SIMON). Nach der Entwurzelung von Bäumen, z. B. bei katastrophalen Hochwässern, können in das Gewässernetz geratene Stämme in kurzer Zeit sehr weit transportiert werden (GASTALDO 1994; SPICER 1991; LIU & GASTALDO 1992). Die im Wurzelteller eingeschlossene Gesteinsfracht löst sich nach dem Ferntransport und wird – weit entfernt vom Ursprungsort, im Unterlauf

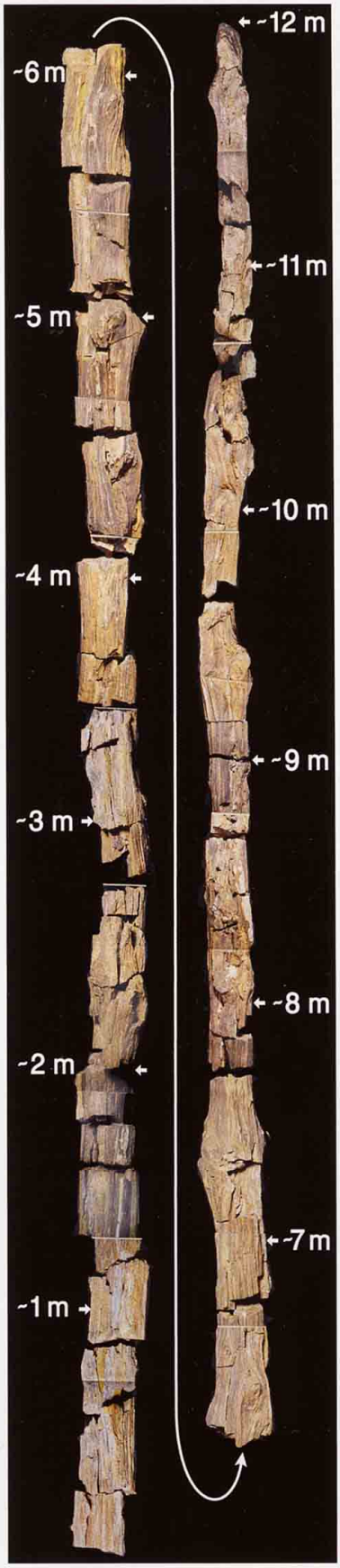


Abb. 22 (Seite 72)
Ein etwa 12 m langer Kieselholzstamm aus dem Schilfsandstein (Stuttgart-Formation) von Bühlerzell
Sammlung und Foto: S. NIKEL, Bühlerzell

der Flüsse – als Streufächer ortsfremder Klasten sedimentiert. Desgleichen wird das potentielle Transportmedium solcher exotischer Fracht, das weit verdriftete bewurzelte Stammholz, zeitgleich in der näheren Umgebung der Fremdgerölle eingebettet (Abb. 22) und in einem späteren Vorgang durch SiO_2 permineralisiert.
Die exotischen Gerölle vom Leippersberg bei Kottspiel sind Repräsentanten von Gesteinsserien, die zur Schilfsandsteinzeit in einem fernen Festland aufgeschlossen waren. Ihre Verfrachtung im Wurzelballen entwurzelter Bäume wirft ein bezeichnendes Licht auf den Ferntransport der Hölzer als Boten einer unbekannten Pflanzengesellschaft aus dem Hinterland, von der ansonsten, außer Pollen und Sporen, keine fossilen Dokumente vorliegen.

5.4 Koniferenreste im Gipskeupermeer

Ein weiteres signifikantes Beispiel für Pflanzenferntransport ist durch Nadelbaumzweige aus dem Felsengips der Grabfeld-Formation bezeugt, die nach einer Fundlokalität umgangssprachlich als „Windsheimer Ähren" bezeichnet wurden (Abb. 23). Diese fossilen Pflanzen gehören bald ausschließlich zur Gattung *Voltzia*; nach den Ergebnissen pflanzenanatomischen Untersuchungen sind die überwiegend langnadeligen Zweige zu *Voltzia fraasii* zu stellen (KRÄUSEL 1940; siehe auch KELBER & HANSCH 1995: 88).
Die chemische Sedimentation des Felsengipses im Grundgipslager des süddeutschen Keupers ist marinen Ingressionen zu verdanken. In diesen hypersalinen Flachwasserbereichen mit nur gelegentlichem Wasseraustausch mit dem Tethysmeer kam es bei trockenen und warmen Klimaten zur Eindampfung des Meerwassers und zur Ausscheidung und langsamen Anreicherung der evaporitschen Gesteine. In tieferen Beckenbereichen sind die Sulfatgesteinsfolgen sogar mit Steinsalz vergesellschaftet (BEUTLER et al. 1999: 140; BEUTLER & NITSCH 2005: 25).
Die Koniferenreste (Abb. 23) wurden in das übersalzene und lebensfeindliche Gipskeupermeer eingeschwemmt, eingebettet und durch die Auflast jüngerer Sedimente inkohlt. Auch die sedimentäre Matrix der Pflanzenfossilien, der kristallwasserhaltige Gips, ist durch diese geologischen Prozesse diagenetisch verändert worden. Durch die Versenkung des Gipslagers in größere Erdtiefen und des damit einhergehenden zunehmenden Drucks sowie der steigenden Temperatur wurde das Kristallwasser ausgetrieben, der Gips verwandelte sich zu Anhydrit. Im Verlauf der nachfolgenden Erdgeschichte wurde der Schichtenstapel der Deckschichten zurückerodiert, Oberflächenwasser und Grundwasser konnte den Anhydritstein bei günstiger geologischer Exposition, beispielsweise oberflächennah am Fuß der Steigerwald-Hassberge-Geländestufe, leicht erreichen. Durch die Wasseraufnahme wandelte sich der Anhydrit teilweise zurück zu Gips mit einer Volumenzunahme bis zu 60 %, genauer zu dem sogenannten Sekundärgips (REIMANN & STEIN 1999). Die offensichtlich gegen mikrobiologische Zersetzung und mechanische Beanspruchung sehr widerstandsfähigen fossilen Koniferenzweige (Abb. 23) haben diese außergewöhnlichen taphonomischen Vor-

gänge eines Transportes vom küstenfernen Wuchsort zur Sedimentation in den marinen Sulfatabscheidungen einschließlich der geschilderten diagenetischen Sedimentumwandlungen bemerkenswert gut überstanden.

6 *Die paläobiologische Bedeutung der Holzfunde aus dem süddeutschen Keuper*

Die Paläobiologie beschäftigt sich als Wissenschaft mit der Entwicklung der Lebewesen in der Erdgeschichte (Briggs & Crowther 1992; Benton & Harper 1997, Prothero 1998). Sie verbindet Teilaspekte der Biologie und der Geologie und stützt mit ihren Forschungsergebnissen die Evolutionsbiologie. Unverzichtbar steht zunächst die Dokumentation der Vielfalt der fossilen Organismengruppen im Vordergrund. Erst mit den Methoden der Taxonomie werden die systematischen und verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Lebewesen und die hierarchischen Ebenen der Phylogenie transparent.

Darüber hinaus sucht die Paläobiologie Antworten auf Fragen, welche Anpassung, Lebensformen und Zusammenleben der fossilen Tier- und Pflanzenwelt betreffen. Fachdisziplin hierfür ist die Paläoökologie, die Wissenschaft von den Beziehungen fossiler Organismen untereinander und in Bezug auf ihre Umwelt (vgl. Etter 1994; Bertling & Strauch 1995; Brenchley & Harper 1998). Unter Einbeziehung benachbarter Forschungsrichtungen, z. B. der Sedimentologie und Paläoklimatologie, werden Eigenschaften und Strukturen der Paläo-Ökosysteme erforscht. Trotz der Unvollständigkeit des fossilen Inventars wird die Rekonstruktion der Fossilgemeinschaften (unter anderem deren Biodiversität, ökologische Struktur und Funktion) und die Kenntnis der damaligen abiotischen Umweltfaktoren (z. B. Klima, Salinität, Landschaftsausformung) angestrebt. Der Informationsverlust durch die verarmte fossile Überlieferung kann teilweise durch Experimente und durch aktuogeologische Beobachtungen ausgeglichen werden.

Aus heutigen Untersuchungen wissen wir, dass sowohl Einzelorganismen, aber auch ganze Ökosysteme sich und ihre abiotische Umwelt wechselseitig beeinflussen. Die Umweltparameter der Lebensbedingungen auf unserem Planeten schwankten im Fortgang der Erdgeschichte beträchtlich, es sei in diesem Zusammenhang nur an die Treibhausverhältnisse während der ausgehenden Oberkreide und an die Eiszeiten des Pleistozäns erinnert. Andererseits gibt es heutzutage nahezu keine vom Menschen unbeeinflussten Lebensräume mehr. Das Studium der fossilen Ökosysteme eröffnet die Möglichkeit, natürliche Abläufe mit ihren physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren besser zu verstehen, besonders im Hinblick der Dynamik ausgeprägter Langzeittrends. Die rapide ansteigende Manipulation der gegenwärtigen Lebensbereiche durch den Menschen zwingt zu Fragestellungen nach den Faktoren der Stabilität der Ökosysteme, der Toleranz nach Störeinflüssen und Veränderungen oder gar nach der Dauer von Regenerierungsphasen nach Zusammenbrüchen. Für solche Problemfelder können die

Abb. 23
Koniferenreste aus dem Felsengips des Gipskeupers (Grabfeld-Formation) von Bad Windsheim.
Maßstab jeweils 1 cm.
Sammlung: Gebr. Knauf, Iphofen
a) Voltzia sp., schlecht erhaltene Abdrücke von benadelten Astfragmenten.
b) Voltzia fraasii, benadelter Koniferenzweig.

a
b

Resultate der Paläoökologie als mögliche Szenarien herangezogen werden.
Das paläoökologische Aussagepotential der Holzfossilien aus dem süddeutschen Keuper erscheint zunächst als wenig aussichtsreich und monoton. Allerdings handelt es sich bei diesen Funden, wie bei allen fossilen Landpflanzen, um Dokumente ehemaliger terrestrischer Lebensformen. Schon deswegen ist die paläobiologische und paläoökologische Auswertung der ehemaligen Gehölzfloren von außerordentlichem Interesse.

6.1 Außergewöhnliche Taxa von silifiziertem Holz aus dem süddeutschen Keuper

Anders als bei Kieselholz-Vergesellschaftungen, welche durch vulkanische Ereignisse nahe an ihrem Wuchsort schnell eingebettet wurden und noch das breite Spektrum der damaligen Gehölze repräsentieren (so z. B. die Chemnitzer Kieselhölzer aus dem Rotliegend), erscheint die Diversität der Kieselhölzer aus dem Keuper als sehr eintönig. Die hier bekannt gewordenen Kieselholzfunde sind offensichtlich weit bis sehr weit transportierte Stämme auf allochthoner Lagerstätte (vgl. Kapitel 5.3). Deshalb ist die Auswahl der überlieferten Holzfossilien durch taphonomische Prozesse gefiltert (SPICER 1991; BEHRENSMEYER et al. 2000). Nur robuste und schwimmfähige Hölzer hatten eine Chance, die vielfältigen Beanspruchungen des langen Transportweges zu überstehen. Empfindlichere pflanzliche Achsen, etwa jene von Farnstämmen oder von Lianen, sind weitgehend der Lückenhaftigkeit der fossilen Überlieferung zum Opfer gefallen.
Nur ansatzweise kann hier auf eher seltene oder ungewöhnliche Holzfossilien aus dem Keuper eingegangen werden. Relevant ist die eindeutige Herkunft, entweder direkt aus einem der kieselholzführenden Schichtglieder des Keupers oder zumindest aus Bodenhorizonten oder Schotterebenen, deren Kieselholzbestückung aus dem Keuper aufgrund der geologischen Geschichte als gesichert gelten darf.
An erster Stelle sind jene außergewöhnlichen Kieselholzfunde von Sekundärholz aufzuführen, die nicht zu der Sammelgattung *„Dadoxylon"* gerechnet werden können. Es sind dies die Protopinaceae, eine Sammelgruppe fossiler Sekundärholzbautypen, die durch die Merkmalskombination von araucarioider und protopinoider Mischtüpfelung gekennzeichnet ist.
Die Hoftüpfelstruktur vieler Hölzer im Paläozoikum ist durch eine alternierende und mehr oder minder geometrisch regelhafte Hexagonaltüpfelung der Tracheidenwände – die araucarioide Tüpfelung – charakterisiert (Abb. 24). Benannt ist diese Zellwanddifferenzierung nach den Araucariaceae, einer Koniferengruppe der südlichen Erdhalbkugel, die noch heute diesen altertümlichen Bauplan zeigt. Mit Ausnahme der Araukarien zeigen aber alle anderen Koniferen der Jetztzeit eine anders gestaltete Hoftüpfelkonfiguration. Ab Jura und Kreide entwickelten sich in großer Fülle die modernen Koniferen mit der „abietoid" genannten Hoftüpfelanordnung. Diese sind dann rundlich geformt und vertikal

voneinander getrennt; bei Mehrreihigkeit stehen die Tüpfel etwa in gleicher Höhe. Mehrreihig aufgebaute Markstrahlen der paläozoischen Hölzer wurden bei den modernen Koniferenhölzern durch einreihige Markstrahlkonfigurationen abgelöst.
Die protopinoide Tüpfelung vermittelt zwischen der araucarioiden und der abietoiden Anordnung (Abb. 24), sie hat sich phylogenetisch aus der araucarioiden Tüpfelung entwickelt (VOGELLEHNER 1967b; EMMERT & SELMEIER 1969; SPECK 1988: 38). Aus dem süddeutschen Keuper liegt mittlerweile eine Reihe protopinoider Kieselholzfunde vor, z. B. Vertreter der Gattung *Xenoxylon, Podocarpoxylon, Protocupressinoxylon, Protocedroxylon,* u. a. (VOGELLEHNER 1965, 1966, 1967b; SELMEIER 1968; SELMEIER & VOGELLEHNER 1968).
Ein außergewöhnlicher Glücksfall war der Fund von *Paradoxoxylon* sp., der lignifizierte Holzrest einer Bennettitee aus dem thüringischen Keuper (SÜSS 1992; SÜSS & STEINER 1992). Die Bennettiteen (Gymnospermae), in großer Formenfülle besonders im Jura bis zu ihrem Aussterben am Ende der Unteren Kreide entwickelt, waren in ihrem Aussehen den heutigen Cycadeen sehr ähnlich. Allerdings war der Bau ihrer Fruktifikationen viel höher entwickelt. Manche Bennettitales trugen Zwitterblüten, damit waren sie den Blüten der bedecktsamigen Pflanzen, den Angiospermen, schon sehr ähnlich. Die Besonderheit war die Anordnung der Samen, die zwischen sterilen Schuppen eingeschlossen waren und, zu einem Panzer verschmolzen, kugelförmige Früchte bildeten. Eindeutige Fossilreste der Bennettitales sind die sterilen Wedel von *Pterophyllum,* die schon im Unteren Keuper vorkommen (KELBER & HANSCH 1995).
Nur ausgesprochen selten sind bislang verkieselte Partien aus dem Unteren Keuper nachgewiesen worden (BÜTTNER 1983). Ein besonderes Fundstück ist deshalb der kleine silifizierte Stammrest in Abb. 14a-d, ein Lesesteinfund aus dem Unteren Keuper (Erfurt-Formation) von Gollachostheim, der anlässlich einer Feldbegehung für eine Diplomkartierung gefunden wurde (HEUNISCH 1980). Der tangentiale Anschliff und Dünnschliff (Abb. 14b, 14c) zeigt die Struktur von gefächerten Querböden, die vielleicht mit *Artisia*-ähnlichen transversalen Strukturen in Zusammenhang gebracht werden müssen (RÖSSLER 2001: 130). Das Fundstück könnte möglicherweise, wenn besser erhaltene paläoxylotomische Details erkennbar wären, dem Holzbautyp *Cordaioxylon brueckneri* zugerechnet werden (vgl. KRÄUSEL 1928; VOGELLEHNER 1965: 53). Seltene Funde von parenchymatischem Markgewebe (Abb. 14g, 16f; siehe auch ZASTROW 1993: 327) weisen auf das Vorhandensein noch unbeschriebener Holztypen aus dem Keuper.
Ebenso spektakulär ist das Exemplar eines silifizierten Farnstammes, aufgesammelt durch den Ermershausener Apotheker RUDOLF ROTHLAUF (Abb. 14h). Der Längsanschliff zeigt schon makroskopisch die typischen hufeisenförmigen Blattspuren bzw. die entsprechenden Blattlückenbildungen zwischen den Xylemsträngen. Mikroskopische Präparate konnten von diesem Stück noch nicht hergestellt werden.
Saloppe Bestimmungen aus dem Handgelenk von angeblichen verkieselten „Schachtelhalmen" oder „Farnen" aus dem Keuper ohne Darstellung wenigstens der wichtigsten Merkmale solcher Fossilien – wie in der

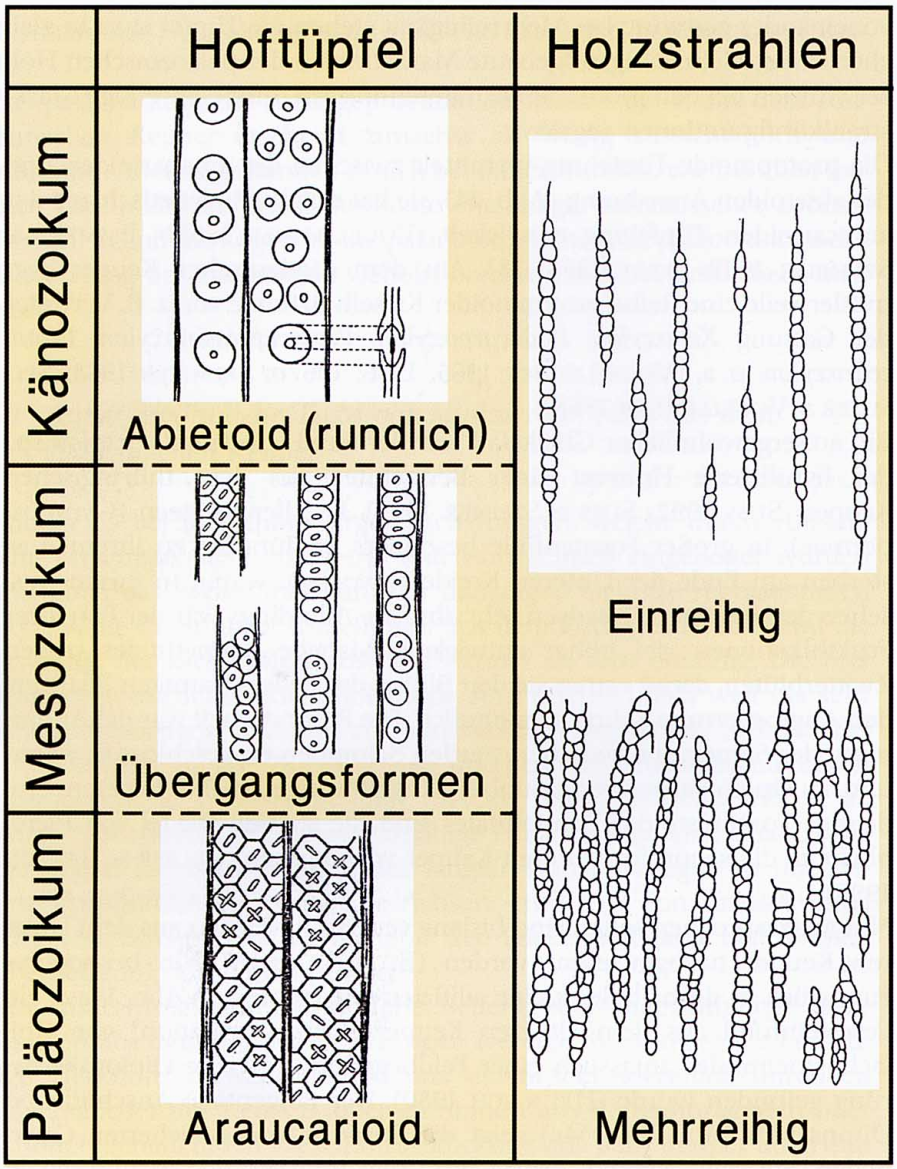


Abb. 24
Entwicklungstrend der Tracheidenwand-Tüpfelung sowie der Ausbildung der Markstrahlen (Holzstrahlen) vom Paläozoikum zum Känozoikum.
Umgezeichnet nach EMMERT & SELMEIER *(1969)*

Vergangenheit gelegentlich praktiziert – müssen als nicht verlässlich betrachtet werden, um so mehr, wenn solche undokumentierten „Bestimmungen" anschließend in tabellarische Fundlisten aufgenommen wurden (z. B. in RUMPEL 1979). Bei diesen Funden sollte genau überprüft werden, ob nicht geologisch ältere Kieselholzfossilien erosiv aufgearbeitet und mit solchen des Keupers vermischt worden sind.

6.2 *Zuwachszonen (Jahresringe) in strukturzeigenden Hölzern als Klimazeugen*

Die Ausbildung des Sekundärholzes, insbesondere die Größe und Wandstärke der Tracheiden, liefert ausgezeichnete Proxi-Daten (Stellvertreter-Daten, von lateinisch *proximus* für „sehr nahe") über die Saisonalität und die Schwankungen des Paläoklimas. Immerhin zeigt etwa ein Drittel der

systematisch näher untersuchten Reste von *Dadoxylon keuperianum* – dem häufigsten Koniferenholz im süddeutschen Keuper – deutliche Zuwachszonen (VOGELLEHNER 1965). Bezeichnend ist der scharfe Wechsel zwischen englumig-dickwandigen Spätzellen, dem Spätholz, und den dünnwandig-weitlumigen Frühzellen, dem Frühholz (Abb. 12f, 14f, siehe auch Abb. 11). Die Zuwachszonen (Jahresringe) im Holz reflektieren sehr genau die sequentielle Lebensgeschichte eines Baumes, jedoch variieren diese Strukturen abhängig von ihrer Position. Für aussagekräftige Vergleiche ist festzustellen, ob sie von einem fossilen Zweig, Ast, Stamm oder Wurzelstock herrühren (CHAPMANN 1994).
Allerdings verdanken „Jahresringbildungen" in den Kieselhölzern ihre Entstehung durchaus nicht immer einem saisonalen Klimawechsel. Auch Stresssituationen, so beispielsweise die periodische Überflutung ganzer Landstriche mit warmen und fast stehenden Wasserkörpern über Monate hinweg, wie heutzutage etwa in Brasilien, können bei den Gehölzpflanzen Zuwachszonen-ähnliche Bildungen hervorrufen. „Falsche Jahresringe" oder schwach ausgeprägte Jahresring-ähnliche Wachstumszonen gehen fast nie um den ganzen Umfang eines Stammes herum. Auch können sie sich bei näherer Betrachtung als Knickungs- bzw. Deformationsringe erweisen.
Das Aussagepotential der Zuwachszonen in fossilen Hölzern bezüglich einer verlässlichen Interpretation des Paläoklimas wird in der Fachliteratur bis in die jüngste Zeit hinein durchaus kontrovers diskutiert (CREBER & CHALONER 1984, 1985; SÜSS 1984; ASH & CREBER 1992; CHAPMAN 1994; RÖSSLER 1996: 80; CHALONER & MCELWAIN 1997; CREBER & FRANCIS 1999; POOLE 1999; BRISON et al. 2001; FALCON-LANG 2005). Doch kann als gesichert gelten, dass umfangreichere Kieselholzassoziationen mit regelmäßigen und prominent ausgebildeten Zuwachszonen – sicher nachweisbar aus einem zuweisbaren Schichtverband stammend – nicht unter stabilen oder einförmigen paläoklimatischen Bedingungen heranwachsen konnten, sondern vielmehr ein saisonales Klima repräsentieren. Bei globaler Sicht ist mit Beginn der Trias von einem sich immer stärker ausprägenden Mega-Monsunklima auszugehen, das heißt einem saisonalen Wechsel zwischen extrem trockenen und extrem niederschlagsreichen Perioden (PARRISH 1999).

6.3 Der Nachweis von Wildfeuer zur Keuperzeit

Die unlängst entdeckten fossilen Holzkohlenfunde (vgl. Kapitel 2.4) bezeugen Wildfeuer in den Ökosystemen der germanotypen Oberen Trias. Hierfür mussten damals allerdings einige Voraussetzungen erfüllt sein.
Die Holzkohlenfunde implizieren das Vorhandensein von genügend brennbarer Biomasse – etwa nach einem Windbruch mit anschließender Dürreperiode – und eine Entflammung zum Wildfeuer durch einen Blitzeinschlag (CHALONER 1989; JONES 1997). Die gelegentliche Trockenheit der Holzansammlungen ist unabdingbar als Voraussetzung für eine leichte Entflammbarkeit.
Die Möglichkeit zur Entflammung zum Wildfeuer war nur innerhalb einer definierten Maximal- oder Minimal-Zusammensetzung der Paläo-

atmosphäre gewährleistet (Abb. 25). Bei zu geringem Sauerstoffanteil (unter 13 %) wäre es nur schwerlich zur Entzündung des brennbaren Materials gekommen, andererseits hätte es bei zu hohem Sauerstoffanteil der Atmosphäre viel zu oft gebrannt. Diese als „Feuerfenster" bezeichnete Vorgabe (JONES & CHALONER 1991; SCOTT 2000) ist damit indirekt auch ein Hinweis über die Zusammensetzung der Paläo-Atmosphäre zur Keuperzeit.

Abb. 25
Das Sauerstoff-„Feuerfenster" der Atmosphäre. Eingezeichnet ist der Minimum- und Maximum-Gehalt sowie der gegenwärtige Sauerstoffgehalt der Atmosphäre in Prozent.
Umgezeichnet nach JONES & CHALONER (1991)

Zudem eröffnen die fossilen Holzkohlenfunde durch den Grundsatz des Aktualismus – das Prinzip, dass man aus der Beobachtung heutiger geologischer Prozesse auf eine gleichartige Entwicklung in der erdgeschichtlichen Vergangenheit schließen kann – die Möglichkeit, gut erforschte Sachverhalte der rezenten Feuerökologie (z. B. GOLDAMMER 1993, 1995; HÖLLERMANN 1996; PYNE 2001) im Lichte eines mehr als 200 Millionen Jahre alten Ökosystems zu überprüfen.

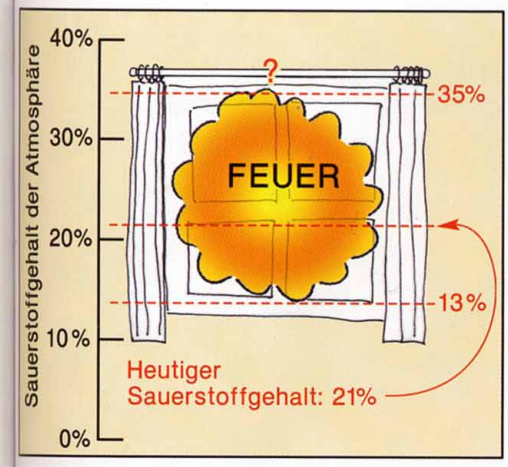
Für die Feuerbrände in den Ökosystemen des süddeutschen Keupers kommen keine ungewöhnlichen Ursachen wie Vulkanismus oder extraterrestrische Ereignisse in Betracht, es handelte sich mit Bestimmtheit um lokale Wildfeuer, die unter Einbeziehung der oben geschilderten Vorraussetzungen auf natürlichem Wege durch Blitzzündung entstanden sind. Allerdings führt die katastrophale Zerstörung der Vegetation durch einen Feuersturm häufig zu einer verstärkten Erosion der Böden. Dann konnte der kurzfristig vermehrte Sedimenteintrag zur Eutrophierung (Überdüngung) der betroffenen Gewässer führen und Ursache eines Fischsterbens gewesen sein.

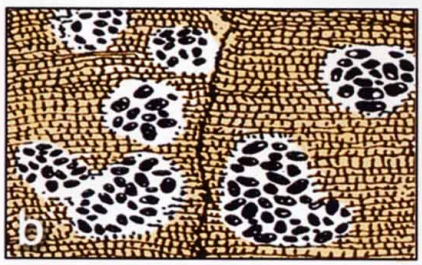
Durch Vergleiche mit dem hohen Kenntnisstand der rezenten Feuerökologie wird es möglich werden, die komplexen ökodynamischen Auswirkungen der Vegetationsbrände in den terrestrischen Lebensräumen der Keuperzeit besser zu verstehen. Feuer als geoökodynamischer Faktor wird im Keuper ein Dreh- und Angelpunkt für zukünftige paläoökologische Forschungen werden.

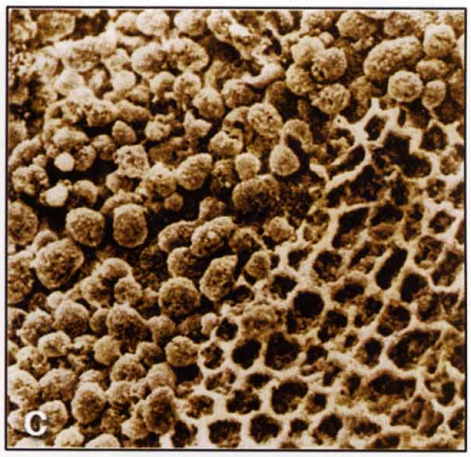
6.4 *Holzreste mit Spuren der Interaktion zwischen Tier und Pflanze*

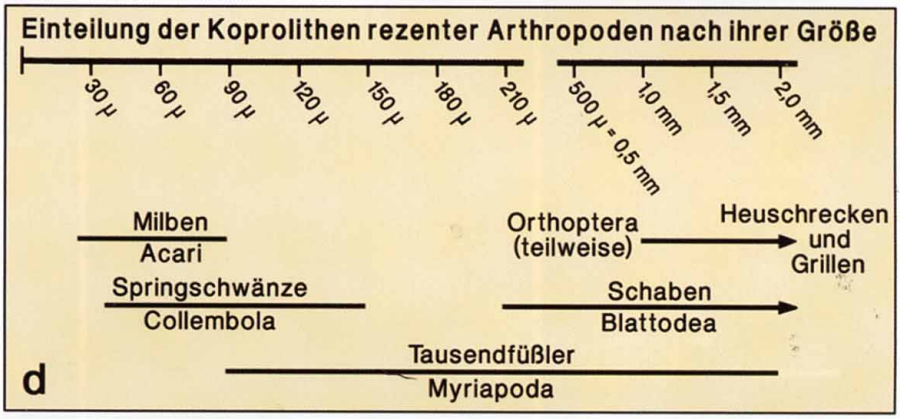
Das Spektrum bekannt gewordener Keuperhölzer mit Bohr- und Fraßspuren ist bislang noch dürftig. Auf einige wenige Fundstücke mit Schädlingsbefall ist HOFBECK (2005) eingegangen. Am überzeugendsten beschrieben sind die kreisrunden Bohrgänge eines Käfers, die von LINCK (1949) als *Anobichnium simile* bezeichnet wurden (Abb. 27a-c). Dieses befallene Kieselholz ist eines der erdgeschichtlich ältesten fossilen Dokumente solcher Ichnofossilien. Ichnofossilien sind fossile Lebensspuren, z. B. Wohn- und Fressbauten oder Kriech-, Weide- und Ruhespuren, die von Organismen überwiegend in einem unbelebten Substrat, teilweise aber auch – wie in diesem Fall – in oder an einem pflanzlichen Gewebe hinterlassen wurden.

Für die Keuperhölzer kommen aus dem Tierreich vorrangig Insekten und deren Larven sowie Milben (Acari) als Verursacher in Betracht. Dabei kann es sich um Fraßgänge, Kotpillen (auch Koprolithen oder Pellets genannt) oder um Fluglöcher handeln (Abb. 26, 27). Tunnelförmige









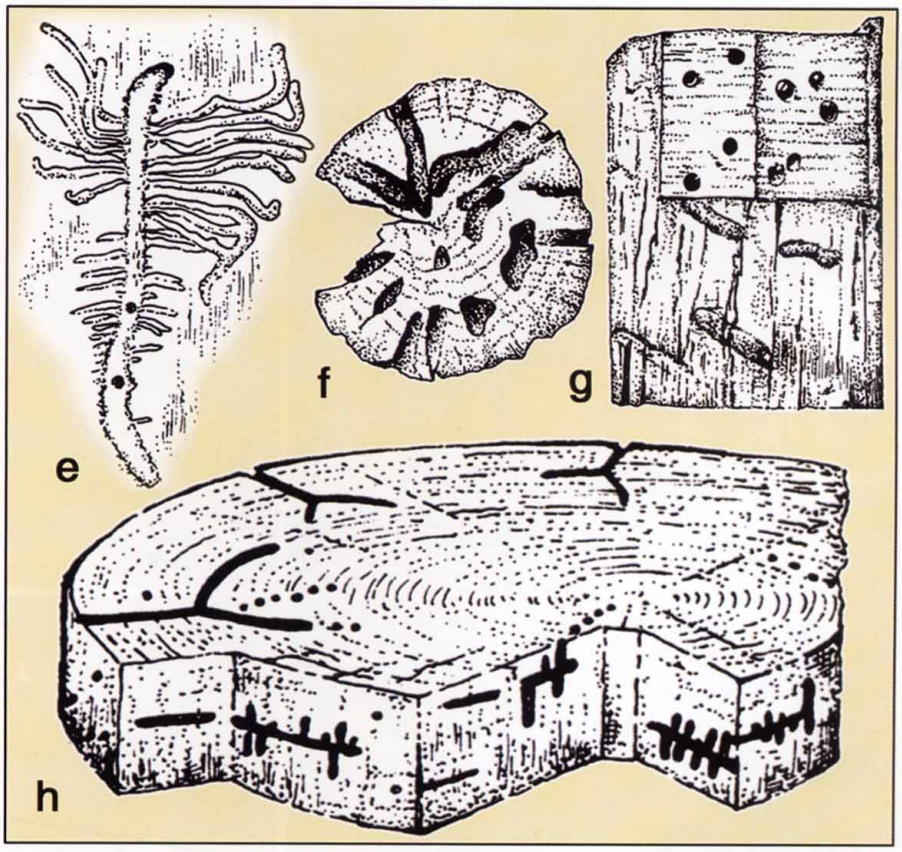


Abb 26
Unterschiedliche Fraßbilder von Insekten und Arthropoden im Holz.

Abb. 26a, b, e-h aus SCOTT *(1992), verändert.*
Abb. 26c, d, aus GOTH & WILDE *(1992), verändert.*

a) Profilansicht einer fressende Milbe im Holz, mit Koprolithen;
b) Zeichnerische Darstellung von Kotpillen in einem fossilen Holz (Querschliff).
c) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines angeätzten Kieselholzsplitters (Querschliff) aus dem Perm der Wetterau. Linker Bildbereich: dicht gepackte Lage von Kotpillen.
d) Die Größenklassen von Kotpillen (Koprolithen, fecal pellets) der rezenten Arthropoden
umgezeichnet nach GOTH & WILDE *(1992).*
e) Rezente Larvengalerie, verursacht durch holzbohrende Käfer.
f) Schadbild im Holz durch bohrende Motten.
g) Schadbild im Längsschnitt eines Holzes.
h) Räumliche Ansicht; Schadbild eines holzbohrenden Käfers in einer Holzscheibe.

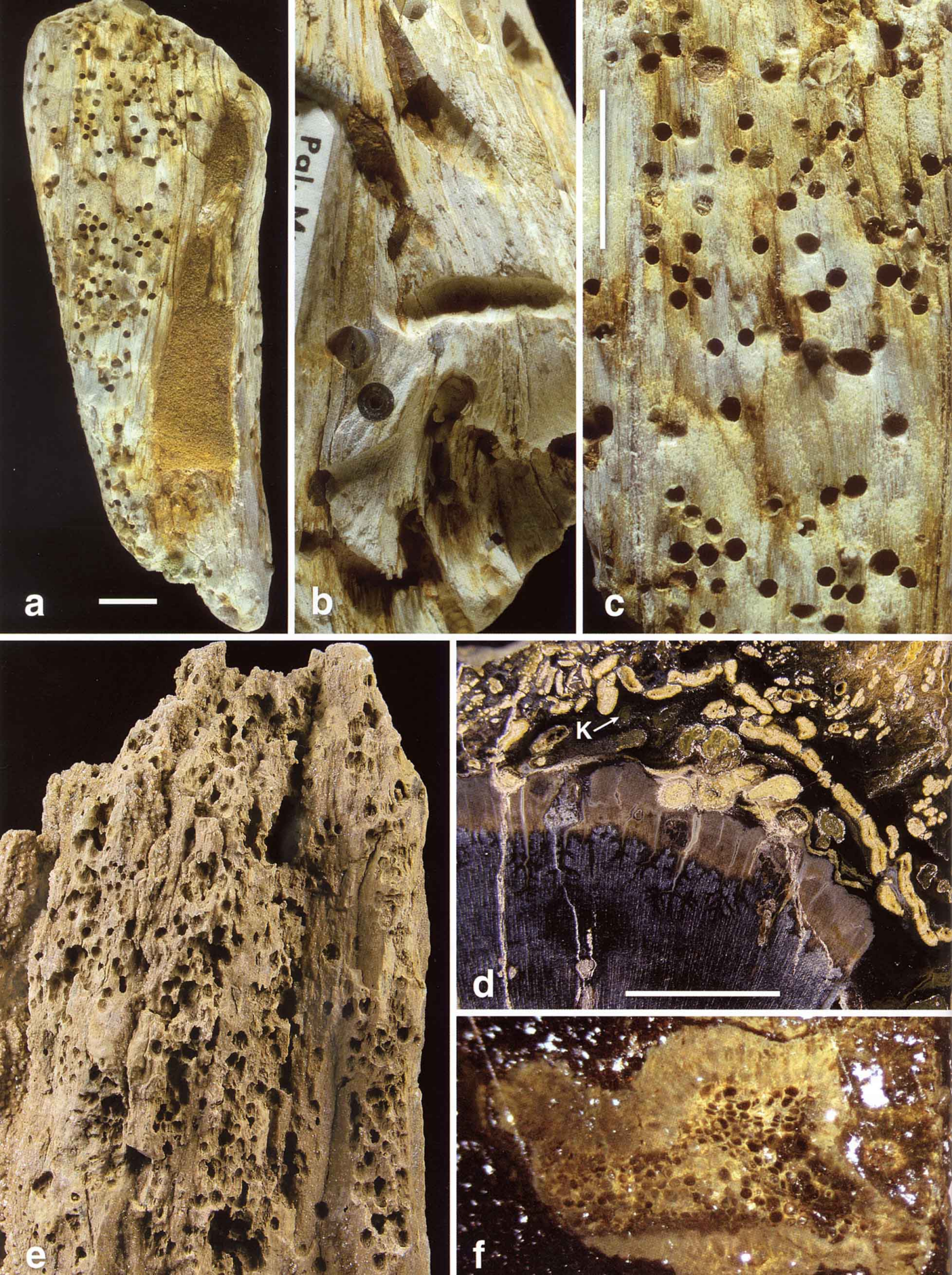

a
b
c
d
K
e
f

Abb. 27. Fraßbilder von Insekten in silifiziertem Keuperholz. Maßstab jeweils 1 cm.

a) Dadoxylon keuperianum, durchsetzt von Insektenfraßgängen Anobichnium simile. Streufdorf südlich von Hildburghausen, Thüringen.
(Nr. 1983/426, Pal. Mus. Berlin; Original zu LINCK *1949)*

b) Rückseitiges Detail aus Abb. 27a (Nr. 1983/426), die teilweise ausgefüllten Fraßröhren zeigend.

c) Auschnitt aus Abb. 27a, mit offenen und teilweise verfüllten kreisrunden Fraßgängen.

d) Quergeschnittenes Kieselholz, polierter Anschliff. Zersetzter Holzkern, umgeben von Fraßgirlanden. Pfeil K bezeichnet die Lage der Koprolithen in Abb. 27f. Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Reichenbacher Hof, bei Wettringen
Sammlung: K. WIEDMANN, *Crailsheim*

e) Kieselholz mit kreisrunden Fraßspuren, in einem schon vor dem Verkieselungsvorgang vermorschten Holz. Unterer Stubensandstein (Löwenstein-Formation), Büchelberg, Waldenburger Berge
Sammlung: H. WREDE, *Adolzfurt*

f) Stark vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 27d. Silifizierte Koprolithen in einer Fraßkammer.

Hohlräume in den Hölzern wurden aber auch von Pilzen erzeugt (siehe Kapitel 5.2.2).

Besonders Hornmilben (Arthropoda, Acari, Oribatidae) – sie werden manchmal auch als Moos-, Käfer- oder Panzermilben bezeichnet – sind eine äußerst arten- und formenreiche Gruppe, unter denen sich einige Arten von Holz ernähren (Abb. 26a). Diese Spinnentiere haben nur eine Länge von 0,2 bis 1 mm, erwachsene Tiere sind am Rücken, meist aber auch am Bauch mit dicken Chitinplatten gepanzert, zumindest aber mit lederartigem, festem Chitin bekleidet. Bei den silifizierten Koprolithen in Abb. 27f handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um Milbenkot. Milben sind in vielen Kieselholzfunden die vorherrschenden Komponenten der sich von Holz ernährenden Fauna. Es scheint, dass sich im Vergleich mit befallenen Kieselholzfunden aus dem Perm die Aktivitäten der Hornmilben ab der Trias erheblich vervielfacht haben (ASH 2000; KELLOG & TAYLOR 2004).

In der Fortentwicklung der Insekten spielt der Zeitabschnitt der Trias eine besondere Rolle. Beginnend mit der Kolonisation des Festlandes in den frühesten paläozoischen terrestrischen Ökosystemen, gefolgt von einer großer Radiation der Arten im späten Karbon und Perm, wurde diese Entwicklung durch das größte Massenaussterbe-Ereignis der Erdgeschichte an der Perm-Trias-Grenze einschneidend reduziert. Die sich anschließende Erholungsphase und Entwicklung einer modernen Insektenfauna ab der Trias ist geprägt von der Co-Evolution zwischen der Insekten- und Pflanzenwelt. Immer mehr und mit größerer Diversität konnten sich Insekten in den Süßwasser-Ökosystemen ausbreiten, es entstanden komplexe parasitoide Wechselbeziehungen, bedingt durch die Evolution von neuen Linien der Samenpflanzen (SCOTT 1992; STEPHENSON & SCOTT 1992; SCOTT et al. 1992; LABANDEIRA 2002; LABANDEIRA & EBLE 2002).

Holzfossilien aus dem Keuper des mitteleuropäischen Triasbeckens mit Spuren der Wechselwirkung zwischen Tier- und Pflanzenwelt sind bislang wegen ihrer Seltenheit wissenschaftlich noch kaum ausgewertet worden. Allerdings offenbaren sich solche Funde nicht allein durch Betrachtung mit dem unbewaffneten Auge, vielmehr verspricht die systematische Durchmusterung von Anschliff- und vor allem von Dünnschliff-Präparaten unter dem Mikroskop weitaus größere Erfolge (vgl. Abb. 27f). An den Keuperhölzern können mit Sicherheit jene Bohr- und Fraßspuren erwartet werden, wie sie schon von größeren Kieselholz-Aufsammlungen aus anderen geologischen Systemen, z. B. aus dem Rotliegend, bekannt geworden sind (vgl. GOTH & WILDE 1992; RÖSSLER & FIEDLER 1996). Spektakulär ist in diesem Zusammenhang der Fund eines Insektennestes aus einem Kieselholz der Trias aus dem Petrified Forest National Park der USA (HASIOTIS & DUBIEL 1995). Das Nest soll von Vertretern der Hymenoptera, den Hautflüglern – zu denen Ameisen, Wespen und Bienen gerechnet werden – gebaut worden sein. Gleichartige Gebilde in lignitischen Hölzern der miozänen Braunkohle lieferten sogar vollkörperlich erhaltene Insektenreste (ROSELT & FEUSTEL 1960).

7 *Prognose: Welche aussagekräftigen Holzfunde können zukünftig aus dem süddeutschen Keuper erwartet werden?*

Aus dem Rotliegend der Wetterau sowie aus der Gegend von Chemnitz und seiner Umgebung wurden in den letzten Jahren zahlreiche neue Forschungsergebnisse über permineralisierte Holzfossilien vorgelegt (z. B. GOTH & WILDE 1992; RÖSSLER 1995, 2000, 2001, 2002; RÖSSLER & FIEDLER 1996; GÖTZE & RÖSSLER 2000; NOLL & WILDE 1999, 2002; NOLL et al. 2003). Anstoß für diese intensiven Bemühungen waren sicherlich Neufunde aus den letzten Jahren, aber auch das schon vorhandene reichhaltige Vergleichsmaterial in den musealen Sammlungen. Nicht zuletzt sind diese Resultate aber der guten Zusammenarbeit professioneller Paläobotaniker mit ambitionierten Fossiliensammlern zu verdanken.
Aus dem dort gewonnenen Erkenntnisfortschritt können sich auch für die Holzfossilien aus dem süddeutschen Keuper neue Einsichten den Weg bahnen. Zwar ist das Erscheinungsbild der permineralisierten Rotliegend-Flora paläozoisch geprägt, beispielsweise kommen hier noch die verholzten Stämme großer *Calamites*-Schachtelhalmbäume der Gattungen *Arthropitys, Arthroxylon,* und *Calamodendron* vor, die in den Keuperfloren nicht mehr erwartet werden können.
Bei Vernachlässigung des unterschiedlichen geologischen Alters der Rotliegend- und Keuper-Kieselholz-Florenkomplexe scheinen mit der Rotliegendflora vergleichbare Kieselholzfunde mit ähnlicher taphonomischer Fundgeschichte – aber möglicherweise auf modernisierter Evolutionsstufe – prinzipiell auch aus dem Fossilinventar des süddeutschen Keupers möglich zu sein. Eine Sichtung der maßgeblichen Rotliegend-Ergebnisse und die kritische Abwägung für mögliche Vorkommen im Keuper eröffnet durchaus erfolgsversprechende Einsichten und Forschungsansätze, wenn diese zunächst auch nur hypothetisch und rein gedanklich begründet sind.
Darüber hinaus ist es genauso wichtig, Fallbeispiele relevanter Kieselholzfunde von anderen Trias-Vorkommen der Welt näher zu beleuchten und hieraus, unter Berücksichtigung der jeweiligen faziellen Verhältnisse, mögliche Schlussfolgerungen für die fossilen Hölzer des germanotypen Keupers zu ziehen.

7.1 Erkennung neuer perminersalisierter Pflanzen-Taxa der Trias

An der Perm-Triasgrenze wurde der evolutionäre Fortgang auf der Erde durch das größte Massen-Aussterbeereignis der Erdgeschichte unterbrochen. Hiervon war auch die Pflanzenwelt betroffen. Erst nach einer längeren Phase der Erholung – nicht vor der Grenze Unter-Mitteltrias – kam es zum Wiederaufleben größerer Bestände holzbildender Gewächse (WILLIS & MCELWAIN 2002; KELBER 2003; GRAUVOGEL-STAMM & ASH 2005) und zur Ausformung moderner Florenelemente (KERP 2000; KELBER 2005). Auch aus diesem Grunde ist es von großem Interesse, die graduelle Wiedererstarkung der floralen Vielfalt in der Trias durch

holzanatomische Befunde zu untermauern. Folgende Pflanzengruppen lieferten strukturbietende Hölzer oder permineralisierte Pflanzenorgane:

7.1.1 Equisetopsida und Filicopsida

Im Gegensatz zu den so häufigen Abdruckfossilien der Schachtelhalme (Equisetopsida) sind deren permineralisierte Überreste in der Trias bei weltweiter Betrachtung nur ganz selten gefunden worden (BRUNNER & KELBER 1988; OSBORN & TAYLOR 1989; KELBER & HANSCH 1995). Weil die triassischen Schachtelhalme als krautige Pflanzen im Gegensatz zu den paläozoischen Calamiten kein ausgeprägtes Sekundärholz besaßen, war ihr Potential, durch mineralische Lösungen petrifiziert zu werden, äußerst gering (zur möglichen Verwechslung mit durch Pilzfraß verursachten Zerfallserscheinungen siehe Kapitel 5.2.2). Über die paläoxylotomischen Merkmale der permischen Schachtelhalmgewächse mit starkem Sekundärholz-Anteil unterrichtet die Arbeit von RÖSSLER & NOLL (2002).
Aus einem „verkieselten Moor" der Trias der Antarktis konnten silifizierte Sporangien eines Farnes beschrieben werden (PHIPPS et al. 2000). Eine gute Einführung zu den petrifizierten Farnstämmen (Filicopsida) von weltweiten Vorkommen in der Erdgeschichte liefern die Arbeiten von HERBST (1996) und von RÖSSLER & NOLL (2002).

7.1.2 Pteridospermae, Cycadales und Bennettitales

Farnsamer-Stammreste liegen aus der oberen Trias Argentiniens vor (ARTABE et al. 1999). Dabei handelt es sich um die Gattung *Rhexoxylon*, die u. a. auch aus der antarktischen Trias bekannt geworden ist (TAYLOR 1992).
Schon VOGELLEHNER erkannte in *Scalaroxylon multiradiatum* ein Cycadophytina-Sekundärholz (VOGELLEHNER 1967a); über strukturbietend erhaltenes Holz der Cycadeen aus der Trias der Antarktis berichten SMOOT et al. (1985), des weiteren wurde ein Fund aus dem Petrified Forest National Park von Arizona beschrieben (ASH 1985). Ebenso wurden von triassischen Bennettiteen stammende Hölzer schon gelegentlich bearbeitet (SELMEIER & GROSSER 1980; SÜSS 1992; SÜSS & STEINER 1992). Allgemeine Hinweise zu den permineralisierten Cycadeen- und Bennettiteenfossilien finden sich bei SCHAARSCHMIDT (1996) und bei TIDWELL (2002).

7.1.3 Ginkgoales und Coniferales

Holzbautypen mit parenchymatischem und sklerenchymatischem Zellgefüge wurden aus der mittleren Trias der Schweiz und aus der brasilianischen Trias gemeldet (GRAUVOGEL-STAMM et al. 2003; PIRES & GUERRA-SOMMER 2004). Holz der Protopinaceae in Pyriterhaltung konnte schon aus dem Zechstein nachgewiesen werden (UHL 2004).

Von dem wohl berühmtesten Fundareal triassischer Kieselhölzer, dem Petrified Forest National Park von Arizona, sind neben *Dadoxylon* die Holzfossilien der Gattungen *Araucarioxylon, Woodworthia,* und *Schilderia* beschrieben worden (Ash & Creber 2000; Creber & Ash 2004). Neuerdings konnten von hier auch *Juniperus*-ähnliche Hölzer erkannt werden (Savidge & Ash 2006); außerdem, neben anderen neuen Koniferenarten, auch ein Holz der Ginkgogewächse (Savidge 2006).

7.2 Fossile Holzreste mit signifikanten Strukturen oder Oberflächen, aufgrund derer sich ein Hinweis zum taphonomischen Geschehen ergeben könnte

Solche Holzfossilien wären ausgezeichnete Indikatoren für die Rekonstruktion des Geschehens in der Paläo-Umwelt, aber auch für die Entschlüsselung der Mechanismen des Fossiltransportes und der Fossildiagenese. Folgende Zustandsbilder wären auch aus dem süddeutschen Keuper denkbar:

7.2.1 Regeneriertes Holzgewebe nach mechanischer Beschädigung

In einer pflanzenanatomischen Studie über Kieselhölzer aus der Mitteltrias der Antarktis berichten Putz & Taylor (1996) über verheiltes Holzgewebe nach starken mechanischen Beschädigungen. Die vernarbten oder durch Neugewebe überwallten Holzwunden sind im Dünnschliff unter dem Mikroskop durch ihre fremdartige Formgebung leicht zu identifizieren. Als Ursache für solche Verletzungen der Rinde und des Kambiums der lebenden Bäume können Brandwunden nach Wildfeuer in Betracht gezogen werden, ebenso wie mechanische Verletzungen der im Hochwasser überflutenden lebenden Bäume durch anschrammende Treibhölzer. Prinzipiell sind xylotomische Ansichten von Wundgewebe oder von verheilten Holzbeschädigungen auch bei den Kieselhölzern aus dem Keuper zu erwarten. Solche Merkmale können aber nur durch mikroskopische Beobachtungen an Dünnschliffen festgestellt werden.

7.2.2 Orthogonale Risse auf Baumoberflächen, die auf Ankohlung durch Wildfeuer schließen lassen

Durch den Vorgang der Pyrolyse wird das Holzgewebe bei der Umwandlung zu Holzkohle – wie schon in Kapitel 2.4 näher ausgeführt – auch mit transversalen Rissen blockartig zerlegt. Solche rechtwinkeligen Block-Riss-Strukturen fanden sich an der Außenfläche von verkieselten Stämmen aus dem Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens. Diese und gleichartige Strukturen aus dem Rotliegend von Chemnitz wurden als mögliche Brandstrukturen interpretiert (Noll et al. 2003; Rössler 1995: 41). Für das Verständnis der Feuerökologie in den terrestrischen Keuper-Ökosystemen wären gleichartige Funde mit eindeutigen Brandspuren

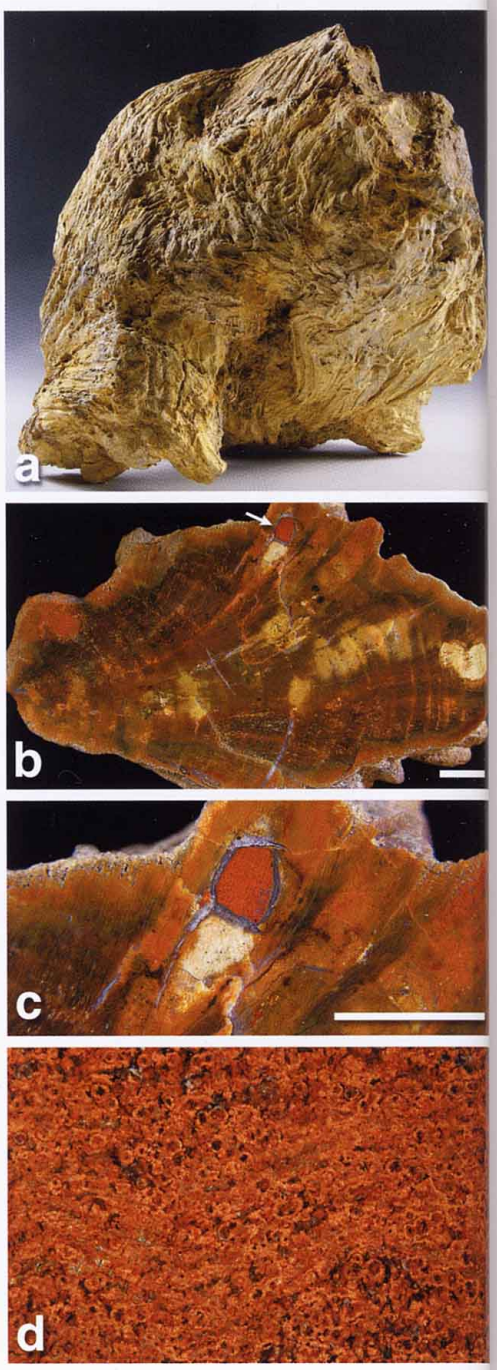
erwünscht, allerdings sollten die orthogonalen Rissmuster nicht mit Schadbildern des Holzzerfalls durch Pilze verwechselt werden (siehe Kapitel 5.2).
Unlängst ist fossile Holzkohle sogar innerhalb von angekohlten *in situ*-Wurzelstubben des Petrified Forest National Park von Arizona nachgewiesen worden (JONES & ASH 2006). Das silifizierte Wurzelholz verdient deshalb besondere Aufmerksamkeit (vgl. Kapitel 7.3).

7.2.3 *Weitere makro- und mikroskopische Schadbilder nach der Holzzersetzung durch Pilze*

Die unter dieser Rubrik zu erwartenden Resultate versprechen unter den silifizierten Keuperhölzern den größten Erfolg, weil die Hölzer in vielen Fällen erst nach einem längeren Wassertransport endgültig eingebettet werden konnten und vorher bei zwischenzeitlichen Anlandungen episodisch der pilzlichen Holzzersetzung ausgesetzt waren. Detailbeobachtungen zur saprophytischen Holzzerstörung durch Pilze konnten schon in dieser Arbeit angesprochen werden (Kapitel 5.2), weitere Präzisierungen dieses Problemkreises wären sehr erwünscht.
In der Gegenwart ist das radiale Ausmaß des pilzlichen Holzbefalls vielfach durch eine pseudosklerotische Schicht begrenzt (Abb. 19c). Diese Demarkationslinie dient der Abgrenzung einzelner Pilzkolonien im Holz gegen andere Mycelien oder gegenüber dem noch unbefallenen Holz. Das hier geschilderte makroskopische Schadbild könnte möglicherweise auf manchen polierten Kieselholzanschliffen dokumentiert sein. Es sollte nicht mit den rhythmischen Ausfällungen von SiO_2 und den damit einher gehenden Abgrenzungslinien und Zonierungen verwechselt werden.
Pilzbefall an lebenden Stämmen kann sich äußerlich durch eine sich in Längsrichtung erstreckende Rinnenbildung an der Oberfläche des ansonsten kreisrunden Stammes zeigen (SCHWARZE et al. 2000). Diese Merkmale könnten unter Umständen noch an relativ intakten Kieselholztrommeln ersichtlich sein.
Im internationalen Schrifttum zur Taphonomie fossiler Kieselhölzer scheint das Interesse an Fragestellungen bezüglich der saprophytischen Lebensweise der Pilze mittlerweile zuzunehmen (STUBBLEFIELD et al. 1985; STUBBLEFIELD & TAYLOR 1986; CREBER & ASH 1990; TAYLOR & OSBORN 1992; TAYLOR & TAYLOR 1997; DIÉGUEZ & LÓPEZ-GÓMEZ 2005). Vielleicht gelingt es zukünftig, neben dem hier dokumentierten Fund des Fragments eines Pilzfruchtkörpers (Abb. 20, vgl. Beitrag FOHRER & SIMON) noch weitere Formen innerhalb von Stammholz aus dem Keuper nachzuweisen. Erwartet werden können die Taschen größerer linsenförmiger Fäulnispilze, ähnlich wie *Polysporites wardii* in Stammholz aus der Chinle Formation (Trias) des Petrified Forest National Park, Arizona (WRIGHT 2002: 132).

7.3 *Kieselhölzer aus dem Wurzelstubben-Bereich, in dem sich möglicherweise aufsiedelnde Lianen oder andere Epiphyten nachweisen lassen*

Überraschenderweise konnten in den letzten Jahren bei der Erforschung des Baumfarnes *Psaronius* aus dem Rotliegend eine ganze Anzahl von Epiphyten ausgemacht werden, die mit ihren Kletterachsen sowohl an der Farnstamm-Außenseite, aber auch im *Psaronius*-Wurzelmantel ihren Lebensraum hatten (RÖSSLER 2000). Wurzelstücke mit aufsiedelnden Farnachsen liegen ebenfalls aus der Rotliegend-Gehölzflora der Wetterau (NOLL & WILDE 2002) und von weiteren permischen Lokalitäten vor (RÖSSLER & NOLL 2002).
An diese Vorkommen knüpft sich die interessante Frage, ob gleichartige Funde auch in den Keuperablagerungen zu finden sind. Bislang konnte von hier allerdings noch keine größere Anzahl von silifizierten Farnstämmen beschrieben werden (Ausnahme: Abb. 14h). Die fossile Überlieferung innerhalb eines basalen Farnstammes – eines eigenen Ökosystems für Spreizklimmer und Lianen, ähnlich wie bei *Psaronius* – kommt somit nicht in Frage.
Trotzdem sind die Fragmente fossiler Baumstümpfe keineswegs uninteressant (Abb. 28a). Die systematische Durchmusterung von Keuper-Kieselholzscheiben aus der Wurzelstubben-Zone führte zur Entdeckung von Fremdgewebe im Holz, bei dem es sich um Gewebe eines pilzlichen Fruchtkörpers handelt (Abb. 28b-c). Wahrscheinlich wurden hier, wie in der Jetztzeit beim echten Zunderschwamm, Risse im Holz durch ledrigzähe Myzellappen ausgefüllt (SCHWARZE et al. 2000). Permineralisiertes Holz aus dem Wurzelstubben-Bereich war wegen der Nähe zum Boden für interaktive Beziehungen besonders exponiert und verdient deswegen auch weiterhin besondere Aufmerksamkeit.



7.4 *Treibholz als Siedlungsgrund von aufsiedelnden Organismen*

In den Flüssen spielt Schwemmgut – das sind neben Blättern und Früchten auch Hölzer der unterschiedlichsten Größenklassen – eine zentrale ökologische Rolle. Die verdrifteten Pflanzenteile wirken als Zwischenglied zwischen Land und Wasser, sie sind ein dynamisches Ausbreitungs- und Etablierungsmedium für Fauna und Flora und ein Lebensraum für artenreiche Biozönosen (MASER & SEDELL 1994; TENZER 2003).
Bei zukünftigen Keuperfunden ist an Treibhölzer zu denken, die durch pseudoplanktisch lebende Aufsiedler besiedelt wurden oder durch Endobionten, wie beispielsweise durch holzbohrende Muscheln, gekennzeichnet sind. Über pseudoplanktisch lebende Organismen auf krautigen Pflanzenresten des Unteren Keupers konnte schon berichtet werden (KELBER 1987, 1988), sogar Insekten haben ihre zarten Eigelege auf die im Wasser verdrifteten Rinden- und Blattscheidenfragmente von Schachtelhalmen abgelegt (KELBER & GEYER 1989; GRAUVOGEL-STAMM & KELBER 1996).

Abb. 28
Verkieseltes Wurzelholz aus dem süddeutschen Keuper. Maßstab jeweils 1 cm.

a) Fragment eines Wurzelstubben, Schilfsandstein (Stuttgart-Formation), Osing-Höhe bei Rüdisbronn
Sammlung: H. Wrede, Adolzfurt

b) Polierte Kieselholzscheibe aus dem Wurzelbereich. Der Pfeil zeigt auf den fremdartigen Einschluss in Abb. 28c. Lesefund, Birkenfeld bei Ermershausen, Hassberge
Finder: R. Rothlauf, Ermershausen; Sammlung: K.-P. Kelber, Würzburg

c) Ausschnitt aus Abb. 28b.

d) Mikroskopische Aufnahme, Ausschnitt aus Abb. 28c. Deutlich sind die rundlichen Strukturen des pilzlichen Gewebes zu erkennen.

Markante Beispiele besiedelter Treibhölzer aus dem marinen Bereich sind die mit Seelilienkolonien besetzten Stämme aus dem Posidonienschiefer des süddeutschen Jura sowie die erst seit kurzem bekannt gewordenen Funde aus der Trias von Guanling in Süd-China (Xiaofeng et al. 2006). Eine ähnliche Konstellation ist für die allermeisten Schichtglieder des Keupers unvorstellbar, weil diese in ausgedehnten Playabecken oder in lakustrinen, fluviatilen und deltaischen Fazieseinheiten abgelagert wurden.
Allerdings konnten marine Beeinflussungen und sogar Auswirkungen der Gezeiten im Unteren Keuper nachgewiesen werden (Pöppelreiter 1999). Die Unterkeuper-Karbonathorizonte sind allesamt durch Vorstöße des Meeres entstanden (Beutler & Nitsch 2005). Deshalb scheint die Anlandung und Sedimentation eines Treibholzes, das damals in einen marinen Wasserkörper verdriftet wurde, einige Zeit dort verblieb und deshalb Anheftungsspuren oder Fossilreste pseudoplanktisch lebender Organismen trägt, durchaus nicht undenkbar. Auch ein Befall durch Bohrmuscheln, vergleichbar mit solchen der Gattung *Teredo* (vgl. Gastaldo 1994; Maser & Sedell 1994: 68; Selmeier 1996b), könnte sich möglicherweise an Holzfossilien aus dem Keuper überprüfen lassen, welche nach einem episodischen marinen Aufenthalt sedimentiert worden sind.
In der Vergangenheit wurden Anbohrungen von Muscheln ausschließlich als Indikatoren einer marinen Fazies angesehen. Nach einer Nachprüfung der ökologischen Ansprüche rezenter Bohrmuscheln *(Teredina)* scheint der Aussagewert nicht mehr so eindeutig zu sein. Für angebohrte Treibhölzer und angebohrte Oberflächen von Kohleflözen des Rheinischen Braunkohlenreviers werden mittlerweile niedrige Meeresspiegelstände angenommen, während derer sich die Bohrmuscheln in Flüssen mit merklicher Strömung auf verfestigtem Substrat ansiedelten (Bertling & Herrmanns 1996). Ähnliche fazielle Verhältnisse können auch für einige Schichtenstapel des Keupers prinzipiell nicht ausgeschlossen werden.

7.5 Fragile Pflanzenorgane und Lebensspuren in verkieselten Bodenhorizonten

Der große Fortschritt in der Erforschung der Rotliegend-Kieselhölzer von Chemnitz in den letzten Jahren gab gleichfalls neue Impulse für die Aufsammlung und Erforschung der sogenannten „Sächsischen Madensteine". Die ersten Funde solcher Hornsteinsteinplatten mit Pflanzenfragmenten, vorwiegend mit Fiederblättchen von Farnen, wurden fälschlicherweise auf sich krümmende Kellerasseln oder auf versteinerte „Maden" bezogen und deshalb von den Steinschneidern traditionell als „Madensteine" bezeichnet. Doch schon um 1800 wurde die wahre Natur dieser Fossilien erkannt: es handelt sich dabei um die gekrümmt eingebetteten Fiederchen der Gattung *Pecopteris* bzw. *Scolecopteris*, die zu einem *Psaronius*-Baumfarn gehörten. Mittlerweile werden diese Schliff-Fossilien eines permineralisierten Bodens intensiv erforscht (Barthel & Weiss 1997; Barthel et al. 2001; Barthel 2002; siehe auch Noll & Wilde

2002). Bekannt gewordene Resultate können vergleichsweise für die verkieselten Keuperböden ins Auge gefasst werden.
Mit großen Erwartungen kann davon ausgegangen werden, aus den Hornstein-Bodenhorizonten des süddeutschen Keupers weitere Organismengruppen nachweisen zu können. Aber nicht nur dreidimenional erhaltene Pflanzenorgane, wie etwa die schon erwähnten silifizierten Fiederchen von Farnen oder von Farnsamern, sind von diesem Lagerstättentypus zu erwarten (vgl. NOLL & WILDE 2002: 103; RÖSSLER & NOLL 2002: 12; HOFBECK 2005: 33). Neben Fraßspuren und Koprolithen von Milben (siehe Abb. 27f) könnten solche Ichnofossilien auch von anderen Gliederfüßern in verkieselter Form dokumentiert sein (BARTHEL 2002). Aus der paläobotanisch bedeutsamsten SiO_2-Fossillagerstätte, dem devonischen Rhynie-Chert aus der Nähe von Aberdeen in Schottland, sind mittlerweile sogar Körperfossilien von Spinnentieren, Milben und anderen Arthropoden mit hervorragend erhaltenen Details nachgewiesen worden (KERP & HASS 2004).

7.6 Fragile Pflanzenorgane in Holzkohlenerhaltung

Die Umwandlung in Holzkohle verbessert ganz entscheidend das fossile Überlieferungspotential von pflanzlichem Gewebe. Sogar empfindliche Pflanzenteile sind durch Waldbrände in der geologischen Vergangenheit durch den Pyrolyse-Vorgang in die Holzkohlenerhaltung überführt worden. Paläobotanische Bedeutung erlangten in den letzten Jahren Angiospermenblüten aus der Kreidezeit, deren detailreiche Beschreibung erst durch die exquisite dreidimensionale Holzkohlenerhaltung ermöglicht wurde. Diese Funde haben unser Wissen um die Entwicklung der bedecktsamigen Pflanzen revolutioniert (FRIIS et al. 2006). Weil selbst delikate Pflanzenorgane in Holzkohlenerhaltung gegenüber biologischer Degradation, chemischen Attacken sowie Erosions- und Oxidationsvorgängen außerordentlich resistent sind, andererseits die dispersen Holzkohlen schwimmfähig sind und über weite Strecken verspült werden können, kann es zur Anreicherung auf sekundärer Lagerstätte kommen. Manche solcher Fusit-Konzentrationen werden deswegen als Endglied eines Selektionsvorganges gedeutet, weil „normale" Pflanzenpartikel schon in vorherigen Phasen vor allem durch die mikrobiologische Zersetzung zerstört worden sind. Ein gutes Beispiel solcher außergewöhnlicher Holzkohlenfunde, so von zerbrechlichen Sporangien und weiteren merkmalsreichen Pflanzenorganen, ist von FAIRON-DEMARET & HARTKOPF-FRÖDER (2004) beschrieben worden. Sogar die feinsten Details von Spaltöffnungen und von epidermalen Zellmustern konnten mittlerweile in Holzkohlenerhaltung nachgewiesen werden (UHL & KERP 2003: 10).
Bei der Prospektion und Auswertung solcher fossilen Holzkohlenreste aus dem Keuper stehen wir noch ganz am Anfang. Möglicherweise sind die in der geologischen Keuperliteratur so zahlreich erwähnten Lagen von „Pflanzenhäcksel" auch potentielle Lagerstätten für kleindimensionierte Holzkohlenfossilien. Grundsätzlich können Holzkohlenfunde von zarten und zerbrechlichen Pflanzenorganen in den Abla-gerungen des Keupers erwartet werden.

7.7 Holzreste mit anhaftenden Bernsteinresten

Bernstein wurde schon als Zufallsfund von einer Tunnelbaustelle bei Göggelsbuch in Verbindung mit Kieselholzfunden gemeldet (HOFBECK 2005), ein weiterer Bernsteinfund aus dem anstehenden Schilfsandstein (Stuttgart-Formation) von Kirchschönbach im Steigerwald ist durch DR. R. ZIEGLER entdeckt worden (KELBER & HANSCH 1995).
Eine überraschende Methode, fossilen Bernstein nachzuweisen, ist unlängst von einer italienischen Forschergruppe von Pflanzenfossilien aus der alpinen Trias (Karnium) mitgeteilt worden (ROGHI et al. 2006). Durch Bestrahlen mit einer Ultraviolett-Lampe (auch „Schwarzlicht" genannt) wurden an den Abdruckfossilien inkohlter Koniferenzweige der Formgattung *Brachyphyllum/Pagiophyllum* kleine *in situ*-Bernsteintropfen als hell fluoreszierende kleine Partikel sichtbar. Weitere Bernsteinfunde – vielleicht unter Anwendung der eben geschilderten Methode – scheinen auch aus dem süddeutschen Keuper durchaus möglich zu sein.

8 Fazit

Im Hinblick auf eine aufgefächerte phytotaphonomische und paläobiologische Interpretation erwiesen sich die Holzfossilien aus dem Keuper als noch wenig ausgeschöpfte Ressourcen. Bisherige Untersuchungen beschränkten sich im Wesentlichen auf taxonomische Fragestellungen. Hier könnten neue Ergebnisse von wissenschaftlichen Bearbeitungen fossiler Hölzer aus anderen geologischen Systemen oder von anderen triassischen Fossillagerstätten Vorbildcharakter haben und neue Wege und Forschungsansätze aufzeigen.
Gleichwohl wäre es wichtig, das schon vorhandene Potential an Keuper-Kieselhölzern in den zahlreichen Sammlungen für paläoxylotomische Untersuchungen stärker zu nutzen. Dies kann leider nicht zer-störungsfrei geschehen. Schön polierte und farbenprächtige Kieselholzplatten in den Vitrinen der musealen und privaten Sammlungen haben zwar ihren besonderen Reiz und künden von der eigentümlichen Ästhetik längst vergangener Pflanzengesellschaften. Allerdings verweilen statische Ausstellungen dieser Art, ohne Anstrengungen zur Beantwortung der brennenden wissenschaftlichen Fragen nach dem „Wie" und „Warum" zu unternehmen, in einer spekulativen und diffusen Betrachtungshaltung der Raritätenkabinette des 17. und 18. Jahrhunderts. Bei wissenschaftlich interessanten und strukturbietenden Exponaten sollte nicht gezögert werden, nach einer fotografischen Dokumentation des unversehrten Stückes mit der Diamantsäge zu schneiden und aussagekräftige Dünnschliffpräparate herzustellen. Nur der mikroskopische Blick in das Zellgefüge der Holzfossilien bringt befriedigende Gewissheit und dient dem Erkenntnisfortschritt. In vielen Fällen wird man die attraktive Ansicht von auserlesenen, aber Rätsel aufgebenden Kieselhölzern durch geschickte Kombination zumindest in Teilen erhalten können.
Es bleibt zu hoffen, dass auch in der Zukunft interessante Neufunde fos-

siler Hölzer der Wissenschaft verantwortungsvoll zugänglich gemacht, bearbeitet und publiziert werden. Jede Entdeckung mit neuen Detailinformationen ist zur Vervollkommnung unseres Wissensbildes willkommen und trägt dazu bei, die Pflanzenwelt der Keuperzeit besser zu verstehen.

9 *Dank*

Engagierte Fossiliensammler haben aus ihren Privatsammlungen zum Teil noch nie gezeigte Exponate zur Bebilderung dieses Artikels zur Verfügung gestellt. Dafür danke ich herzlichst den Herren SIEGFRIED NIKEL, Bühlerzell, HERBERT SCHÜSSLER, Rot am See, KARL WIEDMANN, Crailsheim und HEINZ WREDE, Adolzfurt. Ebenso danke ich Herrn DIPL. MIN. MICHAEL WILDE und Herrn CARLO KNAUF, Firma Gebr. KNAUF, Iphofen, für das Entgegenkommen, die seltenen „Windsheimer Ähren" fotografieren zu dürfen.
Für die Ausleihe von Exponaten aus Museen und wissenschaftlichen Instituten danke ich DR. BARBARA MOHR, Naturkundemuseum der Humboldt-Universität, Berlin, DR. WOLFGANG TRAPP und PROF. DR. GERD GEYER, Institute für Geologie und Paläontologie der Universität Würzburg. Bei der Beschaffung von Bildmaterial halfen mir Frau MARGARETHE PIEL, Hannover, PROF. DR. BERNT SCHRÖDER, Institut für Geologie, Ruhr-Universität Bochum und DR. VOLKER WILDE, Abteilung Paläobotanik, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main. Dafür danke ich sehr. Schon in früherer Zeit wurden mir großherzig einige Holzfossilien überlassen, dafür sei Frau ANNELIESE ROTHLAUF, Gerbrunn, und DR. CARMEN HEUNISCH, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover, sowie den Herren G. EMMERT, Gerabronn, DR. EDGAR NITSCH, Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau, Dienststelle Stuttgart, und wiederum S. NIKEL und K. WIEDMANN herzlichst gedankt.
Dank schulde ich Herrn PETER SPÄTHE, Mineralogisches Institut der Universität Würzburg, der mit großem Können die Durchlicht- und Auflichtpräparate der Holzfossilien verfertigte, sowie Frau DIPL. BIOL. CHRISTINA KELBER und Herrn DR. RAINER WOLF, Biozentrum der Universität Würzburg, die mir die fotografischen Mikroaufnahmen mit dem Confocal Laser Scanning Microscope (CLSM) und dem Scanning Electron Microscope (SEM) ermöglichten. Für anregende Diskussionen und freundliche Ratschläge danke ich PROF. DR. GERD GEYER, Paläontologisches Institut der Universität Würzburg, PROF. DR. HANS KERP, Universität Münster, DR. DIETER SEEGIS, Schorndorf, PROF. DR. THEO SIMON, Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau, Dienststelle Stuttgart und PROF. DR. J.H.A. VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, Museum Naturalis, Leiden.

10 Literatur

ALBRECHT, J.S. (1737): (Achat und versteinertes Holz von Coburg). Commercii litterarii Norici Hebdom., XLVIII, S. 377–378; (zitiert nach Freyberg 1932: 114).

ALLASON-JONES, L. & JONES J.M. (2001): Identification of „jet" artefacts by reflected light microscopy. – European Journal of Archaeology, 4: 233–251; London.

ARTABE, A.E., BREA, M. & ZAMUNER, A.B. (1999): *Rhexoxylon brunoi* ARTABE, BREA et ZAMUNER, sp. nov., a new Triassic corystosperm from the Paramillo de Uspallata, Mendoza, Argentina. – Rev. Palaeobot. Palynol., 105: 63–74; Amsterdam.

ASH, S.R. (1985): A short thick cycad stem from the Upper Triassic of Petrified Forest National Park, Arizona, and vicinity. – Museum of Northern Arizona Bulletin, 54: 17–32.

ASH, S.R. (2000): Evidence of oribatid mite herbivory in the stem of a Late Triassic tree fern from Arizona. – Journal of Paleontology, 74: 1065–1071.

ASH, S.R. & BASINGER, J.F. (1991): A high latitude Upper Triassic flora from the Heiberg Formation, Sverdrup Basin, Arctic Archipelago. – Bulletin, Geological Survey of Canada, 412: 101–131.

ASH, S.R. & CREBER, G.T. (1992): Palaeoclimatic interpretation of the wood structures of the trees in the Chinle Formation (Upper Triassic), Petrified Forest National Park, Arizona, USA. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 96: 299–317; Amsterdam.

ASH, S.R. & CREBER, G.T. (2000): The late Triassic *Araucarioxylon arizonicum* trees of the Petrified Forest National Park, Arizona, USA. – Palaeontology, 43: 15–28; London.

BACHMANN, G.H. & GWINNER, M.P. (1971): Nordwürttemberg – Stromberg, Heilbronn, Löwensteiner Berge, Schwäb. Hall. – 168 S.; (Gebr. Borntraeger), Berlin.

BACHMANN, G.H., HILTMANN, W. & LERCHE, I. (2002): Inkohlung des Unteren Keupers in Südwestdeutschland. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 226: 271–288; Stuttgart.

BAMFORD, M.K. & PHILIPPE, M. (2001): Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. – Rev. Palaeobot. Palynol., 113: 287–297; Amsterdam.

BARTHEL, M. (2002): Die Madensteine vom Windberg, Deutschland. – S. 64–77; In: DERNBACH, U. & TIDWELL, W.D. (Hrsg.): Geheimnisse Versteinerter Pflanzen. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

BARTHEL, M., RÖSSLER, R. & WEISS, H.-J. (2001): Sächsische „Madensteine" – Irrtümer und Fortschritte. – Geologica Saxonica, 46/47: 197–202; (H.B. Geinitz Symposium), Dresden.

BARTHEL, M. & WEISS, H.-J. (1997): Xeromorphe Baumfarne im Rotliegend Sachsens. – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 20: 45–56; Chemnitz.

BECHTEL, A., GRATZER, R; SACHSENHOFER, R.F. (2001): Chemical characteristics of Upper Cretaceous (Turonian) jet of the Gosau Group of Gams/Hieflau (Styria, Austria). – International Journal of Coal Geology, 46: 27–49; Amsterdam.

BECKER, B. (1982): Dendrochronologie und Paläoökologie subfossiler Baumstämme aus Flussablagerungen. Ein Beitrag zur nacheiszeitlichen Auenentwicklung im südlichen Mitteleuropa. – Mitt. d. Kommission f. Quartärforschung d. Österreich. Akad. d. Wiss., 5: 1–120; Wien.

BEHRENSMEYER, A.K., KIDWELL, S.M. & GASTALDO, R.A. (2000): Taphonomy and paleobiology. – S. 103–147; In: ERWIN, D.H. & WING, S.L. (Hrsg.): Deep Time, Paleobiology's Perspective. – Paleobiology, Supplement to Volume 26(4).

BENTON, M. & HARPER, D. (1997): Basic Palaeontology. – 342 S.; (Longman), Harlow.

BERTLING, M. & STRAUCH, F. (1995): Paläoökologie. – S. 355–360; In: KUTTLER, W. (Hrsg.): Handbuch zur Ökologie. – 2. Aufl., (Analytica), Berlin.

BERTLING, M. & HERMANNS, K. (1996): Autochthone Muschelbohrungen im Neogen des Rheinischen Braunkohlenreviers und ihre sedimentologische Bedeutung. – Zbl. Geol. Paläont. Teil I, 1995 (1/2): 33–44; Stuttgart.

BEUTLER, G., HAUSCHKE, N. & NITSCH, E. (1999): Faziesentwicklung des Keupers im Germanischen Becken. – S. 129–174; In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt. – (F. Pfeil), München.

BEUTLER, G. & NITSCH, E. (2005): Paläogeographischer Überblick. – S. 15–30; In: BEUTLER, G., HAUSCHKE, N., NITSCH, E. & VATH, U. (Hrsg.): Deutsche Stratigraphische Kommission, Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 253; Frankfurt am Main.

BLANCHETTE, R.A. (1991): Delignification by wood-decay fungi. – Annu. Rev. Phytopathol., 29: 381–398.

BORNEMANN, J.G. (1856): Über organische Reste der Lettenkohlegruppe Thüringens – Ein Beitrag zur Fauna und Flora dieser Formation besonders über fossile Cycadeen, nebst vergleichenden Untersuchungen über die Blattstruktur der jetztzeitlichen Cycadeengattungen. – 85 S., (W. Engelmann) Leipzig,

BOSSHARD, H.H. (1982): Holzkunde – Band 1 – Mikroskopie und Makroskopie des Holzes. – 224 S.; 2. Auflage, (Birkhäuser), Basel.

BRENCHLEY, P.J. & HARPER, D.A.T. (1998): Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution. – 402 S.; London.

BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (1992): Palaeobiology: a synthesis. – 583 S., (2. Auflage), Oxford.

BRISON, A.-L., PHILIPPE, M. & THEVENARD, F. (2001): Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? – Paleobiology, 27: 531–538.

BRUNNER, H. & KELBER, K.-P. (1988): Eisenerzkonkretionen im württembergisch-fränkischen Unterkeuper – Bemerkungen zum fossilen Environment. – In: HAGDORN,

H. (Hrsg.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim. – Sonderbände d. Ges. f. Naturk. in Württemberg, 1: 185–205; Stuttgart.

BÜTTNER, G. (1983): Verkieselungen aus dem Lettenkeuper im Raume Schweinfurt. – S. 57–60; Erwin Rutte-Festschrift (Weltenburger Akademie), Kelheim.

CHALONER, W.G. (1989): Fossil charcoal as an indicator of palaeoatmospheric oxygen level. – J. Geol. Soc. London, 146: 171–174; London.

CHALONER, W.G. & MCELWAIN, J. (1997): The fossil plant record and global climatic change. – Rev. Palaeobot. Palynol., 95: 73–82; Amsterdam.

CHAPMAN, J. (1994): Distinguishing internal developmental characteristics from external palaeoenvironmental effects in fossil wood. – Rev. Palaeobot. Palynol., 81: 19–32; Amsterdam.

CREBER, G.T. & ASH, S.R. (1990): Evidence of widespread fungal attack on Upper Triassic trees in the southwestern U.S.A. – Rev. Palaeobot. Palynol., 63: 189–195; Amsterdam.

CREBER, G.T. & ASH, S.R. (2004): The late Triassic *Schildera adamanica* and *Woodworthia arizonica* trees of the Petrified Forest National Park, Arizona, USA. – Palaeontology, 47: 21–38; London.

CREBER, G.T., & CHALONER, W.G. (1984): Climatic indications from growth rings in fossil wood. – S. 49–74; In: P. BRENCHLEY (Hrsg.): Fossils and Climate. – (J.Wiley & Sons), Chichester.

CREBER, G.T., & CHALONER, W.G. (1985): Tree growth in the Mesozoic and Early Tertiary and reconstruction of palaeoclimates. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 52: 35–60; Amsterdam.

CREBER, G.T. & FRANCIS, J.E. (1999): Fossil tree ring analysis: palaeodendrology. – S. 245–250; In: JONES, T.P. & ROWE, N.P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques. – (Geological Society), London.

CÚNEO, N.R., TAYLOR, E.L., TAYLOR, T.N. & KRINGS, M. (2003): In situ fossil forest from the upper Fremouw Formation (Triassic) of Antarctica: paleoenvironmental setting and paleoclimate analysis. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 197: 239–261; Amsterdam.

DIÉGUEZ, C. & LÓPEZ-GÓMEZ, J. (2005): Fungus-plant interaction in a Thuringian (Late Permian) *Dadoxylon* sp. in the SE Iberian Ranges, eastern Spain. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 229: 69–82; Amsterdam.

DILL, H.G. (1988): Diagenetic and epigenetic U, Ba, and base metal mineralization in the arenaceous Upper Triassic „Burgsandstein", southern Germany. – Mineralogy and Petrology, 39: 39–105.

EMMERT, U. & SELMEIER, A. (1969): Kieselhölzer aus dem Schilfsandstein. – S. 76–83; In: Emmert, U.: Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000 Blatt Nr. 6428 Bad Windsheim. – (Bayer. Geol. Landesamt), München.

ETTER, W. (1994): Palökologie. Eine methodische Einführung. – 294 S.; Basel.

ETZOLD, A. & SCHWEIZER, V. (2005): Der Keuper in Baden-Württemberg. – S. 214 – 258; In: BEUTLER, G., HAUSCHKE, N., NITSCH, E. & VATH, U. (Hrsg.): Deutsche Stratigraphische Kommission, Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 253; Frankfurt am Main.

FAIRON-DEMARET, M. & HARTKOPF-FRÖDER, C. (2004): Late Famennian plant mesofossils from the Refrath 1 borehole (Bergisch Gladbach-Paffrath Synclyne; Ardennes-Rhenish Massif, Germany). – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 251: 89–121; Frankfurt am Main.

FALCON-LANG, H.J. (2005): Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. – Paleobiology, 31: 434–444.

FERGUSON, D.K. (2002): Plant taphonomic processes and the fossil record – S. 393–397; In: M. DE RENZI, M.V.P. ALONSO, M. BELINCHÓN, E. PEÑALVER, P. MONTOYA & A. MÁRQUEZ-ALIAGA (Hrsg.): Current topics on taphonomy and fossilization. Ajuntament de Valencia, Valencia.

FERGUSON, D.K., HOFMANN, C.-C. & DENK, T. (1999): Taphonomy: field techniques in modern environments.– S. 210–213; In: JONES, T.P. & ROWE, N.P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques. – (Geological Society), London.

FOHRER, E. & SIMON, T. (2002/03): Baumpilze und Trüffel – Höhere Pilze aus dem Keuper. – Fossilien, 19 : 360–362 (Teil 1); 20: 19–23 (Teil 2); Korb.

FRANK, M. (1944): Die natürlichen Bausteine und Gesteinsbaustoffe Württembergs – 340 S.; (Schweizerbart), Stuttgart.

FRANK, M. (1949): Technische Geologie der Bodenschätze Württembergs. – 446 S.; (Schweizerbart), Stuttgart.

FREYBERG, B. VON (1932): Die geologische Erforschung Thüringens in älterer Zeit – Ein Beitrag zur Geschichte der Geologie bis zum Jahre 1843. – 160 S.; (Gebr. Borntträger), Berlin.

FREYTET, P., KERP, H. & BROUTIN, J. (1996): Permian freshwater stromatolites associated with the conifer shoots *Cassia orobica* KERP et al. – a very peculiar type of fossilization. – Rev. Palaeobot. Palynol., 91: 85105; Amsterdam.

FRIIS, E.M., RAUNSGAARD-PEDERSEN, K. & CRANE, P.R. (2006): Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 232: 251–293; Amsterdam.

GASTALDO, R.A. (1994): Palynofacies and palynodebris sedimentation. – S. 103–127; In: Traverse, A. (Hrsg.): Sedimentation of organic particles. – (Cambridge Univ. Press), Cambridge.

GASTALDO, R.A. (2001): Terrestrial Plants. – S. 312–315; In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (Hrsg.): Palaeobiology II. – (Blackwell Science Ltd.), Oxford.

GOLDAMMER, J.G. (1993): Feuer in Waldökosystemen der Tropen und Subtropen. – 251 S.; (Birkhäuser), Basel.

GOLDAMMER, J.G. (1995): Vegetationsbrände: Auswirkung auf Ökosysteme, Atmosphäre und Klima. – Die Erde, 126: 35–51.

GOTH, K. & WILDE, V. (1992): Fraßspuren in permischen Hölzern aus der Wetterau. – Senckenbergiana lethaea, 72: 1–6; Frankfurt am Main.

GOTHAN, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. – Abh. Königl. Preuß. Geol. Landesanstalt, N. F., 44: 1–108; Berlin.

GÖTZE, J. & RÖSSLER, R. (2000): Kathodoluminiszenz-Untersuchungen an Kieselhölzern – 1. Silifizierungen aus dem Versteinerten Wald von Chemnitz (Perm, Deutschland). – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 23: 35–50; Chemnitz.

GRAUVOGEL-STAMM, L. & KELBER, K.-P. (1996): Plant-insect interactions and coevolution during the Triassic in Western Europe. – Paleontologica Lombardia, N. S., 5: 5–23; Milano.

GRAUVOGEL-STAMM, L., MEYER-BERTHAUD, B. & VOZENIN-SERRA, C. (2003): Conifer axes from the Middle Triassic of Switzerland: structure and affinities. – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 241: 51–67; Frankfurt am Main.

GRAUVOGEL-STAMM, L. & ASH, S.R. (2005): Recovery of the Triassic land flora from the end-Permian life crisis. – Comptes Rendus, Palevol., 4: 525–540; Amsterdam.

GREGUSS, P. (1968): Einführung in die Paläoxylotomie. – Beiheft 60 zur Zeitschrift Geologie, Jg. 17, 88 S.; Berlin.

GRIMES, S.T., DAVIES, K.L., BUTLER, I.B., BROCK, F., EDWARDS, D., RICKARD, D., BRIGGS, D.E.G. & PARKES, R.J. (2002): Fossil plants from the Eocene London Clay: the use of pyrite textures to determine the mechanism of pyritization. – Journal of the Geological Society, London, 159: 493–501; London.

GURNELL, A.M., PIEGAY, H., SWANSON, F.J. & GREGORY, S.V. (2002): Large wood and fluvial processes. – Freshwater Biology, 47: 6001–6619.

HASIOTIS, S.T. & DUBIEL, R.F. (1995): Termite (Insecta: Isoptera) nest ichnofossils from the Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park,Arizona. – Ichnos, 4: 119–130.

HASS H. & ROWE, N.P. (1999): Thin sections and wafering. – S. 76–81; In: Jones, T.P. & Rowe, N.P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques. – (Geological Society), London.

HENES, E. (1959): Fossile Wandstrukturen; untersucht am Beispiel der Tracheidenwände paläozoischer Gefäßpflanzen. – 108 S.; (Borntraeger), Stuttgart.

HERBST, R. (1996): Baumfarne einst und jetzt. – S. 148–155; In: DERNBACH, U. (Hrsg.): Versteinerte Wälder – Die 31 schönsten versteinerten Wälder der Erde. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

HEUNISCH, C. (1980): Geologische Kartierung des NE-Quadranten des Blattes Nr. 6426 Aub im Maßstab 1:25000 mit Erläuterungen. – 112 S.; (Unveröff. Diplomarbeit), Institut für Geologie, Universität Würzburg.

HOFBECK, A. (2005): Versteinertes Holz und Mineralien aus dem Landkreis Roth. – 48 S.; Begleitheft zur Ausstellung. Vor- und Frühgeschichtliches Museum, Thalmässing (Landkreis Roth), Roth.

HÖLLERMANN, P.W. (1996): Feuer als geoökodynamischer Faktor in subtropischen Winterregen-Gebieten. – Geoökodynamik, 17: 1–24; Bensheim.

JAHN, H. (1990): Pilze an Bäumen. – 272. S.; 2. Auflage, (Patzer), Berlin.

JAKOB, H. (1972): Geologisch-mineralogische Beobachtungen an Kieselhölzern aus dem fränkischen Keuper. Geol. Bl. NO-Bayern, 22 : 149–161; Erlangen.

JAKOB, H. & RUMPEL, D. (1977): Strukturbietend vererztes Holz (Keuper, Tertiär) aus Nordbayern. – Geol. Bl. NO-Bayern, 27: 152–160; Erlangen.

JONES, T.P. (1997): Fusein in Late Jurassic sediments from the Witch Ground Graben, North Sea, U.K.– S. 93–103; In: HERNGREEN, G.F.W. (Hrsg.): Proceedings of the 4th European palaeobotanical and palynological conference. – Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, 58.

JONES, T.P. & ASH, S.R. (2006): Late Triassic charcoal and charcoal-like plant fossils from Petrified Forest National Park, Arizona. – S. 106–115; In: PARKER, W.G., ASH, S.R. & IRMIS, R.B. (Hrsg.): A century of research at Petrified Forest National Park 1906–2006. – Museum of Northern Arizona, Bulletin 62, Flagstaff.

JONES, T.P. & CHALONER, W.G. (1991): Fossil charcoal, ist recognition and palaeoatmospheric significance. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 97: 39–50; Amsterdam.

JONES, T.P. & ROWE, N.P. (1999): Plant cell walls. – S. 116–120; In: JONES, T.P. & ROWE, N.P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques. – (Geological Society), London.

JONES, T.P., SCOTT, A.C. & MATTEY, D.P. (1993): Investigations of „fusain transition fossils" from the Lower Carboniferous: comparisons with modern partially charred wood. – Int. J. Coal Geology, 22: 37–59; Amsterdam.

JONES, T.P., ASH, S. & FIGUEIRAL, I. (2002): Late Triassic-charcoal from Petrified Forest National Park, Arizona, USA. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 188: 127–139; Amsterdam.

JUNG, W. (1986): Die Idee „Baum" – Eine kleine Typologie des Baumstammes. – S. 3–17; Messethemenheft, Mineralientage München.

JUNG, W. (1996): Farne, Cycadeen oder was? – S. 156–159; In: DERNBACH, U. (Hrsg.): Versteinerte Wälder – Die 31 schönsten versteinerten Wälder der Erde. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

JUNG, W. (2002): Steinerne Pflanzenstrukturen. – S. 114–127; Messethemenheft, Mineralientage München.

KELBER, K.-P. (1987): Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria) auf Pflanzen des Unteren Keupers – Ein Beitrag zur Phyto-

Taphonomie. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 175(3): 261–294; Stuttgart.

KELBER, K.-P. (1988): Was ist *Equisetites foveolatus?* In: HAGDORN, H. (Hrsg.): Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim. – Sonderbände d. Ges. f. Naturk. in Württemberg, 1: 166–184; Stuttgart.

KELBER, K.-P. (1990): Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren. Makrofloren aus dem Germanischen Unterkeuper. – Beringeria, Sonderheft 1, 67 S.; Würzburg.

KELBER, K.-P., (1999): Der Nachweis von Paläo-Wildfeuer durch fossile Holzkohlen aus dem süddeutschen Keuper.– Abstract, 69. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft in Zürich vom 20.–26. September 1999; Terra Nostra, 99/8: 41; Zürich.

KELBER, K.-P. (2001): Preservation and taphonomy of charcoal from the Upper Triassic of southern Germany. – Abstract, 12th Plant Taphonomy Meeting, 26th of October 2001, Altlengbach, Austria.

KELBER, K.-P. (2003): Sterben und Neubeginn im Spiegel der Paläofloren. – S. 38–59. In: HANSCH, W. (Hrsg.): Katastrophen in der Erdgeschichte – Wendezeiten des Lebens. – Museo 19, Heilbronn.

KELBER, K.-P. (2005): Makroflora (Die Keuperfloren). – S. 32–41; In: BEUTLER, G., HAUSCHKE, N., NITSCH, E. & VATH, U. (Hrsg.): Deutsche Stratigraphische Kommission, Stratigraphie von Deutschland IV – Keuper. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 253; Frankfurt am Main.

KELBER, K.-P. & GEYER, G. (1989): Lebensspuren von Insekten an Pflanzen des Unteren Keupers. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 109: 165–174; Frankfurt am Main.

KELBER, K.-P. & HANSCH, W. (1995): Keuperpflanzen. Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora. – Museo 11, 157 S.; Heilbronn.

KELBER, K.-P. & NITSCH, E. (2005): Paläoflora und Ablagerungsräume im unterfränkischen Keuper (Exkursion H am 1. April 2005). – Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N.F., 87: 217–253; Stuttgart.

KELBER, K.-P., OKRUSCH, M. & NIKEL, S. (1997): Exotische Kristallingerölle aus dem süddeutschen Schilfsandstein (Mittlerer Keuper, Trias). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 206: 93–131; Stuttgart.

KELLOGG, D.W. & TAYLOR, E.L. (2004): Evidence of oribatid mite detritivory in Antarctica during the late Paleozoic and Mesozoic. – Journal of Paleontology, 78: 1146–1153.

KENRICK, P. (1999): Opaque petrifaction techniques. – S. 87–91; In: JONES, T.P. & ROWE, N.P. (Hrsg.): Fossil plants and spores: modern techniques. – (Geological Society), London.

KERP, H. (2000): The modernization of landscapes during the Late Paleozoic-Early Mesozoic. – S. 79–113; In: GASTALDO, R.A. & DIMICHELLE, W.A. (Hrsg.): Phanerozoic terrestrial ecosystems. – Paleontological Society Papers, 6.

KERP, H. & HASS, H. (2004): De Onder-Devonische Rhynie Chert. – Grondboor & Hamer, 58: 33–50; (Nederlandse Geol. Vereniging), Maastricht.

KLARMANN, J.L. (1921): Zur Geschichte der Kohlengewinnung in Franken. – Frankenland. Zeitschrift für alle Franken und Frankenfreunde zur Kenntnis und Pflege des fränkischen Volkstums, 8: 154–171; Würzburg.

KRAUS, G. (1866/67): Einige Bemerkungen über die verkieselten Stämme des fränkischen Keupers. – Würzburger Naturwiss. Zeitschr., 6:64–69; Würzburg.

KRÄUSEL, R. (1928): Über ein Keuperholz mit cordaitoidem Mark. – Senckenbergiana,10: 247–254; Frankfurt am Main.

KRÄUSEL, R. (1940): Die Windsheimer Ähren. Ein Beitrag zur Kenntnis der Koniferen des süddeutschen Mesozoikums. – Palaeontographica, B, 84: 21–43; Stuttgart.

KRÄUSEL, R. (1950): Die paläobotanischen Untersuchungsmethoden – Ein Leitfaden für die Untersuchung fossiler Pflanzen sowie der aus ihnen aufgebauten Gesteine in Gelände und Laboratorium. – 98 S.; (G. Fischer), Jena.

LABANDEIRA, C.C. (1998): Early history of arthropod and vascular plant associations. – Annu. Rev. Earth Planet. Sci., 25: 329–377.

LABANDEIRA, C.C. (2002): The history of associations between plants and animals. – S. 26–73, 248–261; In: HERRERA, C.M. & PELLMYR, O. (Hrsg.): Plant-Animal-Interactions: An evolutionary approach. – (Blackwell), London.

LABANDEIRA, C.C.,& EBLE, G. (2002): Global diversity patterns of insects from the fossil record. Santa Fe Institute, Working Paper, 121: 1–54.

LANCASTER, S.T., HAYES, S.K., & GRANT, G.E. (2000): Modeling sediment and wood storage and dynamics in small mountainous watersheds. – S. 85–102; In: FITZPATRICK, F.A. (Hrsg): Geomorphic Processes and Riverine Habitat. – American Geophysical Union, Washington, D.C. 4.

LINCK, O. (1949): Fossile Bohrgänge (*Anobichnium simile* n.gen.n.sp.) an einem Keuperholz. – N. Jb. Min. Geol. Paläont. Mh., 1949: 180–185; Stuttgart.

LIU, YUEJIN & GASTALDO, R.A. (1992): Characteristics and provenance of logtransported gravels in a Carboniferous channel deposit. – Journal of Sedimentary Petrology, 62: 1072–1083.

MADER, D. (1990): Palaeoecology of the flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe – Volume 2 – Keuper and Index. – S. 937–1581; (G. Fischer), Stuttgart.

MADER, D. (1995): Taphonomy, sedimentology and genesis of plant fossil deposit types in Lettenkohle (Lower Keuper) and Schilfsandstein (Middle Keuper) in Lower franconia (Germany). – 164 S.; (P. Lang), Frankfurt am Main.

MÄGDEFRAU, K. (1953): Neue Funde fossiler Coniferen im Mittleren Keuper von Hassfurt (Main). – Geol. Bl. NO-Bayern, 3: 49–58; Erlangen.

MASER, C. & Sedell, J.R. (1994): From the forest to the sea. The ecology of wood in streams, rivers, estuaries, and oceans. – 200 S.; (St. Lucie Press), Delray Beach, Florida.

MAYR, H. & HOCHLEITNER, R. (2002): Fossile Hölzer und ihre Mineralien. – S. 152–167; Messethemenheft, Münchner Mineralientage. München.

MÜLLER-STOLL, W.R. (1951): Mikroskopie des zersetzten und fossilisierten Holzes. – S. 727–816; In: FREUND, H. (Hrsg.): Handbuch der Mikroskopie in der Technik. – Bd. 5, Teil 2; (Umschau Verlag), Frankfurt am Main.

NICHOLS, G.J., CRIPPS, J.A., COLLINSON, M.E. & SCOTT, A.C. (2000): Experiments in waterlogging and sedimentology of charcoal: results and implications. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 164: 43–56; Amsterdam.

NIKEL, S. (1995): Ein permineralisierter Baumstamm aus dem Schilfsandstein Württembergs (Keuper, Trias). – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 151: 151–169; Stuttgart.

NIKEL, S. (2004): Kristallkieselhölzer aus dem basalen Schilfsandstein des württembergischen Keupers (km_2), Trias. – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 160: 49–83; Stuttgart.

NIKLAS, K.J. & SPECK, T. (2001): Evolutionary trends in safety factors against windinduced stem failure. – American Journal of Botany, 88: 1266–1278.

NITSCH, E. (2005): Paläoböden im süddeutschen Keuper (Exkursion E am 1. April 2005). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., 87: 135–276; Stuttgart.

NOLL, R. & WILDE, V. (1999): Kieselhölzer mit *Tylodendron*-Mark aus dem Pfälzischen Rotliegenden. – Natur und Museum, 129: 45–57; Frankfurt am Main.

NOLL, R. & WILDE, V. (2002): Koniferen aus den „Uplands" – Permische Kieselhölzer aus der Mitte Deutschlands. – S. 88–103; In: DERNBACH, U. & TIDWELL, W.D. (Hrsg.) Geheimnisse versteinerter Pflanzen. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

NOLL, R., UHL, D. & LAUSBERG, S. (2003): Brandstrukturen an Kieselhölzern der Donnersberg Formation (Oberes Rotliegend, Unterperm) des Saar-Nahe Beckens (SW-Deutschland). – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 26: 63–72; Chemnitz.

OSBORN, J.M. & TAYLOR, T.N. (1989): Structurally preserved sphenophytes from the Triassic of Antarctica: Vegetative remains of *Spaciinodum*, gen. nov. – American Journal of Botany, Vol. 76: 1594–1601.

PARRISH J.T. (1999): Pangaea und das Klima der Trias. – S. 37–42; In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt. – (F. Pfeil), München.

PFEIFFER, W. (1932): Die Herkunft von Kieselhölzern in diluvialen und rezenten Neckarschottern. – Jber. Mitt. Oberrh. Geol. Ver. NF, 21: 12–14.

PHIPPS, C.J., AXSMITH, B.J., TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.L. (2000): *Gleichenipteris antarcticus* gen. et sp. nov. from the Triassic of Antarctica. – Rev. Palaeobot. Palynol., 108: 75–83; Amsterdam.

PIEL, M. (1990): Fazieskartierung des Schilfsandstein-Plateaus auf Blatt 5728 Oberlauringen. – 43 S. (unpubl. Diplom-Kartierung), Ruhr-Univ. Bochum.

PIRES, E.F. & GUERRA-SOMMER, M. (2004): *Sommerxylon spiralosus* from Upper Triassic in southernmost Paraná Basin (Brazil): a new taxon with taxacean affinity. – Anais da Academia Brasileira de Ciências (Annals of the Brazilian Academy of Sciences), 76: 595–609; Rio de Janeiro.

POOLE, I. (1999): The presence and absence of growth ring structures in fossil „twigs": some possible explanations. – S. 205–219; In: KURMANN, M.H. & HEMSLEY, A.R. (Hrsg.): The evolution of plant structure. – (Royal Botanic Gardens), Kew.

POOLE, I. & LLOYD, G.E. (2000): Alternative SEM techniques for observing pyritised fossil material. – Rev. Palaeobot. Palynol., 112: 287–295; Amsterdam.

PÖPPELREITER, M. (1999): Controls on epeiric successions exemplified with the mixed silicicastic – carbonate Lower Keuper (Ladinian, German Basin). – Tübinger Geologische Arbeiten, A 51: 1–126; Tübingen.

PROTHERO, D.R. (1998): Bringing fossils to life. An introduction to paleobiology. – 457 S.; Boston.

PUTZ, M.K. & TAYLOR, E.L. (1996): Wound response in fossil trees from Antarctica and its potential as a paleoenvironmental indicator. – IAWA Journal, 17: 77–88.

PYNE, S.J. (2001): Fire, a brief history. – 204 S.; (Univ. of Washington Press), Seattle & London.

REIMANN, M. & STEIN, V. (1999): Vorkommen, Abbau und Nutzung von Gips- und Anhydritstein der Trias des Germanischen Beckens. – S. 493–506; In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt. – (F. Pfeil), München.

ROGHI, G., RAGAZZI, E. & GIANOLLA, P. (2006): Triassic Amber of the Southern Alps (Italy). – Palaios, 21: 143–154.

ROSELT, G. (1956): Eine neue männliche Gymnospermenfruktifikation aus dem Unteren Keuper von Thüringen und ihre Beziehungen zu anderen Gymnospermen. – Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, 5, Math.-Naturw. R., 12: 75–119; Jena.

ROSELT, G. & FEUSTEL, H. (1960): Ein Taxodiazeenholz aus der Mitteldeutschen Braunkohle mit Insektenspuren und -resten. – Geologie, 9: 84–101; Berlin.

RÖSSLER, R. (1995): Zur Entstehung des Versteinerten Waldes von Chemnitz. – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 18: 35–46; Chemnitz.

RÖSSLER, R. (1996): Zum Environment eines triassischen „versteinerten Waldes" aus Utah/USA – Beobachtungen auf einer Exkursion. – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 19: 71–84; Chemnitz.

RÖSSLER, R. (2000): The late Palaeozoic tree fern *Psaronius* – an ecosystem unto itself. – Rev. Palaeobot. Palynol., 108: 55–74; Amsterdam.

RÖSSLER, R. (2001): Der versteinerte Wald von Chemnitz. – 252 S.; (Museum für Naturkunde Chemnitz), Chemnitz.

RÖSSLER, R. (2002): Die Versteinerung von Hölzern – ein ewiges Rätsel. – S. 128–137; Messethemenheft, Münchner Mineralientage. München.

RÖSSLER, R. & FIEDLER, G. (1996): Fraßspuren an permischen Gymnospermen-Kieselhölzern – Lebenszeichen von Arthropoden im Oberrotliegend von Chemnitz. – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 19: 27–34; Chemnitz.

RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2002): Der permische versteinerte Wald von Araguaina/Brasilien – Geologie, Taphonomie und Fossilführung. – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz, 25: 5–44; Chemnitz.

RUDWICK, M.J.S. (1972): The meaning of Fossils. Episodes in the history of palaeontology. – 287 S.; (MacDonald & American Elsevier), London, New York.

RUMPEL, D. (1979): Zur Herkunft der Kieselhölzer im fränkischen Raum. – Geol. Bl. NO-Bayern, 29: 205–223; Erlangen.

RUMPEL, D. & ZASTROW, E. (1982): Radioaktivität von Kieselhölzern – Verteilung in den fränkischen Fundstellen. – Geol. Bl. NO-Bayern 32: 45–57; Erlangen.

SAVIDGE, R.A. (2006): Xylotomic evidence for two new conifers and a ginkgo within the Late Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona, USA. – S. 147–149; In: PARKER, W.G., ASH, S.R. & IRMIS, R.B. (Hrsg.): A century of research at Petrified Forest National Park 1906–2006. – Museum of Northern Arizona, Bulletin 62. Flagstaff.

SAVIDGE, R.A. & ASH, S.R. (2006): *Arboramosa semicircumtrachea*, an unusual Late Triassic tree in Petrified Forest National Park, Arizona, USA. – S. 65–81; In: PARKER, W.G., ASH, S.R. & IRMIS, R.B. (Hrsg.): A century of research at Petrified Forest National Park1906–2006. – Museum of Northern Arizona, Bulletin 62. Flagstaff.

SCHAARSCHMIDT, F. (1996): Cycadophyten – pflanzliche Zeugen aus der Saurierzeit. – S. 160–167; In: DERNBACH, U. (Hrsg.): Versteinerte Wälder – Die 31 schönsten versteinerten Wälder der Erde. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

SCHENK, A. (1858): Ueber einen in der Keuperformation bei Würzburg aufgefundenen fossilen Farnstamm. – Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, 8: 212–216; Würzburg.

SCHENK, A. (1863/64): Beiträge zur Flora der Vorwelt. – Palaeontographica, 11: 296–308; Cassel.

SCHMID, E.E. (1874): Über den unteren Keuper des östlichen Thüringens. – Abh. Geol. Specialkarte von Preussen u. d. Thür. Staaten, 1 (2), 75 S.; Berlin.

SCHMIDT, O. (2006): Wood and tree fungi: biology, damage, protection, and use. – 334 S.; (Springer), Berlin.

SCHNITZER, W.A. (1985): Uranführende Kieselhölzer in den Mainschottern Unterfrankens (Vorkommen, Genese, Herkunft). – Geol. Bl. NO-Bayern, 34/35: 333–346; Erlangen.

SCHWARZE, F.W.M.R., ENGELS, J. & MATTHEK, C. (2000): Fungal strategies of wood decay in trees. – 185 S.; (Springer), Berlin.

SCOTT, A.C. (1992): Trace fossils of plant-arthropod interactions. – S. 198–223; In: MAPLES, C.G. & WEST, R.R. (Hrsg.): Trace fossils. Short courses in Paleontology, 5. (Paleont. Soc.), Knoxville.

SCOTT, A.C. (2000): The Pre-Quaternary history of fire. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 164: 207–345; Amsterdam.

SCOTT, A.C., STEPHENSON, J. & CHALONER, W.G. (1992): Interaction and coevolution of plants and arthropods during the Palaeozoic and Mesozoic. – Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 335: 129–165; London.

SEEGIS, D.B. (1993): Die lakustrin-palustrine Fazies des höheren Knollenmergels (Mittlerer Keuper, Obertrias) in Südwestdeutschland: Sedimenttypen und Genese. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 189: 309–332; Stuttgart.

SEEGIS, D. & GOERIGK, M. (1992): Lakustrine und pedogene Sedimente im Knollenmergel (Mittlerer Keuper, Obertrias) des Mainhardter Waldes (Nordwürttemberg). – Jber. Mitt. Oberrhein. Geol.Ver., N.F. 74: 251–302; Stuttgart.

SELMEIER, A. (1968): *Xenoxylon* cf. *jurassicum* (ECKHOLD) KRÄUSEL aus dem Schilfsandstein von Rückersdorf bei Ansbach (Mittelfranken). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 2: 243–251; Stuttgart.

SELMEIER, A. (1990): Anatomische Untersuchungen an verkieselten Hölzern. – Holz als Roh- und Werkstoff, 48: 11–115.

SELMEIER, A. (1994): Nadelholz oder Laubholz, Palme oder Farn? Wie man versteinertes Holz bestimmt. – extraLapis, 7: 32–47; München.

SELMEIER, A. (1996a): Bestimmen von versteinertem Holz leicht gemacht. – S. 136–147; In: DERNBACH, U. (Hrsg.): Versteinerte Wälder – Die 31 schönsten versteinerten Wälder der Erde. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

SELMEIER, A. (1996b): Ein verkieseltes Gymnospermenholz mit Fraßgängen von *Teredo* aus La Calamine (Belgien). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 36: 185–196; München.

SELMEIER, A. (2002): Bestimmung strukturbietender Reste. – S. 138–151; Messethemenheft, Münchner Mineralientage. München.

SELMEIER, A. & VOGELLEHNER, D. (1968): *Podocarpoxylon triassicum* n. sp., ein phylogenetisch bedeutsames „modernes" Sekundärholz aus dem Keuper von Franken. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 132: 70–86; Stuttgart.

SELMEIER, A. & GROSSER, D. (1980): *Paradoxoxylon leuthardtii* KRÄUSEL, eine Bennettitiaceae aus den pontischen Vogesenschottern des Delsberger Beckens (Schweiz). – Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 89: 79–87; Basel.

SELL, J. & ZIMMERMANN, T. (1998): Das Feingefüge von Holz. – S. 82–85; In: MARKL, J. (Hrsg.): Biologie der Organismen. – (Spektrum Akad. Verl.), Heidelberg.

SIMON, T. (1999a): Erosion, Transport und Sedimentation der Feuersteine. – S. 41–54; In: SCHÜSSLER, H., SIMON, T. & WARTH, M. (Hrsg.): Entstehung, Schönheit und Rätsel der

Hohenloher Feuersteine. – (Verlag und Offsetdruck Eppe GmbH), Bergatreute.

SIMON, T. (1999b): Feuersteinlagerstätten in Hohenlohe. – S. 55–74; In: SCHÜSSLER, H., SIMON, T. & WARTH, M. (Hrsg.): Entstehung, Schönheit und Rätsel der Hohenloher Feuersteine. – (Verlag und Offsetdruck Eppe GmbH), Bergatreute.

SIMON, T. (2005): Fluss- und Landschaftsgeschichte im Taubertal und Osthohenlohe (Exkursion G am 1. April 2005). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., 87: 199–215; Stuttgart.

SIMON, T. & SCHÜSSLER, H. (1999): Die Entstehung der Feuersteine. – S. 25–40; In: SCHÜSSLER, H., SIMON, T. & WARTH, M. (Hrsg.): Entstehung, Schönheit und Rätsel der Hohenloher Feuersteine. – (Verlag und Offsetdruck Eppe GmbH), Bergatreute.

SMOOT, E.L., TAYLOR, T.N. & DELEVORYAS, T. (1985): Structurally preserved fossil plants from Antarctica. I. *Antarcticycas*, gen. nov., a Triassic cycad stem from the Beardmore glacier area. – Amer. J. Bot., 72: 1410–1425.

SPECK, T. (1988): Geschichte der Pflanzen 3. Teil. – 176 S.; (Progymnospermen bis Angiospermen, Glossar). Fernstudium Naturwissenschaften, Evolution der Pflanzen und Tierwelt 5/1. Teil 3, (Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen), Tübingen.

SPICER, R.A. (1989): The formation and interpretation of plant fossil assemblages. – Adv. Bot. Res., 16: 95–191; London.

SPICER, R.A. (1991): Plant taphonomic processes. – In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. (Hrsg.): Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record. – S.71–113; (Plenum Press), New York, London.

STEIN, JR., W.E., WIGHT, D.C. & BECK, C.B. (1982): Techniques for preparation of pyrite and limonite permineralizations. – Rev. Palaeobot. Palynol., 36: 185–194; Amsterdam.

STEPHENSON, J. & SCOTT, A.C. (1992): The geological history of insect-related plant damage. – Terra Nova, 4: 542–552.

STUBBLEFIELD, S.P. & TAYLOR, T.N. (1986): Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica. – Botanical Gazette, 147: 116–125; Chicago.

STUBBLEFIELD, S.P., TAYLOR, T.N. & Beck, C.B. (1985): Studies of Paleozoic fungi. IV. Wood-decaying fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian. – Amer. J. Bot., 72: 1765–1774.

STUBENRAUCH, A. (1965): Steinkohlenbergbau im Coburger Land. – Jahrbuch der Coburger Landesstiftung, 1965: 183–210; Coburg.

STÜRMER, W. (1957): Präparation von verkieselten Hölzern aus Sandgruben in der Umgebung von Erlangen. – Geol. Bl. NO-Bayern, 7: 43–45; Erlangen.

SÜSS, H. (1984): Jahresringe – gewachsenes zyklisches Verhalten als Antwort höherer Pflanzen auf klimatische Zyklizität. – Z. geol. Wiss., 12: 131–133; Berlin.

SÜSS, H. (1992): Neues über die Gattung *Paradoxoxylon* KRÄUSEL. – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 147: 179–181; Frankfurt am Main.

SÜSS, H. & STEINER, W. (1992): *Paradoxoxylon* sp., eine Bennettitee aus dem Keuper von Thüringen. – Z. geol. Wiss., 20: 583–591; Berlin.

TAYLOR, E.L. (1992): The occurrence of a *Rhexoxylon*-like stem in Antarctica. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 147: 183–189; Frankfurt am Main.

TAYLOR, T.N. & OSBORN, J.M. (1992): The role of wood in understanding saprophytism in the fossil record. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 147: 147–153; Frankfurt am Main.

TAYLOR, T.N. & TAYLOR, E.L. (1997): The distribution and interactions of some Paleozoic fungi. – Rev. Palaeobot. Palynol., 95: 83–94; Amsterdam.

TENZER, C. (2003): Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer. – 203 S.; Unpubl. Diss., Fachbereich Biologie, Philipps-Universität Marburg.

TIDWELL, W.D. (2002): Die Cycadophyten – ein Gruß aus dem Zeitalter der Dinosaurier. – S. 188–197; In: DERNBACH, U. & TIDWELL, W.D. (Hrsg.) Geheimnisse Versteinerter Pflanzen. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

UHL, D. (2004): Anatomy and taphonomy of a coniferous wood from the Zechstein (Upper Permian) of NW-Hesse (Germany). – Geodiversitas, 26: 391–401.

UHL, D. & KERP, H. (2003): Wildfires in the Late Palaeozoic of Central Europe – The Zechstein (Upper Permian) of NW-Hesse (Germany). – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 199: 1–15; Amsterdam.

UNGER, F. (1842): Chloris protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt. – 2/3: 17–44; Leipzig.

VOGELLEHNER D. (1965): Untersuchungen zur Anatomie und Systematik der verkieselten Hölzer aus dem fränkischen und südthüringischen Keuper. – Erlanger Geol. Abh., 59: 1–76; Erlangen.

VOGELLEHNER, D. (1966): *Dadoxylon reticulatum* n. sp., ein phylogenetisch interessantes Holz aus dem Keuper von Franken – Geol. Jb. 84, 299–306.

VOGELLEHNER, D. (1967a): Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhoelzer – 4. *Scalaroxylon multiradiatum* n. g. n. sp., ein Cycadophytina-Sekundärholz aus dem Keuper von Franken. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 128: 215–228; Stuttgart.

VOGELLEHNER, D. (1967b): Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer – 5. Prodromus zu einer Monographie der Protopinaceae. 1. Die protopinoiden Hölzer der Trias. – Palaeontographica B, 121: 30–51; Stuttgart.

VOGELLEHNER, D. (1968): Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer – 6. Holzbautypen der Gattung *Dadoxylon* ENDLICHER aus dem Oberen Burgsandstein von Franken. – Geol. Bl. NO-Bayern, 18: 11–16; Erlangen.

VOIGT, J.C.W. (1802): Versuch einer Geschichte der Stein-

kohlen, der Braunkohlen und des Torfes, nebst Anleitung diese Fossilien kennen und unterscheiden zu lernen, sie aufzusuchen und nützlich anzuwenden. 1. Teil. – 307 S.; (Hoffmanische Hof-Buchhandlung), Weimar.

WAGENFÜHR, R. (1996): Holzatlas. – 688 S.; 4. Auflage, (Fachbuchverlag Leipzig), Leipzig.

WEBER, H. (1996): Zur Geschichte des württembergischen Vitriolbergbaus. – Aufschluss, 47: 49 – 68; Heidelberg.

WEISS, H.-J. & NOLL, R. (1999): „Holzkristalle". – Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz 22: 57–64, Chemnitz.

WILLIS, K.J. & MCELWAIN, J.C. (2002): The Evolution of plants. 378 S.; (Oxford University Press), Oxford.

WITHAM, H.T.M. (1831): Observations on fossil vegetables, accompanied by representations of their internal structure as seen through the microscope. – (William Blackwood) Edinburgh.

WRIGHT, W.W. (2002): Die triassische Chinle-Formation, U.S.A. und ihre fossilen Wälder. – S. 120–133; In: DERNBACH, U. & TIDWELL, W.D. (Hrsg.) Geheimnisse Versteinerter Pflanzen. – (D'Oro Verlag), Heppenheim.

XIAOFENG, WANG, HAGDORN, H. & CHUANSHANG, WANG (2006): Pseudoplanktonic lifestyle of the Triassic crinoid *Traumatocrinus* from Southwest China. – Lethaia, 39: 187–193.

ZASTROW, E. (1993): Kieselhölzer im Oberen Burgsandstein von Bubenreuth. – Geol. Bl. NO-Bayern, 43: 315–328; Erlangen.

ZIMMERMANN, G. (1953): Anatomische Untersuchungen an Kieselhölzern aus dem Stubensandstein Württembergs. – Palaeontographica, B, 93(4–6): 69–112; Stuttgart.