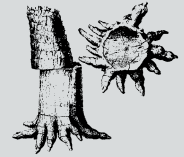


# Jahresringe in den Bäumen des Versteinerten Waldes von Chemnitz und die aus ihnen ableitbaren paläoklimatologischen und paläoökologischen Erkenntnisse\*



Ludwig Luthardt & Ronny Rößler

*\*Dem Senior der Paläoxylotomie, Prof. Dr. Herbert Süß, gewidmet zu seinem 97. Geburtstag*

## Kurzfassung

Der Versteinerte Wald von Chemnitz ist aufgrund seiner dreidimensionalen Erhaltung als in-situ-Ökosystem eine Fossilagerstätte von besonderer Qualität. Vor allem die Grabungen in Chemnitz-Hilbersdorf und Chemnitz-Sonnenberg liefern einen wesentlichen Beitrag zur Erforschung eines permischen Lebensraumes, speziell in Bezug auf die Standortverhältnisse und das Paläoklima. Auf diese Themenschwerpunkte wurde im Rahmen des DFG-Projekts RO 1273/3-1 fokussiert, indem die Zuwachszonen der Holz bildenden Pflanzen untersucht wurden. Lange Zeit ging man davon aus, dass Zuwachszonen in paläozoischen Hölzern nicht vorkommen, was mit vorliegender Studie widerlegt werden konnte, da Zuwachszonen in Cordaiten/Koniferen, Calamiten und Medullosen nachgewiesen wurden. An 53 Querschnitten dieser Pflanzengruppen wurden Zellgrößenänderungen und Ringabstände von über 2.000 Ringen gemessen und statistisch ausgewertet. Im Ergebnis konnte belegt werden, dass die Holz bildenden Pflanzen Ringe im jährlichen Rhythmus aufgrund von saisonalen Niederschlagsschwankungen (Regen- und Trockenzeit) bildeten. Im Vergleich der einzelnen Pflanzengruppen stellte sich heraus, dass Cordaiten und Koniferen generell gut an die jährlichen Trockenzeiten angepasst waren, indem sie deutliche und regelmäßige Ringe bildeten und eine geringe Sensitivität gegenüber Umweltänderungen zeigten. Im Gegensatz dazu bildeten Calamiten und Medullosen eher undeutliche regelmäßige Ringe und waren deutlich sensibler gegenüber Trockenzeiten. Dies wird unter anderem an sogenannten Ereignisringen vom Typ 3b/c deutlich, die zeigen, dass die Pflanzen während besonders strenger Trockenperioden Schäden am lebenden Zellgewebe erlitten. Ereignisringe vom Typ 3a treten in allen Pflanzengruppen auf und repräsentieren Stammverletzungen, die auf unterschiedlichste Ursachen zurückgeführt werden können.

Darüber hinaus offenbaren die gemessenen Ringsequenzen in den Ringabstandskurven ein überwiegend zyklisches Muster mit einer regelmäßigen gemittelten Periode von 10,6 Jahren. Dies wird als klimatisches Signal des 11-jährigen Zyklus der Sonnenfleckenaktivität interpretiert, das sich in der Wachstumsgeschwindigkeit der Bäume widerspiegelt und damit der älteste Nachweis von Sonnenfleckenzyklen in Jahresringen ist. Dies zeigt, dass die Jahresringe als hoch auflösendes Klimaarchiv Potenzial haben, das Ökosystem des Versteinerten Waldes in seiner vierten Dimension, der Zeit, zu erforschen.

## Abstract

The Chemnitz Fossil Forest represents a diverse T<sup>0</sup> assemblage of a fossil forest ecosystem of early Permian age (Sakmarian, 290.6 ± 1.8 Ma), which was preserved by a series of volcanic events. The hygrophilous plant community grew on the mineral substrate of an alluvial plain under a sub-humid local climate. Strong seasonality triggered the formation of growth rings in arborecent woody plants, such as cordaitaleans, conifers,

Anschrift der Autoren

Ludwig Luthardt, Geologisches Institut, Technische Universität Bergakademie Freiberg, Bernhard-von-Cotta-Straße 2, 09599 Freiberg, email: l.luthardt@gmx.de

Prof. Dr. Ronny Rößler, Museum für Naturkunde Chemnitz, Moritzstraße 20, 09111 Chemnitz,

Technische Universität Bergakademie Freiberg, Institut für Geologie, Bernhard-von-Cotta-Straße 2, 09599 Freiberg

medullosan seed ferns and calamitaleans. From several hundred fossil trees 53 specimens were selected to measure more than 2,000 growth rings in individual sequences of up to 77 rings. Ring sequences were statistically analysed by standard dendrochronological methods to determine cell parameters, growth rates and mean sensitivity, as well as to correlate the tree's growth increments. Based on morphological and statistical analyses on cells in single tree-rings, different tree-ring types were classified. Cordaitaleans and conifers have distinct regular tree-rings (type 1), whereas calamitaleans and medullosans show indistinct regular tree-rings (type 2). Growth rings of type 1 and 2 are evidenced to represent true annual tree rings. In contrast, so called event rings (type 3) occur solitary in ring sequences and represent severe damage to trees, especially in calamitaleans and medullosans. Results further reveal differences between plant groups regarding their physiological reactions or adaptations to seasonal fluctuations. Cordaitaleans and conifers were well-adapted to seasonal drought showing relatively high growth rates and low mean sensitivity, but no event rings of type 3b/c. In contrast, calamitaleans and medullosans grew slower and reacted more sensitive to environmental perturbances or water deficiency, thus indicating severe environmental events by type 3b/c rings. Type 3a event rings represent stem injuries which resulted from variable causes. Many of the investigated specimens serve as reliable short-term environmental archives up to 79 years back in time from the T<sup>0</sup> volcanic event. Several ring sequences show a distinct cyclic pattern caused by wide and narrow rings with an average periodicity of 10.6 years, which was used for correlation. The distinct regular cyclicality most likely seems to reflect a climatic signal caused by the 11-year solar cycle. If so, this would be the first evidence of sunspot activity in the Paleozoic from a biological climate archive. The study shows that tree rings as natural data archives offer the opportunity to investigate the fourth dimension in the three-dimensionally preserved Chemnitz Fossil Forest ecosystem.

## 1 Einleitung

Fossile Überreste festländischer Ökosysteme, die unmittelbar dort konserviert wurden, wo sie einst lebten, sind in Überlieferungen der geologischen Vergangenheit sehr selten. Aber gerade sie sind es, die uns wichtige Informationen über ganze Lebensgemeinschaften und deren wechselseitige ökologische Beziehungen liefern können (DiMICHELE & FALCON-LANG 2011, CÉSARI et al. 2012, WANG et al. 2012, OPLUŠTIL et al. 2014).

Bäume gehören zu den exzellentesten natürlichen Datenspeichern und dokumentieren die biologischen Reaktionen lebender Organismen auf Veränderungen ihrer Umwelt (CREBER 1977). Die Bildung von Zuwachszonen in Bäumen ist oft von saisonalen klimatischen Unterschieden angetrieben (DOUGLASS 1928). Dennoch wird das Wachstum auch von lokalen Bedingungen beeinflusst, wie z. B. der Verfügbarkeit von Licht und Wasser, dem Konkurrenzdruck, der Untergrundmorphologie oder auch katastrophischen Ereignissen im Habitat. Hinzu kommen interne Faktoren der einzelnen Arten wie z. B. die genetische Voraussetzung, auf zyklische Umweltveränderungen mit Zuwachszonenbildung reagieren zu können, die Individualentwicklung der Pflanzen oder ererbte physiologische Anpassungen (CREBER & CHALONER 1984, CHAPMAN 1994, SCHWEINGRUBER 1996, SCHWEINGRUBER et al. 2006).

Die Analytik sogenannter Jahresringe, den regelmäßigen, während der Vegetationsperiode bei Holz bildenden Pflanzen angelegten Zuwachszonen, etablierte sich im 20. Jahrhundert als bedeutende Methode u. a. in der Altersbestimmung, Klimatologie und Fortwirtschaft (SCHWEINGRUBER 1996, D'ARRIGO et al. 2006, ESPER et al. 2012, MBOW et al. 2013, SCHOLLAN et al. 2015). In heutigen Wald-Ökosystemen sind die Dendrochronologie und Dendroökologie in verschiedenen klimatischen Regionen der Welt anwendbar, angefangen von den kalttemperierten Zonen bis hin zu den warmen tropischen Regionen (FALCON-LANG 2005a). In der Summe beeinflussen zahlreiche interne und externe Faktoren das Pflanzenwachstum und überprägen nicht selten übergeordnete klimatische oder gar extraterrestrische Signale (DOUGLASS 1928). Variierende Einflüsse der unterschiedlichen Faktoren können die dendrologischen Aussagen drastisch limitieren (SCHWEINGRUBER 1996). Die Bildung jährlicher Zuwachszonen in Bäumen tropischer Regionen stellte man sogar lange Zeit in Frage. Seit dem letzten Jahrhundert wurden jedoch in heutigen tropischen trockenen und feuchten Wäldern mehrere Studien unternommen, welche das Phänomen der Jahrringbildung belegen, wengleich sich diese signifikant von jener in temperierten Zonen unterscheidet (COSTER 1927, 1928; WORRES 1995, 2002; FICHTLER et al. 2003, BRÄUNING et al. 2009, ROZENDAAL & ZUIDEMA 2011, GROENENDIJK et al. 2014). Auch tropische Klimate

können saisonale Unterschiede beim Niederschlag aufweisen, sodass sich feuchte und trockene Phasen abwechseln, was z. B. durch Monsunzirkulation verursacht sein kann (ASH 1983, 1985). Zuwachszonenbildung ist dabei prinzipiell verursacht durch Wuchsunterbrechung entsprechend des auftretenden Feuchtigkeitsmangels in der trockeneren Phase. Trockenheitstoleranz in tropischen trockenen Wäldern wird vor allem hervorgerufen durch artspezifische pflanzenphysiologische Anpassungen, die das phänologische Verhalten der Pflanzen beeinflussen, wie z.B. den Laubfall oder Veränderungen der Kambiumsaktivität (BORCHERT 1980, WORBES et al. 2013). Diese Einflüsse rufen eine breite Variation bei den Zuwachszonen tropischer Bäume hervor, die vom Fehlen solcher Ringe über undeutliche Ringe mit diffusen Ringgrenzen bis zu gut entwickelten Ringen mit markanten Grenzen reicht (COSTER 1927, 1928). Unterschiede kommen zwischen verschiedenen Arten selbst innerhalb ein und derselben Pflanzengesellschaft vor, aber auch in Individuen derselben Art an unterschiedlichen Standorten.

Wegen ihres hohen Aussagepotenzials für paläoökologische Fragestellungen werden dendrologische Methoden auch zunehmend auf fossile Hölzer angewandt, vor allem auf versteinerte oder in Holzkohle erhaltene Reste (z. B. FRANCIS 1984, CREBER & CHALONER 1985, ASH & CREBER 1992, FALCON-LANG 1999, BRISON et al. 2001, FALCON-LANG et al. 2001, TAYLOR & RYBERG 2007, PIRES & GUERRA-SOMMER 2011, GULBRANSON et al. 2014, BENÍCIO et al. 2015, FLETCHER et al. 2015). In der Summe werden auch hier standortspezifische lokale Eigenheiten und paläoklimatische Bedingungen und Variationen in den Zuwachszonen abgebildet (MONTAÑEZ et al. 2016, LUTHARDT et al. 2016). Dennoch ist deren Verwendbarkeit oft eingeschränkt wegen der vergleichsweise geringen Datenbasis, verursacht durch vielfältige taphonomische Limitierungen wie z. B. schlechte Zellerhaltung oder Fragmentierung während des Transports zum Einbettungsort. Bei gut erhaltenen in-situ-Lagerstätten sind diese Einschränkungen weniger gravierend, sodass die Anwendung moderner dendrologischer Methoden möglich wird. Dazu gehören die fossilen Hölzer aus dem Versteinerten Wald Chemnitz (RÖSSLER et al. 2012b, 2014; LUTHARDT et al. 2016), der durch die laufenden wissenschaftlichen Grabungen seit 2008 zahlreiche neue Funde vor allem aufrecht stehender, am einstigen Wuchsort im Paläoboden wurzelnder Bäume lieferte. Dieser in-situ-Charakter des Fossilberichts bildet die entscheidende Voraussetzung zur Anwendung des dendrochronologischen und dendroökologischen Methodeninventars und damit die Möglichkeit, in Bäumen angelegte Datenarchive selbst bis in das Paläozoikum zurück zu erschließen. Die paläogeographische Position des Versteinerten Waldes Chemnitz lag zu Lebzeiten bei etwa 10-15° nördlicher Breite (BLAKEY 2008), was die Bildung von Zuwachszonen ermöglicht, wenngleich dies seit langem verneint wurde. Schon COTTA (1866) war bei fossilen Koniferenstämmen aus Chemnitz aufgefallen, dass sich diese „...wesentlich durch ihre deutlichen Jahresringe...“ von seiner Gattung *Calamitea* unterscheiden, bei der er lediglich „concentrische Schattirungen“ erkannte. FELIX (1882) beschrieb ein Koniferenholz unter „*Araucarioxylon Schrollianum*“, das Jahresringe bis in den mikroskopischen Bereich hinein zeigt, und MORGENROTH (1883) erwähnte eigenartige konzentrische Knickungen in den Tracheidenreihen fossiler Bäume, die konzentrisch verlaufenden Bereichen geringerer Stabilität entsprechen dürften. Dennoch war jede Diskussion über dieses Thema alsbald unterbunden worden. In seiner Dissertation widmete GOTHAN (1905: 88) den Jahresringen ein eigenes Kapitel, das mit dem Satz beginnt, es sei „eine unleugbare Tatsache, daß die Araucariten des Palaeozoikums schlechtweg keine Jahresringe besitzen“. Und er erhärtete diese Aussage mit: „Ich selbst kenne kein palaeozoisches Holz mit Jahresringen“. Obwohl dieser Auffassung bereits durch SCHUSTER (1908) widersprochen wurde und FRENTZEN (1931) Zuwachszonen etwas übertrieben selbst in Artdiagnosen fossiler Gymnospermen aus dem Saar-Nahe-Becken verankert hatte, blieb es auf lange Sicht bei der Gothan'schen Aussage, die er in GOTHAN (1911) mit dem Begriff „Jahringlosigkeit“ sogar im Titel einer Publikation noch einmal zementierte. Die Erkenntnis Schusters bezeichnete Gothan als „bloße Täuschung optischer Art“. GOTHAN (1911) erklärte, „selbst die dicksten Stämme des Carbons und des Rotliegenden von 1 m Durchmesser (bis 5 m Umfang!) lassen keine Zuwachszonenbildung erkennen“. In seinen Lehrbüchern später, beginnend mit POTONIE & GOTHAN (1921: 248), schränkte er die Aussage bereits auf Hölzer des Karbons ein, womit er insbesondere jene der Nordhemisphäre im Auge hatte.

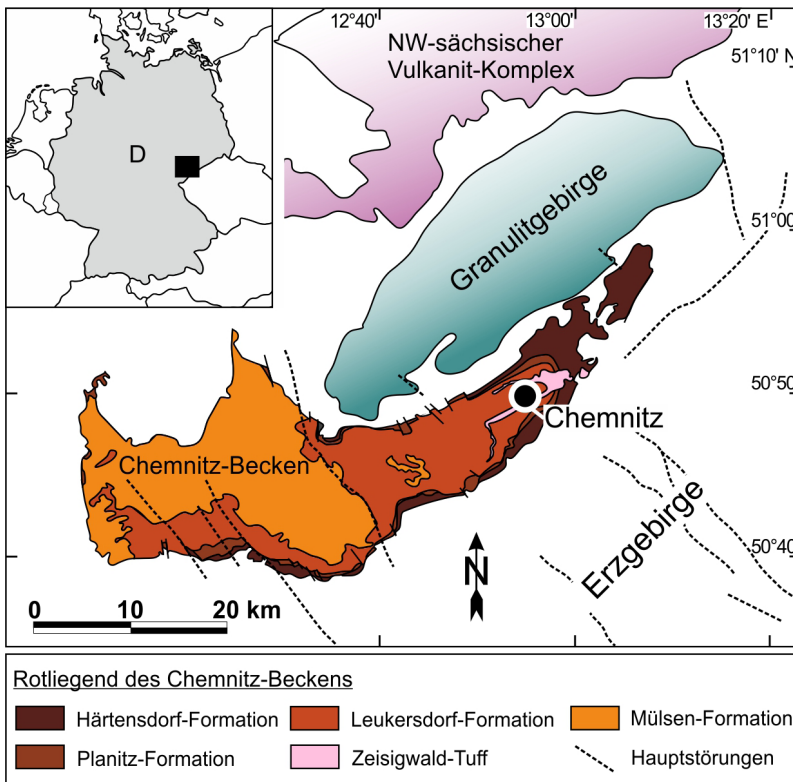
Wie die Studien von Robert Noll auf den Spuren von Schuster und Frentzen belegen, weisen zahlreiche Rotliegend-Hölzer des Donnersberggebietes eindeutige, geradezu ideal ausgebildete Zuwachszonen auf, was RÖSSLER & NOLL (2001) mit mesoklimatischen Effekten, also mit Unterschieden in der Höhenlage der Baumbestände zu erklären suchten. Später wurden Zuwachszonen auch in Calamiten aus Chemnitz be-

schrieben (RÖSSLER 2006, RÖSSLER & NOLL 2010), deren Ursachen damals in ausgeprägter Saisonalität bzw. in möglichen vulkanischen Einflüssen gesehen wurden. Aufbauend auf diesen Beobachtungen sowie jüngsten Ergebnissen zu sedimentologischen und geochemischen Nachweisen der Saisonalität am Standort Chemnitz-Hilbersdorf (LUTHARDT et al. 2016) wurden zahlreiche Stammquerschnitte aus dem Versteinerten Wald auf die Überlieferung von Zuwachszonen hin untersucht. Dabei konnten teils überraschende Ergebnisse erzielt werden, wobei einerseits die Zuwachszonen selbst charakterisiert und paläoökologisch interpretiert wurden (LUTHARDT et al. 2017) und andererseits ein zyklisches Wachstumsmuster in den Ringkurven als Ursache des 11-jährigen Sonnenfleckenzyklus interpretiert wurde (LUTHARDT & RÖSSLER 2017). Da die Projektergebnisse vor allem in der englischsprachigen internationalen Fachliteratur publiziert werden, unsere Forschung aber zu einem gewichtigen Teil auch auf der Kooperation mit Sammlern und Freizeitforschern beruht, denen diese Fachliteratur nur eingeschränkt zugänglich ist, möchten wir unsere Untersuchungen hier in unserer Muttersprache darstellen.

## 2 Geologie und Fundsituation

Der Versteinerte Wald war einst Teil einer Landschaft des Chemnitz-Beckens, einer kleinen trogförmigen Senke, die im Zuge der Abtragung des Variscischen Gebirges mit überwiegend rot gefärbten Ablagerungen gefüllt wurde. Das Chemnitz-Becken (Abb. 1), ein Erosionsrelikt jener Senke, hat heute eine Ausdehnung von 70 x 30 km und besteht aus festländischen Sedimenten in einer Gesamtmächtigkeit von 1.550 m (SCHNEIDER et al. 2012). Der Versteinerte Wald befindet sich an der Basis des Zeisigwald-Tuffs, welcher Teil der oberen Leukersdorf-Formation ist (Abb. 2). Das radiometrische Alter des Zeisigwald-Tuffs von  $290,6 \pm 1,8$  Ma positioniert die Fossilagerstätte etwa an der chronostratigraphischen Sakmarian-Artinskian Grenze im frühen Perm. Die bis zu 800 m mächtige Schichtenfolge der Leukersdorf-Fm. wird dominiert von feinkörnigen „feuchten“ Rotsedimenten (SCHNEIDER et al. 2010) und beckenrandnahen grobkörnigen Schuttflächern (SCHNEIDER et al. 2012). In der unteren Leukersdorf-Fm. kommen untergeordnet Tuffe vor als Anzeiger gelegentlicher vulkanischer Aktivitäten, die mit dem verhältnismäßig mächtigen Zeisigwald-Tuff in der oberen Leukersdorf-Fm. im Chemnitz-Becken ihren Abschluss finden. Ferner sind beckenweit zwei feuchte Phasen mit Seehorizonten und lokalen Vermoorungen nachgewiesen, wobei der Kohlen führende Rottluff-Horizont am Top des ersten von drei sedimentären Zyklen vorkommt und der als Karbonat ausgeprägte Reinsdorf-Horizont am Top des zweiten von drei sedimentären Zyklen der Leukersdorf-Fm. Die Karbonatsedimentation des Reinsdorf-Horizonts mit teilweise feiner Lamination weist auf ein zunehmend trockeneres und saisonales Klima hin. Dies spiegelt sich auch im Auftreten von Karbonatknollen in den Paläoböden sowie in nur vereinzelt Funden meso- bis xerophiler Florenelemente wider (SCHNEIDER et al. 2012). Unter diesen Umweltbedingungen gedieh einst der Versteinerte Wald auf einer von mineralischem Substrat erfüllten, weitspannigen Schwemmebene. Das lokale Vorkommen einer dichten feuchtigkeitsliebenden Florengemeinschaft steht im krassen Gegensatz zu der zuvor beschriebenen Fazies der oberen Leukersdorf-Fm. Es wird als sogenannter „wet-spot“ *sensu* DiMICHELE et al. (2006), also eine Art Oase interpretiert, wobei der Wald, begünstigt durch einen hohen Grundwasserspiegel, an diesem räumlich begrenzten Ort gedeihen konnte (LUTHARDT et al. 2016). Nach Untersuchungen am Paläoboden auf der Grabung in Chemnitz-Hilbersdorf entstand ein Waldökosystem unter streng saisonalem Paläoklima, das durch den Gegensatz eines semi-humiden Lokalklimas unter einem semi-ariden Regionalklimas gekennzeichnet war (LUTHARDT et al. 2016). Nach paläogeographischen Rekonstruktionen befand sich die Lokalität zu dieser Zeit deutlich näher am Äquator als heute, am östlichen Rand des Superkontinents Pangäa (BLAKEY 2008).

Die besondere taphonomische Situation des Versteinerten Waldes charakterisiert diese Fossilagerstätte als eine T<sup>p</sup>-Gesellschaft (DiMICHELE & FALCON-LANG 2011), entstanden durch die rasche in-situ-Einbettung des Ökosystems von vulkanischen Aschen des Zeisigwald-Tuffs (RÖSSLER et al. 2012). Der Zeisigwald-Vulkanismus ist im Wesentlichen charakterisiert durch die Förderung saurer Effusiva mit spezialisierter geochemischer Zusammensetzung während einer phreatoplinianischen Eruptionsserie (FISCHER 1990; EULENBERGER et al. 1995; LUTHARDT et al. in Vorbereitung). Die in den Grabungen von Chemnitz-Hilbersdorf und -Sonnenberg aufgeschlossenen basalen Pyroklastite (Abb. 2) zeigen eine generelle Zunahme der Eruptionsenergie an. Die als S5 in Chemnitz-Hilbersdorf bzw. LE 2 in Chemnitz-Sonnenberg bezeichneten dunkelvioletten, intern horizontal

**Abb. 1**

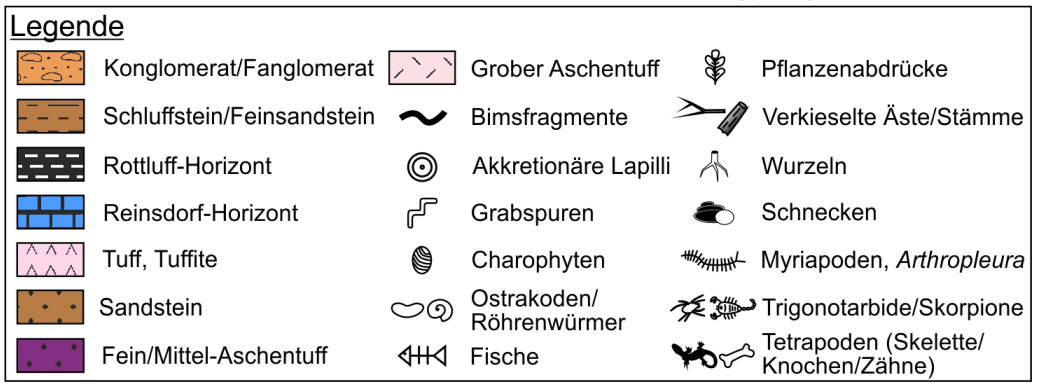
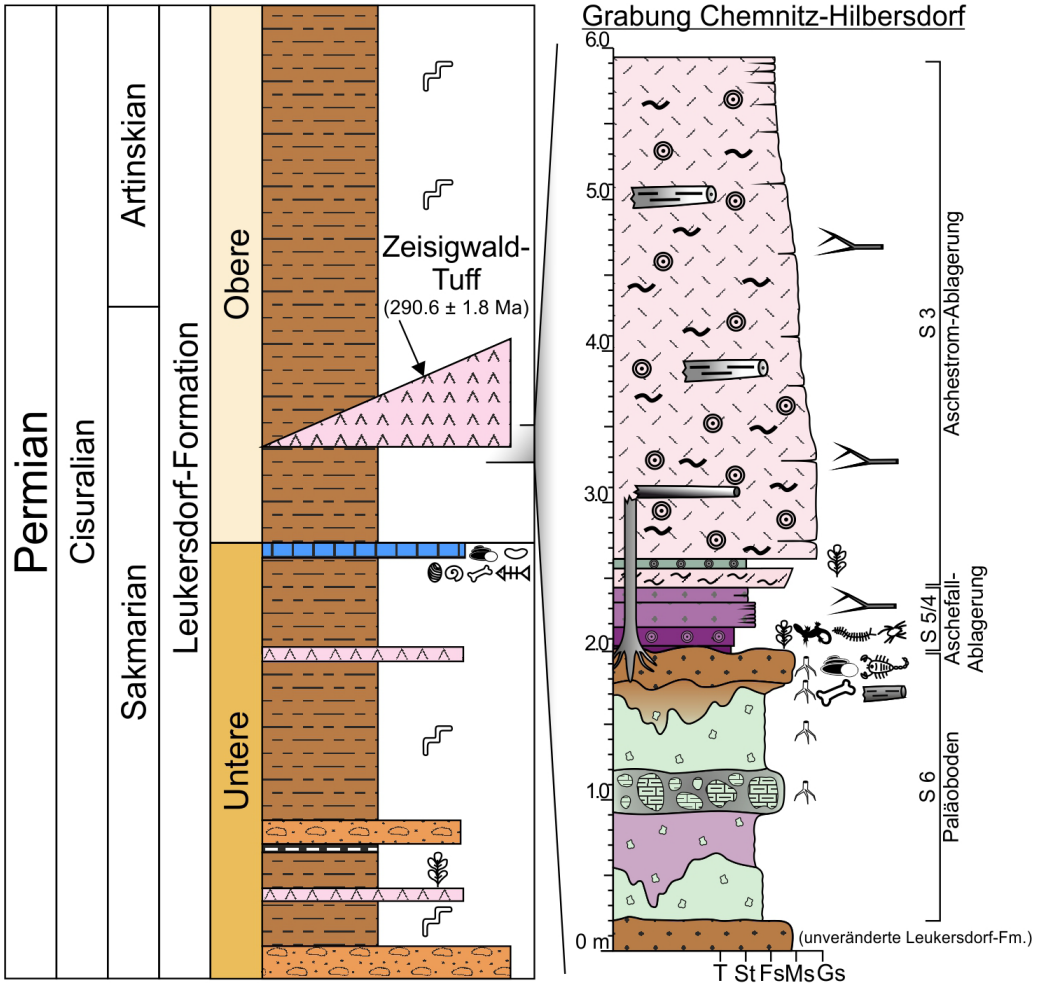
Geographie und vereinfachte Geologie Zentralsachsens um das Arbeitsgebiet in Chemnitz.

geschichteten, fein- bis mittelkörnigen Aschentuffe sind im gesamten Stadtgebiet zu finden und wurden von FISCHER (1990) als b-Horizont bezeichnet. Sie werden als Aschefallablagerungen mit leichter horizontaler Transportkomponente interpretiert. Die in Chemnitz-Hilbersdorf auf die nur wenige Zentimeter mächtige, von akkretionären Lapilli dominierten Einheit S4 folgende Einheit S3 ist ein hellrot gefärbter, schlecht sortierter und bimsreicher Grobaschentuff, der sich aus einem pyroklastischen Dichtestrom heraus abgelagerte, Bäume umknickte und über kurze Distanzen transportierte (Abb. 2). In Chemnitz-Sonnenberg hingegen folgt auf die LE 2 ein hellrot gefärbter, akkretionäre Lapilli-führender und sehr schwach geschichteter Fein- bis Mittelaschentuff, der von FISCHER (1990) als Produkt einer *base-surge* interpretiert wurde. Die Eruption erreichte ihren Höhepunkt mit der Ablagerung einer mehrere Meter mächtigen ignimbritischen Sequenz aus pyroklastischen Strömen, die teils verschweißte Domänen aufweisen (FISCHER 1990), in den Grabungen jedoch nicht mehr aufgeschlossen sind. Das Eruptionszentrum wird im nördlichen Zeisigwald vermutet (EULENBERGER et al. 1995).

### 3 Material und Methoden

Ausgehend von den Funden der Grabung in Chemnitz-Hilbersdorf (2008–11) wurden aus der Sammlung des Museums für Naturkunde weitere Querschnitte verkieselter Hölzer ausgewählt, die eine gute Überlieferung der Zuwachsringe zeigen. Einer der größeren Stammquerschnitte (HOG-1) stammt aus der Privatsammlung Holger Obst (Gersdorf). Der überwiegende Teil der Querschnitte stammt aus Chemnitz-Hilbersdorf, untergeordnet sind auch Fundorte wie Chemnitz-Sonnenberg und das Neefe-Gebiet vertreten (Abb. 3). Aufgrund der taphonomischen Situation des Versteinerten Waldes können wir davon ausgehen, dass die Hölzer zu in-situ konservierten oder über kurze Distanzen transportierten Stämmen gehören.

Bei der Sichtung des umfangreichen Sammlungsmaterials fiel auf, dass die Überlieferung der Zuwachsringe



**Abb. 2**  
Stratigraphie der Leukersdorf-Formation im Chemnitz-Becken mit dem Weisigwald-Tuff, an dessen Basis der Versteinerte Wald von Chemnitz konserviert wurde. Das Grabungsprofil zeigt die Fundsituation in den basalen Ascheschichten des Weisigwald-Tuffs am Standort Chemnitz-Hilbersdorf.

nur in wenigen Querschnitten ausreichend gut ist, um sie für dendrologische Untersuchungen zu nutzen. Meist sind die Strukturen nur als parallel zueinander, kreisförmig verlaufende Farbbänder angedeutet, die unsere Vorfahren zwar makroskopisch erkannten, aber letztlich unter dem Mikroskop nicht bestätigt sahen. Zu Beginn war dies auch für uns ein Problem. Doch systematische Messungen der Zellparameter wie Lumen-durchmesser und Wanddicke offenbarten bald den entscheidenden Durchbruch und erklärten den scheinbaren Widerspruch zwischen erstem Anschein, dem Bauchgefühl und dem von Autoritäten Gesagten und vor allem Gedruckten. Es gibt Stücke, in denen die Zellstruktur so gut erhalten ist, dass sie die anatomischen Veränderungen der Zellen innerhalb der Ringe abbildet. Generell kann bei Querschnitten geringeren Durchmessers, abgesehen von dem Fundmaterial der Grabung in C.-Hilbersdorf, nicht immer eindeutig bestimmt werden, ob es sich dabei um einen Ast oder einen Stamm handelt, was durchaus auf die Aussagekraft der Messwerte einen Einfluss haben kann (FALCON-LANG 2005b).

Für die Studie wurden insgesamt 53 Querschnitte von unterschiedlichen Holz bildenden Pflanzen untersucht. Den überwiegenden Teil bilden Cordaiten und Koniferen, die, wenn aus den im Querschnitt erkennbaren Merkmalen nicht näher bestimmbar, als *Agathoxylon* sp. bezeichnet wurden ( $n = 26$ ; zwei davon wurden als *Cordaixylon* erkannt). Den jeweils kleineren Anteil am Untersuchungsmaterial bilden Farnsamer (*Medullosa stellata* var. *lignosa*,  $n = 17$ ) und Calamiten (*Arthropitys bistriata*, *Arthropitys sterzelii*,  $n = 8$ ). Die polierten Querschnitte wurden unter einem Nikon SMZ 1500 Mikroskop, ausgerüstet mit einer Nikon DS-5 M-L1 Kamera, untersucht und fotografisch dokumentiert.

### 3.1 Messungen von Zellparametern

Die anatomische Struktur eines Zuwachsrings ergibt sich aus dem unterschiedlichen Zellwachstum während des Jahresverlaufs. So ist die Änderung der Zellgröße im Verhältnis zur Zellwanddicke beispielsweise ein wesentlicher Parameter in der Beschreibung der Ausbildung der Jahresringe heutiger Bäume (VAGANOV 1990). Das Messen derart relevanter Parameter der Tracheiden wie des radialen Durchmessers des Zell-Lumens (RLD), der radialen Zellwanddicke (RWT) wurde unter dem Mikroskop mit Hilfe der Kamera-Software NIS Elements D3.2 durchgeführt und halbautomatisch tabellarisch erfasst. Dazu wurden einzelne Zellen von 3–5 Zellreihen über mehrere Zuwachsringe hinweg gemessen. Nach MORK (1928) ist die Ringgrenze definiert als jene Zone, in der die doppelte Zellwanddicke (DRWT) größer ist als der Durchmesser des Lumens (RLD).

### 3.2 Messungen der Zuwachsringbreiten

Die Ringabstände oder Ringbreiten wurden ebenfalls mit Hilfe der Software NIS Elements D 3.2 gemessen. Die Ringabstände eines Stammquerschnitts ergeben eine Ringsequenz. Aus 53 Querschnitten wurden 59 Ringsequenzen mit 7–77 Ringen gemessen, wobei ein Datenvolumen von insgesamt 2.081 gemessenen Ringen entstand (LUTHARDT et al. 2017). Die Breiten der Zuwachsringe geben Auskunft über den Wachstumsverlauf einzelner Bäume. So kann z. B. festgestellt werden, wie schnell ein Baum im Verhältnis zu einem anderen gewachsen ist, oder aber in welchen Wachstumsperioden er besonders schnell oder langsam gewachsen ist. Letzteres ist entscheidend für die zeitliche Korrelation einzelner Ringsequenzen untereinander. Diese Korrelation bildet die Grundlage heutiger Dendrochronologie, welche ein breites Anwendungsspektrum hat (z. B. FRIEDRICH et al. 2004; RASPOPOV et al. 2011). Weiterhin kann anhand der Änderung der Ringbreite von einem Zuwachsring zum nächsten die Sensitivität der Bäume gegenüber Umwelteinflüssen quantifiziert werden (DOUGLASS 1928). Nach FRITTS (1971) kann dies über die folgende Formel bestimmt werden, wobei  $x_t$  dem Wert einer Ringbreite in der Sequenz entspricht:

$$\text{Mittlere Sensitivität (MS)} = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{n-1} \left| \frac{2(x_{t+1} - x_t)}{x_{t+1} + x_t} \right|$$

Der errechnete Wert der mittleren Sensitivität einer Ringsequenz gibt Auskunft darüber, ob der Baum eher sensitiv ( $MS > 0,3$ ) oder stabil ( $MS < 0,3$ ) Umwelteinflüssen gegenüber reagierte (DOUGLASS 1928). Normalerweise liegen die Werte zwischen 0 und 0,6 (CREBER 1977). Die jährlichen Sensitivitätswerte jedes benachbarten Zuwachsringpaares ergibt eine Kurve, die den Sensitivitätstrend des Baumes während seines Lebens anzeigt. Um die Beziehung der jährlichen Sensitivität zur Zuwachsringbreite darzustellen, wurde eine Mittelwertkurve der jährlichen Sensitivität ermittelt.



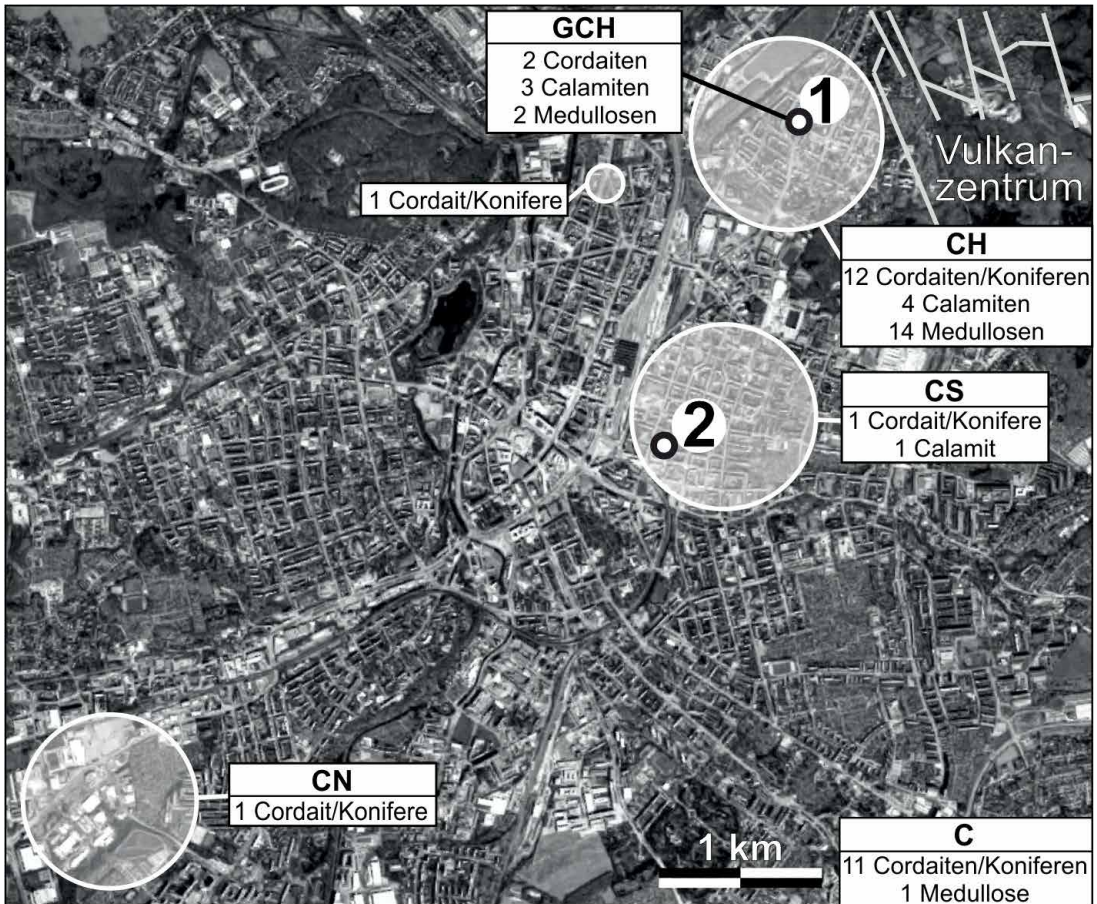


Abb. 3

Fundpunkte der 53 untersuchten Querschnitte im Chemnitzer Stadtgebiet aus der Sammlung des Museums für Naturkunde sowie von der Grabung in C.-Hilbersdorf. GCH – Grabung Chemnitz-Hilbersdorf; CH – Chemnitz-Hilbersdorf; CS – Chemnitz-Sonnenberg; CN – Chemnitz-Neefegebiet; C – Chemnitz (ohne genauen Fundort).

### 3.3 Nachweis und Korrelation zyklischer Muster in den Ringkurven

Die Korrelation von Ringsequenzen wird in der Dendrochronologie meist mit statistischen Methoden durchgeführt. Dabei ist entscheidend, wie hoch die zeitliche Überschneidung der Ringsequenzen ist. Am besten geeignet sind vollständige Ringsequenzen mit möglichst vielen Zuwachsringen. Da in vielen der hier untersuchten Querschnitte häufig der Markraum und/oder die Rinde nicht erhalten waren, mussten wir davon ausgehen, dass in einigen der Ringsequenzen einzelne Ringe fehlen könnten. Von allen gemessenen Ringsequenzen waren elf besonders gut geeignet für die Korrelation, da sie besonders viele Ringe umfassen und nahezu vollständige Sequenzen aufweisen. Unter diesen elf Sequenzen sind alle o. g. Pflanzengruppen vertreten. Aufgrund der raschen Einbettung der Bäume durch die vulkanischen Aschenablagerungen unmittelbar an ihrem Wuchsort bzw. unweit davon, können wir den zeitgleichen Tod der Bäume zugrunde legen. Eine Ausnahme bildet Totholz, welches bereits vor dem Vulkanausbruch abgestorben und möglicherweise in partieller Zersetzung begriffen war. Die Kurven der gemessenen Ringsequenzen wurden nach Standardmethoden der Dendrochronologie standardisiert (COOK & KAIRIUKSTIS 1990). Dazu gehört einerseits die Korrektur individueller Wachstumstrends, die in den meisten Bäumen z. B. durch Alterung auftreten. Dazu wurden



die Werte im Statistikprogramm PAST (HAMMER 2005) anhand einer linearen Regressionskurve gemittelt und eine Box-Cox-Transformation durchgeführt. Die Glättung der Kurven mittels eines 3-Punkt-Mittelwert-Filters wurde angewandt, um das durch statistische Ausreißer verursachte Rauschen der Kurven zu mindern. Die Korrelation der Kurven wurde manuell durchgeführt. Um die Zyklizität nachzuweisen, wurde aus den o. g. elf Ringsequenzen eine Mittelwertkurve errechnet. Die Periode bzw. Frequenz der Zyklen wurden von der Mittelwertkurve sowie einzelnen Ringsequenzen mittels (short-time) Fourier-Transformation bestimmt und in einem Periodogramm bzw. einem Wavelet-Morlet-Diagramm veranschaulicht.

## 4 Ergebnisse

Die Holz bildenden Pflanzen des Versteinerten Waldes zeigen ein deutlich periodisches Wachstum in Form von Zuwachsringen. Makroskopische und mikroskopische Dokumentation sowie deren statistische Auswertung liefern damit erstmalig Einblicke in das Wachstum dieser Pflanzen, bevor das Waldökosystem von vulkanischen Ablagerungen verschüttet wurde. Die nachfolgend dokumentierten Ergebnisse zeigen Unterschiede und Gemeinsamkeiten in den periodischen Zuwächsen der einzelnen Pflanzengruppen. Unterschiede treten beispielsweise auf in der auf ringinternen Änderungen der Zellstruktur basierenden Morphologie der Ringe, auf deren Grundlage drei verschiedene Ringtypen ausgehalten wurden (Abb. 4; LUTHARDT et al. 2017). Die Typen 1 und 2 repräsentieren unterschiedliche Formen von regelmäßig auftretenden und damit saisonal gebildeten Zuwachsringen. Zuwachsringe des Typs 3 treten im Gegensatz dazu nicht regelmäßig, sondern vereinzelt in den Stammquerschnitten auf und repräsentieren außergewöhnliche Ereignisse, die auf das Wachstum der Bäume besonders deutlichen Einfluss genommen hatten (Abb. 6). Innerhalb von Typ 3 werden drei Subtypen (a-c) unterschieden. Deren Gemeinsamkeit ist es, dass sie meist nicht auf dem gesamten Stammumfang zu verfolgen sind und nicht saisonal gebildet sein müssen. Meist geht ihre Bildung auf Verletzungen am lebenden Gewebe der Bäume, z.B. am Kambium, zurück.

### 4.1 Cordaiten und Koniferen

In vielen der untersuchten englumigen Gymnospermenhölzer vom Typ *Agathoxylon* sp. konnte nur vom Querschnitt her keine anatomische Unterscheidung vorgenommen werden, die unter dem Material Cordaiten oder Koniferen differenzieren könnte. Die Zuwachsringe allein geben darüber keine Auskunft.

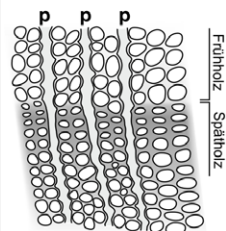
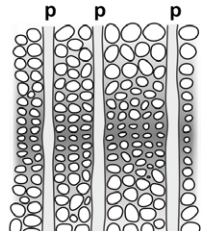
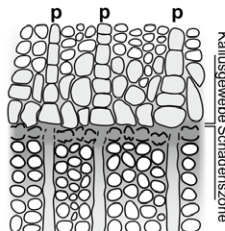
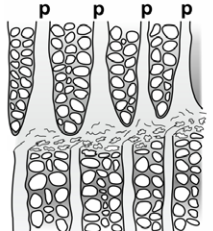
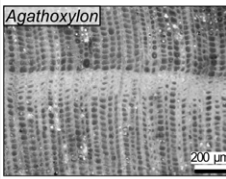
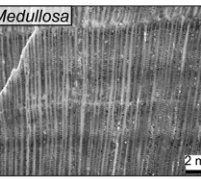
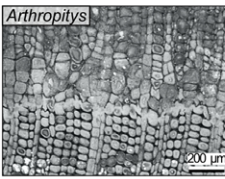
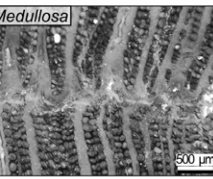
#### 4.1.1 Ringtypen

In den potenziellen Cordaiten und Koniferen treten regelmäßige, deutlich abgrenzbare, parallel zueinander umlaufende Zuwächse auf, die dem Typ 1 zuzuordnen sind (LUTHARDT et al. 2017). Diese Typ 1-Ringe sind charakterisiert durch einen allmählich abnehmenden Zelldurchmesser bei gleichzeitig zunehmender Zellwanddicke vom Früh- zum Spätholz (Abb. 5D). Der Übergang vom Spät- zum Frühholz ist hingegen markant ausgeprägt mit einer sprunghaften Zunahme der Zelldurchmesser bzw. der Abnahme der Zellwanddicke. Nach der Definition von MORK (1928) sind Früh- und Spätholz meist gut voneinander abgrenzbar. Die in K3409 (*Agathoxylon* sp.) gemessenen Ringe umfassen etwa 25–70 Zellen Frühholz und nur 2–8 Zellen Spätholz, was einem durchschnittlichen Spätholzanteil von ca. 10 % entspricht. In K6044 (*Agathoxylon* sp.) ist der Spätholzanteil höher mit 7–19 Zellen, verglichen mit 14–44 Zellen Frühholz.

Parallel zu den regulären Typ 1-Ringen treten vereinzelt sogenannte „Scheinringe“ (false rings sensu CREBER & CHALONER 1984) auf. Sie sind morphologisch ähnlich den Ringen der regulären Typen 1 oder 2, jedoch deutlich schwächer ausgeprägt (Abb. 5B). Ihre Entstehung geht auf intra-saisonale Ereignisse zurück, die innerhalb des saisonalen Zuwachses eines regulären Rings auftreten (SCHWEINGRUBER 1996). In K3409 wurden bis zu zwei solcher „Scheinringe“ innerhalb eines regulären Rings dokumentiert. Ereignisringe vom Typ 3 wurden in Cordaiten/Koniferen in der Regel nicht beobachtet. Eine Ausnahme bildet K1777 (Abb. 6E), in dem ein Typ 3a-Ring beobachtet wurde. Dieser Typ beschreibt besonders schwerwiegende Verletzungen, die von den Bäumen durch parenchymatisches Heilgewebe, das Kallusgewebe, von zwei Seiten überwältigt wurden.

#### 4.1.2 Ringabstände und mittlere Sensitivität

Die mittlere Ringbreite (MW) aller gemessenen Cordaiten/Koniferen beträgt MW = 2,78 mm (Median: 2,4 mm; n = 26). Die Mittelwerte der einzelnen Ringsequenzen zeigen teils deutliche Schwankungen zwischen

	Typ 1	Typ 2	Typ 3b	Typ 3c
<b>Skizze</b>				
<b>Beispiel</b>				
<b>Allgemein</b>	deutlich, regelmäßig	undeutlich, regelmäßig	sehr deutlich, vereinzelt	sehr deutlich, vereinzelt
<b>Morphologie</b>	- deutliche Ringgrenze - kleiner Spätholzanteil (nach Mork, 1928)	- diffuse Ringgrenze - kein Spätholz (nach Mork, 1928)	- Band zerstörter oder kollabierter Zellen - überwachsen von Parenchym/Kallus	- Band zerstörter oder kollabierter Zellen - überwachsen von Parenchym-Schicht - Neuorganisation der Holzstruktur
<b>Zellen pro Ring</b>	Frühholz: 25-70 Spätholz: 2-8	30-36 (in Calamiten)	—	—
<b>Pflanzengruppen</b>	Cordaiten/Koniferen	Calamiten/Medullosen	Calamitalen	Medullosen

**Abb. 4** Übersicht über die Eigenschaften der in den untersuchten Querschnitten vorkommenden, unterschiedlichen Typen von Zuwachszonen; p – Parenchym.

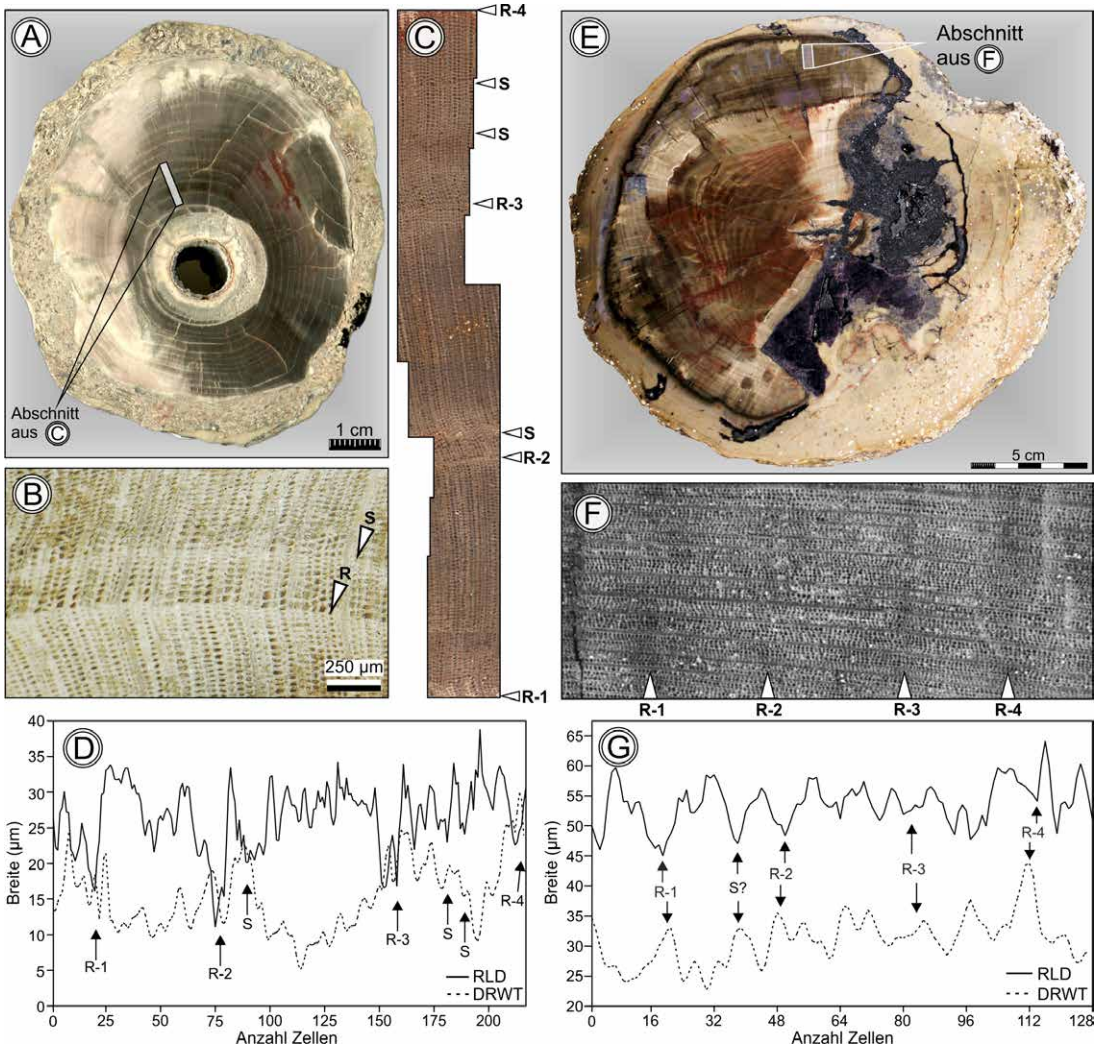
1,3 und 5,5 mm, wobei die Maximalwerte Ausreißer darstellen (Abb. 7A,C). Die mittlere Sensitivität (MS) aller gemessenen Cordaiten/Koniferen beträgt  $MS = 0,35$  (Median: 0,32;  $n = 26$ ). Auch hier gibt es deutliche Ausreißer einzelner Ringsequenzen nach oben mit einem Maximalwert von  $MS_{max} = 0,78$  (Abb. 7B,D).

## 4.2 Calamiten

Saisonale Wachstumsrhythmen in den Calamiten des Versteinerten Waldes wurden bereits von RÖSSLER (2006) sowie RÖSSLER & NOLL (2010) beschrieben. Bei den untersuchten Stücken handelt es sich um Stammquerschnitte der Arten *Arthropitys bistrata* und *Arthropitys stercelii*.

### 4.2.1 Ringtypen

In Calamiten treten regelmäßige, umlaufende, aber im Unterschied zu Cordaiten/Koniferen weniger deutliche Ringe auf, die als Typ 2 bezeichnet werden (LUTHARDT et al. 2017). Im Unterschied zu den Typ 1-Ringen sind sie sowohl im Übergang vom Früh- zum Spätholz als auch vom Spät- zum Frühholz durch allmähliche Änderungen der Zelldurchmesser und Zellwanddicke charakterisiert (Abb. 4). Legt man das Konzept von MORK (1928) zugrunde, dann lassen sich Früh- und Spätholz bei den Calamiten nicht markant voneinander abgrenzen (Abb. 5G). Häufig sind die Übergänge der Ringe durch gekrümmte oder gebogene Tracheidenreihen gekennzeichnet. Es ist nicht eindeutig zu klären, ob es sich um ein primäres Wachstumsphänomen handelt oder ob diese Biegung durch taphonomisch induzierte, mechanische Deformation des Holzes vor oder während der Verkieselung entstand.



**Abb. 5**

Detaillierte Unterscheidung von Typ-1- und Typ-2-Ringen anhand von Zellparametern wie Durchmesser des Lumens (RLD) und der doppelten Zellwanddicke (DRWT). A – Querschnitt von K3409 (*Agathoxylon* sp.). B – Detail einer regulären Zuwachszone (R) vom Typ 1 sowie eines „Scheinrings“ (S). C – gemessene Zellreihen in einer Folge mehrerer Typ-1-Ringe, dargestellt im Diagramm in „D“. E-G – In KH0277-01 gemessene Folge von Typ-2-Ringen analog zu „A-D“.

Es ist davon auszugehen, dass auch in Calamiten sogenannte „Scheinringe“ auftreten. Jedoch sind diese häufig nicht eindeutig von den regulären, saisonal gebildeten Typ 2-Ringen zu unterscheiden. In KH0277-01 können anhand von Zellmessungen „Scheinringe“ vermutet werden (Abb. 5G). Ereignisringe vom Typ 3 a und b treten in Calamiten im Vergleich zu den Cordaiten/Koniferen häufiger auf. Eine sehr deutliche Verletzungszone vom Typ 3a tritt an der Basis des in Wuchsposition konservierten Stammes KH0277(-04) auf. Dieser Ereignisring umläuft etwa 75% des Stammumfangs und zeigt deutliche Schädigung der zu diesem Zeitpunkt äußeren lebenden Zellen, die größtenteils kollabiert oder gar zerrissen sind. Auf circa einem Drittel des Stammumfangs wurde die offene Wunde vollständig von Kallusgewebe überwallt (Abb. 6 A-D). Ein Ereignisring vom Typ 3b kommt beispielsweise in K3257 (*Arthropitys sterzelii*) vor. Auch hier ist eine nicht umlaufende,



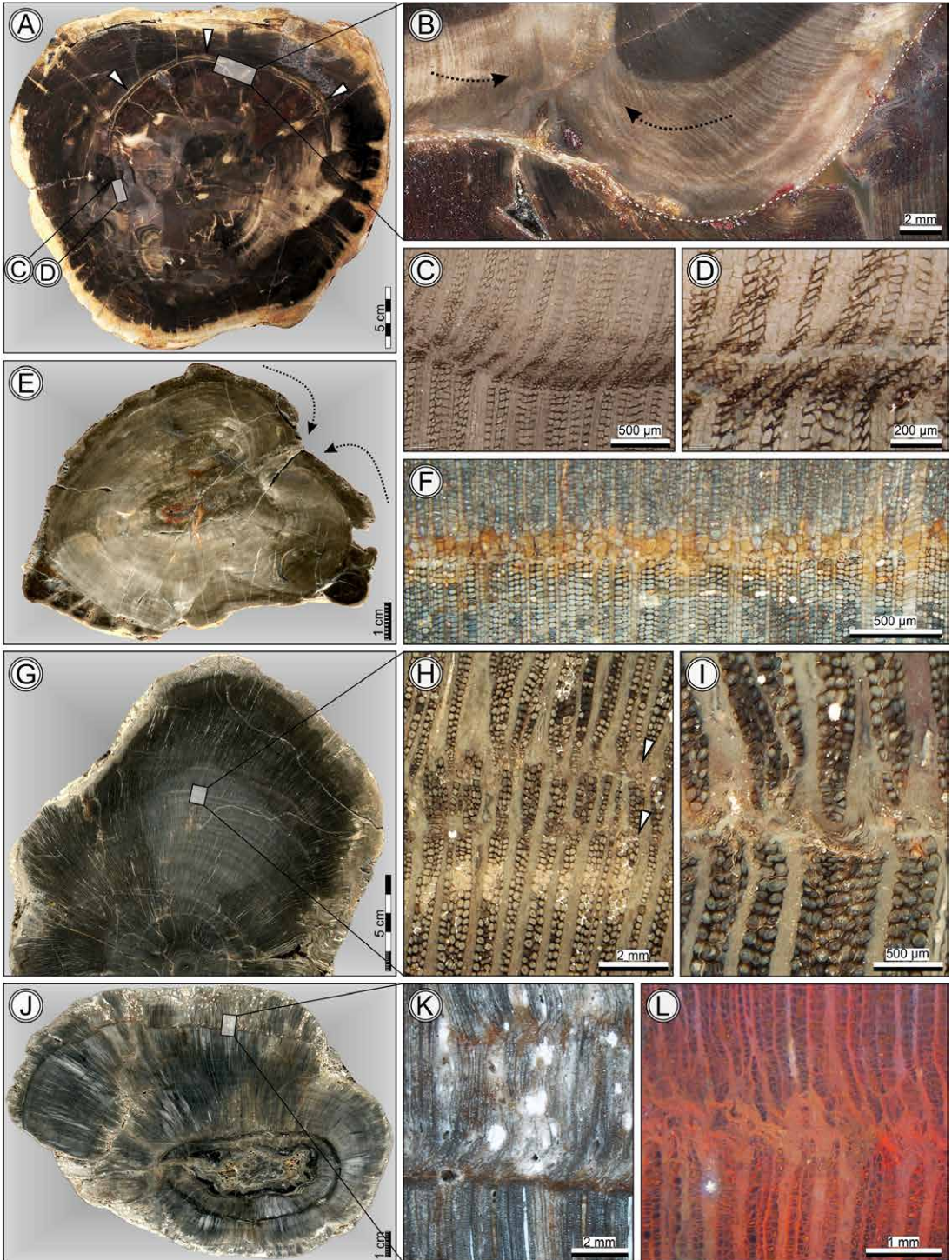


Abb. 6

Ereignisringe vom Typ 3. A – Basaler Querschnitt vom Calamiten (*A. bistrata*) KH0277(-04) mit einer großen Verletzungszone vom Typ 3a. B – Verletzungszone im Detail mit überwallendem Kallusgewebe. C/D – Derselbe Ereignisring mit kollabierten und zerstörten Zellen. E – Typ-3a-Ereignisring in *Agathoxylon* sp. (K1777) mit überwallendem Kallusgewebe. F – Typ-3b-Ereignisring in einem Calamiten (*A. bistrata*, K3257). G-I – Typ-3c-Ereignisringe in einer *Medulloa stellata* var. *lignosa* (K38), die Zellkollaps sowie eine Neuorganisation der Holzstruktur in der Folge zeigen. J-K – Häufiger beobachteter Typ-3c-Ereignisring im Außenbereich einer Medullose (K4013), gefolgt von einem breiten Zuwachsring. L – Hoher Parenchymanteil in einem Typ-3c-Ereignisring in der Medullose K2642.

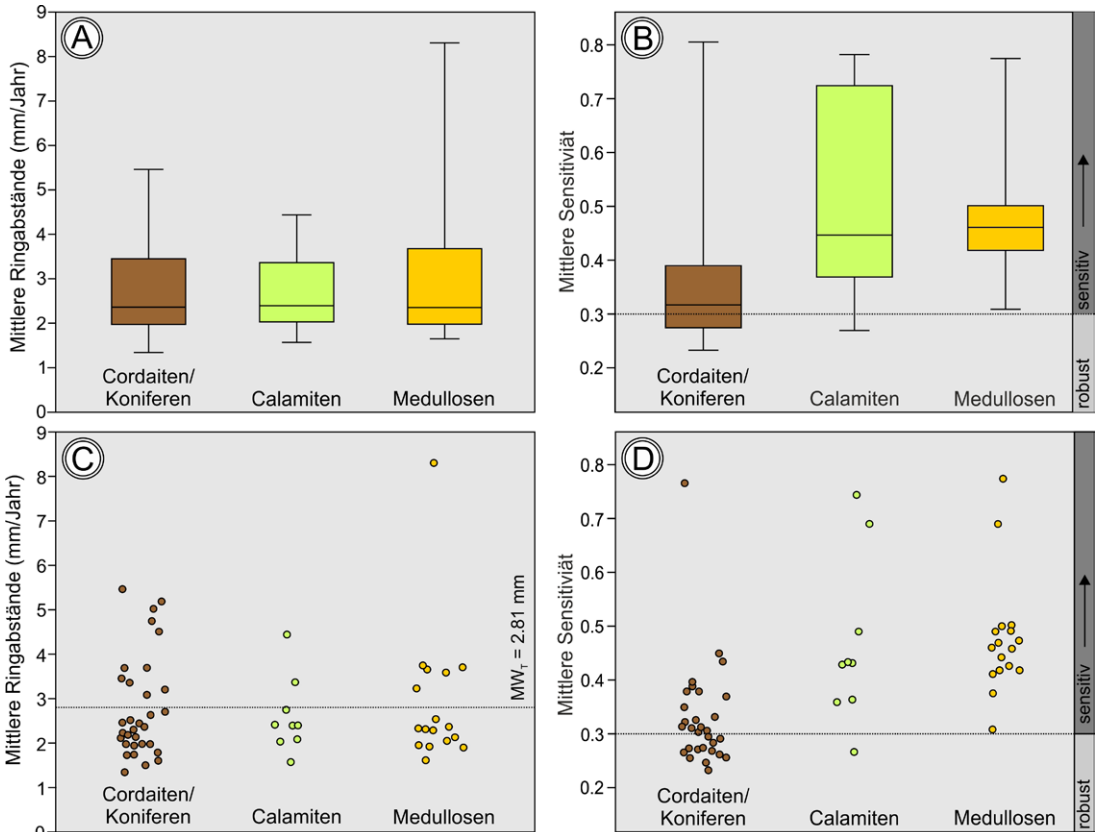


Abb. 7

Statistische Auswertung von Ringabständen (A+C) sowie der mittleren Sensitivität (B+D) aller gemessenen Ringsequenzen. Dargestellt sind die Ergebnisse in Boxplot-Diagrammen (A+B), die den Medianwert, die 25/75-Abweichung sowie Ausreißer anzeigen, und in Zitter-Diagrammen (C+D), die die Verteilung der einzelnen Messwerte zeigen.

aber deutliche Schädigung des Zellgewebes erkennbar, bei der das Wachstum der Tracheiden eine Zeit lang aussetzte und stattdessen große parenchymatische Zellen der Markstrahlen gebildet wurden (Abb. 6F).

#### 4.2.2 Ringabstände und mittlere Sensitivität

Die mittlere Ringbreite (MW) aller gemessenen Calamiten beträgt  $MW = 2,60$  mm (Median: 2,40 mm;  $n = 8$ ). Dabei zeigen die einzelnen Ringsequenzen der Calamiten keine größeren Ausreißer und allgemein eine geringe Streuung der Messwerte (Abb. 7A,C). Die mittlere Sensitivität aller gemessenen Calamiten beträgt  $MS = 0,48$  und ist damit höher als bei Cordaiten/Koniferen. Die Messwerte zeigen eine recht große Streuung zwischen  $MS_{\min} = 0,27$  und  $MS_{\max} = 0,72$ .

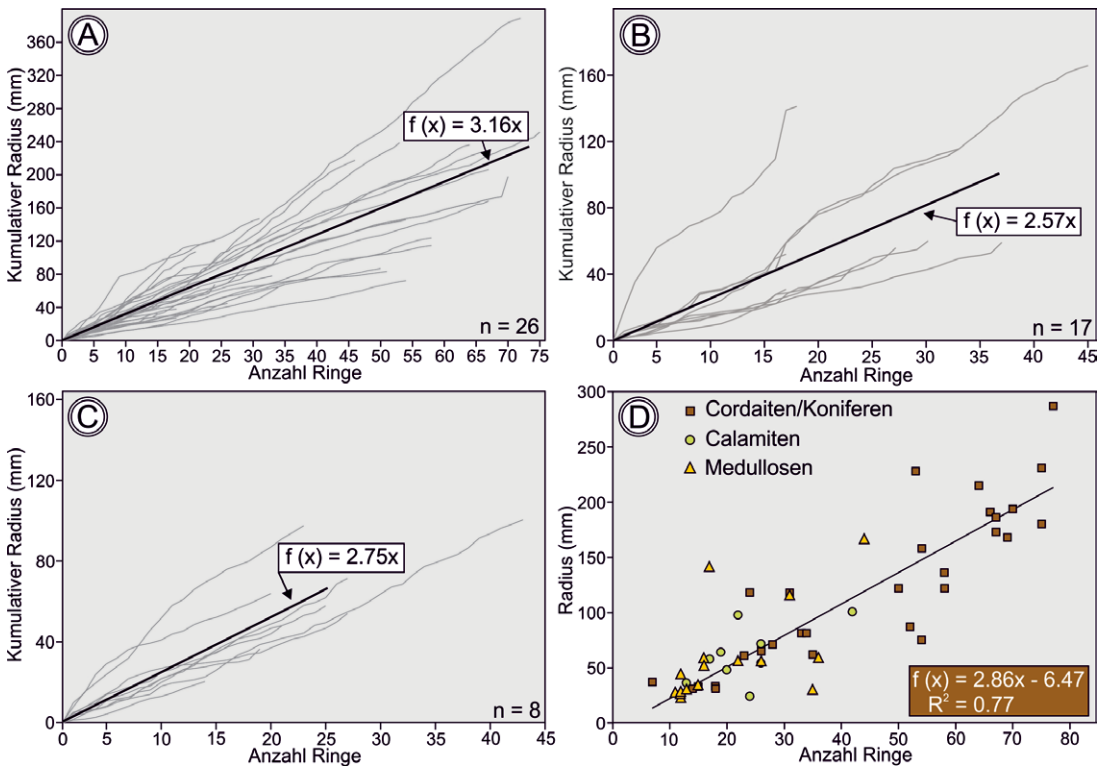


Abb. 8

Statistik zum Wachstum der Bäume aus den untersuchten Ringsequenzen. A-C – Zuwachsdigramme, die die Zuwachsrate jeder einzelnen Ringsequenz über die Jahre zeigen mit Mittelwertanstieg, der die durchschnittliche Wuchsgeschwindigkeit widerspiegelt; von Cordaiten/Koniferen (A), Medullosen (B) und Calamiten (C). D – Linearer Zusammenhang zwischen Durchmesser des Stammes und der Anzahl der Ringe bzw. dem Alter des Baumes, berechnet nur für Cordaiten/Koniferen.

### 4.3 Medullosen

Der Nachweis von saisonalen Ringen in Medullosen ist mit dieser Studie erstmals gelungen. Dies liegt sicher auch daran, dass die Medullosen des frühen Perms als Holz bildende Formen bisher noch wenig erforscht sind (WEBER & STERZEL 1896). Besonders die als *Medullosa stellata* var. *lignosa* bezeichnete Form zeigt mächtige, in der Dicke mit Calamiten oder Cordaiten/Koniferen vergleichbare, Zylinder großlumigen, manoxylen Holzes, in denen regelmäßige Zuwachszonen des Typs 2 auftreten. Formen, die weniger Holz bilden wie beispielsweise *Medullosa leuckartii* weisen meist keine oder nur undeutliche Zuwachsringe auf.

#### 4.3.1 Ringtypen

Die regelmäßigen, parallelen und umlaufenden Typ 2-Ringe der Medullosen sind denen der Calamiten sehr ähnlich. Jedoch bilden im gemittelten Vergleich zu den Calamiten etwas weniger Zellen einen Ring. Auch in den Medullosen treten häufiger Ereignisringe auf, die als Typ 3c bezeichnet werden (Abb. 4). Sie sind häufig umlaufend und repräsentieren im Gegensatz zu den regulären Typ-2-Ringen markante Wuchsunterbrechungen der Pflanze. Häufig sind sie dabei an die Ringgrenzen der regulären, saisonalen Ringe gebunden. Sie können auch mehrmals direkt aufeinander folgend vorkommen. In 5 von 17 Querschnitten folgte auf die Ereignisringe ein besonders breiter saisonaler Ring (Abb. 6J, K). Eine Abnahme der Zellgröße bzw. eine Zunahme der Wanddicke vor dem Ereignisring ist nicht eindeutig nachzuweisen. Der Ring selbst zeigt eine deutliche Schädigung der zum Entstehungszeitpunkt lebenden Zellen, da diese zerdrückt und sogar zerrissen sein können (Abb. 6H, I). Die Zone zerstörter Zellen wurde von einer dünnen Lage undifferenzierten



Parenchyms überwachsen. Danach folgt das erneute Einsetzen großlumiger Zellen, z. T. mit unorganisierter Wuchsstruktur (Abb. 6L).

#### 4.3.2 Ringabstände und mittlere Sensitivität

Die mittlere Ringbreite der gemessenen Medullosen beträgt  $MW = 2,94$  mm (Median: 2,36 mm;  $n = 17$ ). Einzelne Ringsequenzen zeigen starke Ausreißer nach oben mit  $MW_{\max} = 8,30$  mm (Abb. 7A,C). In den Medullosen wurden vereinzelt Ringbreiten bis zu 30 mm gemessen, die sich auf die Mittelwerte der Ringsequenzen auswirken können. Die mittlere Sensitivität aller gemessenen Medullosen beträgt  $MS = 0,48$  und ist damit genauso hoch wie die der Calamiten. Sie zeigen deutliche Ausreißer nach oben ( $MS_{\max} = 0,77$ ), aber auch nach unten ( $MS_{\min} = 0,31$ ).

#### 4.4 Korrelation von Ringsequenzen und zyklische Wachstumsmuster

Die Korrelation der gemessenen Ringsequenzen erwies sich als schwierig. Die Aussicht, statistisch signifikante Übereinstimmungen zu erreichen, ist aufgrund von nicht vermeidbaren Messfehlern gering. Letztere treten aufgrund heterogener Erhaltungszustände der Zellstruktur innerhalb der Querschnitte auf. So waren die Ringe stellenweise undeutlich zu erkennen und „Scheinringe“ ließen sich nicht in allen Ringsequenzen zweifelsfrei von Zuwachsringen unterscheiden. Das Fehlen der äußersten Ringe in einigen Querschnitten erschwerte die genaue Positionierung der Ringsequenzen zum Zeitpunkt „t-null“, als der Wald im Zuge des Vulkanausbruchs von Effusiva verschüttet wurde und das Wachstum sämtlicher Bäume gleichzeitig zum Stillstand kam.

Elf für die Korrelation ausgewählte Sequenzen zeigen eine überraschende Gemeinsamkeit. Die Kurven der Ringabstände weisen ein auffälliges, periodisches Muster der Zuwachsraten auf, wobei die einzelnen Zyklen 7-14 Ringe umfassen, mit einer Häufung bei 9-12 Ringen (Abb. 10A). Statistische Berechnungen zur Periodizität an den unbearbeiteten Ringabstandskurven (Abb. 10D-G) ergaben in zwei Fällen eine hohe statistische Signifikanz ( $p < 0,05$ ) bei einer Periodizität von 12,4 Jahren in K349 und 10,3 Jahren in K6044 (beide *Agathoxylon* sp.). Vier weitere Ringabstandskurven besaßen nicht signifikante, aber deutliche Peaks in den Periodogrammen bei 9,6/9,6/9,7/14,9 Jahren. Anhand dieses periodischen Musters lassen sich die Ringabstandskurven unter der Annahme des ungefähr gleichzeitigen Endes der Ringsequenzen als Resultat des identischen Todeszeitpunkts manuell korrelieren (Abb. 10A). Auf Grundlage dessen kann eine Mittelwertkurve aus den elf Ringabstandskurven errechnet werden, die eine sehr regelmäßige Zyklizität von 10,6 Jahren zeigt (Abb. 11).

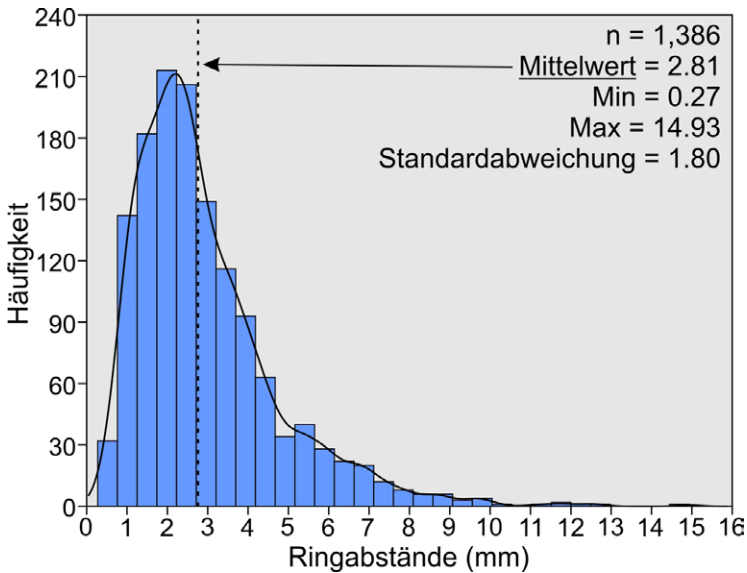
## 5 Diskussion

Die Ergebnisse dieser Studie sind aus zweierlei Hinsicht interessant. Einerseits widerlegen sie die lange Zeit herrschende Lehrmeinung von der „Jahringlosigkeit der paläozoischen Bäume“ (GOTHAN 1911) und stützen ältere wie jüngere Berichte über Zuwachszonen in Koniferen (SCHUSTER 1908, FRENTZEN 1931, RÖSSLER & NOLL 2001, NOLL & WILDE 2002, NOLL et al. 2005) und signifikante rhythmische Wuchsunterbrechungen in Calamiten (RÖSSLER 2006, RÖSSLER & NOLL 2010a,b; NEREGATO et al. 2015, 2017). Auch die, z.B. von SÜSS (1984) wieder aufgegriffene und seit längerem geführte Diskussion, ob paläozoische Bäume aufgrund ihrer frühen Evolutionsstufe überhaupt Jahresringe bilden konnten, dürfte mit den vorliegenden Ergebnissen eine hinreichende Klärung erfahren haben.

Mit diesem Nachweis ist es nun erstmals möglich, ein hoch auflösendes Archiv auszuwerten, das die Zeit als vierte Dimension in die Erforschung des Ökosystems Versteinertes Wald Chemnitz einbezieht. Andererseits bieten die gesammelten Daten im weltweiten Vergleich eine der seltenen Möglichkeiten, Jahresringe an paläozoischen Hölzern zu studieren und wertvolle Erkenntnisse zu paläoklimatologischen Fragestellungen zu liefern.

### 5.1 Jährliche Zyklen der Ringbildung

Der Begriff „Jahresring“ stammt aus der Erforschung von Zuwachszonen in den gemäßigten Breiten, wo durch den jahreszeitlichen Wechsel von Winter und Sommer ein Ring pro Jahr gebildet wird. In subtro-

**Abb. 9**

Statistische Häufigkeitsverteilung der Abstände von Typ-1-Ringen, die eine unimodale Verteilung zeigt und nach FALCON-LANG (1999) gegen die Bildung mehrerer Ringe pro Jahr spricht.

pischen und tropischen Klimazonen gibt es einen Wechsel von Regen- und Trockenzeit, der durch das Pendeln der Intertropischen Konvergenzzone (ITCZ) in N-S-Richtung verursacht wird. In Kombination mit speziellen geographischen Faktoren kann sich ein Monsunklima mit bis zu vier Jahreszeiten einstellen, was in den Bäumen zur Bildung mehrerer Ringe pro Jahr führen kann (ASH 1983). Jedoch sind solche Ringe meist undeutlich, unregelmäßig geformt und weisen generell geringe Ringabstände mit einer bimodalen Verteilung der Werte auf (ASH 1985, FALCON-LANG 1999).

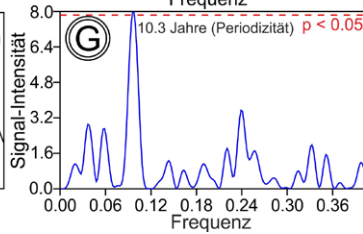
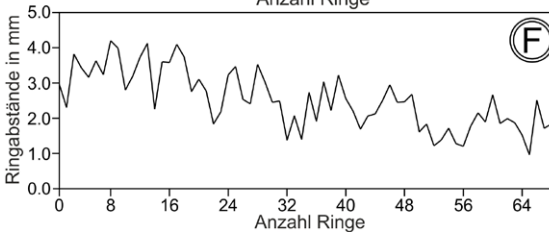
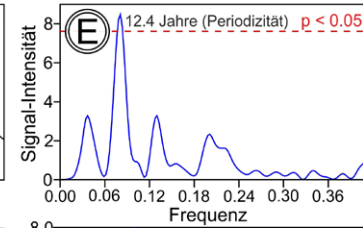
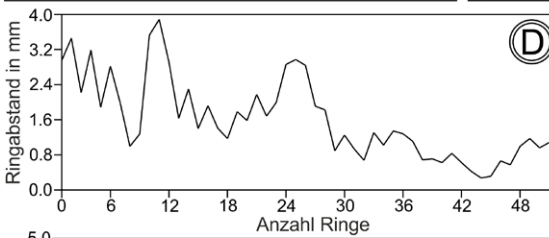
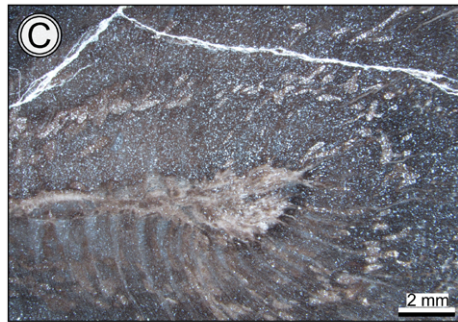
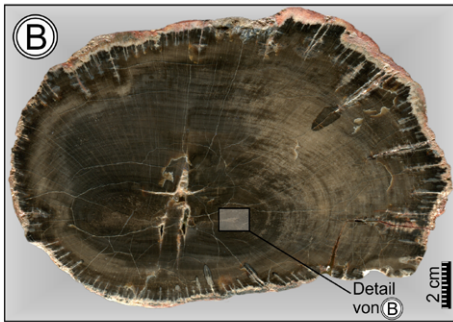
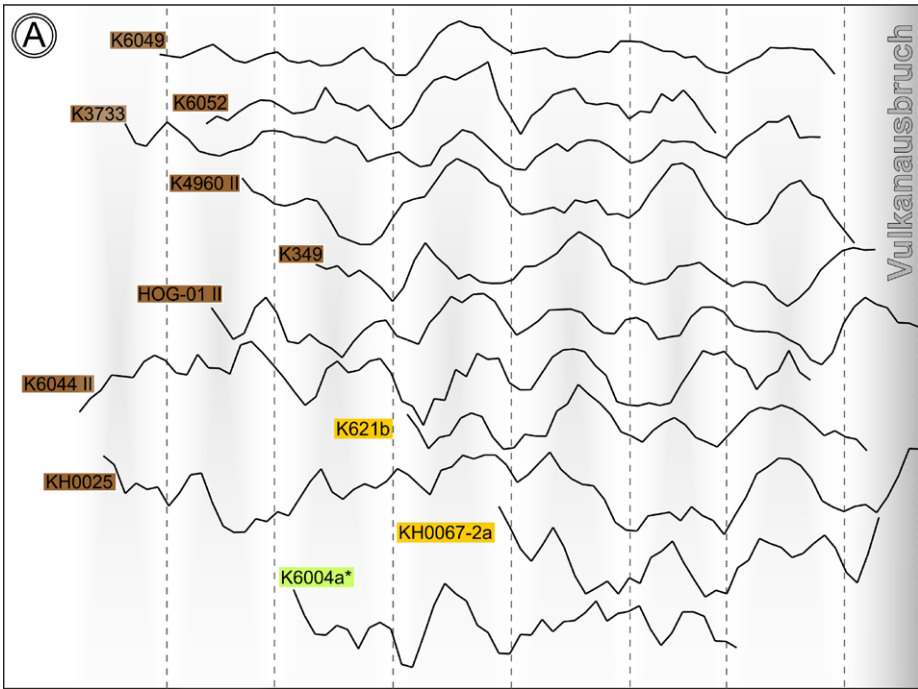
Da die paläogeographische Position des Versteinerten Waldes einst innerhalb der Tropen lag (BLAKEY 2008), konnte anfangs auch hier ein Monsunklima mit mehreren Regen- und Trockenzeiten pro Jahr (ROSCHE & SCHNEIDER 2006) nicht ausgeschlossen werden. Im Vergleich mit fossilen und rezenten Ringen in Koniferen, die unter Monsunklima gebildet wurden, zeigen die Ringe der Koniferen im Versteinerten Wald jedoch eine deutliche Abgrenzung und Regelmäßigkeit (Typ 1), sowie größere Ringabstände und eine unimodale Verteilung der Ringabstandswerte (Abb. 9). Daher ist davon auszugehen, dass es sich bei den untersuchten Zuwachszonen um Jahresringe im engeren Sinne handelt.

## 5.2 Ringbildung und Rückschlüsse auf das Paläoklima

Grundlegend sind die Jahresringe ein weiteres Indiz für die markante Saisonalität im Versteinerten Wald vor rund 291 Millionen Jahren, die jüngst anhand geochemischer Untersuchungen am Paläoboden in der Grabung in Chemnitz-Hilbersdorf nachgewiesen wurde (LUTHARDT et al. 2016). Die Jahresringe der Bäume im Versteinerten Wald unterscheiden sich in einem wesentlichen Punkt von Jahresringen heutiger gemäßigt Breiten, denn sie weisen einen deutlich geringeren Spätholzanteil auf. Dieses Merkmal wird in paläozoischen Hölzern immer wieder festgestellt (z.B. FALCON-LANG et al. 2016, sowie pers. Beob.). Untersuchungen an rezenten Gymnospermen zeigen, dass ein geringer Spätholzanteil in den Ringen meist durch physiologischen Stress aufgrund von Wassermangel bei besonders ausgeprägten Trockenzeiten verursacht wird (HARRIS 1955,

**Abb. 10**

A – Korrelation der elf ausgewählten Ringsequenzen anhand der zyklischen Muster und der zeitgleichen Einbettung durch die Vulkanasche (braun – Cordaiten/Koniferen; grün – Calamiten; orange – Medullosen). B-C – Der Calamit K6004 (*A. bistriata*) zeigt Fraßspuren in der Nähe des Marks und wird als Totholz interpretiert. Sein Absterben deutlich vor dem Vulkanausbruch wird im Korrelationschema von „A“ deutlich. D-G – Nachweis der statistisch signifikanten Zyklizität von 12,4 bzw. 10,3 Jahren in den Ringsequenzen von K349 (*Agathoxylon* sp.; D+E) und K6044 (*Agathoxylon* sp.; F+G), dargestellt in Periodogrammen (E+G).



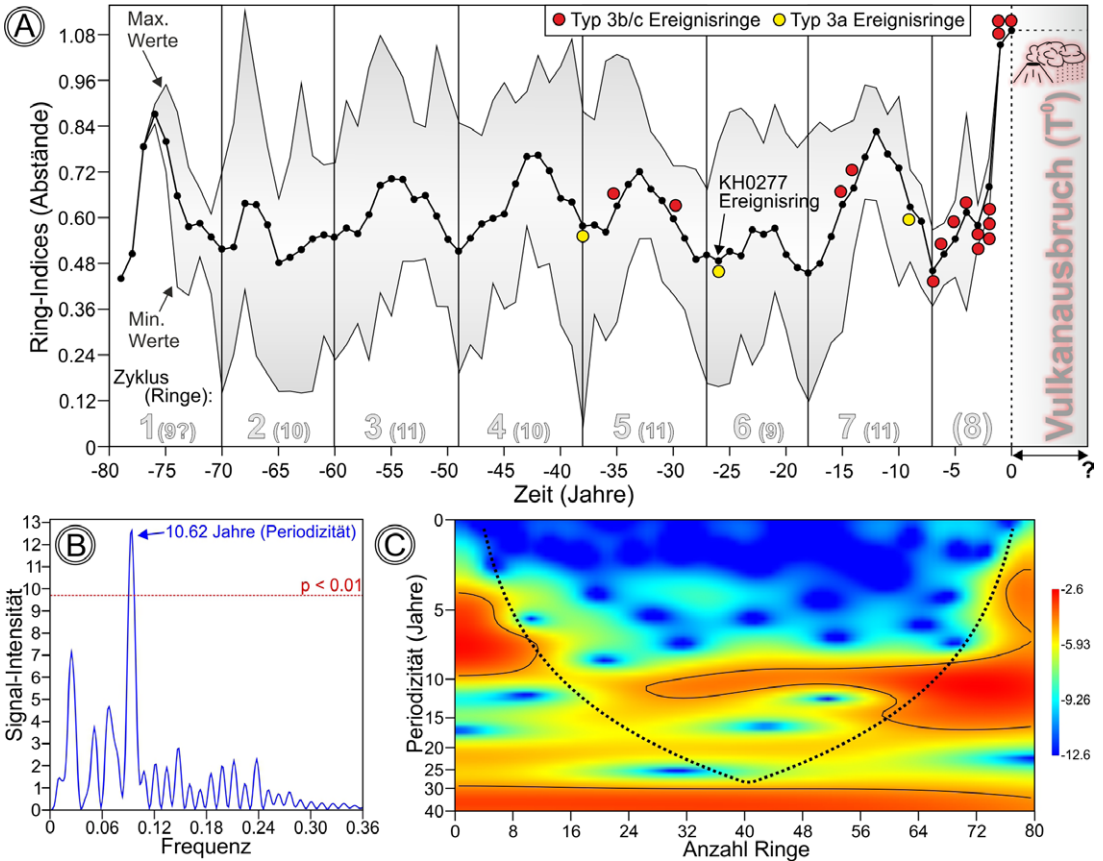


Abb. 11

A – Bis knapp 80 Jahre vom Vulkanausbruch zurückreichende Mittelwertkurve der korrelierten Ringsequenzen aus Abb. 10A mit den dargestellten Zyklen 1-8 und den korrelierten Typ-3-Ereignisringen; auch die Minimum- und Maximumwerte der Mittelwertkurve zeigen die Zyklen deutlich. B+C – Statistischer signifikanter Nachweis der Zyklizität bei 10,6 Jahren, dargestellt im Periodogramm (B) und im Wavelet-Morlet-Diagramm (C).

ZAHNER 1963, FRITTS 1971). Die allgemein erhöhte mittlere Sensitivität (MS) der untersuchten fossilen Pflanzen unterstreicht, dass die Bäume unter erhöhten Stressbedingungen wuchsen. Nach DOUGLASS (1928) sind derartige Sensitivitätswerte charakteristisch für „moist upland“-Standorte. Neben dem Klima nehmen jedoch auch Standort- und Bodeneigenschaften entscheidenden Einfluss auf die Ausbildung der Jahresringe (DOUGLASS 1928, FRITTS 1971, CREBER 1977). Zusammenfassend gehen wir nach den derzeitigen Befunden davon aus, dass die Trockenzeiten des saisonalen Paläoklimas ausgedehnt und teils streng waren. Diese Annahme wird von initialen Calcrete-Bildungen in der Leukersdorf-Fm. gestützt (SCHNEIDER et al. 2012), deren Entstehung mehrere Monate hoher Verdunstungs- und geringer Niederschlagsraten voraussetzt (BUOL et al. 1997).

### 5.3 Die Aussagekraft der Ereignisringe

Ereignisringe sind Zeugen äußerer Schadeinwirkung auf das lebende Holzgewebe, deren Ursachen auf eine Reihe von Umwelteinflüssen zurückzuführen sein können. Als natürliche Ursachen für derartige Verletzungszonen in heutigen und fossilen Bäumen wurden unter anderem Frost, Dürre, Feuer, Blitzschlag, Hagelschlag, Steinschlag, Schuttströme, Flutereignisse und Pilz- und Insektenbefall dokumentiert (SCHWEINGRUBER 2001, SCHWEINGRUBER et al. 2006, BYERS et al. 2014, FALCON-LANG et al. 2015). Die teils mehrfach in den Ringse-

quenzen der Calamiten und Medullosen vorkommenden Ereignisringe vom Typ 3b/c lassen eine wiederkehrende Ursache vermuten, die wahrscheinlich viele Individuen im Waldökosystem gleichzeitig betraf, obwohl dies in der Korrelation der Ringsequenzen nur bedingt ablesbar ist. Die Typ-3b/c-Ringe sind sehr ähnlich den Frostringen, die im Frühholz rezenter Bäumen der gemäßigten Breiten beobachtet werden (CREBER & CHALONER 1984). Aufgrund der Lage in den Paläotropen sind regelmäßige Frostereignisse für das Ökosystem des Versteinerten Waldes jedoch unwahrscheinlich. Strenge Dürren hingegen verursachen dieselbe zerstörende Wirkung in den Holzzellen, indem die Zellen nach unterbrochener Wasseraufnahme dem Innendruck nicht standhalten und kollabieren oder aufreißen können (BARNETT 1976, SCHWEINGRUBER 2001). Deshalb sehen wir die Ursache der Ereignisringe vom Typ 3b/c in besonders strengen Trockenzeiten, was zeigt, dass vor allem Medullosen und Calamiten sensibel darauf reagierten.

Ereignisringe vom Typ 3a repräsentieren besonders schwerwiegende Schadensereignisse. In den zwei belegten Fällen muss von einem Ereignis ausgegangen werden, das nur jeweils einzelne Individuen der dichten Vegetation betraf. Besonders ausgeprägt ist die Verletzung im unteren Stammabschnitt des Calamiten KH0277 (Abb. 6A-D). Die Form der Narbe und die Art des Schadens an den Zellen können Aufschluss über die genaue Ursache geben. Es könnten beispielsweise ein Blitzschlag oder ein lokales Buschfeuer die Ursache gewesen sein (BYERS et al. 2014).

## 5.4 Physiologische Unterschiede der Pflanzengruppen

Der Nachweis der jährlichen Ringbildung in Cordaiten/Koniferen, Calamiten und Medullosen erlaubt erstmals, Unterschiede in der Anpassung an die Saisonalität zwischen diesen Pflanzengruppen zu erkennen. Allein die unterschiedlichen Ringtypen 1 und 2 zeigen, dass die Pflanzengruppen verschiedenartig auf den Wechsel von Regen- und Trockenzeit reagierten. Dass nicht nur Typ-1-Ringe, sondern auch Typ-2-Ringe jährlich gebildet wurden, beweist die Korrelation der Ringsequenzen (Abb. 10A). Unterschiedlich scharf ausgeprägte Jahresringe werden auch in heutigen tropischen Bäumen beobachtet (COSTER 1927, 1928). Jedoch sind diese weder von der Pflanzenart noch von physiologischen Anpassungen, wie beispielsweise dem Laubwurf, abhängig (WORBES et al. 2013), sodass hier keinerlei auf den Ringtypen basierende Rückschlüsse gezogen werden können.

### 5.4.1 Cordaiten und Koniferen

Cordaiten und Koniferen des Perms sind in der Regel als große freistehende Bäume bekannt, die aufgrund ihrer Anpassungsfähigkeit an saisonal trockene Klimabedingungen häufig die trockenen Hochländer besiedelten (z.B. FALCON-LANG & BASHFORTH 2004, 2005; FALCON-LANG et al. 2016). Die Toleranz gegenüber Trockenheit offenbart sich in den untersuchten Querschnitten durch eine im Vergleich zu den Calamiten und Medullosen geringe mittlere Sensitivität und die Abwesenheit von Ereignisringen des Typs 3b/c. Auch die höheren Zuwachsraten (Abb. 8A) lassen überwiegend günstige Standortverhältnisse für diese Pflanzen vermuten. Tendenziell zeigt sich in den einzelnen Ringsequenzen, dass sowohl die Sensitivität als auch die jährliche Zuwachsrate mit dem individuellen Alter der Bäume abnahm.

### 5.4.2 Calamiten

Die meist baumförmigen und Holz bildenden Calamiten des Versteinerten Waldes von Chemnitz sind mit bis zu 15 m nachgewiesener Höhe die größten bekannten Vertreter ihrer Zeit (FENG et al. 2012, RÖSSLER et al. 2012a). Im Gegensatz zu den karbonischen Calamiten, die in Sumpf- oder Küstenenvironments wuchsen (FALCON-LANG 2015), gediehen die permischen Formen der Nord- und Südhemisphäre meist auf mineralischen Böden von Überflutungsebenen (RÖSSLER & NOLL 2006, 2010), wobei neben ausgedehnten sekundären Wurzelsystemen auch beträchtliche Stammdurchmesser gebildet wurden (RÖSSLER et al. 2014). Dies zeigt, dass sie, obwohl bisher eher als hygrophile Vegetationselemente angesehen, durchaus tolerant gegenüber saisonaler Trockenheit waren. Anpassungen der Calamiten an Trockenheit sind das möglicherweise saisonale Abwerfen beblätterter Zweige sowie ein hoher Anteil von Speichergewebe von bis zu 50% im Holzkörper (RÖSSLER & NOLL 2006, RÖSSLER et al. 2012a, NEREGATO et al. 2015).

Jedoch zeigen die im Vergleich zu den Cordaiten/Koniferen deutlich höhere mittlere Sensitivität sowie die geringeren Zuwachsraten, dass die Calamiten des Versteinerten Waldes nicht optimal an die Standortbe-

dingungen angepasst waren. Diese Annahme wird zusätzlich von den häufiger auftretenden Ereignisringen des Typs 3b gestützt. Am Standort Chemnitz-Hilbersdorf dürften sie zusammen mit den Cordaiten das höchste Stockwerk gebildet haben, was durch die besondere Exposition zur Sonneneinstrahlung erhöhte Verdunstung bedeutete. So könnte während der Trockenzeiten hoher Wasserverlust in dem ansonsten wasserreichen Gewebe dazu geführt haben, dass sich Ereignisringe bildeten.

### 5.4.3 Farnsamer (Medullosales)

Die Medullosen des Perms bilden eine recht diverse, im Gegensatz zu den karbonischen Formen bisher wenig erforschte Pflanzengruppe (WEBER & STERZEL 1896, BARTHEL 2016). Generell besiedelten Medullosen verschiedene Lebensräume von feuchten Senken bis hin zu saisonal trockenen Habitaten (DiMICHELE et al. 2006). Ein wesentlicher Unterschied zu den karbonischen Formen ist die Bildung teils dicker Holzzyylinder, z.B. bei *Medullosa stellata* var. *lignosa*, was als eine Anpassung an zunehmend trockenere Habitats im Perm gesehen werden kann. Ihre weit ausladenden Wedel hatten große Blattoberflächen, die wahrscheinlich eine außergewöhnlich hohe Verdunstungs- und Wasserumsatzrate in den Pflanzen erzeugten (WILSON et al., 2008). Am Standort Chemnitz-Hilbersdorf bildeten sie das untere Stockwerk des Waldes und waren so eher schattigen Bedingungen ausgesetzt. Ihre teilweise pfahlwurzelähnlichen Wurzelsysteme reichten dort bis 0,40 m in den Paläoboden.

Die hohe mittlere Sensitivität der Medullosen sowie die häufiger auftretenden Ereignisringe vom Typ 3c sprechen dafür, dass sie am Standort Chemnitz-Hilbersdorf schlechter als beispielsweise Cordaiten/Koniferen an die Umweltbedingungen angepasst waren. Es kann vermutet werden, dass der hohe Wasserbedarf der Pflanzen dabei eine wesentliche Rolle spielte. Darüber hinaus zeigen die Medullosen vergleichsweise langsames und eher unregelmäßiges Dickenwachstum (Abb. 8B).

## 5.5 Struktur des Waldökosystems

Die Ergebnisse der Untersuchung an den Jahresringen liefern Hinweise auf die Architektur, die Holzproduktionsraten und das Alter des Ökosystems. In Abbildung 8D ist der durchschnittliche Dickenzuwachs der untersuchten Bäume als Verhältnis des Radius zu ihrem Alter dargestellt. Aus dieser Funktion kann die durchschnittliche Holzproduktionsrate im Waldökosystem ermittelt werden, die einem Dickenzuwachs von durchschnittlich 2,8-2,9 mm/Jahr entspricht. Dieser Wert ist im Vergleich zu heutigen tropischen Waldökosystemen eher gering. Die Holzproduktionsraten in tropischen Wäldern können jedoch aufgrund von limitierenden Faktoren wie der Bodenbeschaffenheit, des Klimas und der Waldarchitektur stark schwanken (LIEBERMAN et al. 1985, WORBES et al. 2003, MBOW et al. 2013, GROENENDIJK et al. 2014).

Die Funktion aus Abbildung 8D bietet weiterhin eine verlässliche Abschätzung des Alters von Cordaiten/Koniferen anhand ihres Radius ( $R^2 = 0.77$ ). Maximal wurden 77 Ringe in einem Querschnitt gezählt. Es fällt auf, dass unter den im Chemnitzer Stadtgebiet gefundenen Stämmen wenige einen Radius von >20 cm haben und damit weit älter als 80 Jahre sind, obgleich auch Einzelexemplare von über 2 m Durchmesser bekannt wurden (STERZEL 1904). Das geringe erreichte Individualalter der Bäume scheint auf ein eher junges Waldökosystem hinzuweisen. Dies kann auch von den unreifen Paläoböden in den bisher erfolgten Grabungen abgeleitet werden (LUTHARDT et al. 2016).

Weiterhin zeigen die meisten Ringsequenzen im jungen Alter der Bäume ähnlich hohe Zuwachsraten wie im höheren Alter. Enge Ringe in jungem Alter sind typisch für Bäume in Wäldern mit geschlossenem Kronendach, das wenig Licht für die nachwachsende Generation durchlässt (SCHWEINGRUBER 1996). Im Ökosystem des Versteinerten Waldes war das Kronendach wahrscheinlich durchlässig genug, um ausreichend Licht für das ungehemmte Wachstum junger Pflanzen zur Verfügung zu stellen.

## 5.6 Elfjähriger Wachstumszyklus

Aufgrund der regelmäßigen Zyklen in den Ringsequenzen mit einer gemittelten Periode von rund 10,6 Jahren (Abb. 11) werden diese als klimatisches Signal des 11-jährigen solaren Zyklus interpretiert (LUTHARDT & RÖSSLER 2017). Die Zyklen entstehen durch Schwankungen in den Zuwachsraten der Bäume, verursacht durch Jahre mit guten bzw. schlechteren Wuchsbedingungen. Es ist anzunehmen, dass die Verfügbarkeit von Nieder-



schlagswasser der limitierende Faktor für das Pflanzenwachstum war. Weite Ringe entstehen demnach bei erhöhten jährlichen Niederschlagsraten und enge Ringe bei geringeren jährlichen Niederschlagsraten.

Der 11-jährige solare Zyklus oder auch Schwabe-Zyklus wird durch die Aktivität der Sonnenflecken verursacht. Es ist nachgewiesen, dass dieses Phänomen einen messbaren Einfluss auf das Klima der Erde hat. Bei hoher Sonnenfleckenaktivität (1) ist die Netto-Energiebilanz der Erde höher, was eine Erwärmung um bis zu 0,17 K entspricht (LEAN & RIND 2008), (2) wird die Wolkenbildung durch erhöhte kosmische Strahlung beeinflusst (MARSH & SVENSMARK 2000, SUN & BRADLEY 2002) und (3) ändert sich die Zusammensetzung und Zirkulation der atmosphärischen Schichten (CUBASCH & VOSS 2000, JACKMAN et al. 2005). In Bezug auf die jährlichen Niederschlagsraten könnte vor allem der Einfluss auf die Wolkenbildung eine entscheidende Rolle im Versteinerten Wald gespielt haben.

In der erdgeschichtlichen Überlieferung gibt es bisher nur wenige Nachweise des 11-jährigen solaren Zyklus in Jahresringen, die meist aus dem Känozoikum und Mesozoikum stammen (KURTS et al. 1993, RASPOPOV et al. 2011, PRESTES et al. 2013). Der älteste Beleg für das Phänomen stammt aus proterozoischen und devonischen Warven (ANDREWS et al. 2010). Der Nachweis der Sonnenaktivität in dieser Studie ist somit der bislang älteste in der Erdgeschichte aus einem Jahresring-Klimaarchiv. Vermutlich waren die Standort- und Klimabedingungen im Versteinerten Wald besonders geeignet bzw. die Pflanzen sensitiv genug, um die Auswirkungen selbst feiner Klimaschwankungen im Jahresringarchiv „aufzuzeichnen“.

Ein ähnlich zyklisches Muster wie in Chemnitz wurde jüngst auch in laminierten Seesedimenten der oberen Oberhof-Formation im Thüringer-Wald-Becken nachgewiesen, die etwa zeitgleich mit der Leukersdorf-Formation des Chemnitz-Beckens (SCHNEIDER et al. 2015) entstanden. Die Anzahl der Laminen pro Bündel variiert hier zwischen 5 und 14 mit einem Mittelwert von 10,4 (SCHULZ, unveröff. MSc-Arbeit 2015, SCHULZ & SCHNEIDER 2015). Dieser erste Nachweis muss jedoch noch detaillierter untersucht und durch statistische Methoden untermauert werden. Unabhängig von den Schlussfolgerungen, repräsentieren die Zuwachszonen der Bäume und die Warven der Seen gleichermaßen unabhängige Nachweise für eine übergeordnete Ursache, wie z. B. das Klima (HALTIA-HOVI et al. 2007, GLUR et al. 2015).

## 6 Schlussfolgerungen

Die Holz bildenden Pflanzen des Versteinerten Waldes zeigen jahreszeitlich bedingtes, rhythmisches Wachstum in Form von Zuwachszonen. Diese Zuwachszonen können als echte Jahresringe angesehen werden und entstanden durch den jährlichen Wechsel von Regen- und Trockenzeit.

Die Ergebnisse der Jahrringanalysen erlauben ferner, die Wuchsdynamik verschiedener, Holz bildender Bäume (Cordaiten/Koniferen, Medullosen, Calamiten) zu veranschaulichen und miteinander zu vergleichen, die paläoökologischen Bedingungen, unter denen die Bäume wuchsen, zu spezifizieren und zu erkennen, wie unterschiedlich diese an Umweltstress angepasst waren (LUTHARDT et al. 2017). Cordaiten/Koniferen zeigen deutliche, regelmäßige Ringe und waren relativ robust gegenüber Trockenzeiten. Calamiten und Medullosen waren deutlich sensibler und zeigen neben eher undeutlichen regelmäßigen Ringen sogenannte Ereignisringe, die durch Schaden im Pflanzengewebe während besonders strenger Dürren verursacht wurden.

Die Ringsequenzen lassen vermuten, dass die Bäume durchschnittlich geringe Individualalter hatten und der Wald demnach ein relativ junges Ökosystem war. Weiterhin bildeten die großen Bäume vermutlich ein lichtetes Kronendach.

Die Korrelation von Zuwachszonen verschiedener Baumarten im Versteinerten Wald Chemnitz gestattet erstmals, Umweltschwankungen bis 79 Jahre vor der vulkanischen Verschüttung des Waldes zu analysieren (LUTHARDT & RÖSSLER 2017). Darüber hinaus sind wir nun auch in der Lage, Totholz unter den fossilen Hölzern des Datensatzes zu erkennen. Die Ringsequenzen zeigen ein zyklisches Wachstumsmuster, das zurückgeführt wird auf klimatische Schwankungen, verursacht durch den 11-jährigen solaren Zyklus. Damit gelang der bisher älteste Nachweis der Sonnenfleckenaktivität anhand von Jahresringen in der Erdgeschichte (LUTHARDT & RÖSSLER 2017).

Mit diesem Einblick in hochauflösende Umweltfluktuationen im frühen Perm konnte ein lang ersehntes Ziel erreicht werden – die 4. Dimension in dem dreidimensional erhaltenen Waldökosystem zu verankern.

## Dank

Dank gebührt unserem Team im Museum für Naturkunde, speziell Volker Annacker, Thorid Zierold, Mathias Merbitz und Ralph Kretschmar, die angefangen von der technischen Unterstützung bis hin zu zahlreichen Diskussionen und Anregungen zum Gelingen der Studie beigetragen haben. Dieser Dank gilt außerdem Jörg W. Schneider (Freiberg) und Robert Noll (Tiefenthal) für zahlreiche zielführende Diskussionen. Maria Schulz (Freiberg) danken wir für ihren Beitrag zu Zyklen in permischen Warven aus dem Thüringer Wald im Rahmen ihrer Master-Arbeit. Tristan Roscher und Eckehard Müller (Deutschneudorf) verdanken wir exzellent präparierte Querschnitte versteinerner Stämme. Ein ganz besonderer Dank gebührt Martin Worbes (Göttingen), Spezialist für Dendrologie in den heutigen Tropen, der sich die Zeit nahm, grundlegende Kenntnisse über die Jahrringbildung in tropischen Lebensräumen zu vermitteln und die Wissensbasis zu bereichern, auf der diese Studie fußt. Möglich gemacht wurde das Forschungsvorhaben durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, Projekt RO-1273/3-1).

## Literatur

- ANDREWS, S. D.; TREWIN, N. H.; HARTLEY, A. J. & WEEDON, G. P. (2010): Solar variance recorded in 845 lacustrine deposits from the Devonian and Proterozoic of Scotland. – *J. Geol. Soc. Lond.*, **167**: 947–856.
- ASH, J. (1983): Growth rings in *Agathis robusta* and *Araucaria cunninghamii* from tropical Australia. – *Aust. J. Bot.*, **31** (3): 269–275.
- ASH, J. (1985): Growth rings and longevity of *Agathis vitiensis* (SEEMANN) BENTH. & HOOK. f. ex DRAKE in Fiji. – *Aust. J. Bot.*, **33** (1): 81–88.
- 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** (3–4): 299–317.
- BARNETT, J.R. (1976): Rings of collapsed cells in *Pinus radiata* stemwood from lysimeter-grown trees subjected to drought. – *N.Z. J. For. Sci.*, **6** (2): 461–465.
- BARTHEL, M. (2016): Die Rotliegendflora der Döhlen-Formation. *Geologica Saxonica*, **61** (2): 105–238; Dresden.
- BENÍCIO, J.; SPIEKERMANN, R.; MANFROI, J.; UHL, D.; PIRES, E. F. & JASPER, A. (2015): Palaeoclimatic inferences based on dendrological patterns of permineralized wood from the Permian of the Northern Tocantins Petrified Forest, Parnaíba Basin, Brazil. – *Palaeobio. Palaeoenv.* DOI 10.1007/s12549-015-0218-8.
- BLAKEY, R. C. (2008): Gondwana paleogeography from assembly to breakup – a 500 million year odyssey. – In: FIELDING, C. R.; FRANK, T. D. & ISBELL, J. L. (Hrsg.): *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. – *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, **441**: 1–28.
- BORCHERT, R. (1980): Phenology and Ecophysiology of Tropical Trees: *Erythrina Poepigiana* O. F. Cook. – *Ecology*, **61** (5): 1065–1074.
- BRÄUNING, A.; VOLLAND-VOIGT, F.; BURCHARDT, I.; GANZHI, O.; NAUSS, T. & PETERS, T. (2009): Climatic control of radial growth of *Cedrela montana* in a humid mountain rainforest in southern Ecuador. – *Erdkunde*, **63** (4): 337–345.
- BRISON, A.-L.; PHILIPPE, M. & THEVENARD, F. (2001): Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? – *Paleobiol.*, **27** (3): 531–538.
- BUOL, S. W.; HOLE, F. D.; MCCracken, R. J. & SOUTHARD, R. J. (1997): *Soil genesis and classification*. – Iowa State University Press; Ames, IA.
- BYERS, B. A.; ASH, S. R.; CHANEY, D. & DESOTO, L. (2014): First known fire scar on a fossil tree trunk provides evidence of Late Triassic wildfire. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **411**: 180–187.
- CÉSARI, S. N.; BUSQUETS, P.; MÉNDEZ-BEDIA, I.; COLOMBO, F.; LIMARINO, C. O.; CARDÓ, R. & GALLASTEGUI, G. (2012): A late Paleozoic fossil forest from the southern Andes, Argentina. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **333–334**: 131–147.
- CHAPMAN, J. L. (1994): Distinguishing internal developmental characteristics from external palaeoenvironmental effects in fossil wood. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **81** (1): 19–32.

- COOK, E. R. & KAIRIUKSTIS, L. A. (1990): *Methods of Dendrochronology*. Dordrecht (Springer Netherlands).
- COSTER, C. (1927): Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. – *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, **37**: 49–161.
- COSTER, C. (1928): Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen (Fortsetzung). – *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, **38**: 1–114.
- COTTA, B. (1866): Die Steingruppe im Hofe der Bergakademie. – Festschrift zum hundertjährigen Jubiläum der König. Sächs. Bergakademie zu Freiberg am 30. Juli 1866, S. 139–157.
- CREBER, G. T. (1977): Tree Rings: A Natural Data-Storage System. – *Biol. Rev.*, **52** (3): 349–381.
- CREBER, G. T. & CHALONER, W. G. (1984): Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. – *Bot. Rev.*, **50** (4): 357–448.
- CREBER, G. T. & CHALONER, W. G. (1985): Tree growth in the Mesozoic and Early Tertiary and the reconstruction of palaeoclimates. – *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **52** (1–2): 35–59.
- CUBASCH, U. & VOSS, R. (2000): The influence of total solar irradiance on climate. *Space Sci. Rev.*, **94** (1/2): 185–198.
- D'ARRIGO, R., WILSON, R. & JACOBY, G. (2006): On the long-term context for late twentieth century warming. – *J. Geophys. Res.*, **111** D03103.
- DI MICHELE, W. A. & FALCON-LANG, H. J. (2011): Fossil forests in growth position (T<sup>0</sup> assemblages): origin, taphonomic biases and palaeoecological significance. – *J. Geol. Soc. Lond.*, **168** (2): 585–605.
- DI MICHELE, W. A.; TABOR, N. J.; CHANEY, D. S. & NELSON, W. J. (2006): From wetlands to wet spots: Environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras. – *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, **399**: 223–248.
- DOUGLASS, A.E. (1928): *Climatic cycles and tree-growth, Vol. II: A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity*. 166 S.; Washington.
- ESPER, J., FRANK, D.C., TIMONEN, M., ZORITA, E., WILSON, R. J. S., LUTERBACHER, J., HOLZKÄMPER, S., FISCHER, N., WAGNER, S., NIEVERGELT, D., VERSTEGE, A. & BÜNTGEN, U. (2012): Orbital forcing of tree-ring data. – *Nature Climate Change*, **2** (12): 862–866.
- EULENBERGER, S.; TUNGER, B. & FISCHER, F. (1995): Neue Erkenntnisse zur Geologie des Zeisigwaldes bei Chemnitz. – *Veröff. Mus. Naturkunde Chemnitz*, **18**: 25–34.
- FALCON-LANG, H. J. (1999): The Early Carboniferous (Courceyan–Arundian) monsoonal climate of the British Isles: evidence from growth rings in fossil woods. – *Geol. Mag.*, **136** (2): 177–187.
- FALCON-LANG, H. J. (2005a): Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. – *Paleobiol.*, **31** (3): 434–444.
- FALCON-LANG, H. J. (2005b): Intra-tree variability in wood anatomy, and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. – *Palaeontol.*, **48** (1): 171–183.
- FALCON-LANG, H. J. (2015): A calamitalean forest preserved in growth position in the Pennsylvanian coal measures of South Wales: Implications for palaeoecology, ontogeny and taphonomy. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **214**: 51–67.
- FALCON-LANG, H. J. & BASHFORTH, A. R. (2004): Pennsylvanian uplands were forested by giant cordaitalean trees. – *Geology*, **32** (5): 417–420.
- FALCON-LANG, H. J. & BASHFORTH, A. R. (2005): Morphology, anatomy, and upland ecology of large cordaitalean trees from the Middle Pennsylvanian of Newfoundland. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **135** (3–4): 223–243.
- FALCON-LANG, H. J.; LABANDEIRA, C. & KIRK, R. (2015): Herbivorous and detritivorous arthropod trace-fossils associated with sub-humid vegetation in the Middle Pennsylvanian of southern Britain. – *Palaios*, **30**: 192–206.
- FALCON-LANG, H. J.; KURZAWA, F. & LUCAS, S. G. (2016): A Late Pennsylvanian coniferopsid forest in growth position, near Socorro, New Mexico, U.S.A.: Tree systematics and palaeoclimatic significance. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **225**: 67–83.
- FENG, Z.; ZIEROLD, T. & RÖSSLER, R. (2012): When horsetails became giants. – *Chin. Sci. Bull.*, **57** (18): 2285–2288.
- FELIX, J. (1882): *Studien über fossile Hölzer*. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde bei der Philosophischen Fakultät der Univ. Leipzig. 81 S.; Leipzig (Pöschel & Trepte).

- FICHTLER, E., CLARK, D. A. & WORBES, M. (2003): Age and long-term Growth of Trees in an Old-growth Tropical Rain Forest, based on analyses of Tree Rings and  $^{14}\text{C}$ . – *Biotropica*, **35** (3): 306–317.
- FISCHER, F. (1990): Lithologie und Genese des Zeisigwald-Tuffs (Rotliegendes, Vorerzgebirgs-Senke). – *Veröff. Mus. Naturkunde Chemnitz*, **14**: 61–74.
- FLETCHER, T. L., MOSS, P. T. & SALISBURY, S. W. (2015): Wood growth indices as climate indicators from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Turonian) portion of the Winton Formation, Australia. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **417**: 35–43.
- FRANCIS, J. E. (1984): The seasonal environment of the Purbeck (Upper Jurassic) Fossil Forests. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **48** (2–4): 285–307.
- FRENTZEN, K. (1931): Studien über die fossilen Hölzer der Sammelgattung *Dadoxylon* ENDL. II. Teil. Untersuchung von *Dadoxyla* aus dem Karbon und dem Perm Europas mit besonderer Berücksichtigung der Funde aus dem Oberrheingebiete. – *Heidelberger Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl.*, **19**: 1–46.
- FRIEDRICH, M.; REMMELE, S.; KROMER, B.; HOFMANN, J.; SPURK, M.; KAISER, K. F.; ORCEL, C. & KÜPPERS, M. (2004): The 12,460-Year Hohenheim Oak and Pine Tree-Ring Chronology from Central Europe – A Unique Annual Record for Radiocarbon Calibration and Paleoenvironment Reconstructions. – *Radiocarb.*, **46** (3): 1111–1122.
- FRITTS, H. C. (1971): Dendroclimatology and Dendroecology. – *Quat. Res.*, **1**: 419–449.
- GLUR, L., STALDER, N. F., WIRTH, S. B., GILLI, A. & ANSELMETTI, F. S. (2015): Alpine lacustrine varved record reveals summer temperature as main control of glacier fluctuations over the past 2250 years. – *The Holocene*, **25** (2): 280–287.
- GOTHAN, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. – *Abh. Königl. Preuß. Geol. Landesanst., N.F.*, Heft 44: 108 S.; Berlin.
- GOTHAN, W. (1911): Die Jahrringlosigkeit der paläozoischen Bäume und die Bedeutung dieser Erscheinung für die Beurteilung des Klimas dieser Perioden. – *Naturwiss. Wochenschr., N.F.*, **10** (28): 1–13; Jena (Gustav Fischer).
- GROENENDIJK, P.; SASS-KLAASSEN, U.; BONGERS, F. & ZUIDEMA, P.A. (2014): Potential of tree-ring analysis in a wet tropical forest: A case study on 22 commercial tree species in Central Africa. – *Forest Ecology and Management*, **323**: 65–78.
- GULBRANSON, E. L., RYBERG, P. E., DECOMBEIX, A.-L., TAYLOR, E. L., TAYLOR, T. N., ISBELL, J. L. (2014): Leaf habit of Late Permian Glossopteris trees from high-palaeolatitude forests. – *J. Geol. Soc.*, **171** (4): 493–507.
- HALTIA-HOVI, E., SAARINEN, T. & KUKKONEN, M. (2007): A 2000-year record of solar forcing on varved lake sediment in eastern Finland. – *Quat. Sci. Rev.*, **26** (5-6): 678–689.
- HAMMER, Ø. (2015): PAST: Paleontological Statistics. – *Natural History Museum/University of Oslo*, 243 S.
- HARRIS, E. (1955): The effect of rainfall on the late wood of Scots pine and other conifers in East Anglia. – *Forestry*, **28**: 136–140.
- JACKMAN, C. H.; DELAND, M. T.; LABOW, G. J.; FLEMING, E. L.; WEISENSTEIN, D. K.; KO, M. K. W.; SINNHUBER, M. & RUSSELL, J. M. (2005): Neutral atmospheric influences of the solar proton events in October–November 2003. – *J. Geophys. Res.*, **110**: A09S27.
- KURTHS, J.; SPIERING, C.; MÜLLER-STOLL, W. & STRIEGLER, U. (1993): Search for solar periodicities in Miocene tree ring widths. – *Terra Nova*, **5** (4): 359–363.
- LEAN, J. L. & RIND, D. H. (2008): How natural and anthropogenic influences alter global and regional surface temperatures: 1889 to 2006. – *Geophys. Res. Lett.*, **35**: L18701.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; HARTSHORN, G. & PERALTA, R. (1985): Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. – *J. Trop. Ecol.*, **1**: 97–109.
- LUTHARDT, L. & RÖSSLER, R. (2017): Fossil forest reveals sunspot activity in the early Permian. – *Geology*, **45** (3): 279–282.
- LUTHARDT, L.; RÖSSLER, R. & SCHNEIDER, J. W. (2016): Palaeoclimatic and site-specific conditions in the early Permian fossil forest of Chemnitz – Sedimentological, geochemical and palaeobotanical evidence. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **441**: 627–652; Amsterdam.
- LUTHARDT, L.; RÖSSLER, R. & SCHNEIDER, J. W. (2017) Tree-ring analysis elucidating palaeo-environmental effects captured in an in situ fossil forest – The last 80 years within an early Permian ecosystem. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **487**: 278–295; Amsterdam.

- LUTHARDT, L.; HOFMANN, M.; LINNEMANN, U.; GERDES, A.; MARKO, L. & RÖSSLER, R. (eingereicht): A new U-Pb zircon age and a volcanogenic model for the early Permian Chemnitz Fossil Forest – Int. J. Earth Sci.
- MARSH, N. D. & SVENSMARK, H. (2000): Low cloud properties influenced by cosmic rays. – Phys. Rev. Let., **85** (23): 5004–5007.
- MBOW, C.; CHIN, S.; SAMBOU, B. & SKOLE, D. (2013): Potential of dendrochronology to assess annual rates of biomass productivity in savanna trees of West Africa. – Dendrochronologia, **31** (1): 41–51.
- MONTAÑEZ, I. P., McELWAIN, J. C., POULSEN, C. J., WHITE, J. D., DiMICHELE, W. A., WILSON, J. P., GRIGGS, G. & HREN, M. T. (2016): Climate,  $p_{\text{CO}_2}$  and terrestrial carbon cycle linkages during late Paleozoic glacial-interglacial cycles. – Nature Geoscience, **9**: 824–828.
- MORGENROTH, E. (1883): Die fossilen Pflanzenreste im Diluvium der Umgebung von Kamenz in Sachsen. – Zeitschrift für Naturwissenschaften: 1–50.
- MORK, E. (1928): Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schief- und Papierholz. – Papierfabrikant, **26**: 741–747.
- NEREGATO, R.; RÖSSLER, R.; ROHN, R. & NOLL, R. (2015): New petrified calamitaleans from the Permian of the Parnaíba Basin, central-north Brazil. Part I. – Rev. Palaeobot. Palynol., **215**: 23–45.
- NEREGATO, R.; RÖSSLER, R.; NOLL, R.; ROHN, R. & IANNUZZI, R. (2017): New petrified calamitaleans from the Permian of the Parnaíba Basin, central-north Brazil. Part II. – Rev. Palaeobot. Palynol., **237**: 37–61.
- NOLL, R.; RÖSSLER, R. & WILDE, V. (2005): 150 Jahre *Dadoxylon*. Zur Anatomie fossiler Koniferen- und Cordaitenholzer aus dem Rotliegend des euramerischen Florengebietes. – Veröff. Mus. Naturkunde Chemnitz, **28**: 29–48.
- NOLL, R. & WILDE, V. (2002): Koniferen aus den „Uplands“ – Permische Kieselholzer aus der Mitte Deutschlands. – In: DERNBACH, U. & TIDWELL, W. D. I. (Hrsg.): Geheimnisse versteinerner Pflanzen – Faszination aus Jahrmillionen, S. 88–103; Heppenheim (D’ORO-Verlag).
- OPLUŠTIL, S., PŠENIČKA, J., BEK, J., WANG, J., FENG, Z., LIBERTIN, M., ŠIMŮNEK, Z., BUREŠ, J. & DRÁBKOVÁ, J. (2014): T<sup>0</sup> peat-forming plant assemblage preserved in growth position by volcanic ash-fall: A case study from the Middle Pennsylvanian of the Czech Republic. – Bull. Geosci., **89** (4): 773–818.
- PIRES, E. F. & GUERRA-SOMMER, M. (2011): Growth ring analysis of fossil coniferous woods from early Cretaceous of Araripe Basin (Brazil). – An. Acad. Bras. Ciênc., **83** (2): 409–423.
- POTONIÉ, H. & GOTHAN, W. (1921): Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl., 537 S.; Berlin (Gebrüder Borntraeger).
- PRESTES, A.; RIGOZO, N. R.; NORDEMANN, D. J. R.; ECHER, E.; VIEIRA, L. E. A.; SOUZA-ECHER, M. P.; WRASSE, C. M. & GUARNIERI, F. L. (2013): Imprint of Climate Variability on Mesozoic Fossil Tree Rings: Evidences of Solar Activity Signals on Environmental Records Around 200 Million Years Ago? – Pure Appl. Geophys., **171** (8): 1983–1991.
- RASPOPOV, O. M.; DERGACHEV, V. A.; OGURTSOV, M. G.; KOLSTRÖM, T.; JUNGNER, H. & DMITRIEV, P. B. (2011): Variations in climate parameters at time intervals from hundreds to tens of millions of years in the past and its relation to solar activity. – J. Atmos. Sol.-Terr. Phys., **73** (2–3): 388–399.
- ROSCHER, M. & SCHNEIDER, J.W. (2006): Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. – Geol. Soc. London Spec. Publ., **265** (1): 95–136.
- RÖSSLER, R. (2006): Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: Lucas, S. G.; Cassinis, G. & Schneider, J. W. (Hrsg.): Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. Geol. Soc. Lond. Spec. Publ., **265**: 39–63.
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2001): Cordaiten und Coniferen – das „gewöhnliche“ versteinerte Holz. – In: RÖSSLER, R. (Hrsg.): Der versteinerte Wald von Chemnitz. Katalog zur Ausstellung Sterzeleanum, S. 124–137; Chemnitz (Museum für Naturkunde).
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2010a): Anatomy and branching of *Arthropitys bistrata* (COTTA) GOEPPERT – New observations from the Permian petrified forest of Chemnitz, Germany. – Int. J. Coal Geol., **83**: 103–124; Amsterdam.
- RÖSSLER, R. & NOLL, R. (2010b): Die Calamiten der Gattung *Arthropitys* GOEPPERT 1864 im Versteinerten Wald von Chemnitz. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **33**: 89–112.
- RÖSSLER, R.; FENG, Z. & NOLL, R. (2012a): The largest calamite and its growth architecture – *Arthropitys bistrata*

- ata from the Early Permian Petrified Forest of Chemnitz. – Rev. Palaeobot. Palynol., **185**: 64–78.
- RÖSSLER, R.; ZIEROLD, T.; FENG, Z.; KRETZSCHMAR, R.; MERBITZ, M.; ANNACKER, V. & SCHNEIDER, J. W. (2012b): A snapshot of an early Permian ecosystem preserved by explosive volcanism: New results from the Chemnitz Petrified Forest, Germany. – Palaios, **27** (11): 814–834.
- RÖSSLER, R.; MERBITZ, M.; ANNACKER, V.; LUTHARDT, L.; NOLL, R.; NEREGATO, R. & ROHN, R. (2014): The root systems of Permian arborescent sphenopsids: evidence from the Northern and Southern hemispheres. – Palaeontographica, Abt. B, **290** (4–6): 65–107.
- ROZENDAAL, D. & ZUIDEMA, P.A. (2011): Dendroecology in the tropics: a review. – Trees, **25** (1): 3–16.
- SCHNEIDER, J. W.; LUCAS, S. G.; WERNEBURG, R. & RÖSSLER, R. (2010): Euramerican Late Pennsylvanian/Early Permian arthropleurid/tetrapod associations – implications for the habitat and paleobiology of the largest terrestrial arthropod. – In: LUCAS, S. G., SCHNEIDER, J. W. & SPIELMANN, J. A. (Hrsg.): Carboniferous–Permian transition in Cañon del Cobre, northern New Mexico., S. 49–70.
- SCHNEIDER, J. W.; RÖSSLER, R. & FISCHER, F. (2012): Rotliegend des Chemnitz-Beckens. – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervariscische Becken. Schriftenreihe Dt. Ges. Geowiss. SDGG, **61**: 319–377.
- SCHOLLÄN, K., KARAMPERIDON, C., KRUSIC, P., COOK, E. & HELLE, G. (2015): ENSO flavors in a tree-ring  $\delta^{18}\text{O}$  record of *Tectona grandis* from Indonesia. – Climate of the Past, **11**: 1325–1333.
- SCHULZ, M. & SCHNEIDER, J.W. (2015) Sedimentary cycles and biota of the early Permian Wintersbrunnen lake horizon, Thuringian Forest Basin, Germany. – 86. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft, Schiffweiler-Reden, Abstract Volume: S. 49–50.
- SCHUSTER, J. (1908): Kieselhölzer der Steinkohlenformation und des Rotliegenden aus der bayerischen Rheinpfalz. – Geognostische Jh., **20** (1907): 1–16.
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1996): Tree rings and environment dendroecology. 609 S.; Bern (Paul Haupt Verlag).
- SCHWEINGRUBER, F. H. (2001): Dendroökologische Holz Anatomie: Anatomische Grundlagen der Dendrochronologie. 472 S.; Bern (Paul Haupt Verlag).
- SCHWEINGRUBER, F. H.; BÖRNER, A. & SCHULZE, E.-D. (2006): Atlas of woody plant stems: Evolution, structure, and environmental modifications. 229 S.; Berlin (Springer).
- STERZEL, J. T. (1904): Ein verkieselter Riesenbaum aus dem Rotliegenden von Chemnitz. – Bericht der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Chemnitz, **15**: 23–41.
- SUN, B. & BRADLEY, R. (2002): Solar influences on cosmic rays and cloud formation: A reassessment. – J. Geophys. Res., **107**: D14.
- TAYLOR, E. L. & RYBERG, P. E. (2007): Tree growth at polar latitudes based on fossil tree ring analysis. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **255** (3–4): 246–264.
- WANG, J., PFEFFERKORN, H. W., ZHANG, Y. & FENG, Z. (2012): Permian vegetational Pompeii from Inner Mongolia and its implications for landscape paleoecology and paleobiogeography of Cathaysia. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., **109** (13): 4927–4932.
- WEBER, O. & STERZEL, J. T. (1896): Beiträge zur Kenntnis der Medulloseae. – Bericht der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz, **13**: 44–143.
- WILSON, J. P.; KNOLL, A. H.; HOLBROOK, N. M. & MARSHALL, C. R. (2008): Modeling fluid flow in *Medullosa*, an anatomically unusual Carboniferous seed plant. Paleobiol., **34** (4): 472–493.
- WORBES, M. (1995): How to Measure Growth Dynamics in Tropical Trees: A Review. – IAWA Journal, **16** (4): 337–351.
- WORBES, M. (2002): One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. – Dendrochronologia, **20** (1–2): 217–231.
- WORBES, M.; STASCHEL, R.; ROLOFF, A. & JUNK, W. J. (2003): Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. – Forest Ecology and Management, **173**: 105–123.
- WORBES, M.; BLANCHART, S. & FICHTLER, E. (2013): Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica – a multifactorial study. – Tree Phys., **33** (5): 527–536.
- ZÄHNER, R. (1963): Internal moisture stress and wood formation in conifers. – For. Prod., **13**: 240–247.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Museums für Naturkunde Chemnitz](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Luthardt Ludwig, Rößler Ronny

Artikel/Article: [Jahresringe in den Bäumen des Versteinerten Waldes von Chemnitz und die aus ihnen ableitbaren paläoklimatologischen und paläoökologischen Erkenntnisse 43-68](#)