



# Fossile Hölzer aus Vulkaniklastiten des Donnersberges (Rheinland-Pfalz): Schlussfolgerungen zu Umwelt- und Überlieferungsbedingungen im Perm

Steffen Trümper, Chemnitz, Robert Noll, Tiefenthal, Ludwig Luthardt, Berlin & Ronny Rößler, Chemnitz und Freiberg

## Kurzfassung

Seit über einem Jahrhundert gilt die Region Winnweiler am Donnersberg als klassisches Fundgebiet strukturerhaltener, verkieselter Hölzer. Auf Grundlage von Sammlungsmaterial und einer Grabung charakterisiert diese Arbeit die Sedimentarchitekturen und Stratigraphie der Wirtsgesteine und erhellt die Erhaltung, botanische Natur und Fossilwerdung der in ihnen enthaltenen Florenreste. Entsprechend entstammen die Kieselhölzer einem wenige Meter mächtigen Niveau vulkaniklastischer Sedimente in der oberen Schallodenbach-Subformation (Donnersberg-Formation, frühes Artinskium). Die einbettenden Gesteine setzen sich aus gestapelten Rinnenkörpern zusammen, die mit Schuttstrom-Ablagerungen verfüllt sind. Pflanzenreste treten vor allem in den basalen, konglomeratischen Rinnenfüllungen auf und umfassen Teilverkieselungen, Steinkerne und Abdrücke fragmentierter Wurzeln, Tothölzer, Stämme, Äste und Laub. 90% der Fossilien entfallen auf Koniferen, gefolgt von Cordaiten sowie Einzelfunden von *Dicranophyllum*, Calamiten und Farnlaubigen. Die Florenreste wurden von beckeninternen Hochlagen in Schwemmfächer eingetragen und repräsentieren ein zeitlich kondensiertes Abbild der durch Koniferen dominierten Pflanzengesellschaften des Liefergebiets. Letzteres umfasste wahrscheinlich Hanglagen des vulkanischen Donnersberg-Doms, angezeigt durch Paläoströmungs-Daten und die Zusammensetzung der Sedimente. Jahresring-Analysen, die Gymnospermen-Dominanz und Insekten-Fraßspuren in den Kieselhölzern belegen für die Wuchsorte ein saisonal-trockenes Klima mit geringer Wasserverfügbarkeit und zeitweise hohem Umweltstress. Die alluviale Einbettung, eine rasche Verfestigung der einbettenden Sedimente, Gewebe-Schrumpfungen nach Ablagerung sowie eine schrittweise, unvollständige Verkieselung verursachten die für den Winnweiler-Fundkomplex charakteristische, dreidimensionale Konservierung verschiedener Zerfallsstadien in diversen Pflanzenorganen. Die Ergebnisse der Grabung zeigen, dass die über viele Jahre zusammengetragenen Feldfunde eine Dominanz kompakter Verkieselungen in den unterpermischen Fossilgemeinschaften vortäuschen, und umgelagerte Florenreste wichtige Quellen zur Rekonstruktion vergangener, kontinentaler Lebewelten darstellen.

## 1 Einleitung

Dass Klima und Umwelt die Vegetation entscheidend prägen, ist unbestritten und aus einer Vielzahl heutiger Lebensräume bekannt. Darüber hinaus beeinflussen biotische und abiotische Faktoren auch, ob und in welcher Detailtreue Lebewesen fossil überliefert werden. Unter günstigen Rahmenbedingungen entstehen im Laufe von Jahrmillionen regelrechte geologische „Archive“, die Einzelheiten der Erd- und Lebensgeschichte gleichermaßen summieren. Solche Sachzeugen-Sammlungen existieren jedoch fast ausschließlich in Senkungsgebieten, sog. sedimentären Becken. Dazu gehören Seen und Moore, aber auch großräumigere Kontinentalgräben, welche die Krustendynamik unserer unruhigen Erde anschaulich widerspiegeln. Derartige Becken bieten Organismen nicht nur Lebensräume, sondern tragen zur Erhaltung zahlreicher aussagekräftiger Überreste über geologische Zeiträume bei (Pfefferkorn 1980, Gastaldo & Demko 2011, Looy et al. 2014). Die Fossilien von Pflanzen, Tieren,

### Anschriften der Autoren

Steffen Trümper, M.Sc., Museum für Naturkunde Chemnitz, Moritzstraße 20, 09111 Chemnitz, E-Mail: steffen.truemper@hotmail.de.

Robert Noll, In den Birkengärten 30, 67311 Tiefenthal, E-Mail: r.h.noll@t-online.de.

Dr. Ludwig Luthardt, Museum für Naturkunde Berlin, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Invalidenstraße 43, 10115 Berlin, E-Mail: ludwig.luthardt@mfn.berlin.

Prof. Dr. Ronny Rößler, Museum für Naturkunde Chemnitz, Moritzstraße 20, 09111 Chemnitz, E-Mail: roessler@naturkunde-chemnitz.de, TU Bergakademie Freiberg, Institut für Geologie, Bernhard-v.-Cotta-Straße 2, 09599 Freiberg

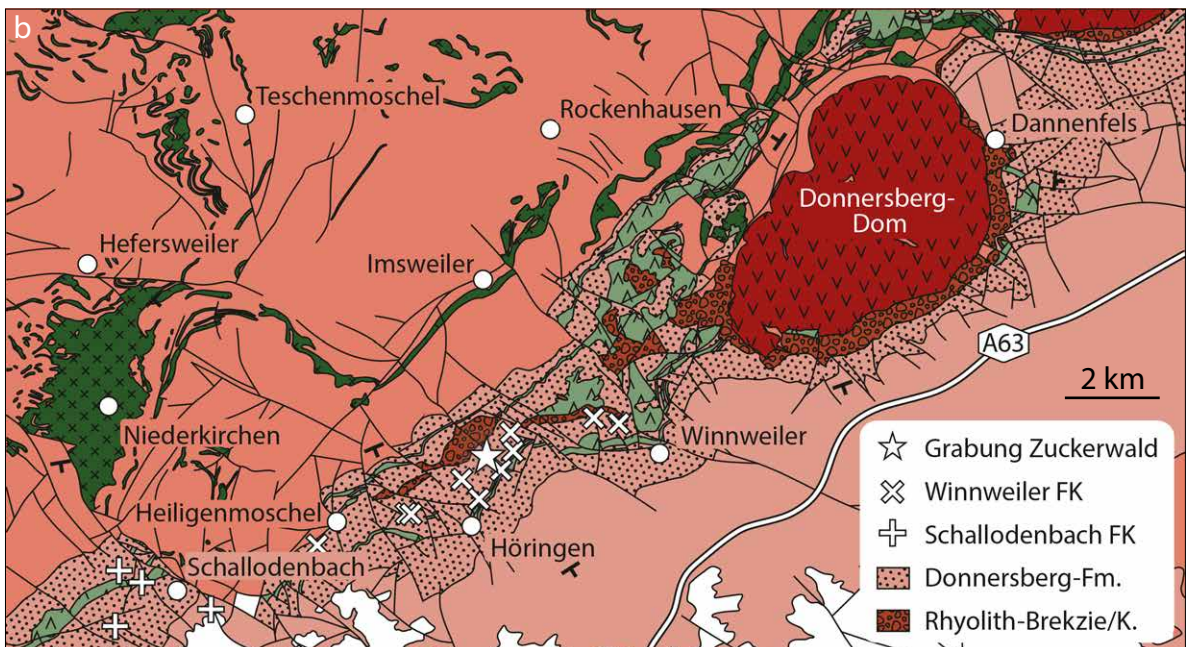
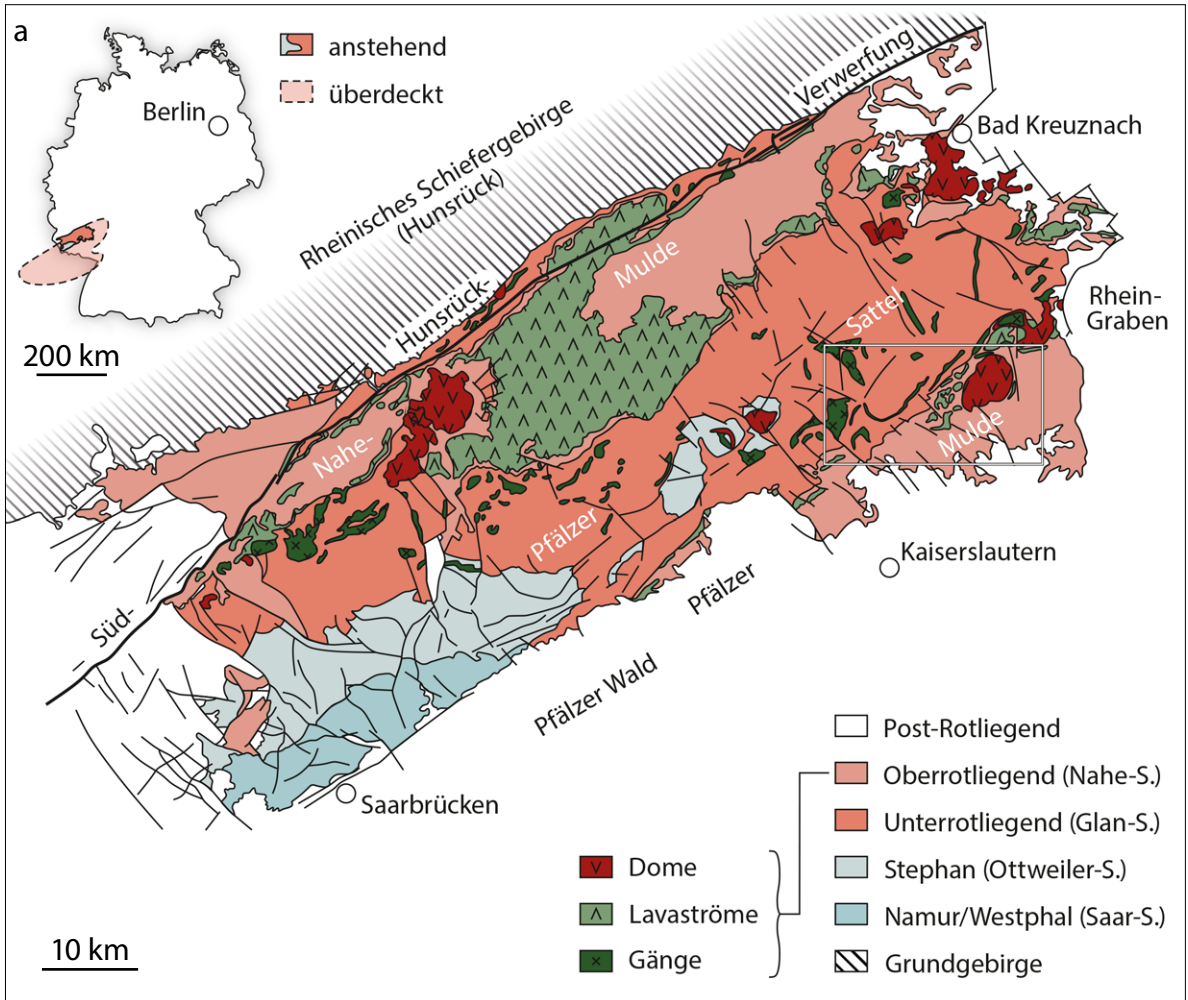
Pilzen und Mikroorganismen und deren breit gefächerten ökologischen Beziehungen untereinander sind für die Wissenschaft von großem Wert, zumal sie im Idealfall auch Hinweise liefern auf Versteinierungsbedingungen und -prozesse. Einziger Wermutstropfen ist die Tatsache, dass Senkungsgebiete zwar häufig Wasserüberschuss zeigen, die Pflanzenwelt feuchter Standorte aber nur einen kleinen Teil der Gesamtvegetation ausmacht.

Während wir den Bewuchs heutiger trockener Regionen studieren und dokumentieren können, bleibt in erdgeschichtlichen Überlieferungen ein großer Teil dieser Vegetation im Dunkeln. Die Rekonstruktion fossiler Lebensräume oberhalb des Grundwasserspiegels beruht daher oftmals auf nur wenigen, fragmentarischen Überlieferungen. Sie kommen aus jenen Arealen, die permanent dem Sauerstoffeinfluss ausgesetzt und damit kaum konservierbar sind, aber immerhin während episodischer Niederschläge als fragmentierte Organe in die Becken transportiert werden. Andererseits sind es gerade diese saisonal trockenen, oft beckenexternen Regionen, die wegen des höheren Anpassungsdrucks auf die Lebewesen neue evolutionäre Linien erkennen lassen und „Innovationen“ der Pflanzenwelt lange vor einer echten Erhaltungschance beherbergen (DiMichele & Aronson 1992, Kerp 1996, Looy et al. 2014).

Die spätestens seit dem Mitteldevon zunehmende Besiedlung trockener Habitats hat aber nicht nur die Entwicklung der Lebewesen selbst angetrieben, sondern sämtliche irdischen Stoffkreisläufe grundlegend verändert (Stein et al. 2020). Dazu gehören die Art und Intensität der Verwitterung und Bodenbildung genauso wie die daran gekoppelten Erosions-, Transport und Ablagerungsvorgänge. Infolge derer wurde die Balance zwischen den Kräften der belebten und unbelebten Natur zum Spielball permanenter Veränderungen. Atmosphäre, Hydrosphäre und Biosphäre weisen bis heute eine Vielzahl zyklischer und gerichteter Veränderungen auf (Falcon-Lang & Bashforth 2004, Gibling & Davies 2012).

Im Karbon und Perm gehörten zu den Besiedlern trockenerer Gebiete vor allem verschiedene Gymnospermen, deren evolutionärer Erfolg bis heute daran erkennbar ist, dass z. B. Koniferen, Ginkgophyten und Cycadophyten selbst unter dem Konkurrenzdruck der Blütenpflanzen überlebt haben (DiMichele & Aronson 1992, Kerp 1996, Galtier & Meyer-Berthaud 2006, Davies & Gibling 2013, Bashforth et al. 2014, Feng 2017, Luthardt et al. 2021). Eine der Ausnahmen, bei denen nicht nur einzelne Organismen oder Fragmente, sondern selbst ganze Ökosysteme eine Überlieferungschance erhalten, ist der Vulkanismus mit seinen konservierenden Medien, wie z. B. Aschen und heiße mineralische Lösungen (Wagner 1989, Rößler & Barthel 1998, Luthardt et al. 2016, Rößler 2021). Häufig aber sind die Fossilien der zumindest saisonal trockenen Lebensräume allochthon, lückenhaft und zudem ohne wesentliche anatomische Details, Organzusammenhänge oder Hinweise auf ihre Lebensgemeinschaften überliefert (Mapes & Gastaldo 1986, DiMichele et al. 2010, Trümper et al. 2020a). Einen solchen Fall, wenngleich mit bemerkenswert gut erhaltenen Geweben, zeigt das Perm des Donnersberges in Rheinland-Pfalz, dessen Überlieferungen Gegenstand dieses Beitrages sind.

Zu den häufigsten Pflanzen saisonal trockener Gebiete und damit möglichen Funden in jungpaläozoischen Fossilvergesellschaftungen gehören silifizierte Hölzer des Typs *Agathoxylon* Hartig 1848 (Falcon-Lang 2003, Rößler et al. 2012, Mencl et al. 2013, Trümper et al. 2020a, b). Darunter verbergen sich pyknoxyle, d. h. englumige Hölzer von frühen Koniferen, Cordaiten, einigen Farnsamern und Ginkgophyten (Gothan 1905, Lemoigne & Tyroff 1967, Galtier & Scott 1994, Rößler et al. 2014, Philippe et al. 2015, Wei et al. 2016). Allerdings gerät die Bestimmung derartiger Hölzer angesichts der Armut anatomischer Merkmale stets zur Herausforderung. Zahlreiche Funde von *Agathoxylon*, die eine bemerkenswerte, anatomische Erhaltung aufweisen, stammen aus der nördlichen Pfalz (Schuster 1908, Frentzen 1931, Noll et al. 1999, Noll & Wilde 2002, Noll 2012). Hier findet man sie auf Feldern und Hängen nahe Winnweiler, wo sie von lokalen permischen Sedimenten des Saar-Nahe Beckens herrühren. Die detaillierte Überlieferung von Zellstrukturen gestattet sogar die lange in Zweifel gezogene Unterscheidung von Koniferen und Cordaiten (Noll et al. 2005, Noll 2012). Damit nehmen die Funde von Winnweiler eine Schlüsselposition für die Unterscheidung araukarienähnlicher fossiler Hölzer ein, wenngleich immer ein gewisser Interpretationsspielraum dahingehend besteht, unterschiedliche Zellstrukturen als Umweltanpassungen oder taphonomische Effekte zu deuten. Diese Studie befasst sich mit der stratigraphischen Herkunft, den Fossilisationswegen und dem paläoökologischen Hintergrund der fossilen Hölzer von Winnweiler. Sie zeigt vor allem den Wert, den kleine Lesesteine für die Paläobotanik haben können und benennt ein lohnendes Gebiet für Sammler und Freizeitpaläontologen.



## 2 Geologisch-stratigraphischer Rahmen

### 2.1 Verbreitung und Herkunft der Kieselhölzer

Der Fundkomplex von Winnweiler umfasst versteinerte Hölzer von 11 Fundorten in einem 1 km × 7 km großen Gebiet zwischen Winnweiler und Heiligenmoschel im südlichen Rheinland-Pfalz (Abb. 1, Tab. 1). Dieses Vorkommen ist kein Einzelfall in der Region, denn verkieselte Hölzer kommen auch weiter südwestlich bei Schallodenbach vor (Abb. 1b). Dieser Schallodenbacher Fundkomplex unterscheidet sich in der stratigraphischen Reichweite, der Holzerhaltung und den Wirtsgesteinen erheblich vom Winnweiler-Gebiet, was die Trennung beider Vorkommen rechtfertigt.

**Tabelle 1** | Lokalitäten der Fundkomplexe von Winnweiler und Schallodenbach.

Lokalität	Position (Koordinaten)
<b>Winnweiler-Fundkomplex</b>	
KH1	Feld nahe Kahlhecker Köpfchen zwischen Kahlheckerhof und Winnweiler (49°34'33.2"N, 7°49'58.4"E)
KH2	Feld am Steinbach zwischen Kahlheckerhof und Winnweiler (49°34'29.8"N, 7°50'19.9"E)
HÖ1	Feld W der Landstraße 387 zwischen Höringen und Wingertsweilerhof (49°33'44.5"N, 7°47'57.5"E)
HM1	Feld zwischen dem Hundsrück (Hügel) und der Landstraße 388 südwestlich Heiligenmoschel (49°33'04.5"N, 7°45'05.9"E)
HM2	Feld am Franzoseneck östlich Heiligenmoschel (49°33'36.2"N, 7°46'49.4"E)
HM3	Feld am Franzoseneck östlich Heiligenmoschel (49°33'03.1"N, 7°45'05.4"E)
WH1	Feld zwischen dem Zuckerwald und der Kreisstraße 4 nördlich Wingertsweilerhof (49°34'04.5"N, 7°48'14.8"E)
WH2	Feld südwestlich Wingertsweilerhof (49°33'52.1"N, 7°47'45.7"E)
WH3	Waldrand am Südhang des Zuckerwaldes nordöstlich Wingertsweilerhof (49°34'09.1"N, 7°48'29.8"E)
WH4	Forstweg am Nordhang des Zuckerwaldes nördlich Wingertsweilerhof (49°34'29.8"N, 7°50'19.9"E)
ZU1	Grabung Zuckerwald am Südhang des Zuckerwaldes nördlich Wingertsweilerhof (49°34'09.9"N, 7°48'08.4"E)
<b>Schallodenbach-Fundkomplex</b>	
OL1	Feld südlich des Seiderswaldes zwischen Olsbrücken und Schallodenbach (49°32'03.6"N, 7°41'18.1"E)
SB1	Feld nahe dem Faulborn (Bach) nordwestlich Schallodenbach (49°32'52.8"N, 7°41'56.5"E)
SB2	Feld an der Kornkiste zwischen Olsbrücken und Schallodenbach (49°32'14.0"N, 7°41'55.4"E)
SB3	Feld nahe der Schallodenbacher Kläranlage nordwestlich Schallodenbach (49°32'46.2"N, 7°42'14.2"E)
SB4	Feld an der Kornkiste zwischen Olsbrücken und Schallodenbach (49°32'18.1"N, 7°41'46.3"E)
SB5	Feld nahe der Landstraße 382 zwischen Schallodenbach und Schneckenhausen (49°32'26.9"N, 7°43'32.2"E)

Die Winnweiler-Kieselhölzer finden sich isoliert in Böden und auf Feldern, stammen aber aus dem örtlich anstehenden Perm des Saar-Nahe-Beckens (Abb. 1a). Unter dem Begriff Saar-Nahe-Becken werden die bis 6.500 m mächtigen karbonisch-permischen Ablagerungen des Saarlandes und der Pfalz zusammengefasst (Boy et al. 2012). Bei diesem Vorkommen handelt es sich allerdings um ein Relikt eines ursprünglich größeren Senkungsraumes, der sich im Süden bis nach Karlsruhe und im Westen bis nach Lothringen erstreckte (Schäfer 2011). Das Saar-Nahe-Becken entstand im späten Karbon als Halbgraben am Nordrand des Varizischen Gebirges, und seine Anlage stand mit der schiefen Kollision der Großkontinente Gondwana und Laurussia während der Formierung

des Superkontinents Pangäa im Zusammenhang (Anderle 1987, Schäfer & Korsch 1998, Kroner & Romer 2013). In tropischen Breiten gelegen, nahm dieser Senkungsraum den Verwitterungsschutt des Variszischen Gebirges auf. Der Transport und die Ablagerung der Sedimente erfolgten in Schuttfächern und Flusssystemen, die sich im Beckenzentrum mit teils vermoorenden See- und Flusslandschaften bzw. Playa-Seen verzahnten (Stapf 1989, Roscher & Schneider 2006, Stollhofen 2007). Der tektonischen Anlage des Beckens entsprechend, begleiteten und steuerten Vulkanismus und relative Schollenbewegungen die Sedimentation – heute erkennbar an umfangreichen Ergussgesteinen, Subvulkaniten und Pyroklastiten sowie beträchtlichen Mächtigkeitsänderungen und steilen Faziesgradienten (Krupp 1984, Schäfer 1989, 2011, Stollhofen 1998, Königer & Stollhofen 2001, Lorenz & Haneke 2004, von Seckendorff et al. 2004, Haneke & Lorenz 2014). Aufgrund seiner vom Oberkarbon bis in das Oberrotliegend reichenden Abfolge mit zahlreichen, fossilführenden Horizonten und radiometrisch datierbaren Vulkaniten gilt das Saar-Nahe-Becken als wichtiges Referenzprofil für die weltweite stratigraphische Korrelation im Jungpaläozoikum (Schneider et al. 2020). Zudem gewähren die Gesteine essentielle Einblicke in den Wandel tropischer Ökosysteme und erhellen damit die Evolution der heutigen Artenvielfalt (Kerp & Fichter 1985, Kerp et al. 1990, Boy & Schindler 2000, Schindler & Heidtke 2007, Schoch 2009, Voigt et al. 2014, Nel & Poschmann 2020).

## 2.2 Stratigraphie und Bildungsumstände der Fundschichten

Die Schichten, welche die Winnweiler-Kieselhölzer liefern, umfassen ein wenige Meter mächtiges Niveau in der oberen Schallodenbach-Subformation (Donnersberg-Formation, frühes Artinskium), ca. 20–30 m unterhalb der Basis von Tuff 3 (Abb. 2). Allgemein bildet die Donnersberg-Formation die basale lithostratigraphische Einheit des Oberrotliegend I (Nahe-Subgruppe) im Saar-Nahe-Becken (Schneider et al. 2020). Die Formation erreicht Mächtigkeiten von <100 m bis >1000 m und wurde während der vulkanisch-tektonischen Hauptphase der Grabenentwicklung gebildet (Stollhofen & Stanistreet 1994). Zu den Ablagerungen zählen neben siliziklastischen Gesteinen auch untergeordnet Kalksteine und Steinkohlen, die in Schwemmfächern, Flüssen und Seen eines tropischen, saisonal trockenen Klimas abgelagert wurden (Schäfer 1980, Schneider et al. 2006, Boy et al. 2012). Der Sedimenttransport erfolgte der Halbgrabenstruktur entsprechend auf der flach abfallenden Hangendscholle nach N bis NW, wo die Flusssysteme nahe der Hauptverwerfung am Beckennordrand auf Schuttfächer trafen und einen Hauptabfluss bildeten. Letzterer verlief parallel zur Beckenachse in SW–NO-Richtung und verließ den Senkungsraum in Richtung Gebirgsvorland im Nordosten (Henk 1993b, Boy et al. 2012). Als wesentliches Liefergebiet der Gesteine dienten Grundgebirgserhebungen im heutigen SW-Deutschland (Schäfer 1986, Stollhofen 1994b). Die Sedimentation begleitete ein intensiver, bimodaler Vulkanismus (Boy et al. 2012), heute bezeugt von basischen Gängen, umfangreichen trachytischen bis rhyolithischen Dom-Komplexen, zahlreichen vulkanischen Förderloten, ausgedehnten Lavastrombasalten bis –latiten sowie Pyroklastiten und deren Umlagerungen (Abb. 1; Stollhofen 1994a, 1994b, von Seckendorff et al. 2004). Neben Bruchschollenbewegungen waren es vor allem jene magmatischen Aktivitäten, die das Relief, die Transportrichtung und die Sedimentzusammensetzung lokal und wiederholt modifizierten (Stollhofen 1994b; Lorenz & Haneke 2004; von Seckendorff et al. 2004; Becker & Schäfer 2020). In den kontinentalen Ökosystemen wirkte die vulkanische Aktivität zudem als Stressfaktor, angezeigt durch fossile Floren aus Pionierformen und Pflanzen mit beeinträchtigtem Wuchs (Kerp et al. 2007).

Heute bilden die vulkanischen Ablagerungen der Donnersberg-Formation häufig Erhebungen, wie die des Donnersberges, Falkensteiner Burgberges und Kuhkopfes. Historisch dienten die Gesteine zur Gewinnung von Bausteinen und Erzen (Haneke & Hofmeister 1996, Boy & Steingötter 2005, Zeeb-Lanz 2012). Ein prominentes Beispiel für den permischen Vulkanismus im Untersuchungsgebiet ist der Donnersberg, die mit knapp 687 m höchste Erhebung des Nordpfälzer Berglandes (Abb. 1a, 3a). Dabei handelt es sich um einen rhyolithischen Intrusiv-Extrusiv-Dom, d. h. eine oberflächennah in noch unverfestigte Sedimente eingedrungene Schmelze, die mit fortlaufendem Anschwellen die auflagernden Sedimente zunächst aufwölbte und überschob (=Intrusionsstadium), bevor sie schließlich durchbrach und an die Oberfläche trat (= Extrusionsstadium). Unmittelbar um den Donnersberg herum wurde das Extrusionsstadium in den Ablagerungen der Donnersberg-Formation durch Tuffe und Rhyolith-Brekzien dokumentiert (Abb. 3b, c; Lorenz & Haneke 2004), letztere u. a. im Falkensteiner Tal. In der weiteren Umgebung geht die Brekzie in ein wenige Meter mächtiges Rhyolith-Konglomerat über, das einen wichtigen, allerdings auf die Donnersberg-Region beschränkten Leithorizont darstellt. Weit größere Bedeutung für die beckenweite stratigraphische Korrelation besitzen dagegen die weithin aushaltenden Tuffhorizonte 1–6, deren Entstehung eventuell mit verschiedenen magmatischen Quellen im Zusammenhang stand (Stollhofen 1991).

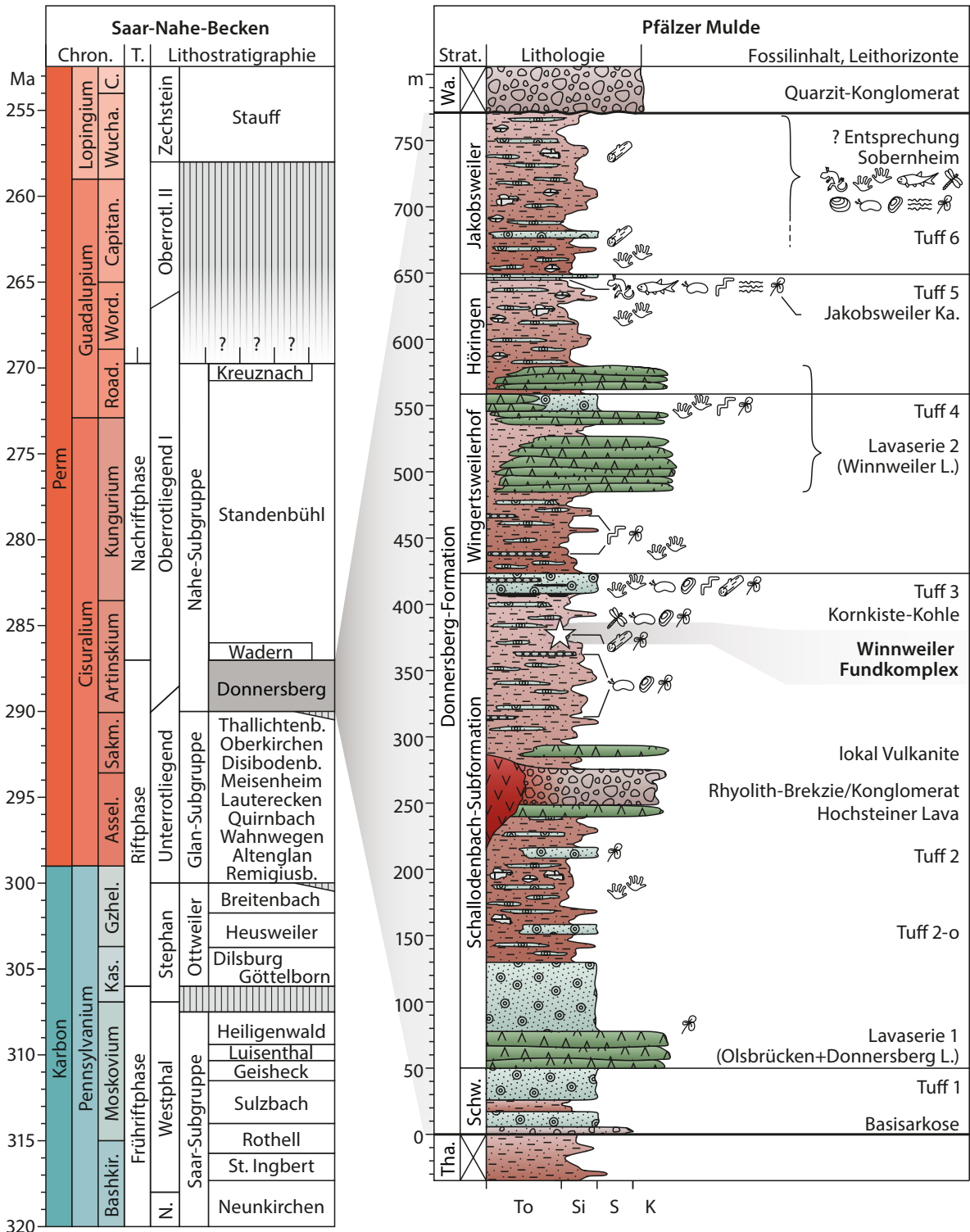


Abb. 2 | Stratigraphie des Saar-Nahe-Beckens und der Donnersberg-Formation. Zusammengestellt und verändert nach Boy & Fichter (1988), Lausberg et al. (2003), Schindler (2007a), Haneke et al. (2012), Voigt & Noll (2015), Schneider et al. (2020) und eigenen Beobachtungen. Abkürzungen: Chron. – Chronostratigraphie; N. – Namur; S – Sand; Schw. – Schweisweiler-Subformation; Si – Silt; T – Tektonik; To – Ton; Tha – Thallichten-Formation; Wa – Wadern-Formation.



**Abb. 3** | Geologische Zeugnisse des Donnersberg-Intrusiv-Extrusiv-Doms. **a** – Blick über Heiligenmoschel nach NO zum Donnersberg. Seine Existenz als markante Erhebung verdankt der Donnersberg der Zusammensetzung aus mehreren Rhyolith-Intrusionskörpern, die der Abtragung stärker trotzen als die umgebenden Rotliegend-Sedimente. **b, c** – Rhyolith-Brekzie des Falkensteiner Tals am SW-Rand des Donnersbergs. Beachte den niedrigen Organisationsgrad der nahezu ausschließlich aus Rhyolith-Detritus zusammengesetzten Sedimente mit undeutlich gebankten, schlecht sortierten Abfolgen. Maßstab: 5 cm.

### 3 Untersuchungsgegenstand und Methodik

#### 3.1 Dokumentation der fossilführenden Sedimente

Zur Klärung der stratigraphischen Herkunft und Einbettung der fossilen Hölzer wurde vom 5. bis 10. September 2016 eine Grabung am Südhang des Zuckerwaldes durchgeführt (Abb. 1b, Tab. 1, Abb. 4). Im Gegensatz zu anderen Fundstellen des Winnweiler-Fundkomplexes, die Holzfragmente größerer Stämme liefern, ist der Zuckerwald seit langem für kleine, aber außergewöhnlich gut erhaltene Wurzeln oder Äste bekannt (Schuster 1908, Kerp et al. 2007). Zudem bietet dieser Fundort den einzigen natürlichen Aufschluss der Kieselhölzer führenden Sedimente (Abb. 4a). Auf einer Ausgrabungsfläche von 50 m<sup>2</sup> wurden die Schichten hinsichtlich ihrer Mächtigkeit, Korngröße, Farbe, Lagerung, Zusammensetzung und Architektur dokumentiert. Angaben zu den relativen Anteilen der Komponenten resultieren aus halbquantitativen Vergleichen mit einer Korngrößenkarte im Gelände. Die Fossilien wurden anhand ihres stratigraphischen Vorkommens, ihrer Größe, Form und Orientierung beschrieben und vermessen. Die Informationen zur Orientierung umfassen Messungen zu Einfallsrichtung und -winkel der





fossilen Stämme, und die Daten werden in zwei Rosendiagrammen dargestellt: 1. als Rohdaten und 2. als Daten, in denen die Verkippung der Sedimente nach ihrer Ablagerung herausgerechnet wurde (Abb. 9). Die Verkippung ergibt sich näherungsweise aus dem heutigen Einfallen der einst horizontal abgelagerten Tuffhorizonte der Donnersberg-Formation und beträgt im Zuckerwald nach Haneke & Schindler (2016)  $132,4^\circ/10,8^\circ$ . Fossile Pflanzen und Gesteinsproben aus der Grabung sind per Gesetz Eigentum der Staatlichen Naturhistorischen Sammlung Rheinland-Pfalz, werden aber derzeit in der Geowissenschaftlichen Sammlung POLLICHIA des Umweltmuseums Geoskop in Kusel (UGKU) gelagert. Die abgebildeten Exemplare mit den Sammlungsnummern RN (Robert Noll, Tiefenthal) und MfNC (Museum für Naturkunde Chemnitz) wurden vor 1985 gesammelt.

### 3.2 Beschreibung der fossilen Floren

Bei ausreichend guter Erhaltung stellen fossile Hölzer aussagekräftige Quellen für die Rekonstruktion von Struktur und Ökologie der Pflanzengemeinschaften vor Jahrmillionen dar (Taylor & Ryberg 2007, Decombeix et al. 2011, Luthardt et al. 2017). Die Identifizierung der verkieselten Hölzer des Winnweiler-Fundkomplexes beruht auf polierten Anschliffen in drei anatomischen Richtungen: quer, längs-radial und längs-tangential (Abb. 5a). Die bei jungpaläozoischen Hölzern oft schwierige Zuordnung zu Pflanzengruppen erfolgte anhand mehrerer Anhaltspunkte, wie der Markstruktur, dem Vorhandensein von Steinzellnestern im Mark, des Übergangs Mark/Primärxylem, der Tracheidenform und -wandstruktur, der Art der Tüpfelung, der Höhe und Breite der Holzstrahlen, der Anordnung und Größe der Blattspuren sowie der Verzweigungsmuster (Noll et al. 2005, Noll 2012). Baumringanalysen wurden an sechs fossilen Stammfragmenten durchgeführt (aus der MfNC-Sammlung: K4843; K6323; K6328b; aus der RN-Sammlung: RNT 01, RNT 02, Khh 2). Die Erkennung der Jahresringe in den Stämmen folgte der Klassifikation von Luthardt et al. (2017), die erst jüngst an Hölzern der Fossilagerstätte Chemnitz erprobt wurde. Die Messungen umfassen die Jahresringbreiten ( $x_t$ ) sowie verschiedene Zellgrößenparameter (radialer Lumendurchmesser – RLD; radiale Wanddicke – RWD; Abb. 5b), gemessen über eine Strecke von vier aufeinanderfolgenden Jahresringen. Die radiale Zellwanddicke und die doppelte radiale Wanddicke (DRWD) werden in Tracheidogrammen dargestellt (Abb. 5c; Mork 1928, Vaganov 1990) und ermöglichen die Unterscheidung zwischen Früh- und Spätholz. Das Spätholz umfasst den Teil eines Jahresrings, bei dem die doppelte Wanddicke größer gleich dem radialen Lumendurchmesser ist (Abb. 5c; Denne 1989). Außerdem wurde bei den fossilen Stämmen die mittlere Sensitivität (MS) ermittelt. Dieser Wert gibt an, wie stark ein Baum mit seinem Holzwachstum auf die jährliche Änderung von Umweltparametern reagiert. So führen abwechselnd trockene und feuchte Jahre in Bäumen mit hoher MS zu markant unterschiedlichen Jahresringdicken, wohingegen Bäume mit geringerer MS deutlich weniger veränderliche Jahresringdicken aufweisen. Die mittlere Sensitivität wurde über eine Abfolge von Jahresringen ( $n$ ) nach Douglass (1928) wie folgt berechnet:

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

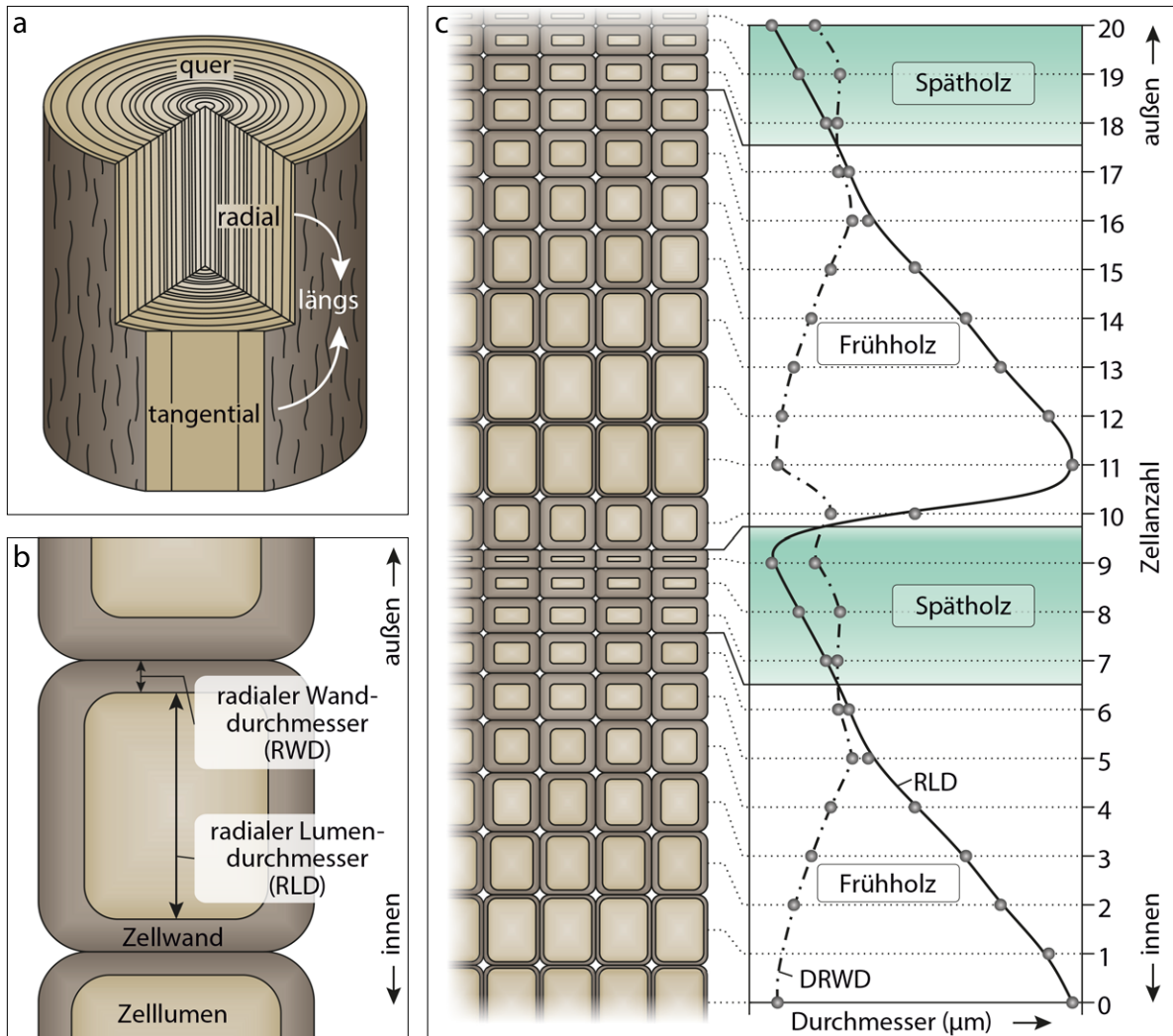
Werte unterhalb 0,3 stehen für eine geringe MS, während Werte über 0,3 eine mittlere bis hohe MS anzeigen (Douglass 1928). Der typische Wertebereich liegt zwischen 0,1–0,6 (Creber 1977). Alle Zellmessungen und Bilder wurden mit einem Nikon SMZ 1500 Präparationsmikroskop und einem Nikon Eclipse ME600 Polarisationsmikroskop erstellt, die jeweils mit einer Nikon DS-5M-L1 Digitalkamera gekoppelt waren und mit der NIS-Elements D Imagination Software (Version 3.2; Nikon, Tokyo, Japan) bearbeitet wurden.

### 3.3 Rekonstruktion des Verkieselungsprozesses

Mit seiner Kristallstruktur kann Quarz Informationen über die physikalisch-chemischen Bedingungen während seiner Bildung preisgeben (Ramseyer et al. 1988, Götze 1996). Einschlüsse von Fremdatomen und Gitterdefekte modifizieren das Silizium-Sauerstoff-Gefüge und stehen mit der Zusammensetzung, Temperatur etc. der Kieselsäure-Medien in Zusammenhang (Götze et al. 2001, 2015). Die Kathodolumineszenz (KL)-Spektroskopie kann solche strukturellen Veränderungen nachweisen und ermöglicht Rückschlüsse auf den Verkieselungsvorgang (Marfunin 1979, Matysová et al. 2010, Trümper et al. 2018). Die KL-Analysen der versteinerten Hölzer von Winn-

**Abb. 4** | Grabung Zuckerwald. **a** – Aufschlussbedingungen vor Beginn der Arbeiten. **b** – Freigelegtes Profil nach Abschluss der Grabung. **c–g** – Impressionen der Grabungsarbeit bei 35°C am Südhang des Zuckerwaldes. Foto f: Hans Peter Schurr, Kaiserslautern.

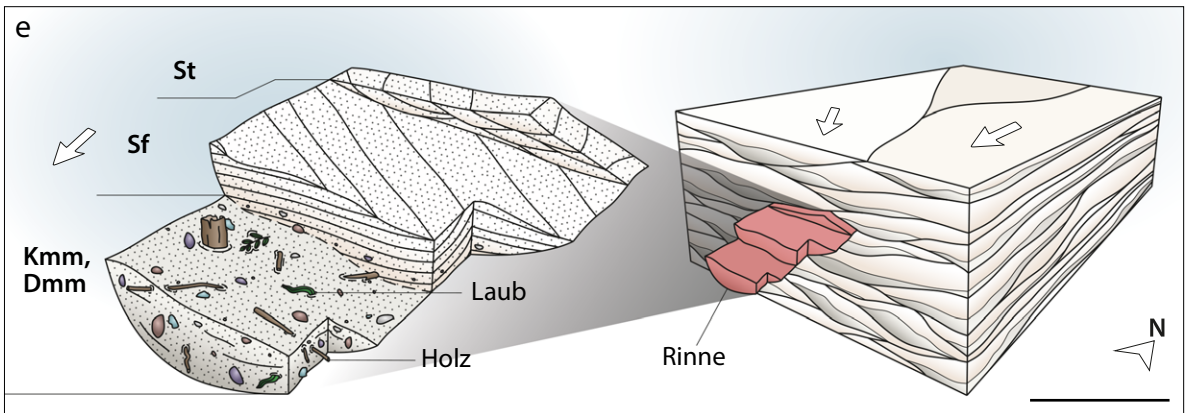
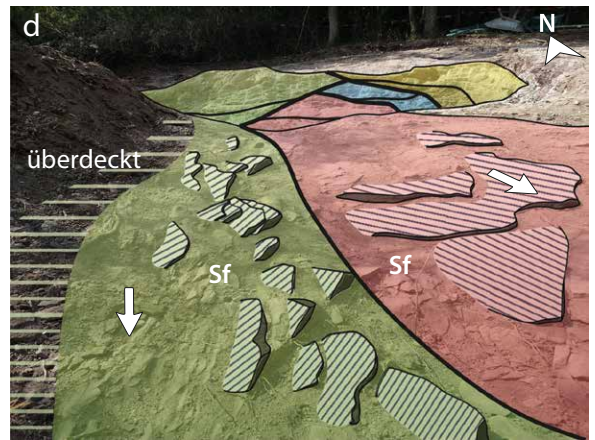
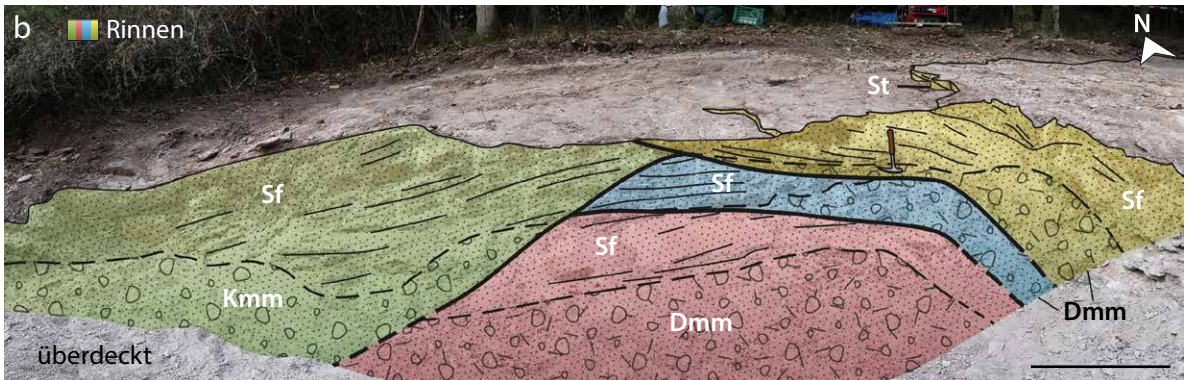
weiler wurden am Institut für Mineralogie der TU Bergakademie Freiberg an drei repräsentativen polierten Dünnschliffen durchgeführt, die zur Verminderung der elektrischen Aufladung mit Kohlenstoff bedampft wurden. Das von U. Zinkernagel und R. Neuser, Bochum, entwickelte „Heißkathoden“-KL-Mikroskop HC1-LM arbeitete mit einer Beschleunigungsspannung von 14 kV und einer Stromstärke von 0,2 mA. KL-Bilder wurden mit einer Olympus DP72 Digitalkamera aufgenommen. Ein Acton Research SP-2356 Spektrograph (Princeton Instruments, USA), optisch über Glasfaser mit dem Mikroskop verbunden, diente zur Aufnahme von KL-Spektren im Wellenlängenbereich von 370 bis 900 nm unter standardisierten Bedingungen. Eine Lochblende sorgte für einen Messpunktdurchmesser von 30  $\mu\text{m}$ , und eine Hg-Halogenlampe diente zur Wellenlängenkalibrierung. Aufgrund der Lichtbeugung stellen die gemessenen Spektren Interferenzen verschiedener KL-Signale dar.



**Abb. 5** | Schnittlagen (a) und Zellparameter (b, c) zur Charakteristik rezenter und fossiler Hölzer mit Jahresringen. Aufgetragen gegen die Zellanzahl, ergeben die Zellparameter ein Tracheidogramm (c, rechts), das die Unterscheidung von Früh- und Spätholz erlaubt. Während das Frühholz mit seinen großen Lumendurchmessern und geringen Zellwanddicken den Wassertransport zu Beginn der Vegetationsperiode optimiert, fördert das gegen Ende der Vegetationsperiode gebildete, dickwandigere und dichtere Spätholz die Stabilität des Stammes.

Kieselhölzer führende Sedimente. Pfeile markieren die Transportrichtung. **a, b** – Profil der Grabung und Vertikalschnitt durch gestapelte Rinnenkörper. Maßstab: 100 cm. **c, d** – Horizontal angeschnittene Rinnenkörper mit schwach sinuosem Verlauf. **e** – Blockbild der Sedimentarchitekturen und Pflanzenreste. Maßstab: 500 cm.

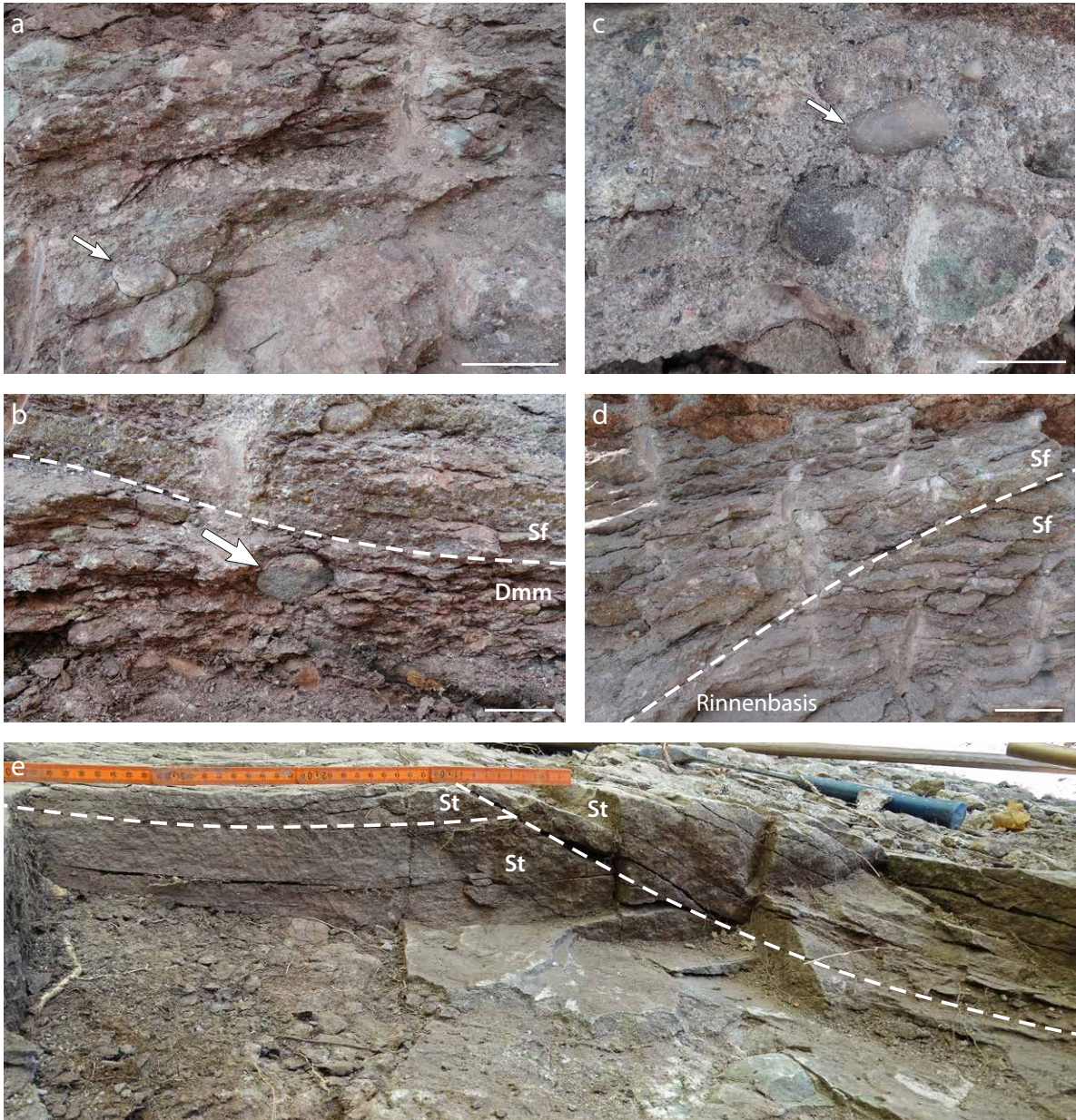
**Abb. 6**



## 4 Forschungsergebnisse

### 4.1 Architektur der einbettenden Sedimente

Über eine Breite von 8 m legte die Grabung Zuckerwald eine 1,5 m mächtige Gesteinsabfolge frei (Abb. 6). Das Profil setzt sich aus kiesigen bis sandigen Sedimenten zusammen, die vier Faziestypen zugeordnet werden: massive, matrixgestützte und tonig-sandige Konglomerate bzw. Diamiktite (Dmm), massive, matrixgestützte Konglomerate (Kmm), flachwinklig schräg geschichtete Sandsteine (Sf) und trogförmig schräg geschichtete Sandsteine (St; Tab. 2, Abb. 7).



**Abb. 7** | Faziestypen der Rinnenfüllungen. **a, b** – Massiver, matrix-gestützter Diamiktit (Dmm) im mittleren (**a**) und randlichem Abschnitt (**b**) einer Rinne. Beachte den höheren Tonanteil im Rinnenrandbereich (**b**) sowie das Vorkommen isolierter Gerölle (Pfeil). **c** – Massives, matrixgestütztes Konglomerat (Kmm) mit gut gerundeten Quarzgeröllen (Pfeil). **d** – Flachwinklig schräg geschichteter Sandstein (Sf). **e** – Sich gegenseitig schneidende, kleinskalige Sets trogförmig schräg geschichteter Sandsteine. Maßstäbe: 3 cm (**a, b**), 1 cm (**c**), 10 cm (**d**).

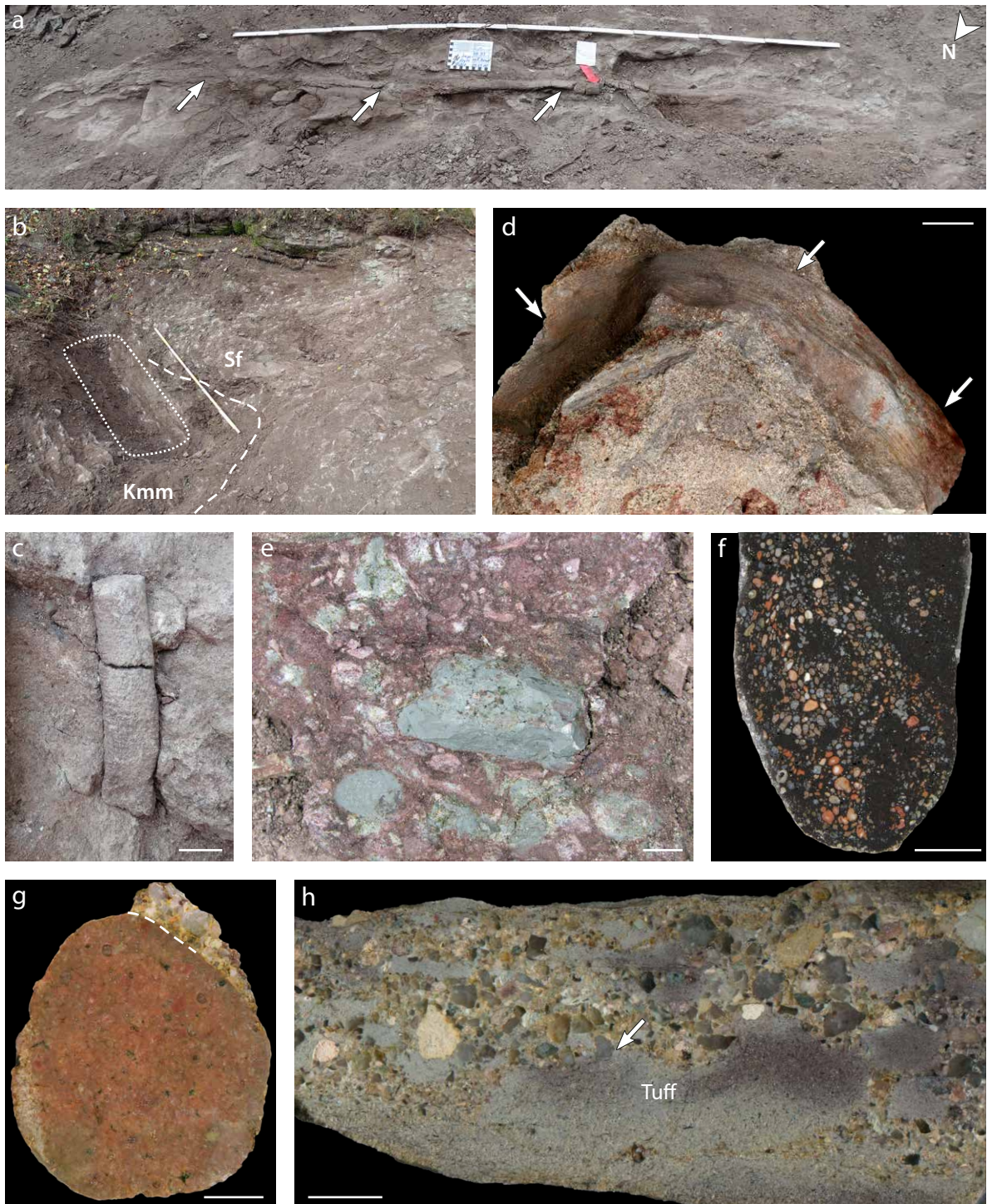
**Tabelle 2** | Faziestypen der Grabung Zuckerwald und ihre Entstehung. Kürzel nach Miall (2006), angepasst an die deutsche Terminologie.

Faziestyp	Charakteristik	Bildung
Massiver, matrixgestützter Diamiktit (Dmm)	Abb. 7a, b: Mittel- bis Grobkieskonglomerat, tonig-sandig, Übergänge zu Fein- bis Mittelsandstein, tonig-kiesig, rötlich braun, sehr schlecht sortiert, matrixgestützt, massiv bis undeutlich horizontal stratifiziert. Rundung vergleichbar mit Kmm. Geröllgrößenspektrum: meist zwischen 2 und 7 cm, maximal 18 cm.	Ablagerung durch einen plastischen Schuttstrom (Costa 1984)
Massives, matrixgestütztes Konglomerat (Kmm)	Abb. 7c: Mittel- bis Grobkieskonglomerat, grünlich grau bis blassgrau, mittel- bis grobsandig, schwach feinsandig, moderat bis schlecht sortiert, massiv, kalzitisch zementiert. Sandkörner kantig bis kantengerundet, Gerölle kantengerundet bis gut gerundet. Geröllgrößenspektrum: meist um 3 cm, maximal 5,5 cm.	Ablagerung durch eine hyperkonzentrierte Strömung bis nicht-plastischen Schuttstrom (Dasgupta 2003, Pierson 2005)
Flachwinklig schräg geschichteter Sandstein (Sf)	Abb. 7b, d: Mittel- bis Grobsandstein, blass violettgrau, mittelskalig flachwinklig schräg geschichtet (mittelskalig = Setmächtigkeit zwischen 20 und 200 cm).	Flache Dünen am Übergang vom unteren zum oberen Strömungsregime (Miall 2006)
Trogförmig schräg geschichteter Sandstein (St)	Abb. 7e: Feinsandstein, blass violettgrau, kleinskalig trogförmig schräg geschichtet (kleinskalig = Setmächtigkeit unter 20 cm).	Dünen des unteren Strömungsregimes (Miall 2006)

Die Faziestypen treten nicht wahllos in der Gesteinsabfolge auf, sondern sind in architektonischen Elementen organisiert, die durch Erosionsflächen voneinander getrennt werden. Im Grabungsanschnitt liegen diese Architekturelemente als gestapelte Rinnenkörper vor, die jeweils eine nach unten gebogene, erosive Basis besitzen (Abb. 6a, b, e). Die seitliche Ausdehnung der bis zu 1,5 m mächtigen Rinnenkörper erreicht mehr als 4 m, dürfte aber Werte von 10–15 m nicht überschreiten. Die Rinnenfüllungen zeigen eine nach oben zunehmende Sortierung, während die maximale Korngröße in derselben Richtung abnimmt. Dementsprechend bilden Diamiktite oder massive, matrixgestützte Konglomerate die basalen Rinnenfüllungen (Abb. 7a–c). Diese grobkörnigen Sedimente sind entweder gleichmäßig ausgebildet oder weisen seitliche Korngrößengradienten auf. Im letzteren Fall nimmt der Anteil an Ton und Schluff zu den Rinnenrändern hin zu (Abb. 7a, b). Die basalen Rinnenfüllungen liefern Fragmente fossiler Stämme, die beträchtlich in Größe, Form und Erhaltung variieren. So finden sich cm-große *Artisia*-Steinkerne neben dm-großen, teilweise verkieselten Stammfragmenten (Abb. 8a–c). Die Formen der fossilen Stämme reichen von schlank und lang bis kurz und kompakt (Tab. 3, Abb. 8a–c). Die Stämme zeigen eine breitgestreute Orientierung, wobei nordöstliche Einfallsrichtungen leicht überwiegen und nördliche fehlen (Abb. 9). Das Einfallen ist oft flach und verbleibt unterhalb 47° (Tab. 3). Die fossilen Stämme begleiten zentimetergroße *Calamites*-Marksteinkerne und verdrückte *Cordaites*-Blattabdrücke (Abb. 8d).

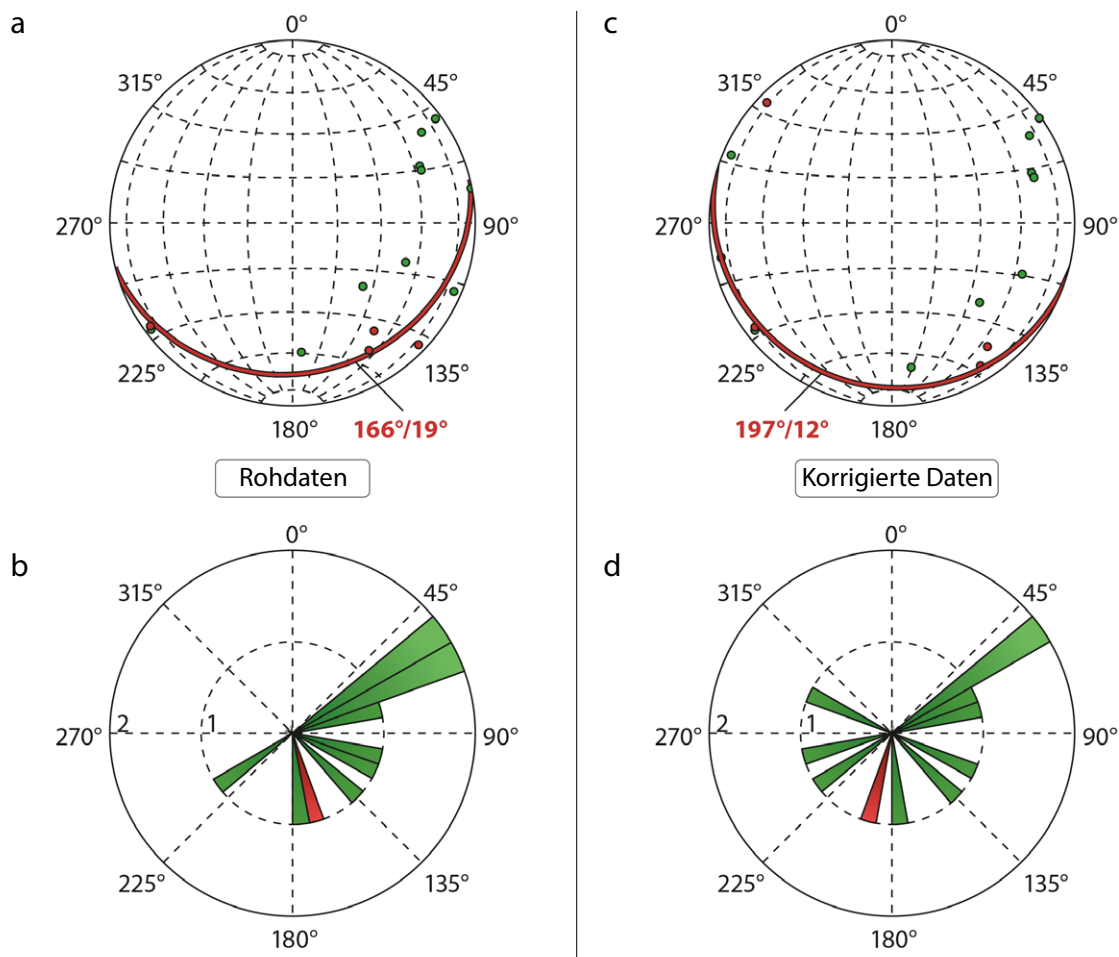
Profilaufwärts gehen die grobkörnigen, basalen Rinnenfüllungen innerhalb von 10 bis 15 cm in flachwinklig schräg geschichtete, mittel- bis grobkörnige Sandsteine über (Abb. 6b, d, 7b, d). Die Mächtigkeit des Sandsteins beträgt in der Regel einige Dezimeter, und die Schichtung deutet auf Sedimenttransport nach Süden hin (Abb. 9). Obwohl der größte Teil der fossilen Stämme in den basalen Rinnenfüllungen vorkommt, ist ihre Konzentration am vertikalen Übergang vom grobklastischen Gestein in den quer gelagerten Sandstein am größten. Aufgrund ihrer Länge und unterschiedlichen Orientierung reichen einige der Stämme von der basalen Rinnenfüllung in den Sandstein hinein (Abb. 6e, 8b). Zusätzlich begleiten Blattabdrücke die Konzentration fossiler Stämme am Übergang basale Rinnenfüllung/Sandstein. Beispielsweise lieferten die obersten 20 cm des massiven, matrixgestützten Konglomerats der linken Profilhälfte (Abb. 6b) zahlreiche, horizontal eingebettete Abdrücke. Diese umfassen Fragmente von *Cordaites*-Blättern, Zweige früher Koniferen, schlecht erhaltene *Dicranophyllum*-Reste und farnartiges Laub.

Im oberen Abschnitt der Rinnen werden die flachwinklig schräg geschichteten Sandsteine erosiv von wenige Dezimeter mächtigen, kleinskalig trogförmig schräg geschichteten Feinsandsteinen überlagert (St; Abb. 6e, 7e).



**Abb. 8** | Biostratonomie und Zusammensetzung der Zuckerwald-Sedimente. **a–c** – Subhorizontal eingebettete fossile Stämme (Pfeile) verschiedener Form und Größe. Teilweise verkieselte Stämme (**a**) und Steinkerne (**c**) dominieren. **b** zeigt eine Hohlform nach Entnahme des teilverkieselten Stammes. **d** – Deformiertes *Cordaites*-Blatt in Abdruck-erhaltung (Pfeile) in massivem, matrixgestütztem Konglomerat (Kmm). **e–g** – Ausgewählte Gerölltypen: blaugrüne Tuffklasten (**e**), Melaphyre (**f**, Anschliff) und Rhyolithe (**g**, Anschliff). **h** – Diamiktit im polierten Anschliff mit unregelmäßig geformten Tuffklasten und eingepressten Sandkörnern (Pfeil). Maßstäbe: 100 cm (**a**, **b**), 1 cm (**c**, **d**, **f**, **g**), 2 cm (**e**), 5 mm (**h**).

**Abb. 9** | Darstellung der Paläoströmungsindikatoren (grün – fossile Pflanzenachsen; rot – Schrägschichtung) als Halbkugelprojektion (**a, c**) und als Richtungrose (**b, d**). **a, b** – Rohdaten aus dem Gelände; **c, d** – Rohdaten korrigiert um die Verkippung. Der in **a** und **c** abgebildete rote Großkreis repräsentiert das Einfallen eines Schrägschichtungssets, gemittelt aus vier Einzelmesswerten (rote Punkte). Sowohl in den Rohdaten als auch korrigierten Daten ist eine Nordostorientierung unter den breit gestreuten Achsenorientierungen häufig, was auf einen Transport entlang der NO-SW-Richtung hindeutet. Zusammen mit der nach S weisenden Schrägschichtung ist daher ein genereller Transport der Sedimente nach S bis SW wahrscheinlich.



Letztere bilden in der Regel den Abschluss der Rinnenabfolgen; ihre Oberseite ist daher durch die Erosionsbasis einer darüber folgenden Rinne gekennzeichnet. In der Draufsicht weisen die Rinnen einen schwach gewundenen Verlauf auf (Abb. 6c–e). Beispielsweise veränderte eine Rinne ihren Verlauf innerhalb einer 4-m-Distanz von einer NO–SW-Richtung hin zu einer NW–SO-Richtung.

Die Zuckerwald-Ablagerungen weisen zwei petrographische Besonderheiten auf. Erstens sind die Sedimente in ihrer Zusammensetzung sehr unreif, was durch reichlich beckeninternen Detritus belegt wird. Diese geringe Reife äußert sich besonders in der Kiesfraktion der massiven und matrixgestützten Diamiktite und Konglomerate: neben Quarz (Abb. 7c) treten vor allem aufgearbeitete Melaphyre (Abb. 8f), vulkanische Brekzien/Konglomerate, Rhyolithe (Abb. 8g), Ignimbrite und Tuffe der Donnersberg-Fm. auf (Abb. 8e, h). Sand bildet die Haupt- (Diamiktite) bzw. die einzige Matrixkomponente (Konglomerate; Abb. 8h). In den Sandsteinen macht Quarz 60–70 Vol.-% aus, gefolgt von Feldspat (20–30 Vol.-%) und Gesteinsbruchstücken (10 Vol.-%). Zweitens sind die Rundung und Kornform auffallend uneinheitlich, selbst bei Klatten derselben Korngrößenfraktion. In der Kiesfraktion sind Vulkanite und Quarz tendenziell gerundet bis sehr gut gerundet (Abb. 7a–c, 8f, g), während Tuffklatten kantengerundet bis kantig bleiben (Abb. 8e). Viele Tuffklatten zeigen zudem eine unregelmäßige bis abgeflachte Form, u. a. verstärkt durch eingeprägte, meist kantige Sandkörner (Abb. 8h).

Tabelle 3 | Größe und Orientierung fossiler Pflanzenachsen der Grabung Zuckerwald.

Achse	Größe [cm]		Orientierung [°]		Charakteristik
	Durchmesser	Länge	Richtung	Winkel	
1	35	135	109	35	Stammfragment, teilweise verkieselt
2	15–23	123	054	04	Stammfragment, teilweise verkieselt
3	<5	>70	079	01	Steinkern eines Stammfragments, sehr dünn und lang
4	15–23	75	068	25	Stammfragment, teilweise verkieselt, einen gewundenen Verlauf zeigend
5	?	?	132	47	Abdruck eines Stammfragments, längsgestreift, Umriss undeutlich (Größe daher nicht messbar)
6	3.5	9	176	30	<i>Artisia</i> -Marksteinkern, engständige Kammerung
7	1.5	7	066	25	<i>Artisia</i> -Marksteinkern
8	1	56	233	04	Steinkern eines Stammfragments, sehr dünn und lang
9	15	46	113	05	Abdruck eines Stammfragments
10	4	9	055	15	<i>Artisia</i> -Marksteinkern

## 4.2 Fossilinhalt der Schichtenfolge

### 4.2.1 Erhaltungsformen

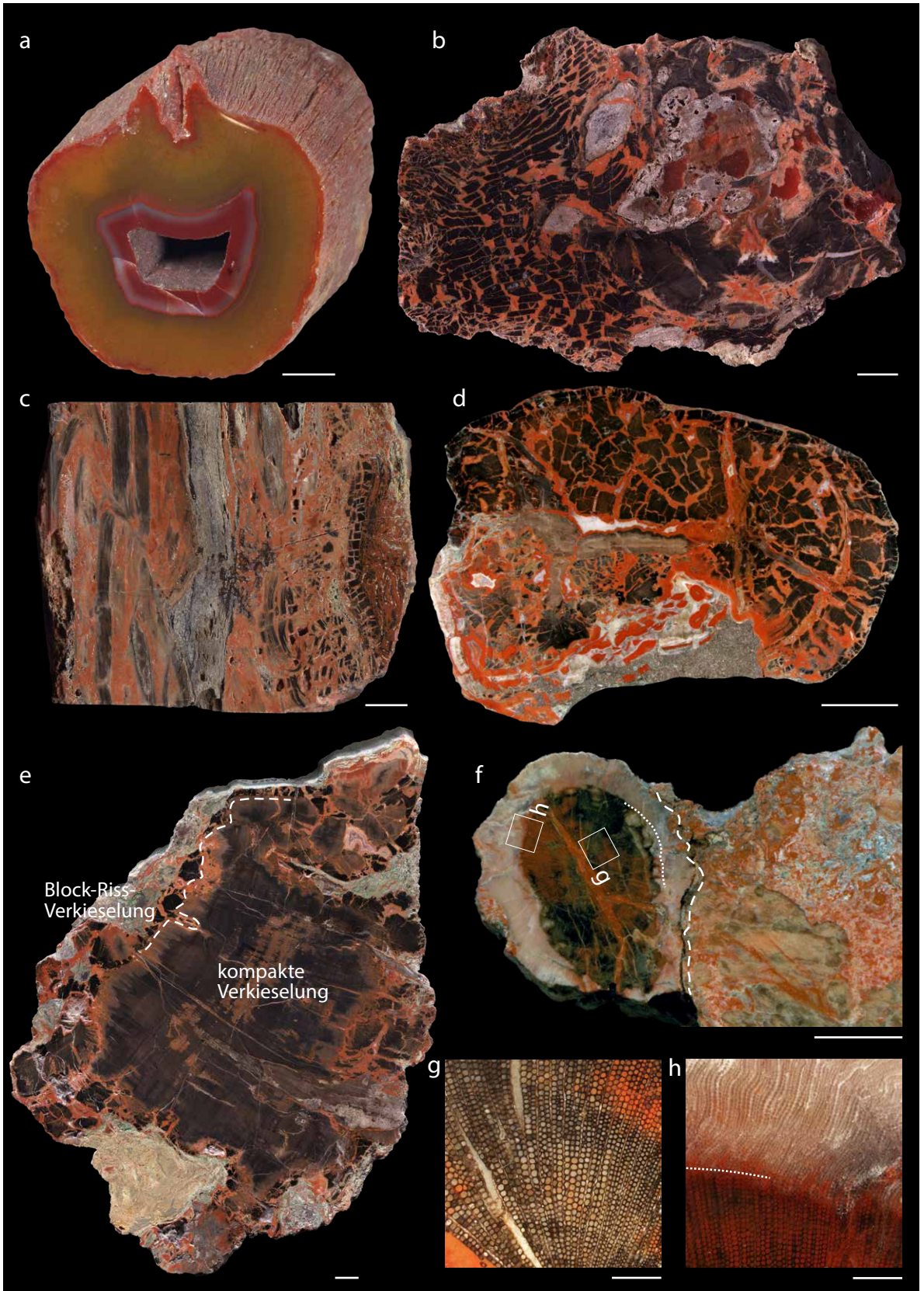
Innerhalb des Winnweiler-Fundkomplexes liegt eine große Bandbreite von Erhaltungen vor, mit verschiedenen Formen zwei- und dreidimensional fossilisierter Pflanzenreste. Jahrzehntelanges Sammeln und die Grabung Zuckerwald haben jedoch gezeigt, dass der Anteil der Erhaltungsformen je nach Fundsituation lokal stark variiert. So dominieren z. B. cm- bis dm-große, kompakt verkieselte Stamm- und Achsenfragmente unter den Feldfunden. Dagegen liefern die Wirtsgesteine teilweise versteinerte Stämme (Abb. 8a, b), Achsen- und Marksteinkerne (Abb. 8c) und Blattabdrücke (Abb. 8d), die zudem auf die basalen Rinnenfüllungen beschränkt sind (Abb. 6e).

In den verkieselten Hölzern liegen die Zellstrukturen in unterschiedlicher Erhaltung vor, die von fast vollständiger Auslöschung bis zur Überlieferung selbst subzellulärer Details reicht (Abb. 10). Diese Bandbreite lässt sich auf vier Typen reduzieren, die in den Kieselhölzern gemeinsam auftreten können und oft fließend in Steinkerne übergehen: 1. auslöschende, 2. selektive, 3. Block-Riss- und 4. kompakte Verkieselung. Bei auslöschenden Verkieselungen sind die fossilen Stämme nur anhand ihrer holzähnlichen Form und Oberfläche zu erkennen, da die innere Anatomie vollständig durch Chalcedon oder Achat ersetzt wurde (Abb. 10a). Selektive Verkieselungen hingegen umfassen fossile Stämme mit räumlich stark differenzierter Zellerhaltung. Meist handelt es sich dabei um scharf begrenzte, oft gräuliche Domänen innerhalb der Kieselhölzer, in denen die Zellwände undeutlich erhalten sind und die Zellinnenräume durch Tonminerale ausgefüllt sein können (Abb. 10b, c). Aufgrund der Tonmineralfüllungen besitzen die Domänen eine geringe mechanische Stabilität und neigen dazu, bei Verwitterung oder Aufbereitung poröse und brüchige Oberflächen zu bilden. Die Domänen weisen im Querschnitt einen linsenförmigen bis unregelmäßigen Umriss auf und haben meist einen radialen Durchmesser von bis zu 2 cm (Abb. 10b). Zusammen mit einem bandförmigen oder langgestreckt-linsenförmigen Umriss im Längsschnitt (Abb. 10c) wird auf eine spindelförmige bis zylindrische Form der Domänen geschlossen. Es gibt sowohl isolierte als auch zusammenhängende Vorkommen der Domänen. Neben Winnweiler wurde diese Form selektiver Verkieselung auch in fossilen Stämmen in alluvialen, wahrscheinlich spätpaläozoischen Sedimenten der Region Meißen dokumentiert (Trümper et al. 2020c). Die Block- und Riss-Verkieselung stellt eine besondere Erhaltungsform bei den

Verkieselungstypen der fossilen Stämme. **a** – Auslöschende Verkieselung mit orangefarbenem Achat. **b–d** – Block-Riss-Verkieselung im Quer- (**b, d**) und Längsschnitt (**c**). Die Stämme **b** und **c** zeigen zudem Übergänge zur selektiven Verkieselung mit spindelförmigen, grauen Domänen (Pfeile). **e** – Gemeinsames Auftreten von Block-Riss- und kompakter Verkieselung im Querschnitt. **f–h** – Kompakt verkieselte Gymnospermenwurzel im Querschnitt, angrenzend an ein Gemenge aus Chalcedon und Holzfragmenten (Grenze: gestrichelte Linie). Beachte die Differenzierung der Wurzel in eine intakte, rötliche Kernzone und einen blassroten Saum aus deformierten Geweben (Grenze: punktierte Linie). Coll. RN, SN 010 F5.0 (**a**), SN 001 F1.0 (**d**); coll. MfNC, K6698b (**b**), K6698a (**c**), K6328b (**e**), K6556 (**f–h**). Maßstäbe: 5 mm (**a**), 20 mm (**b–e**), 10 mm (**f**), 500 µm (**g, h**).

Abb.10





fossilen Pflanzen von Winnweiler dar, ist aber beispielsweise auch in Kieselhölzern des späten Eozäns und frühen Oligozäns in Südtexas dokumentiert (Singleton 2008, dort als „hexagonal fracturing“ bezeichnet). Bei den Winnweiler-Exemplaren (Abb. 10b–e) ist der Stamm in ähnlich geformte, meist dunkle Holzpolyeder (Abb. 10b, d) gegliedert. Die anatomische Erhaltung ist sehr verschieden und reicht von schlecht bis mäßig. Die Polyeder trennen millimeterbreite, mit rotem Chalcedon gefüllte Risse. Im Gegensatz zu den Block-Riss-Erhaltungen ist das Holz in kompakten Verkieselungen mit Ausnahme von Brüchen, die den Stamm zufällig durchziehen, weniger aufgelöst (Abb. 10e–h). In kompakten Verkieselungen blieben die Zellstrukturen gut erhalten und intakt (Abb. 10g) oder wurden geringfügig plastisch verformt (Abb. 10h). Intakte und leicht deformierte Zustände treten in den kompakt verkieselten Hölzern häufig gemeinsam auf (Abb. 10f). Wenn sie koexistieren, sind die Bereiche mit intakten Zellstrukturen scharf von den deformierten Geweben getrennt.

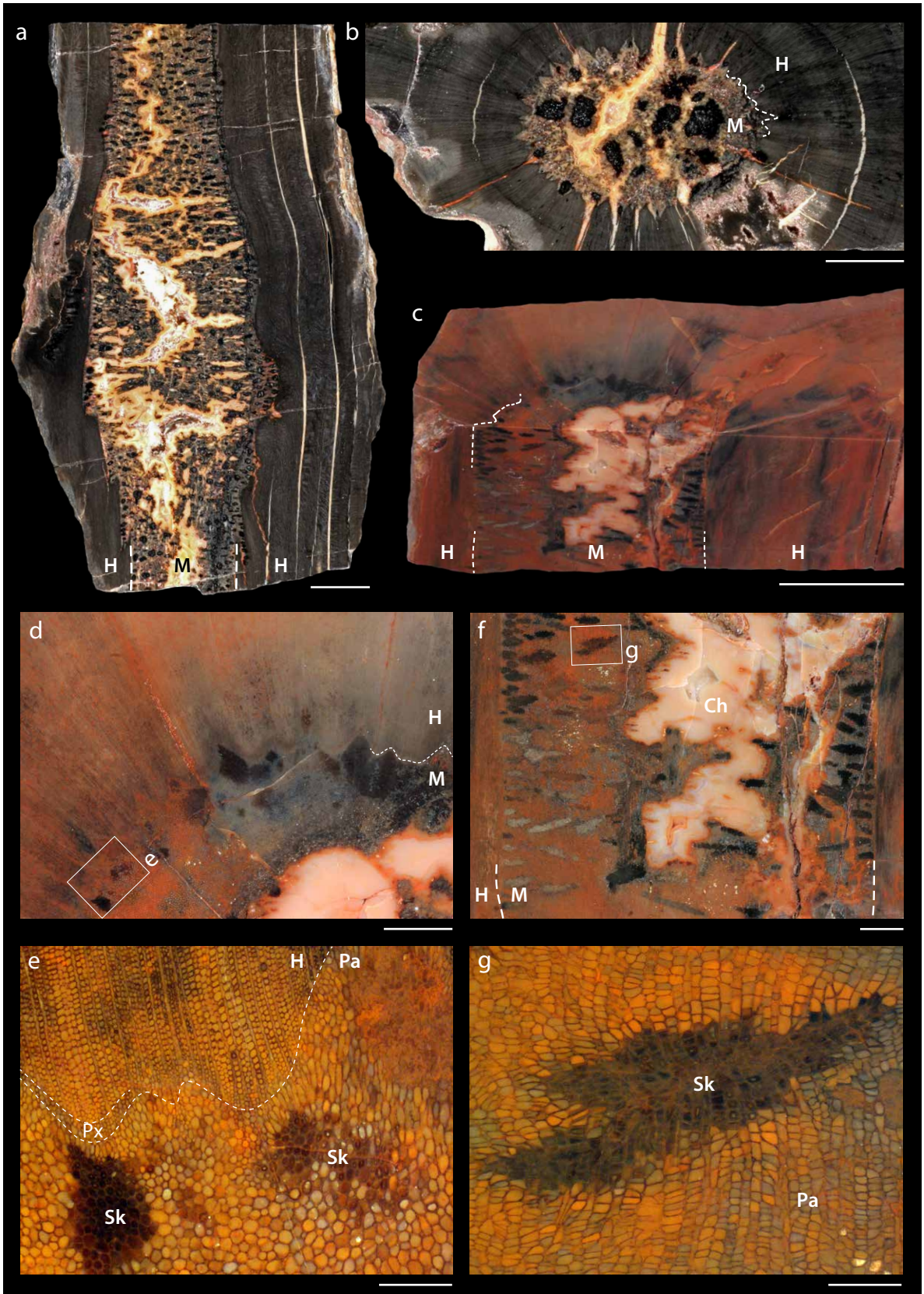
Die Vielfalt der Erhaltungsformen im Winnweiler-Fundkomplex bietet mehrere Anhaltspunkte für die paläobotanische Identifizierung, darunter die Gewebezusammensetzung, Blattumrisse und -nervaturen. Auf Basis dieser Belege wurden in Reihenfolge abnehmender Häufigkeit fünf Pflanzengruppen dokumentiert: Koniferen, Cordaiten, Dicanophyllen, Farnlaubige und Calamiten. Während die ersten beiden Gruppen in Winnweiler den größten Teil der Funde stellen, sind die Dicanophyllen, die Farnlaubigen und die Calamiten durch schlecht erhaltene Einzelexemplare vertreten, welche in der Grabung Zuckerwald gefunden wurden. Die Fossilien von Dicanophyllen und Farnlaubigen umfassen zentimetergroße Fragmente von Blattabdrücken von *Dicanophyllum* und callipteriden Farnsamern. Ein Calamit ist durch einen 2 cm breiten und 6 cm langen, unvollständigen Marksteinkern dokumentiert. Aufgrund ihrer Häufigkeit und ihres Erhaltungszustandes konzentriert sich die folgende Dokumentation auf die Koniferen- und Cordaiten-Fossilien.

#### 4.2.2 Koniferen

Mit einem Anteil von etwa 90 % sind fossile Nadelbäume die am häufigsten vorkommenden Pflanzen im Winnweiler-Fundkomplex. Dokumentiert ist diese Gruppe durch Fragmente von teilweise bis vollständig versteinerten Stämmen und Wurzeln, Marksteinkerne sowie seltene Abdrücke von Walchien-Zweigen. Aufgrund des Marks, des Holzes, der Blattspuren und des Verzweigungsmusters werden die verkieselten Stämme *Tylo dendron* Weiss 1871 zugeordnet. Dementsprechend besteht das Mark aus differenziertem Parenchym mit meist dunklen Sklerenchymnestern (Abb. 11a, b). Im Querschnitt (Abb. 11b–e) zeigen die Parenchymzellen einen kreisförmigen Umriss, und die Zelldurchmesser reichen von 50 bis 100  $\mu\text{m}$  ( $\text{Ø}=90 \mu\text{m}$ ) im zentralen Mark. In Richtung der Mark/Holz-Grenze besitzen die Parenchymzellen eher ovale Umriss, und die Zelldurchmesser nehmen auf durchschnittlich 50  $\mu\text{m}$  ab (Abb. 11e). Die Sklerenchymnester können sowohl im Quer- als auch Längsschnitt über das Mark verteilt sein (Abb. 11a, b); allerdings weisen einige Exemplare eine Konzentration von Sklerenchym in der Nähe der Mark/Holz-Grenze auf (Abb. 11d, f). Während die Sklerenchymnester im Querschnitt einen unregelmäßigen Umriss und einen Durchmesser von 0,5 bis 6,8 mm aufweisen (Abb. 11e), ist der Durchmesser in longitudinaler Richtung deutlich geringer (Abb. 11f, g). Daraus lässt sich eine fast scheibenförmige Geometrie der Sklerenchymnester ableiten. Gelegentlich zeigt das Mark der Nadelbäume zusätzlich eine *Artisia*-ähnliche Querfächerung im mm-Maßstab, beruhend auf mit Chalcedon gefüllten Lakunen und dazwischen liegenden, sklerenchymatischen Parenchym-Scheiden (Abb. 12a). Lange Markabschnitte besitzen regelmäßige, keulenförmige Verdickungen, die jeweils umlaufend von Verzweigungsspuren überzogen sind (Abb. 12b). Die Spuren bezeugen ein pseudowirtelartiges Verzweigungsmuster, wie es für frühe Koniferen typisch ist (Florin 1938–1945, Ziegler et al. 2002, Taylor et al. 2009). Im Querschnitt offenbart die Mark/Holz-Grenze einen fast regelmäßigen, gezackten Verlauf, der mit der endarchen Anordnung des Protoxylems im Zusammenhang steht (Abb. 11b, 12d–g). Der gezackte Verlauf im Zweidimensionalen findet seine Entsprechung im Dreidimensionalen in einer feinen, rautenförmigen Rillen- und Furchenmorphologie, welche die Oberfläche der Koniferen-Marksteinkerne häufig überzieht (Abb. 12d, e). Wie Radialschnitte belegen, setzt sich das Primärxylem aus spiralförmigen Tracheiden mit einem mittleren Durchmesser von 42  $\mu\text{m}$  zusammen (Abb. 12g). Im Querschnitt dagegen erscheinen die Spiraltracheiden mit polygonalem Umriss (Abb. 12f). Die Tracheiden des Sekundärxylems weisen Durchmesser von 41 bis 50  $\mu\text{m}$  ( $\text{Ø}=45 \mu\text{m}$ ) auf und besitzen im Querschnitt einen annähernd kreisförmigen Umriss, wobei an den Stellen, an denen drei Zellen

Koniferenmark im Quer- (b, d, e) und Radialschnitt (a, f, g). Beachte die häufigen Sklerenchymnester. Alle coll. RN, SN 004 (a, b), SN 033a F2.1 (c–g). Maßstäbe: 10 mm (a, c), 5 mm (b), 2 mm (d, f), 500  $\mu\text{m}$  (e, g). Abkürzungen: Ch – Chalcedon, H – Holz, M – Mark, Pa – Parenchym, Px – Primärxylem, Sk – Sklerenchym.

Abb.11

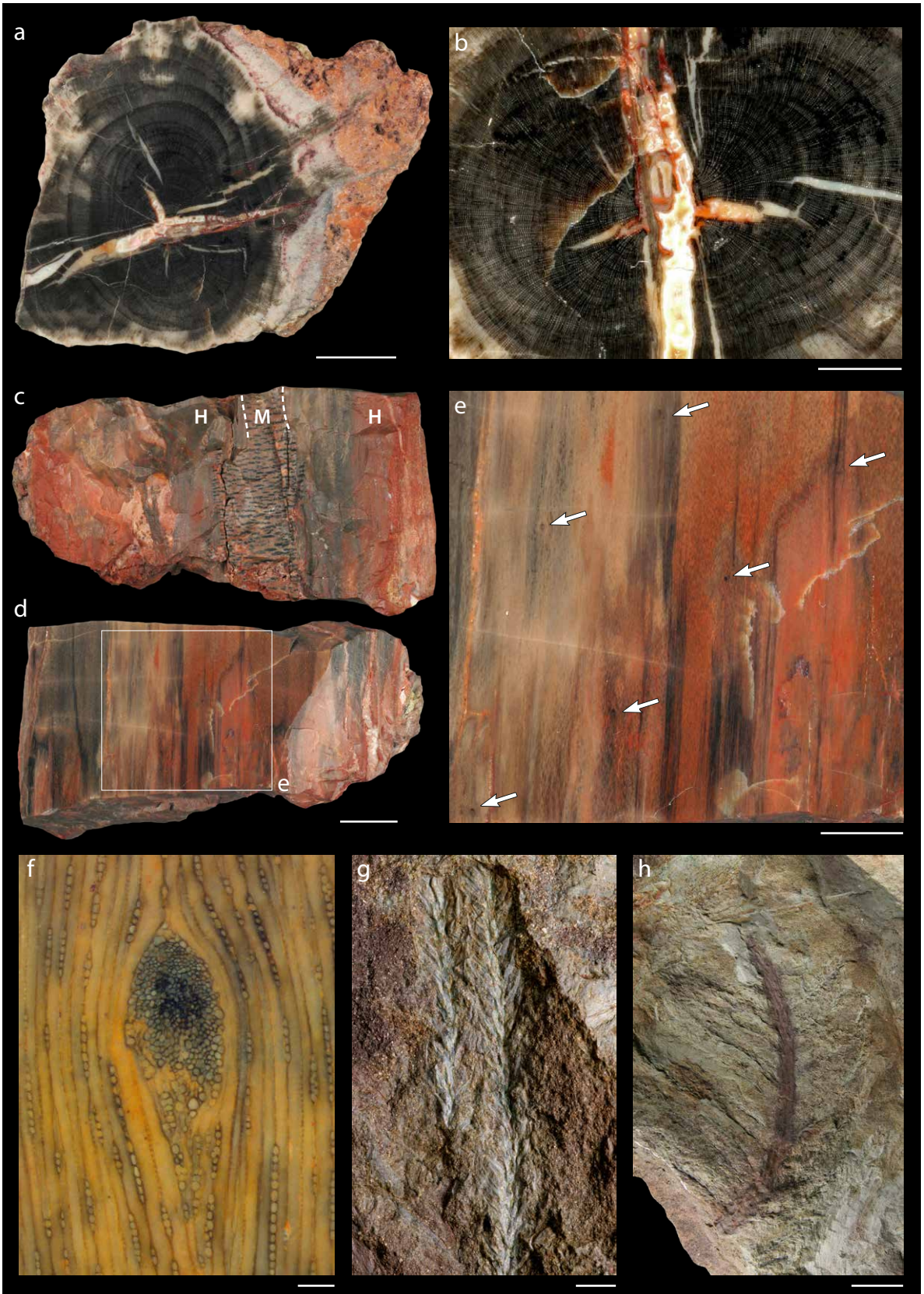




**Abb. 12** Markerhaltungen und Primärxylem der Winweiler Koniferen. **a** – *Artisia*-artig gekammertes Mark mit dunklen Sklerenchymnestern (Pfeil). Coll. RN, SN 014a F2.1. **b, c** – *Tyloedendron*-Mark vor und nach der Präparation mit Verzweigungsspuren tragenden Verdickungen (Pfeile). Coll. UGKU, 2480. **d, e** – *Tyloedendron* in petrifizierter (**d**) und Steinkern-Erhaltung (**e**). Coll. RN, SN 015a F2.1 (**d**), coll. UGKU, 2440 (**e**). **f, g** – Primärxylem im Quer- (**f**) und Radialschnitt (**g**). Coll. RN, SN 032a F2.1 (**f**), coll. MfNC, K6676a (**g**). Maßstäbe: 5 mm (**a**), 10 mm (**b**), 50 mm (**c**), 10 mm (**d, e**), 200  $\mu$ m (**f, g**). Für Abkürzungen siehe Abb. 11.

**Abb. 13** Hölzer von Koniferen (**a–c**) und Cordaiten (**d–f**) im Vergleich. Coll. MfNC, K6676a (**a–c**), coll. RN, SN 010b F2.1. Maßstäbe: 100  $\mu$ m.





zusammentreffen, oft Zellzwischenräume bestehen (Abb. 13a). Ihren kreisförmigen Querschnitten entsprechend, berühren sich benachbarte Tracheiden seitlich nur entlang einer schmalen Fläche, was sich in meist nur ein oder zwei Tüpfelreihen auf den Radialwänden widerspiegelt (Abb. 13b; Noll 2012). An den radialen Wänden sind zudem selten ovale bis kreisförmige Pori innerhalb der Tüpfel erhalten. Der pyknoxyle Charakter des Holzes wird auch in Tangentialschnitten deutlich (Abb. 13c), die schmale, überwiegend einreihige Parenchymstrahlen zeigen. Die Strahlen haben eine Höhe von 3 bis 30 Zellen und sind durch eine bis sechs Tracheidenreihen voneinander getrennt.

Unterirdische Organe der Koniferen sind mit zentimetergroßen Fragmenten verkieselter, diarcher Wurzeln überliefert, die auf Feldern gefunden wurden und oft gut erhaltene Zuwachszonen aufweisen (Abb. 14a, b). Die kreisrunden Umrisse der Tracheiden im Querschnitt sowie Radialschnitte lassen dabei die Koniferennatur der Wurzelhölzer erkennen. Auffällig ist, dass die meisten Exemplare eine taphonomische Differenzierung aufweisen: Während das Holz im Zentrum der Wurzel in der Regel anatomisch weitgehend intakt blieb, bildet eine dünne Zone mit schlechter erhaltenen und plastisch verformten Zellstrukturen den äußeren Rand (Abb. 14b).

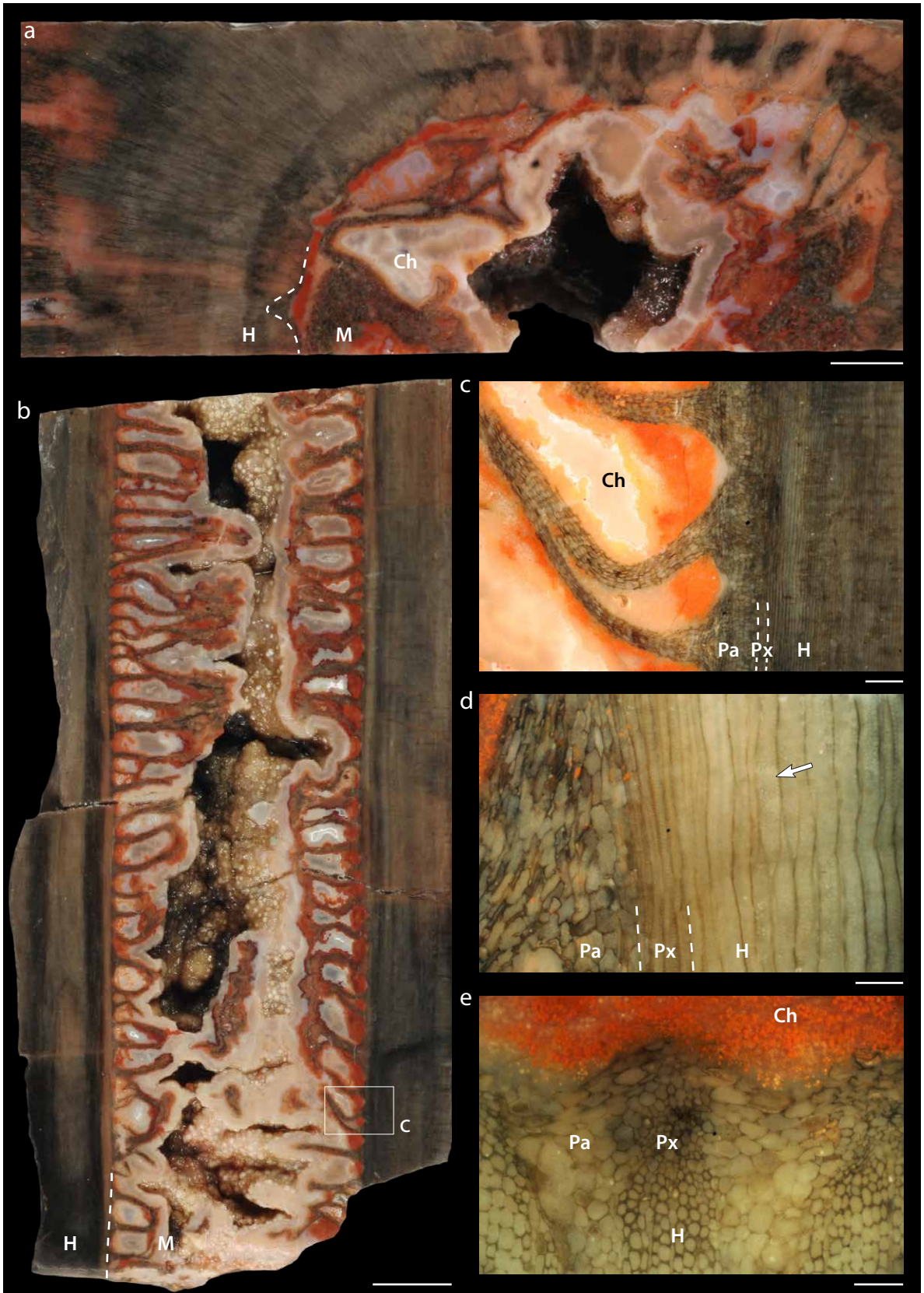
Fossile Belege für die Koniferenbelaubung beruhen auf Blattspuren sowie Blatt- und Zweigabdrücken. In tangential geschnittenen fossilen Hölzern erscheinen die Blattspuren als isolierte Parenchyme mit ovalem Umriss und einer zu den Nadelblättern passenden Größe von  $800\ \mu\text{m} \times 280\ \mu\text{m}$  (Abb. 14c–f). Auf Schnittflächen (Abb. 14e) sind die Spuren schräg zueinander angeordnet, mit einem mittleren Abstand von 11 mm zwischen benachbarten Blattspuren. Dies deutet auf eine spiralige Anordnung der Blätter entlang der Koniferenachse hin. Die mit Ton ausgekleideten Blattabdrücke reichen von einigen cm langen Walchien-Trieben bis zu 12 cm langen Zweigfragmenten (Abb. 14g, h).

#### 4.2.3 Cordaiten

Obwohl sie weitaus seltener vorkommen als Koniferen, stellen die Cordaiten die zweite wichtige Pflanzengruppe des Winnweiler-Fundkomplexes dar. Die fossilen Belege umfassen teilweise bis vollständig versteinerte Fragmente von Stämmen und Wurzeln sowie Blattabdrücke. Versteinerte Exemplare weisen ein undifferenziertes parenchymatisches Mark auf (Abb. 15), in dem Kammerungen vom *Artisia*-Typ üblich sind (Abb. 15a, b). Isolierte *Artisia*-Marksteinkerne könnten aber auch zu Koniferen gehören – allerdings bleibt eine eindeutige Identifizierung unmöglich, da den Steinkernen Zellstrukturen fehlen und *Artisia*-Erhaltungen sowohl in fossilen Cordaiten als auch Koniferen vorkommen (Rothwell et al. 1997). In anatomisch erhaltenen Cordaiten-Stämmen aus Winnweiler bildet das Mark eine aus unregelmäßigen Vorsprüngen bestehende Grenze zum Holz (Abb. 15a), im Gegensatz zur regelmäßig gezackten Mark/Holz-Grenze bei den Koniferen. Das Protoxylem zeigt eine endarche bis mesarche Anordnung. Wie die Koniferen bildeten auch die Cordaiten Spiraltracheiden im Primärxylem aus (Abb. 15d). Das Sekundärxylem der Winnweiler-Cordaiten besteht aus Tüpfeltracheiden, die einen ähnlichen Durchmesser wie die Tracheiden der Koniferen aufweisen. Der Hauptunterschied zwischen den Hölzern der Cordaiten und Koniferen liegt in der Tracheidengeometrie: Im Gegensatz zu den im Querschnitt runden Koniferen-Tracheiden tendieren die Tracheiden der Cordaiten häufiger zu polygonalen Umrisse (Abb. 13d). Infolgedessen ist die seitliche Berührungsfläche der Cordaiten-Tracheiden oft größer, was mit deutlich kleineren oder gar fehlenden Interzellularräumen und zwei- bis mehrreihigen Tüpfelungen einhergeht (Abb. 13d, e). Pori sind in den fossilen Cordaiten schlecht erhalten, deuten aber ovale bis runde Umrisse im Radialschnitt an. Tangentialschnitte offenbaren keine signifikanten Unterschiede zwischen Koniferen- und Cordaiten-Hölzern, abgesehen von den tendenziell eher kreisrunden Tangentialschnitten der Zellen in den Parenchymstrahlen der Koniferen (Abb. 13c, f).

Da ihre Tracheiden im Querschnitt ovale und polygonale Umrisse zeigen, ordnen wir einige anatomisch erhaltene, diarche Wurzelfragmente aus Winnweiler den Cordaiten zu (Abb. 16a, b). Wie auch bei den Koniferen handelt es sich bei den verkieselten Cordaiten-Wurzeln um zentimetergroße Fragmente. Das Laub der Cordaiten ist durch Fragmente bis fast vollständige *Cordaites*-Blattabdrücke aus der Grabung Zuckerwald dokumentiert (Abb. 16c–e).

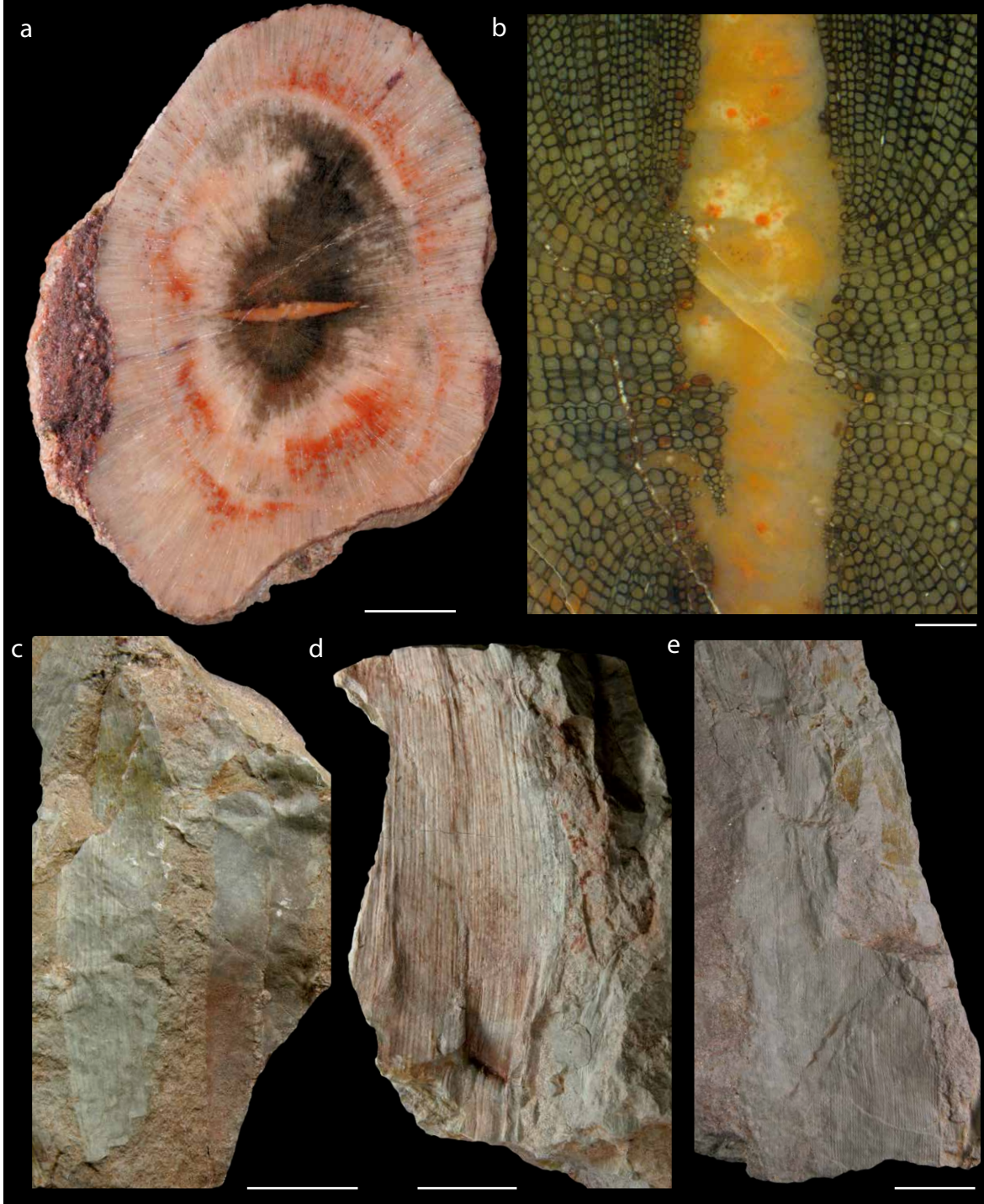
**Abb. 14** | Koniferenwurzeln und -laub. **a, b** – Diarche Wurzel mit Jahresringen, quer. **c–f** – Verkieselter Koniferenstamm mit sklerenchymtischem Mark (**c**) und schrägzeitig angeordneten Blattspuren (Pfeile, **d–f**), quer. **g, h** – Walchien-Kurztriebe (**g**) und –Zweigfragment (**h**) in Abdruckerhaltung. Alle coll. RN, SN 012a F2.1 (**a, b**), SN 030 F2.1 (**c–f**), SN 052a F2.0 (**g**), SN 051 F2.0 (**h**). Maßstäbe: 5 mm (**a, e, g**), 2 mm (**b**), 10 mm (**c, d, h**), 100  $\mu\text{m}$  (**f**). Für Abkürzungen siehe Abb. 11.

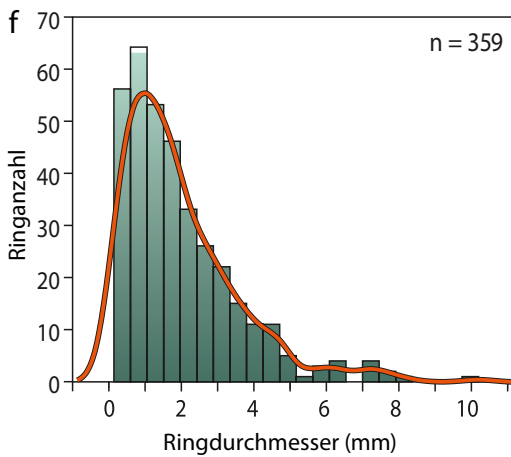
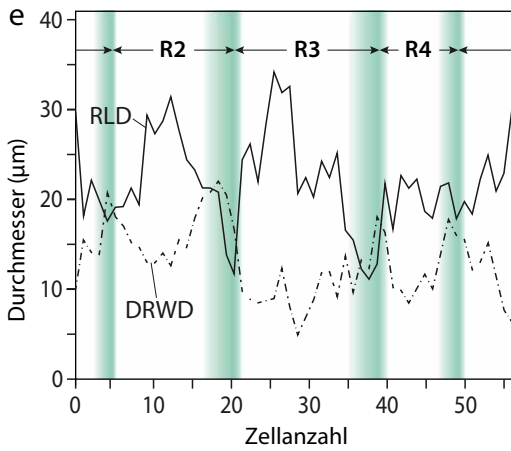
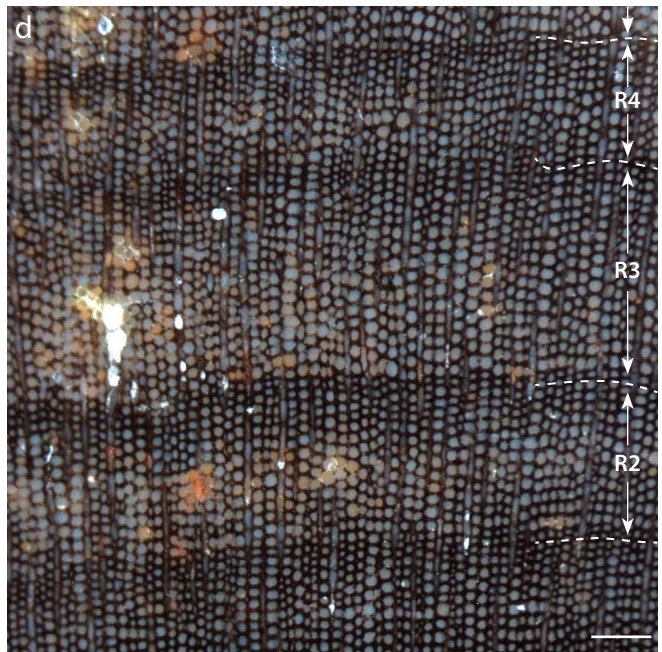
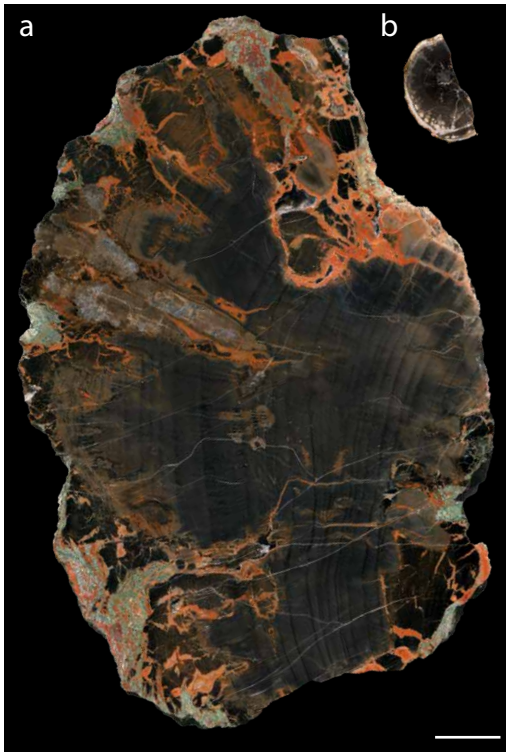




**Abb. 15** Mark und Primärxylem der Cordaiten. (coll. RN, SN 001b F4.0). Fossiler Stamm vom *Artisia*-Typ im Quer- (**a, e**) und Radialschnitt (**b–d**). Beachte die mehrreihige Tüpfelung der Tracheiden in **d** (Pfeil). Maßstäbe: 2 mm (**a**), 5 mm (**b**), 500  $\mu$ m (**c**), 100  $\mu$ m (**d, e**). Für Abkürzungen siehe Abb. 11.

**Abb. 16** Fossile Cordaitenwurzeln und -laub. **a, b** – Verkieselte Wurzel im Querschnitt mit anhaftendem Nebengestein (coll. RN, SN 010a F2.1). **c–e** – Fragmente von *Cordaites*-Blättern in Abdruck-Erhaltung. Alle coll. UGKU, 2439a (c), 2438 (d), 2452 (e). Maßstäbe: 3 mm (**a**), 20  $\mu$ m (**b**), 2 cm (**c–e**).





### 4.3 Paläoökologische Quellen

#### 4.3.1 Baumringe

Ringe im Holz sind Ausdruck von Wachstumsphasen des Stammes, die wiederholt unterbrochen wurden von Intervallen mit vermindertem oder gar ausbleibendem Wuchs. Dieses stufenweise Wachstum kann einerseits aus der jahreszeitlich veränderlichen Wasserverfügbarkeit resultieren (Jahresringe). Andererseits rufen auch traumatische Ereignisse und intra-saisonale Umweltveränderungen Ringbildungen hervor, die als Ereignisringe und sog. falsche Ringe im Holz dokumentiert werden (z. B. Larson 1963, Fritts 1976, Creber 1977, Copenheaver et al. 2006, Schweingruber et al. 2006, Byers et al. 2014, Luthardt & Rößler 2017, Luthardt et al. 2017). In Kieselhölzern kommt hinzu, dass primär gebildete Ringtypen durch Strukturen sekundären Ursprungs überlagert oder sogar vorgetäuscht werden können, z. B. Scherbahnen entlang der Jahresringe und deformierte oder ausgelöschte Zellstrukturen während der Gewebemineralisation (Trümper et al. 2020b). Ringabfolgen in fossilen Stämmen sollten daher mit Vorsicht bewertet werden, und das Erkennen echter Jahresringe bedarf stets einer taphonomischen Bewertung des Materials.

Baumringe sind in den fossilen Stämmen des Winnweiler-Fundkomplexes weit verbreitet. In quer geschnittenen Exemplaren treten sie als regelmäßige, umlaufende Wachstumszonen im Holz auf (Abb. 17a–d). Radiale Zellmessungen lassen in einigen Stämmen einen rhythmischen Wechsel von Früh- und Spätholz erkennen (Abb. 17e), der auf die Existenz echter Jahresringe hindeutet. Diese Annahme wird ferner durch die eingipfelige Verteilung der Jahresringdurchmesser gestützt (Abb. 17f). Die Jahresringe weisen ein hohes Frühholz/Spätholz-Verhältnis sowie scharfe Ringgrenzen auf und entsprechen damit den Typ-1-Baumringen von Luthardt et al. (2017). Einige der Winnweiler-Kieselhölzer enthalten Jahresring-Sequenzen aus 33–111 Ringen, die weitere paläoökologische Daten aus Ringbreitenmessungen ermöglichen (Tab. 4). Im Allgemeinen sind die Ringbreiten sehr variabel und reichen von 0,3 bis 10 mm. Die mittlere Ringbreite hängt offensichtlich vom Stammdurchmesser ab: große, dm-dicke Stämme zeigen meist Ringbreiten von 2–3,6 mm (Abb. 17a), gegenüber <1 mm breiten Ringen in cm-dicken Achsen (Abb. 17b–d). Einige fossile Stämme sind stark durch Kompressionsholz geprägt, was durch asymmetrisch gebildete Ringe im Querschnitt belegt ist (Abb. 17g). Die sehr variable Ringbreite in den Sequenzen drückt sich auch in erhöhten mittleren Sensitivitäten zwischen 0,45 und 0,62 aus, mit einem Mittelwert aller Sequenzen von 0,52 (Tab. 4).

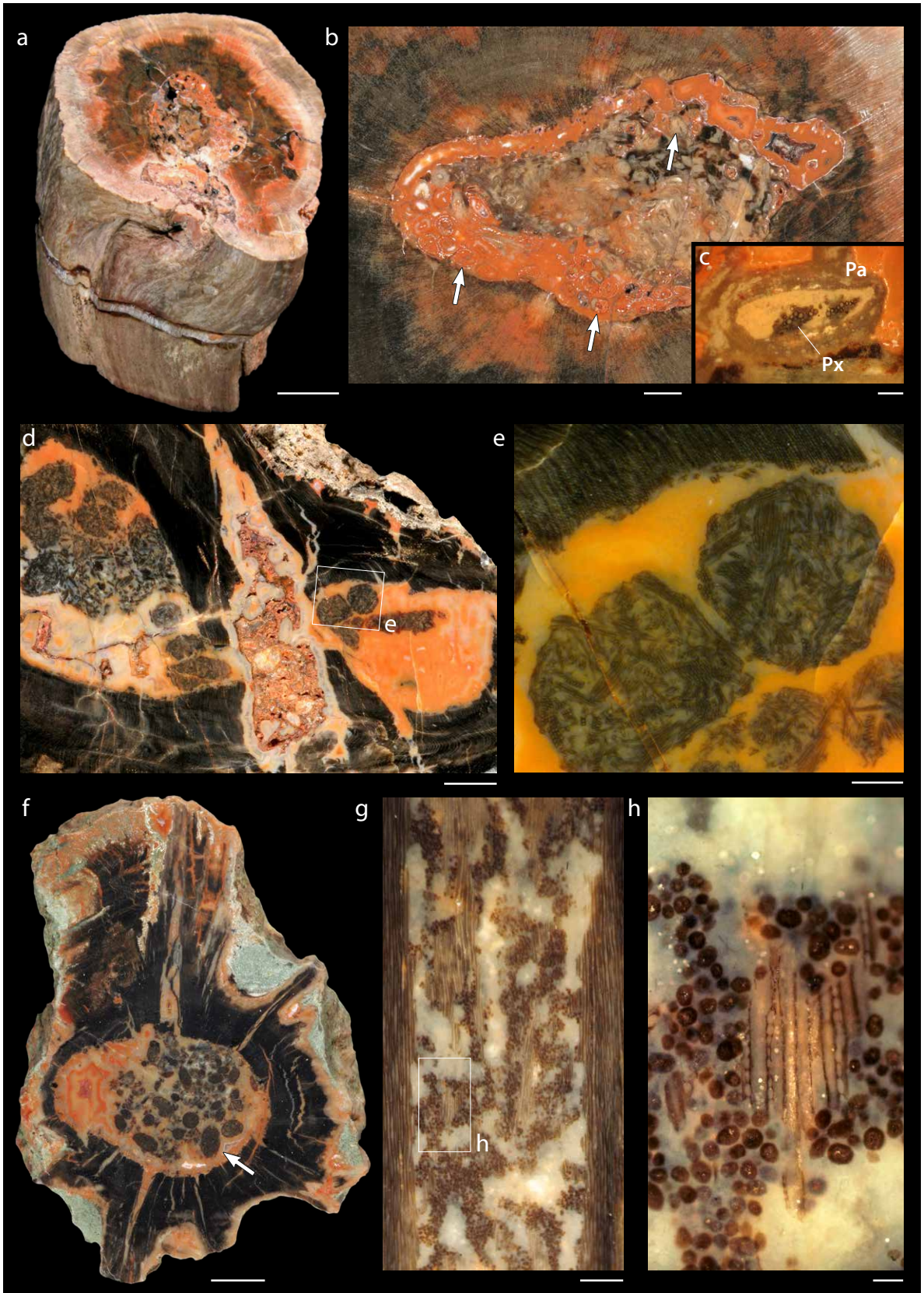
Tabelle 4 | Daten zur Baumring-Analyse.

Objekt (Sammlung)	Zuordnung	Mächtigkeit der Ringabfolge (mm)	Ringanzahl	Mittlere Ringbreite (mm)	Mittlere Sensitivität
K4843 (MfNC)	<i>Tylo dendron</i>	13	39	0,34	0,46
K6323 (MfNC)	<i>Agathoxylon</i>	31	34	0,92	0,56
Khh 2 (RN)	<i>Agathoxylon</i>	93	46	2,06	0,53
K6328b (MfNC)	<i>Agathoxylon</i>	119	33	3,62	0,62
RNT_01a (RN)	<i>Agathoxylon</i>	200	99	2,02	0,53
RNT_01b (RN)	<i>Agathoxylon</i>	258	111	2,32	0,45

#### 4.3.2 Interspezifische Interaktionen

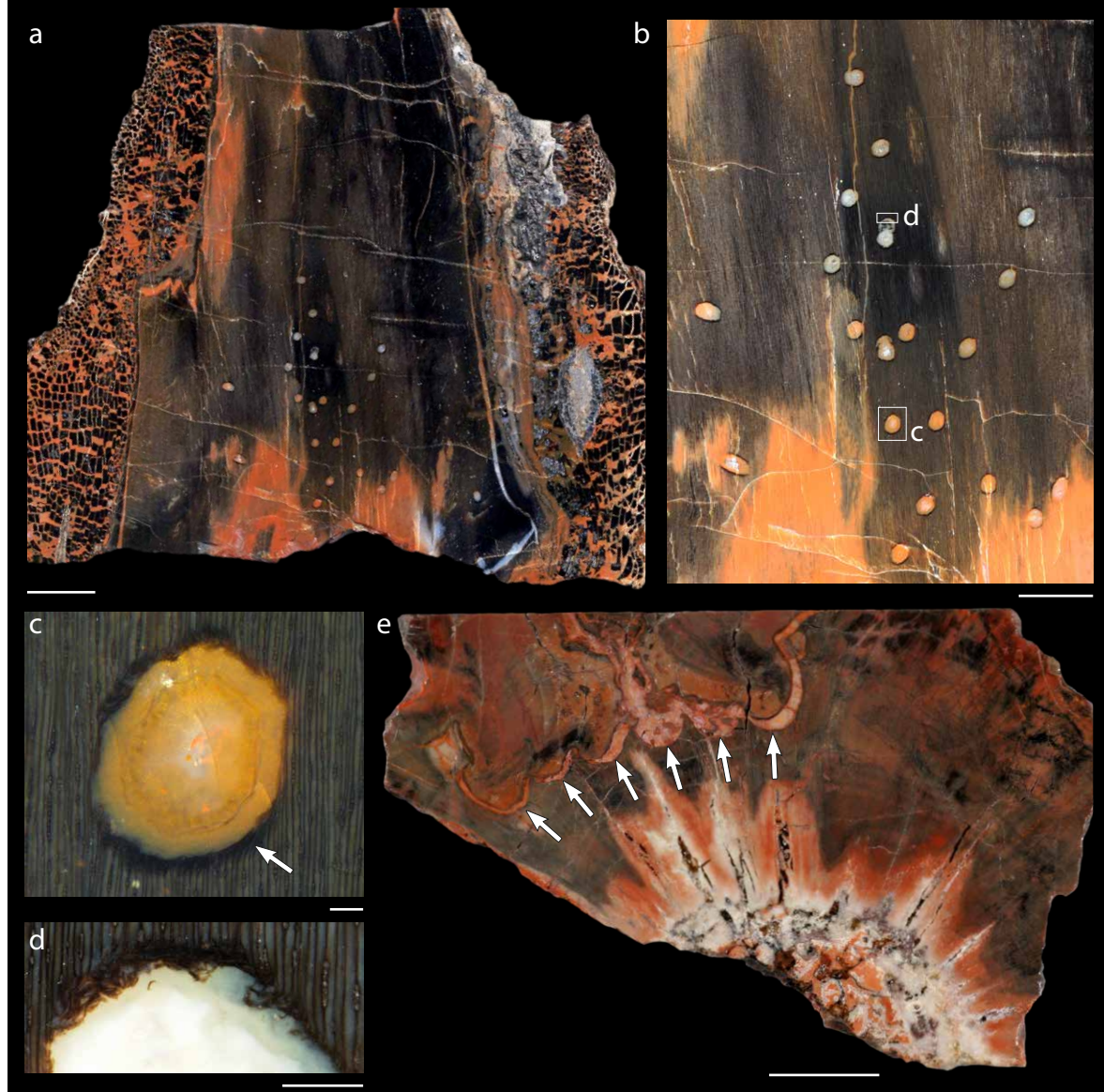
Neben den Jahresringen liefern die Winnweiler-Kieselhölzer auch Belege für die Interaktionen zwischen Tieren und Pflanzen sowie zwischen unterschiedlichen Pflanzen. Ein Beispiel für Letztere ist ein versteinertes Cordaiten-Stamm, bei dem der zentrale Teil durch orangefarbenen Chalzedon ersetzt wurde (Abb. 18a–c). Im Chalzedon eingeschlossen ist ein Bündel zahlreicher Wurzeln, die jeweils einen runden oder ovalen Querschnitt aufweisen, bei Durchmessern von 0,5 bis 1,3 mm (Abb. 18b). Die meisten Wurzeln sind subparallel zum Stamm ausgerichtet

**Abb. 17** | Jahresringe der Winnweiler-Kieselhölzer. **a–d** – Ringdurchmesser in Abhängigkeit von der Achsengröße: weitständige Jahresringe in größeren Stämmen (**a**) gegenüber sehr schmalen Jahresringen in kleinen Achsen (**b–d**). **e** – Tracheidogramm der Jahresringsequenz R2–R4 aus **d** (Spätholzanteil grün). **f** – Histogramm der Jahresringe verschiedener Stämme mit rechtsschiefer, eingipfliger Verteilung der Ringdurchmesser. **g** – Kieselholz mit Kompressionsholz und asymmetrischen Ringen, quer. Der Pfeil deutet auf auskeilende Jahresringe. Alle coll. MfNC, K6328a (**a**), K4843 (**b–d**), K6323 (**g**). Maßstäbe: 20 mm (**a, b**), 1 mm (**c**), 500 µm (**d**), 2 mm (**g**).



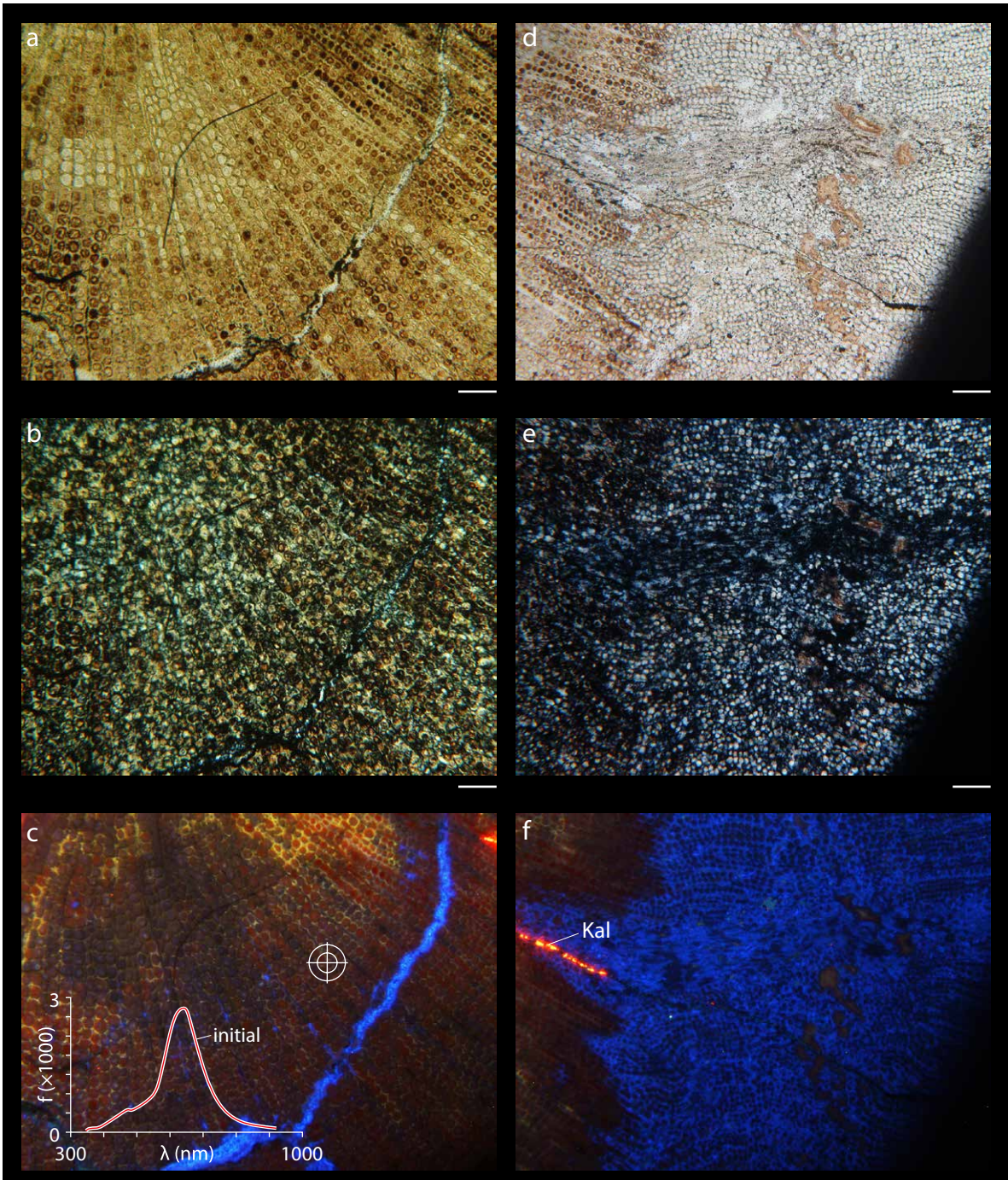
**Abb. 18** Fossile Zeugnisse interspezifischer Interaktionen aus Winnweiler. **a–c** – Cordait (**a**) mit Farnwurzeln (Pfeile) im Zentrum (**b, c**). **d–f** – Koprolithen im Holz (**d, e**) und Zentrum (**f**) von Stammquerschnitten. **g, h** – Mikro-Koprolithen im Holz, tangential. Alle coll. RN, SN 010k F2.1 (**a–c**), SN 030 F1.0 (**d, e**), SN 032 F1.0 (**f**), SN 013 F2.1 (**g, h**). Maßstäbe: 10 mm (**a**), 2 mm (**b, d**), 200  $\mu\text{m}$  (**c**), 500  $\mu\text{m}$  (**e, g**), 5 mm (**f**), 20  $\mu\text{m}$  (**h**).

**Abb. 19** Spurenfossilien im Kieselholz. **a–d** – Fossiles Holz mit Bohrgängen, tangential. Dunkler Saum mit deformierten Zellen (Pfeil in **c**). Coll. RN, SN 033b F3.0. **e** – Kieselholz mit sekundären Bohrgängen (Pfeile) des Typs *Pectichnus multicylindricus* (Feng et al. 2019), quer. Coll. MfNC, K6674c. Maßstäbe: 10 mm (**a, e**), 5 mm (**b**), 200  $\mu\text{m}$  (**c, d**).

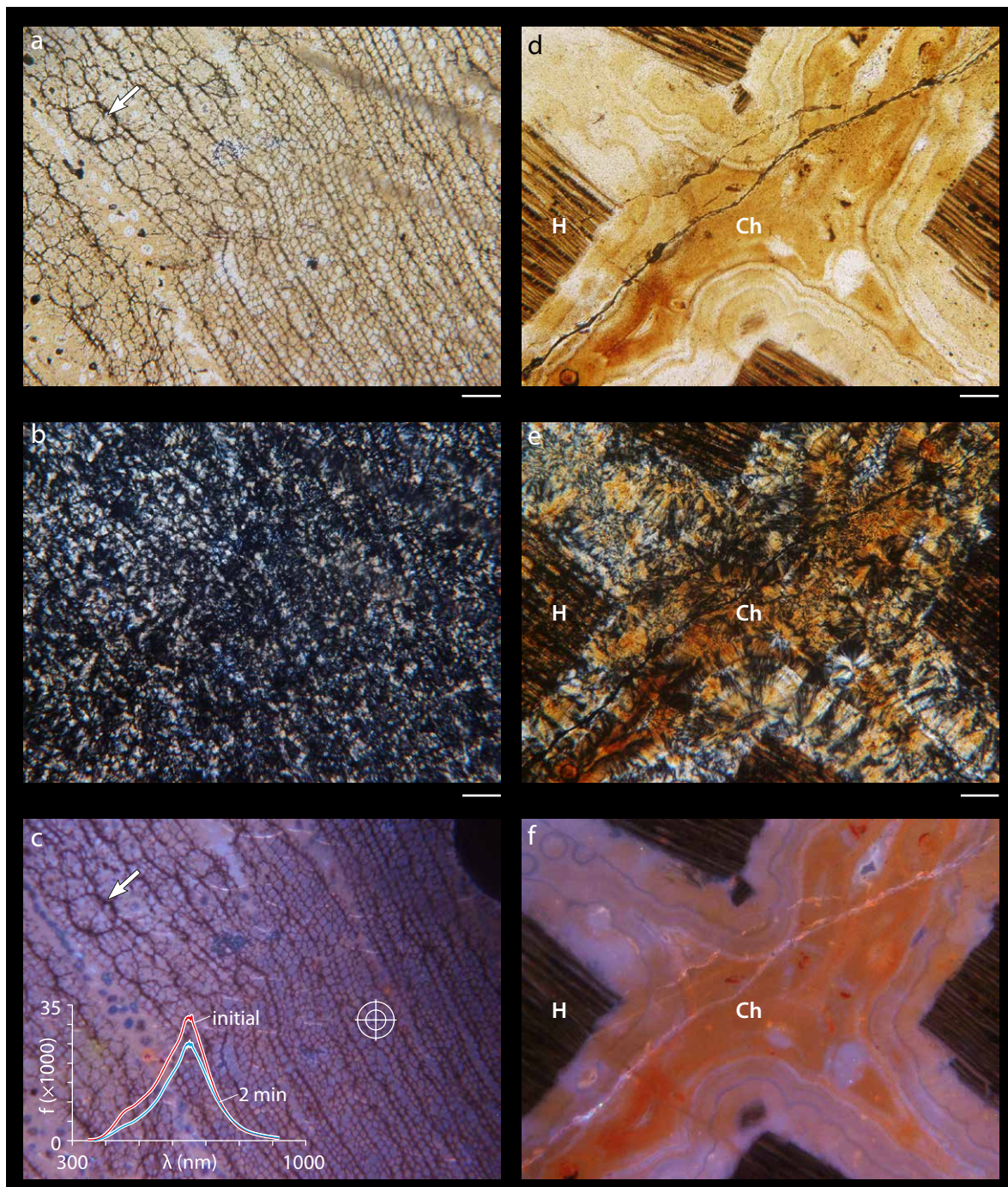


und bestehen anatomisch aus einer parenchymatischen Rinde, die Reste des exarchen Primärxylems umschließt (Abb. 18c). Aufgrund dieser Struktur und der in einigen Wurzeln erhaltenen diarchen Leitbündel vermuteten Noll et al. (2004) eine farnartige Natur.

Im Vergleich zu Interaktionen zwischen Pflanzen sind die fossilen Belege für Tier-Pflanze-Interaktionen häufiger, da mehrere versteinerte Stämme Strukturen enthalten, die mit Lebensvorgängen von Tieren in Verbindung stehen. Dazu gehören Koprolithen und Fraßspuren. Die meist dunklen Koprolithen bilden lokale Ansammlungen in den Geweben und haben eine kugelförmige bis gedrungen spindelförmige Geometrie, wie ihre meist kreis-



**Abb. 20** | Kompakt verkieselter Holzquerschnitt im linear-polarisierten (**a, d**) und gekreuzt-polarisierten (**b, e**) Durchlicht sowie unter KL (**c, f**). Die Achse zeigt eine relativ scharfe Trennung in eine intakte Kernzone mit roter und gelber KL (**a–c**) und einen Saum mit schlechterer Gewebeerhaltung und blauer KL (**d–f**). Das Fadenkreuz markiert den Messpunkt für das Spektrogramm, das zwei Gipfel bei 450–480 nm (blau) und 650 nm (rot) zeigt. Der Kurvenverlauf lässt auch ein gelbes Signal bei 580 nm vermuten. Am Messpunkt zeigen die Lumenfüllungen eine rote KL, während die Zellwände eine gelbe KL besitzen und nahegelegene Parenchymstrahlen blau lumineszieren. Coll. MfNC, K6556DS. Maßstäbe: 200 µm. Kal – Kalzit.



**Abb. 21** Fossile Hölzer in Block-Riss-Erhaltung im linear-polarisierten (a, d) und gekreuzt-polarisierten (b, e) Durchlicht sowie unter KL (c, f). Ansichten im Querschnitt (a–c) und Tangentialschnitt (d–f). Beachte die nahezu einheitlich violette KL von verkieselten Geweben (c) und Rissfüllungen (f) und die Deformation von Geweben (Pfeil in c). Das Fadenkreuz markiert den Messpunkt für das Spektrogramm, dass für die violette KL eine Zusammensetzung aus einem blauen (450 nm) und roten Signal (650 nm) belegt. Alle coll. MfNC, K6404-DS2 (a–c), K6404-DS4 (d–f). Maßstäbe: 200 µm. Für Abkürzungen siehe Abb. 11.

runden Umriss im Anschliff nahelegen (Abb. 18d–h). Hinsichtlich der Größe und der inneren Struktur lassen sich zwei Typen von Koprolithen unterscheiden. Einerseits enthalten die Stämme Koprolithen mit einem Durchmesser von 1,5 bis 3,0 mm, die aus dicht gepackten und chaotisch orientierten Holz-Fragmenten bestehen (Abb. 18d–f). In diesen Fragmenten ist die Zellstruktur gut erhalten, und die Tracheiden behielten ihre relative Position zueinander bei. Andererseits gibt es kleinere Koprolithen mit Durchmessern von 10 bis 20 µm und einer sehr feinkörnigen, homogenen Internstruktur (Abb. 18g, h). Unabhängig von ihrer Art sind die Koprolithen immer mit mechanischen Schadstrukturen im umgebenden Gewebe verbunden, z. B. Taschen im Holz, die von gebrochenen Tracheiden umrahmt werden (Abb. 18d). Darüber hinaus nehmen die Koprolithen auch zentrale Positionen in den versteinerten Stämmen ein und treten dort auf, wo sich früher das Mark befand (Abb. 18f).

Die Fraßspuren bestehen aus zylindrischen Gängen im Holz mit Durchmessern von etwa 1 mm (Abb. 19). In den fossilen Stämmen von Winnweiler sind zwei Typen dokumentiert: 1. einzelne Bohrgänge, die teils senkrecht zur Pflanzenachse ausgerichtet sind (Abb. 19a–d); 2. komplexe Gangsysteme. Im letzteren Fall dringt ein Hauptbohrgang von außen in radialer oder tangentialer Richtung in den Stamm ein. Von diesem zweigen im Holz sekundäre Bohrgänge ab, die den Stamm in axialer Richtung durchziehen. Im Stammquerschnitt nehmen die sekundären Bohrgänge eine konzentrische Anordnung um das Stammzentrum ein (Abb. 19e). Feng et al. (2019) definierten diese charakteristische Fraßgang-Architektur als Ichnospezies *Pectichnus multicylindricus*. Die Autoren schlussfolgerten, dass sich *P. multicylindricus* in noch lebenden Bäumen gebildet haben muss, basierend auf vom Kambium und von den Markstrahlen ausgehenden Heilgeweben an den Winnweiler-Spurenfossilien, die Wundreaktionen des Baumes darstellen. Solche Wundreaktionsgewebe (Kallus) begleiten auch die einzelnen Bohrgänge in den Winnweiler-Kieselhölzern, was durch dunkle, 100 µm mächtige Säume angezeigt wird (Abb. 19c, d).

#### 4.4 Quarz-Spektroskopie

Die KL-Charakteristik der Winnweiler-Kieselhölzer wurde bereits von Trümper et al. (2018) kurz dargestellt, und diese Resultate werden hier durch zusätzliche Daten verifiziert. Allgemein ist die KL der fossilen Stämme so differenziert wie ihre vielfältige Erhaltung und hängt offenbar vom Verkieselungstyp ab. In kompakt verkieselten Hölzern unterscheiden sich gut erhaltene Gewebe deutlich von schlechter erhaltenen Zellpartien (Abb. 20). Wo die Zellstrukturen weitgehend intakt geblieben sind (Abb. 20a–c), ist jede Zelle mit kryptokristallinem Quarz gefüllt, der im gekreuzt polarisierten Durchlicht bräunliche Interferenzfarben und eine konzentrische Zonierung aufweist (Abb. 20b). Die entsprechenden KL-Spektren sind gelb und rot und werden den Emissionsbanden bei 580 und 650 nm zugeordnet, basierend auf KL-Spektrogrammen (Abb. 20c). Rote und gelbe KL zeigen ein unterschiedliches Vorkommen, wobei die erste auf Quarz innerhalb der Zelllumen beschränkt ist und die zweite die ehemaligen Zellwände bestimmt (Abb. 20c). Die schlechter erhaltenen Gewebepartien hingegen fallen durch homogene, kurzlebige blaue KL der 450–480-nm-Emissionsbande auf (Abb. 20d–f). Gekreuzt polarisierte Durchlichtaufnahmen im Querschnitt (Abb. 20e) belegen, dass jede Zelle von einem Kristall eingenommen wird, der die für Quarz typische graue Interferenzfarbe erster Ordnung aufweist. Frakturen, die die Stämme durchdringen, wurden entweder mit Quarz gefüllt, der dieselbe blaue KL aufweist wie die umgebenden, schlechter erhaltenen verkieselten Gewebe (Abb. 20c), oder mit Kalzit, der eine leuchtend orangefarbene KL der 620-nm-Emissionsbande besitzt (Abb. 20f).

Im Vergleich zu den kompakten Verkieselungen zeigen die Block-Riss-Verkieselungen sowohl in den Geweben als auch in den Rissfüllungen eine nahezu homogene KL (Abb. 21). Spektrogramme offenbaren, dass sich diese KL aus zwei Signalen zusammensetzt: eine vorherrschende rote KL der 650-nm-Emissionsbande, die von einer schwächeren, blauen KL der 450–480-nm-Emissionsbande überlagert wird (Abb. 21c). Die Überlagerung beider Signale verleiht den Block-Riss-Hölzern eine violette KL (Abb. 21c, f). Dabei erzeugen wechselnde Intensitäten der roten und blauen KL-Signale geringfügige Variationen der violetten KL, wie beispielsweise in den Rissfüllungen (Abb. 21f).

## 5 Diskussion

### 5.1 Fossilwerdung der Winnweiler-Hölzer

Unter den spätpaläozoischen Fundstellen nimmt der Winnweiler-Fundkomplex eine gewisse Sonderstellung ein, die sich aus dem zunächst widersprüchlich erscheinenden, gemeinsamen Vorkommen gut erhaltener Zell-

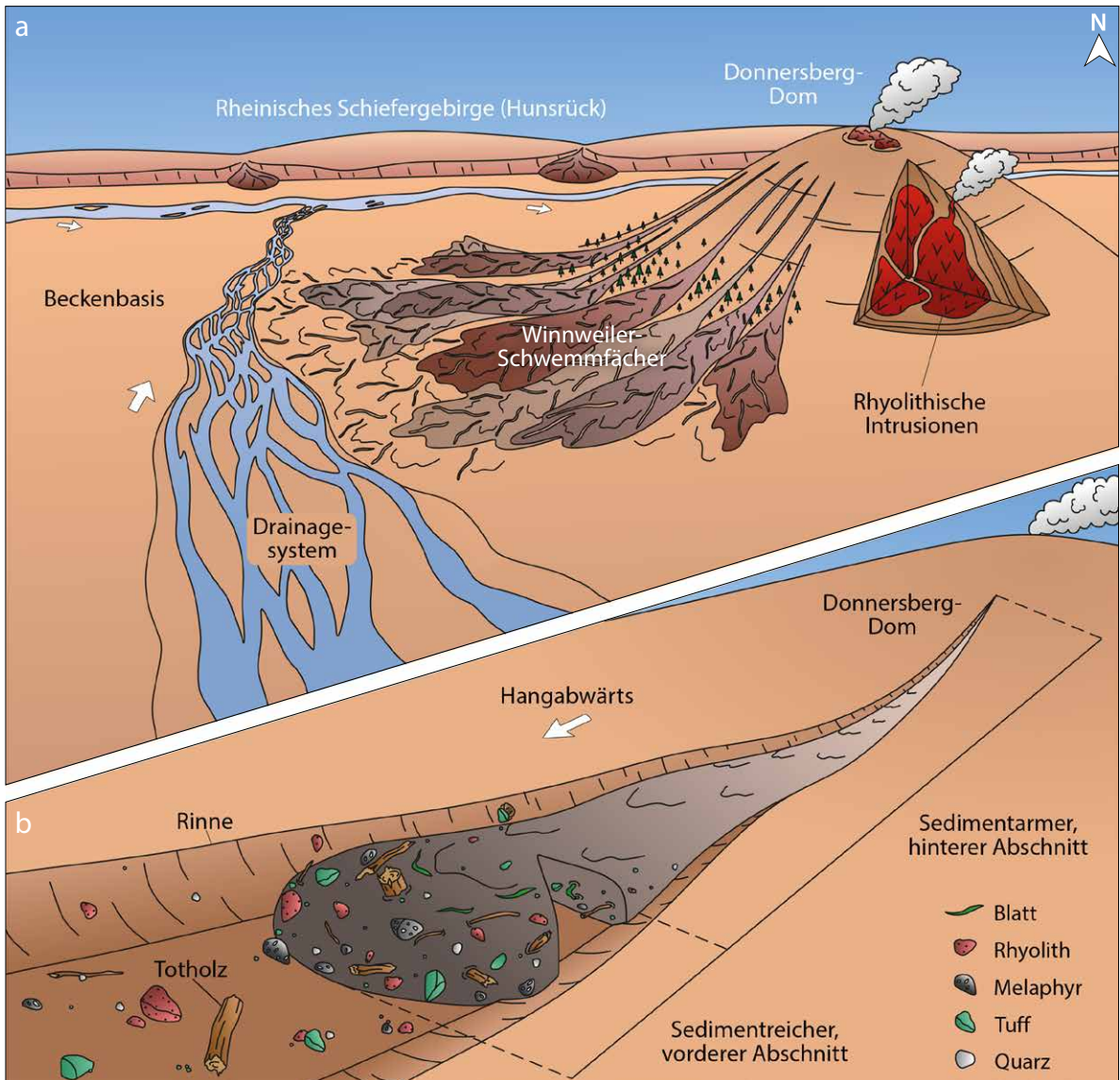


strukturen und grobklastischer Wirtsgesteine ergibt. Wie die Grabung Zuckerwald jedoch gezeigt hat, vermitteln die Feldaufsammlungen ein stark verzerrtes Bild der Fossilgemeinschaften in den permischen Sedimenten. In letzteren sind die Stämme oft nur zum Teil kompakt verkieselt, mit Übergängen zu Steinkern-Erhaltungen und begleitet von Abdruckfossilien (Abb. 8, 12). Von dieser paläontologischen und taphonomischen Vielfalt bleiben nach Verwitterung und Umlagerung im Fundgebiet oft nur die verkieselten Bestandteile übrig, die sich im Mutterboden anschließend passiv anreicherten. Folglich täuschen viele Sammlungen nur die Dominanz von Verkieselungen im Winnweiler-Fundkomplex vor, und viele Exemplare repräsentieren sehr wahrscheinlich Teile größerer Fossilien. Von diesen Verzerrungen müssen wir allerdings das Verhältnis von Koniferen zu Cordaiten ausnehmen, da eine verwitterungsbedingte Selektion nach Pflanzengruppen unter den Verkieselungen unwahrscheinlich ist. Entsprechend ist anzunehmen, dass die Koniferen auch in den Fossilgemeinschaften deutlich häufiger vorkommen als die Cordaiten.

Das Zuckerwald-Profil dokumentiert einen mehrfach und in gleicher Weise erfolgten Ablagerungsprozess: Rinnen, deren Auffüllungen den Übergang von sedimentreichen Schüttungen (Dmm, Kmm) zu wässrigen Strömungen bei abnehmender Wassertiefe (Sf, St; Abb. 6e) widerspiegeln. Dieser Charakter scheint zunächst auf zwei genetisch unabhängige Strömungsereignisse in den Rinnen hinzuweisen. Allerdings widersprechen einige lithologische und biostratinomische Merkmale der Zuckerwald-Ablagerungen der Annahme zweier genetisch und zeitlich getrennter Strömungsereignisse: 1. der unscharfe Übergang von den basalen grobkörnigen Sedimenten in die darüber liegenden Sandsteine (Abb. 7b), 2. die fossilen Stämme, die sich von den ersteren in die letzteren erstrecken (Abb. 8b), und 3. die Anreicherung von Pflanzenresten am Übergang basaler Grobklastit/Sandstein (Abb. 6e). Diese Argumente deuten eher auf eine zeitlich enge Abfolge oder gar einen kontinuierlichen Übergang von sedimentreicher zu wässriger Strömung in den Rinnen hin. Sedimentäre Sukzessionen wie die des Zuckerwald-Profiles sind aus Experimenten und sowohl von fossilen als auch rezenten Schwemmfächersystemen dokumentiert (Costa 1984, Iverson 1997, Sohn et al., 1999, Iverson et al. 2010). Die genannten Studien zeigten, dass sich Schuttströme während ihres Transports in einen sedimentreichen, grobklastischen vorderen Abschnitt und einen verdünnten, feinkörnigeren hinteren Abschnitt aufteilen können (Abb. 22b). Diese Zweiteilung resultiert aus der höheren Abwärtsgeschwindigkeit der größeren Körner, weshalb sich diese Kornfraktion an der Front anreichert (Johnson et al. 2012, Turnbull et al. 2015). In der Konsequenz bildet der sedimentreiche, vordere Abschnitt mit abnehmender Transportgeschwindigkeit die initiale, grobkörnige Füllung der Rinne, gefolgt von Sanden, die aus der nachfolgenden, verdünnten Strömung abgesetzt werden. Aufgrund der für diesen Prozess typischen Sedimentarchitekturen schlussfolgern wir, dass die Zuckerwald-Ablagerungen ebenfalls durch zweigeteilte Schuttströme gebildet wurden, wahrscheinlich in einer alluvialen Fächerumgebung (Abb. 22). Dieses Ablagerungsmodell gilt möglicherweise für den gesamten Winnweiler-Fundkomplex, da ähnliche Lithologien wie im Zuckerwald-Profil auch in temporären Aufschlüssen an anderen Orten gefunden wurden (Hubert Bieser/Worms, pers. Mitt., und eigene Beobachtungen).

Massive bis undeutlich horizontal stratifizierte Diamiktite (Dmm, Abb. 7a, b), verschieden orientierte fossile Stämme (Abb. 9) und nicht deformierte, schlanke Holzachsen (Abb. 8a) spiegeln die wenig turbulente, zähflüssige Konsistenz der einst sedimentreichen Schuttstromfront wider (Enos 1977). In rezenten Schuttströmen kann der sedimentreiche, vordere Abschnitt dichte Holzmassen führen, wobei die Strömungsoberfläche mit Holzstücken dicht gepanzert ist (Lancaster et al. 2003). Die Anreicherung von Pflanzenmaterial an der Schuttstromfront resultiert aus Biomasse, die am Rinnenboden aufgenommen und entlang der Strömungsfront transportiert werden. Ein ähnliches Modell für die Rekrutierung und Anreicherung von Holzschutt ist auch für die Winnweiler-Schuttströme in Betracht zu ziehen, angesichts der Konzentration von Pflanzenfossilien am Top der fossilen Zuckerwald-Grobklastite (Abb. 6e, 22b). Folglich könnten die fossilen Stämme und Achsen zumindest teilweise Tothölzer darstellen, die aus dem ehemaligen Einzugsgebiet der Winnweiler-Schutfächer gewonnen wurden. Für die Einbettung von Totholz spricht auch das für die Winnweiler-Stämme typische Fehlen von Rindengewebe sowie die Besiedlung von Cordaitenstämmen durch Farne (Abb. 18a, b). Schlanke, hölzerne Achsen (Abb. 8a), plastisch verformte Blätter (Abb. 8d) und häufig erhaltenes Parenchym (Abb. 11, 12, 15) deuten jedoch darauf hin, dass auch „frische“ Pflanzenreste oder sogar lebende Pflanzen in die Schuttströme gelangten. Die Sedimente von Winnweiler bezogen ihre Biomasse folglich von diversen Pflanzengemeinschaften, die zu unterschiedlichen Zeiten im Einzugsgebiet existierten. Es handelt sich bei den Abfolgen somit um zeitlich kondensierte Fossilvergesellschaftungen (siehe Kowalewski 1996).

Die Fossilisation der Winnweiler-Pflanzenreste folgte ihrer raschen Einbettung in vulkaniklastischen Sedimenten.



**Abb. 22** | Entstehungsmodell für den Winnweiler-Fundkomplex. **a** – Ablagerungsraum in Schwemmfächern am SW-Rand des Donnersberg-Doms. **b** – Transport der Winnweiler-Floren in Schuttströmen, deren Sedimentgehalt an der Strömungsfront am größten ist. Die weißen Pfeile zeigen die Transportrichtungen an.

Die gemeinsame dreidimensionale Erhaltung von Achsen und sogar Blättern (Abb. 8c, d) dokumentiert jedoch, dass die Pflanzenreste kaum kompaktierten, was auf eine frühdiaagenetische Verfestigung der alluvialen Sedimente hindeutet. An rezenten Schuttstromablagerungen aus Südchina wiesen He et al. (2016) experimentell nach, dass die Verfestigung innerhalb weniger Tage erfolgt. In dieser Zeit verloren die Sedimente nur 2,8 bis 3 % ihrer ursprünglichen Mächtigkeit. Außerdem wurde festgestellt, dass sich die Ablagerungen rascher verfestigen, sobald sie durchlässige Sande überlagern, da diese die Entwässerung der Schuttstromablagerungen unterstützen (He et al. 2016). Angesichts dieses Zusammenhangs von Drainage und Sedimentverfestigung in Schuttstächen ist eine einst rasche Verfestigung der heute als Sandsteine und Konglomerate vorliegenden Zuckerwald-Sedimente wahrscheinlich, was zuletzt auch die dreidimensionale Erhaltung der Pflanzenreste begünstigte.

Die Mineralisation der Pflanzenreste erfolgte kurz nach oder während der frühdiaagenetischen Verfestigung der Sedimente, wie die gut erhaltenen Zellstrukturen, einschließlich des zarten Markparenchyms, nahelegen (Abb. 10g, 11, 12f). Die verbreiteten Übergänge zwischen Steinkernen und Strukturhaltungen (Abb. 8a, 12c) sowie die

differenzierte KL (Abb. 20, 21) weisen jedoch darauf hin, dass die Pflanzenreste offenbar unvollständig und schrittweise verkieselten. Parallel dazu schritt die Zersetzung der Gewebe voran, was den Zerfall und die Verformung von Geweben (Abb. 10f–h) und den vollständigen Ersatz der Zellstrukturen durch Quarz erklärt (Mustoe 2017). Die Bildung der eigentümlichen Block-Riss-Erhaltungen (Abb. 10b–e) ist auf den Zeitraum nach der Einbettung zu datieren und wurde während der Mineralisation abgeschlossen. Dieses Modell stützt sich darauf, dass die lockere, blockige Struktur dem Holz nur eine geringe Scherfestigkeit verlieh, die von den wirkenden Kräften in den Winnweiler Schuttströmen leicht hätte überwunden werden können. Mit anderen Worten: Hätten sich die Holzpolyeder bereits vor der Ablagerung gebildet, wären sie durch den Transport stärker verschoben und voneinander gelöst worden. Die Holzblöcke blieben jedoch in ihrer ursprünglichen anatomischen Ausrichtung erhalten und behielten ihre relative Position zueinander bei. Aufgrund der beiden letztgenannten Merkmale und der mit Chalzedon gefüllten Brüche (Abb. 10d) schlussfolgern wir daher, dass die Block-Riss-Erhaltung in Winnweiler auf eine Schrumpfung der Gewebe nach Einbettung zurückzuführen ist. Dieses Modell wird durch Schrumpfungsstrukturen belegt, die jüngst in den Winnweiler-Hölzern umfangreich dokumentiert wurden (Rößler et al. 2021). Damit widerlegen unsere Ergebnisse die frühere Interpretation der Block-Riss-Hölzer als Holzkohlen, die bei Waldbränden entstanden sein sollen (Uhl et al. 2004). Was die Schrumpfungursachen betrifft, können drei Prozesse den Volumenverlust von Hölzern in gut drainierten Schuttstromablagerungen herbeiführen: mikrobieller Zerfall und Entwässerung (Peck 1957, Hoffmann 1986, Blanchette 1995, Babínski et al. 2019) sowie die Volumenreduktion während der Verkieselung (siehe Wellmann et al. 2006, Kerp et al. 2013). Welche der drei Prozesse bzw. deren Wechselwirkungen in Winnweiler wirkten, kann in dieser Studie jedoch nicht beantwortet werden.

Bezüglich des schrittweisen Versteinerungsprozesses lassen die KL-Spektren und ihre Vorkommen in den Kieselhölzern Rückschlüsse auf die relative Abfolge zu. Demnach stellen gut erhaltene versteinerte Zellstrukturen mit roter und gelber KL (Abb. 20c) wahrscheinlich Gewebe dar, die zuerst verkieselte wurden. Diese Schlussfolgerung ergibt sich auch daraus, dass die blaue KL fast ausschließlich auf Gewebe beschränkt ist, die mit ihrer Erhaltung auf fortgeschrittenen organischen Zerfall hinweisen (Abb. 20 f). Darüber hinaus beweist blau lumineszierender Quarz in Frakturen, die Zellstrukturen mit roter und gelber KL durchschneiden (Abb. 20c), dass die blaue KL für eine spätere Verkieselungsphase steht. Die kompakten Verkieselungen (Abb. 20) deuten also auf einen mindestens zweiphasigen Versteinerungsprozess hin, mit roter und gelber KL in der ersten und blauer KL in der zweiten Phase. Die rote KL der 650 nm-Emissionsbande resultiert aus nicht Brücken bildenden Sauerstoffzentren (Siegel & Marrone 1981, Götze et al. 2001). Die gelbe KL der 580-nm-Emissionsbande deutet dagegen auf eine schnelle Quarzkristallisation bei niedrigthermalen Bedingungen in einer sauerstoffarmen Umgebung hin (Götze et al. 2015). Trümper et al. (2018) stellten fest, dass gelbe KL typisch für initial verkieselte Gewebe ist, und vermuteten, dass die Sauerstoffarmut den organischen Zerfall der eingebetteten Hölzer widerspiegelt. Das bevorzugte Auftreten von roter KL in Verkieselungen vulkanogener Sedimente (Trümper et al. 2018) sowie das für Rhyolith-Achate charakteristische, gleichzeitige Auftreten von roter und gelber KL (Götze et al. 1999) könnte auf eine vulkanische Kieselsäure-Quelle hindeuten. In Anbetracht der Zusammensetzung der Winnweiler-Sedimente (Abb. 8e–h) und ihres geologischen Hintergrunds gehen wir davon aus, dass die reichlich vorhandenen Vulkanit- und Pyroklastit-Gerölle und der synsedimentäre Vulkanismus die Kieselsäure für die initiale Versteinerung zur Verfügung stellten. Dagegen tritt die kurzlebige blaue KL der 450–480 nm-Emissionsbande (Abb. 20f) bevorzugt in hydrothermaleem Quarz auf (Götze et al. 2001), und ihre Abschwächung mit fortschreitender Bestrahlung resultiert aus der Neutralisation von Alkalimetall-Ionen im Quarz durch die eintreffenden Elektronen (Ramseyer & Mullis 1990, Perny et al. 1992). In Kieselhölzern charakterisiert blaue KL vor allem jene Gewebe, die erst nach der initialen Mineralisation verkieselte wurde (Trümper et al. 2018). Eine violette KL wie in den Block-Riss-Hölzern aus Winnweiler (Abb. 21) ist andernorts bislang nur von Verkieselungen aus Sedimenten bekannt, deren Ablagerung wenig oder gar nicht von Vulkanismus beeinflusst wurde (Trümper et al. 2018, 2020d). Beispielsweise dokumentierten Trümper et al. (2020d) die violette KL sowohl in fossilen Stämmen als auch in assoziierten Grundwasser-Verkieselungen (Silcrettes) der Kieselholz-Lagerstätte von Tocantins, Brasilien. Dementsprechend würde Quarz mit einer zusammengesetzten, violetten KL aus Kieselsäure führendem Grundwasser gefällt werden – was schlussendlich auch auf die Block-Riss-Verkieselungen von Winnweiler zutreffen könnte. Ob die Verkieselung der Block-Riss-Hölzer aber mit der kurzlebigen blauen KL in den kompakt verkieselten Hölzern zusammenhing oder ein eigenständiges Versteinerungsstadium darstellt, kann nicht beantwortet werden. Zumindest gilt die stufenweise Versteinerung der Winnweiler-Kieselhölzer als eine wesentliche Ursache für das aus diesem Fundkomplex dokumentierte Erhaltungsspektrum.

## 5.2 Herkunft der Pflanzen

Aussagen zur Herkunft alluvialer und fluviatiler Pflanzen-Taphozöosen verbleiben oft mehrdeutig, und ihre Ableitung erfordert die ganzheitliche Berücksichtigung paläontologischer, taphonomischer und sedimentologischer Daten (Gastaldo et al. 1987, 1996, Greenwood 1991, McLoughlin 1993, Fielding & Alexander 2001, Bashforth et al. 2010, 2014, Trümper et al. 2020a, b). Obwohl solche Überlegungen von großräumigen Studien an Sedimentabfolgen profitieren, können auch kleinräumige Aufschlüsse, wie die Grabung Zuckerwald, die Herkunft ihrer fossilführenden Schichten erhellen. Beispielsweise zeichnen sich die Winnweiler-Ablagerungen durch eine zunächst sehr widersprüchliche Petrographie aus: sehr gut gerundete Vulkanit-Gerölle neben unregelmäßig geformten bis kantigen Tuffklasten, die eine vergleichbare Härte gegenüber mechanischen Einwirkungen aufweisen (Abb. 8e–g). Weiterhin gibt es sehr gut gerundete Quarzgerölle (Abb. 7c), die auf fortgeschrittene Abrollung hinweisen, allerdings in Schuttstrom-Sedimenten auftreten, die mit ihrer Architektur und ihrem hohen Anteil an Gesteins-Klasten eine liefergebietsnahe Ablagerung anzeigen (Abb. 6e). Im Gegensatz zu den stark gerundeten SiO<sub>2</sub>-reichen Geröllen nahmen zudem auch unverfestigte Sedimente am Transport teil, wie die unregelmäßig geformten Tuffklasten mit eingepressten Sandkörnern belegen (Abb. 8h). Zusammen mit der Dominanz von Vulkaniten und Pyroklastiten in der Geröllfraktion lässt sich der kontrastreiche Gesteinscharakter nur durch die Aufarbeitung älterer, vorgerundeter sowie unverfestigter Ablagerungen erklären (Dec 1992). Diese älteren Ablagerungen gehörten sehr wahrscheinlich der Donnersberg-Formation selbst an, wie die für diese Formation typische Zusammensetzung der Geröllfraktion in den Winnweiler-Sedimenten dokumentiert: Rhyolithe, Melaphyre, Ignimbrite, Tuffe und Vulkanit-Brekzien. Dagegen fehlen beckenexterne, aus dem Grundgebirge stammende Komponenten. Daraus schließen wir, dass die Winnweiler-Sedimente von einer nahegelegenen, beckeninternen Hochlage stammen, an der die Donnersberg-Formation mit ihren Festgesteinen und noch unverfestigten Tuffen der Erosion ausgesetzt war (Abb. 22a).

Während der Bildung der Winnweiler-Sedimente existierten im Untersuchungsgebiet zwei Typen von Paläoerhebungen: der vulkanische Donnersberg-Dom (Abb. 1b, 22a) und lokale Erhebungen, die an NW–SO streichende Verwerfungen gebunden waren (Henk 1993, Stollhofen 1998, Stollhofen et al. 1999, Lorenz & Haneke 2004). Obwohl es zur Klärung der Herkunft weiterer Aufschlüsse der Winnweiler-Sedimente bedarf, deuten zwei Argumente auf eine Abkunft vom Donnersberg-Dom hin. Zum einen ist das Vorkommen der Winnweiler-Kieselhölzer auf das Verbreitungsgebiet des Rhyolith-Konglomerats beschränkt (Abb. 1b). Obgleich älter als die Kieselhölzer markiert das Rhyolith-Konglomerat das Mindestareal, das durch vom Donnersberg-Dom abgeleitete Sedimente gespeist wurde. Da der Donnersberg-Dom auch nach der Ablagerung des Rhyolith-Konglomerats anwuchs und erodierte (Lorenz & Haneke 2004), könnten die Zuckerwald-Ablagerungen dessen aufgearbeitete, sedimentäre Überdeckung darstellen (Abb. 22a). Zum anderen sprechen die Paläoströmungsdaten der Grabung Zuckerwald für den Donnersberg als Herkunftsgebiet. Die Schwemmfächerablagerungen belegen einen lokalen Sedimenttransport in südliche bzw. südwestliche Richtungen, wie die nach S einfallende Schrägschichtung und die leicht überwiegende SW–NO-Orientierung der fossilen Hölzer dokumentieren (Abb. 9). Mit seiner Lage nordöstlich der Grabung Zuckerwald (Abb. 1b) ist daher der Donnersberg-Dom als Liefergebiet wahrscheinlich. Allerdings sind zur Verifizierung dieses Arguments zukünftig weitere Paläoströmungsmessungen erforderlich, da die Grabung Zuckerwald nur einen kleinräumigen Einblick ermöglicht (Abb. 6a), die darin enthaltenen Rinnen-Elemente einen gewundenen Verlauf andeuten (Abb. 6c–e) und die Transportrichtungsindizes alluvialer Systeme zuweilen stark variieren (Heward 1978, Gastaldo 2004, Shukla 2009).

Zusammenfassend betrachten wir den Donnersberg-Dom als wahrscheinlichen Wuchsort der Pflanzen des Winnweiler-Fundkomplexes (Abb. 22). Als potenzielle Lebensräume dienten neben den Hängen des Doms auch die weniger aktiven Teile der vulkannahen Schwemmfächer, da die reichlich vorhandenen fossilen Wurzeln auf die Erosion bewachsener Flächen hinwiesen. Unabhängig von ihrer genauen Lage handelte es sich bei den Wuchsorten um topographisch erhöhte Areale innerhalb des Beckens und damit um Hochland-Floren im Sinne von Thomas & Cleal (2017). Für den Donnersberg-Dom etwa nehmen Lorenz & Haneke (2004) ein Volumen von 23 km<sup>3</sup> an, bei einer Höhe von 1.000 m über der Beckenbasis.

## 5.3 Bedingungen am Wuchsort

Wie die Diskussion der Fossilwerdung zeigt, bildet der Winnweiler-Fundkomplex keine Lebensgemeinschaft ab. Die Fossilien stellen eher einen Querschnitt der Vegetationstypen dar, die während der Ablagerung der Winn-



**Abb. 23** Bestand der Langlebigen Kiefer (*Pinus longaeva*) im Ancient Bristlecone Pine Forest, Sierra Nevada, östliches Kalifornien. Die niedrigen, unregelmäßigen Wuchsformen sowie die geringe Dichte und Artenvielfalt des Bestands sind Ausdruck geringer Wasserverfügbarkeit und starker Windexposition. Vergleichbare Bedingungen können auch in Teilen des Wuchsraumes der Winnweiler-Floren geherrscht haben. ©Jane Shelby Richardson, Durham/USA, 2010; Lizenz zur öffentlichen Kopie und Weiterverbreitung nach Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported ([www.commonswiki.org/wiki/File:Bristlecone\\_hillside.jpg](http://www.commonswiki.org/wiki/File:Bristlecone_hillside.jpg)).

weiler-Sedimente in dem höhergelegenen Liefergebiet existierte. Die nachfolgenden Schlussfolgerungen zu den Standortbedingungen können sich daher ebenfalls nur auf das Herkunftsgebiet der Ablagerungen beziehen und müssen als Durchschnittangaben zu einem einst stärker differenzierten und zeitlich veränderlichen Wuchsraum verstanden werden.

Die oft scharf begrenzten Baumringe und die eingipfelige, rechtsschiefe Größenverteilung der Jahresring-Dicken (Abb. 17f) weist auf Wachstums- und Ruhephasen der Pflanzen hin, die einander in einem jährlichen Rhythmus abwechselten (Luthardt et al. 2017). Die Baumringe sind also nicht mit unregelmäßigen Zuwachszonen eines monsonalen Klimas mit mehreren Vegetationsperioden pro Jahr vergleichbar (vgl. Ash 1985, Falcon-Lang 1999). Der verbreitete geringe Spätholzanteil ist typisch für trockenheitsbedingte Ruhephasen (Fritts 1971) und weist zusammen mit der paläogeographischen Situation auf Trocken- und Feuchtphasen als Motor der Jahresringbildung hin. Die Pflanzen wuchsen offenbar unter erhöhtem Umweltstress, wie die geringen Ringbreiten (meist 2,0–2,3 mm bei größeren Stämmen; 0,34–0,92 mm bei schmalen Achsen) und die hohe mittlere Sensitivität ( $\bar{\sigma}=0,52$ ) der gemessenen Ringsequenzen anzeigen.

Um den dominierenden Stressfaktor für das Wachstum der Winnweiler-Bäume zu erhellen, lohnt ein Vergleich mit der Fossilagerstätte Chemnitz. Im Kontrast zu den Winnweiler-Kieselhölzern zeigen die fossilen Stämme entsprechender Pflanzengruppen aus Chemnitz im Mittel eine höhere mittlere Ringbreite ( $\bar{\sigma}=2,84$  mm) und eine deutlich geringere mittlere Sensitivität ( $\bar{\sigma}=0,35$ ) (Luthardt et al. 2017). Das Holzwachstum dieser Bäume war folglich weniger ausgeprägten saisonalen Änderungen und einem allgemein geringeren Umweltstress unterworfen, als es in Winnweiler der Fall war. Angesichts des beckenzentralen Wuchsorts mit oberflächennahem Grundwas-

serspiegel und subhumid-saisonalen Klima in Chemnitz (Luthardt et al. 2016), liegt eine geringere Wasserverfügbarkeit als limitierender Umweltfaktor für das Holzwachstum in Winnweiler nahe. Diese Schlussfolgerung wird ferner durch umfangreiche Sensitivitäts-Daten rezenter Wälder von Douglass (1928) untermauert. Folglich entspricht die mittlere Sensitivität der Chemnitzer Stämme derjenigen heutiger Bäume in feuchten Hochlagen ( $\emptyset=0,33$ ), während sich die Werte der Winnweiler-Stämme eher denen trockenerer Standorte nähern ( $\emptyset=0,64$ ; Abb. 23). Der Wassermangel im grundwasserfernen Liefergebiet der Winnweiler-Hölzer ist vermutlich hauptsächlich auf geringe Jahresniederschläge zurückzuführen. Zu den weiteren Hinweisen auf ein Wachstum unter Trockenstress zählen ferner die Dominanz von Koniferen im Winnweiler-Fundkomplex (vgl. Lausberg & Kerp 2000) sowie – möglicherweise – die im lebenden Holz angelegten Fraßspuren, die eine verminderte Widerstandsfähigkeit gegenüber Insekten anzeigen könnten (Abb. 19; Feng et al. 2017).

## 6 Schlussfolgerungen

Autochthonie und Parautochthonie gelten in der Paläobotanik oft als Gütesiegel. Diese Bewertung verzerrt jedoch unsere Wahrnehmung der Vegetation vergangener Erdzeitalter, weshalb eine differenzierte Betrachtung auch allochthon eingebettete Pflanzenreste einschließen muss. Mit multidisziplinären Ansätzen können alluviale und fluviale Pflanzenfossilien nicht nur die Ökosysteme der durch Erosion verloren gegangenen Lebensräume aufklären. Die gemeinsame Betrachtung von Sedimenten und ihrem Fossilinhalt liefert entscheidende Informationen zu Ablagerungsräumen einschließlich ihrer tektono-klimatischen Steuerungsfaktoren und erhellt dadurch auch die Rolle des Lebens in der Evolution unseres Planeten. Die vorliegende Studie rekonstruiert die Fossilisierung und paläoökologische Bedeutung des Winnweiler-Fundkomplexes – ein Vorkommen vor allem anatomisch gut erhaltener Gymnospermen-Hölzer aus dem unteren Perm Südwestdeutschlands. Die Architektur, Zusammensetzung und Biostratonomie der Wirtsgesteine sowie die fossilen Gewebe der Pflanzen stützen die folgenden Schlussfolgerungen:

1. Der Winnweiler-Fundkomplex umfasst fossile Pflanzenreste, die in vulkaniklastischen Sedimenten der oberen Schallodenbach-Subformation (frühes Artinskium, Donnersberg-Formation) des Saar-Nahe-Beckens auftreten.
2. Den Fossilinhalt dominieren Koniferen, gefolgt von Cordaiten, die mit Verkieselungen, Steinkernen und Abdrücken von Wurzeln, Stämmen, Ästen und Blättern belegt sind. Calamiten, Farnlaubige und Dicranophyllen bilden seltene Elemente.
3. Die Pflanzenreste stammen von einer beckeninternen Hochlage, wie dem vulkanischen Donnersberg-Dom, und spiegeln von Koniferen dominierte Pflanzengesellschaften wider, die unter Wassermangel und Umweltstress in einem saisonal-trockenen Klima wuchsen.
4. Starkregenereignisse erzeugten Schuttströme und sedimentreiche Strömungen, in denen Tothölzer und Pflanzen mitgerissen und auf Schwemmfächern eingebettet wurden.
5. Die große Bandbreite an Zerfallsstadien und Erhaltungsformen in den Winnweiler-Pflanzenresten verdanken wir der Kombination aus organischem Zerfall vor der Einbettung, rascher Verfestigung der Sedimente, Schrumpfung der Hölzer nach ihrer Einbettung und schrittweiser, unvollständiger Verkieselung der Gewebe.
6. Durch rezente Verwitterung geht ein Großteil der floristischen und taphonomischen Vielfalt des Winnweiler-Fundkomplexes verloren, sodass sich kompakt verkieselte Hölzer im Mutterboden anreichern.

## Dank

Wir danken der Generaldirektion Kulturelles Erbe Rheinland-Pfalz für die Genehmigung der Grabung Zuckerwald. Besonderer Dank gilt Evgeniy Fridland, Mathias Merbitz (alle Chemnitz), Raimund Rojko (Mönchengladbach) und Sebastian Voigt (Thallichtenberg) für die Unterstützung bei den Geländearbeiten. Weiterhin danken wir William A. DiMichele (Washington D.C.), Anne Förster (Freiberg), Hans Kerp (Münster), Jost Haneke (Mainz), Alexandra Hellwig (Chemnitz), Sandra Niemirowska (Warschau), Hans Peter Schurr (Kaiserslautern) und Harald Stollhofen (Erlangen) für fruchtbare Diskussionen, Literatur oder Anmerkungen zum Manuskript. Hubert Bieser (Worms), Michael Magnus, Anja Obst (beide Freiberg) und Tristan Roscher (Deutschneudorf) übernahmen in bewährter Weise die Dünnschliffpräparation, das Trennschleifen, das Polieren und die Kohlenstoffbedampfung. Ferner danken wir Jens Götze (Freiberg) für die Unterstützung bei der KL-Mikroskopie sowie Evgeniy Potievsky (Chemnitz) für das Layout des Beitrages.

## Literatur

- Anderle, H.-J. (1987): The evolution of the South Hunsrück and Taunus Borderzone. – *Tectonophysics*, **137**: 101–114.
- Atzbach, O. (1975): Geologische Karte von Rheinland-Pfalz 1:25 000. Blatt 6311 Lauterecken. – 1 S.; Mainz (Landesamt für Geologie und Bergbau Rheinland-Pfalz).
- Atzbach, O. (1986): Geologische Karte von Rheinland-Pfalz 1:25 000. Blatt 6411 Wolfstein. – 1 S.; Mainz (Landesamt für Geologie und Bergbau Rheinland-Pfalz).
- Babinski, L., Fabisiak, E., Zborowska, M., Michalska, D. & Prądzyński, W. (2019): Changes in oak wood buried in waterlogged peat: shrinkage as a complementary indicator of the wood degradation rate. – *Eur. J. Wood Wood Prod.*, **77**: 691–703.
- Bashforth, A. R., Cleal, C. J., Gibling, M. R., Falcon-Lang, H. J. & Miller, R. F. (2014): Paleoecology of Early Pennsylvanian vegetation on a seasonally dry tropical landscape (Tynemouth Creek Formation, New Brunswick, Canada). – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **200**: 229–263.
- Bashforth, A. R., Falcon-Lang, H. J. & Gibling, M. R. (2010): Vegetation heterogeneity on a Late Pennsylvanian braided-river plain draining the Variscan Mountains, la Magdalena Coalfield, northwestern Spain. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **292**: 367–390.
- Becker, A. & Schäfer, A. (2020): Isopach maps of Rotliegend formations in the Saar-Nahe Basin (Carboniferous–Permian, SW Germany). – *Erdöl Erdgas Kohle*, **136/2**: 28–34.
- Blanchette, R. A. (1995): Degradation of the lignocellulose complex in wood. – *Can. J. Bot.*, **73**: 999–1010.
- Boy, J. A. & Fichter, J. (1988): Zur Stratigraphie des höheren Rotliegend im Saar-Nahe-Becken (Unter-Perm; SW-Deutschland) und seiner Korrelation mit anderen Gebieten. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **176**: 331–394.
- Boy, J. A., Haneke, J., Kowalczyk, G., Lorenz, V., Schindler, T., Stollhofen, H. & Thum, H. (2012): Rotliegend im Saar-Nahe-Becken, am Taunus-Südrand und im nördlichen Rheingraben – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.; Koordination und Redaktion: H. Lützner & G. Kowalczyk für die Subkommission Perm-Trias): Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervarisische Becken. – *Schriftenr. Dt. Ges. Geowiss.*, **61**: 254–377.
- Boy, J. A. & Schindler, T. (2000): Ökostratigraphische Bioevents im Grenzbereich Stephanium/Autunium (höchstes Karbon) des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland) und benachbarter Gebiete. – *N. Jb. Geol. Paläont.*, **216**: 89–152.
- Boy, J., Steingötter, K. (2005): Geologie von Rheinland-Pfalz. – 400 S.; Mainz (Landesamt für Geologie und Bergbau Rheinland-Pfalz).
- 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.
- Copenheaver, C. A., Pokorski, E. A., Currie, J. E. & Abrams, M. D. (2006): Causation of false ring formation in *Pinus banksiana*: A comparison of age, canopy class, climate and growth rate. – *For. Ecol. Manag.*, **236**: 348–355.
- Costa, J. E. (1984): Physical geomorphology of debris flows. – In: Costa, J. E. & Fleisher, P. J. (Hrsg.): *Developments and applications of geomorphology*, S. 268–313; Berlin (Springer).
- Creber, G. T. (1977): Tree rings: a natural data-storage system. – *Biol. Rev.*, **52/3**: 349–381.
- Dasgupta, P. (2003): Sediment gravity flow – the conceptual problems. – *Earth-Sci. Rev.*, **62**: 265–281.
- Davies, N. S. & Gibling, M. R. (2013): The sedimentary record of Carboniferous rivers: Continuing influence of land plant evolution on alluvial processes and Palaeozoic ecosystems. – *Earth-Sci. Rev.*, **120**: 40–79.
- Dec, T. (1992): Textural characteristics and interpretation of second-cycle, debris-flow-dominated alluvial fans. – *Sed. Geol.*, **77**: 269–296.
- Decombeix, A.-L., Meyer-Berthaud, B., Galtier, J., Talent, J. A. & Mawson, R. (2011): Arborescent lignophytes in the Tournaisian vegetation of Queensland (Australia): Palaeoecological and palaeogeographical significance. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **301**: 39–55.
- Denne, M. P. (1989): Definition of latewood according to Mork (1928). – *IAWA J.*, **10**: 59–62.
- DiMichele, W. A. & Aronson, R. B. (1992): The Pennsylvanian–Permian vegetational transition. – *Evolution*, **46/3**: 807–824.
- DiMichele, W. A., Cecil, C. B., Montañez, I. P. & Falcon-Lang, H. J. (2010): Cyclic changes in Pennsylvanian paleoclimate and effects on floristic dynamics in tropical Pangaea. – *Int. J. Coal Geol.*, **83**: 329–344.
- Douglass, A. E. (1928): Climatic cycles and tree-growth: A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. – 166 S.; Washington D.C. (Carnegie Institution of Washington).
- Enos, P. (1977): Flow regimes in debris flows. – *Sedimentology*, **24**: 133–142.

- Falcon-Lang, H. J. (2003): Late Carboniferous Tropical Dryland Vegetation in an Alluvial-plain Setting, Joggins, Nova Scotia, Canada. – *Palaios*, **18**/3: 197–211.
- Falcon-Lang, H. J. & Bashforth, A. R. (2004): Pennsylvanian uplands were forested by giant cordaitalean trees. – *Geology*, **32**/5: 417–420.
- Feng, Z. (2017): Late Paleozoic plants. – *Curr. Biol.*, **27**: R853–R909.
- Feng, Z., Bertling, M., Noll, R., Ślipiński, A. & Rößler, R. (2019): Beetle borings in wood with host response in early Permian conifers from Germany. – *Pal. Z.*, **93**/3: 409–421.
- Fielding, C. R. & Alexander, J. (2001): Fossil trees in ancient fluvial channel deposits: evidence of seasonal and longer-term climatic variability. – *Palaeogeogr. Palaeoecol. Palaeoclimatol.*, **170**: 59–80.
- Florin, R. (1938–1945): Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms. – *Palaeontographica*, **85**: 1–729.
- Frentzen, K. (1931): Beiträge zum Oberrheinischen Fossilkatalog Nr. 6. Studien über die fossilen Hölzer der Sammelgattung *Dadoxylon* Endl. II. Teil. Untersuchungen von *Dadoxyla* aus dem Karbon und Perm Europas mit besonderer Berücksichtigung der Funde aus dem Oberrheingebiete. – *Abh. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-Naturw. Kl.*, **19**: 1–36.
- Fritts, H. C. (1976): Growth and structure. – In: Fritts, H. C. (Hrsg.): *Tree rings and climate*. S. 55–117; London, Oxford, Boston, New York, San Diego (Elsevier Academic Press).
- Galtier, J. & Meyer-Berthaud, B. (2006): The diversification of early arborescent seed ferns. – *J. Torrey Bot. Soc.*, **133**: 7–19.
- Galtier, J. & Scott, A. (1994): Arborescent gymnosperms from the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland. – *Trans. Roy. Soc. Edinb. Earth Sci.*, **84**: 261–266.
- Gastaldo, R. A. (2004): The relationship between bedform and log orientation in a Paleogene fluvial channel, Weißelster Basin, Germany: Implications for the use of coarse woody debris for paleocurrent analysis. – *Palaios*, **19**: 587–597.
- Gastaldo, R. A. & Demko, T. M. (2011): The relationship between continental landscape evolution and the plant-fossil record. – *Topics Geobiol.*, **32**: 249–285.
- Gastaldo, R. A., Douglass, D. P. & McCarroll, S. M. (1987): Origin, characteristics, and provenance of plant macrodetritus in a Holocene crevasse splay, Mobile Delta, Alabama. – *Palaios*, **2**: 229–240.
- Gibling, M. R. & Davies, N. S. (2012): Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution. – *Nat. Geosci.*, **5**: 99–105.
- Gothan, W. (1905): Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. – *Abh. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst., N. F.*, **44**: 1–108.
- Götze, J. (1996): Kathodolumineszenz von Quarz – Grundlagen und Anwendung in den Geowissenschaften. – *Aufschluss*, **47**: 145–164.
- Götze, J., Pan, Y., Stevens-Kalceff, M., Kempe, U. & Müller, A. (2015): Origin and significance of the yellow cathodoluminescence (CL) of quartz. – *Am. Mineral.*, **100**: 1469–1482.
- Götze, J., Plötze, M., Fuchs, H., Habermann, D. (1999): Defect structure and luminescence behaviour of agate – results of electron paramagnetic resonance (EPR) and cathodoluminescence (CL) studies. – *Min. Mag.*, **63**/2: 149–163.
- Götze, J., Plötze, M. & Habermann, D. (2001): Origin, spectral characteristics and practical applications of the cathodoluminescence (CL) of quartz: A review. – *Mineral. Petrol.*, **71**: 225–250.
- Greenwood, D. R. (1991): The taphonomy of plant macrofossils. – In: Donovan, S. K. (Hrsg.): *Fossilization: The Processes of Taphonomy*. S. 141–169; New York (Columbia University Press).
- Haneke, J. & Hofmeister, W. (1996): Mineralisationen im Saar-Nahe-Gebiet. – *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F.*, **78**: 95–120.
- Haneke, J. & Schindler, T. (2000): Geologische Karte von Rheinland-Pfalz 1:25 000. Blatt 6313 Dannenfels. – 1 S.; Mainz (Landesamt für Geologie und Bergbau Rheinland-Pfalz).
- Haneke, J. & Lorenz, V. (2014): Vulkanismus im Rotliegenden des Saar-Nahe-Beckens in der Nordpfalz (Exkursion L am 26. April 2014). – *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, **96**: 247–274.
- Haneke, J., Lorenz, V. & Stollhofen, H. (2012): Donnersberg-Formation. – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.; Koordination und Redaktion: Lütznert, H. & Kowalczyk, G. für die Subkommission Perm-Trias): *Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervariscische Becken*. – *Schriftenr. Dt. Ges. Geowiss.*, **61**: 319–329.
- Haneke, J. & Schindler, T. (2016): Geologische Karte von Rheinland-Pfalz 1:25 000. Blatt 6412 Otterberg. – 1 S.; Mainz (Landesamt für Geologie und Bergbau Rheinland-Pfalz).



- Hartig, T. (1848): Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. – Bot. Z., **6**: 122–128, 137–141, 166–172, 185–190.
- He, S.-T., Wang, D.-J., Zhang, S.-J. & Chang, S.-Q. (2016): Natural consolidation characteristics of viscous debris flow deposition. – J. Mt. Sci., **13**/10: 1723–1734.
- Henk, A. (1993): Subsidenz und Tektonik des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland). – Geol. Rundsch., **82**: 3–19.
- Heward, A. P. (1978): Alluvial fan and lacustrine sediments from the Stephanian A and B (La Magdalena, Ciñera-Matallana and Sabero) coalfields, northern Spain. – Sedimentology, **25**: 451–488.
- Hoffmann, P. (1986): On the stabilization of waterlogged oakwood with PEG. II. Designing a two-step treatment for multi-quality timbers. – Stud. Conserv., **31**/3: 103–113.
- Iverson, R. M. (1997): The physics of debris flow. – Rev. Geophys., **35**/3: 245–296.
- Iverson, R. M., Logan, M., LaHusen, R. G. & Berti, M. (2010): The perfect debris flow? Aggregated results from 28 large-scale experiments. – J. Geophys. Res., **115**: F03005.
- Johnson, C. G., Kokelaar, B. P., Iverson, R. M., Logan, M., LaHusen, R. G. & Gray, J. M. N. T. (2012): Grain-size segregation and levee formation in geophysical mass flows. – J. Geophys. Res., **117**: F01032.
- Kerp, H. (1996): Post-Variscan late Palaeozoic Northern Hemisphere gymnosperms: the onset of the Mesozoic. – Rev. Palaeobot. Palynol., **90**: 263–285.
- Kerp, H. & Fichter, J. (1985): Die Makrofloren des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon – Unter-Perm; SW-Deutschland). – Mainzer geowiss. Mitt., **14**: 159–286.
- Kerp, H., Noll, R. & Uhl, D. (2007): Vegetationsbilder aus dem saarpfälzischen Permokarbon. – In: Schindler, T. & Heidtke, U. H. J. (Hrsg.): Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. S. 76–109; Bad Dürkheim (Maierdruck).
- Kerp, J. H. F., Poort, R. J., Swinkels, H. A. J. M. & Verwer, R. (1990): Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. IX. Conifer-dominated Rotliedend floras from the Saar-Nahe Basin (?Late Carboniferous –early Permian radially; SW Germany) with special reference to the reproductive biology of early conifers. – Rev. Palaeobot. Palynol., **62**: 205–248.
- Kerp, H., Wellman, C. H., Krings, M., Kearney, P. & Hass, H. (2013): Reproductive organs and in situ spores of *Asteroxylon mackiei* Kidston & Lang, the most complex plant from the Lower Devonian Rhyndie Chert. – Int. J. Plant Sci., **174**/3: 293–308.
- Königer, S. & Stollhofen, H. (2001): Environmental and tectonic controls on preservation potential of distal fallout ashes in fluvio-lacustrine settings: the Carboniferous–Permian Saar–Nahe Basin, south-west Germany. – Spec. Publ. Int. Ass. Sedimentol., **30**: 263–284.
- Kowalewski, M. (1996): Time-averaging, overcompleteness, and the geological record. – J. Geol., **104**/3: 317–326.
- Kroner, U. & Romer, R. L. (2013): Two plates – Many subduction zones: The Variscan orogeny reconsidered. – Gondwana Res., **24**: 298–329.
- Krupp, R. (1984): The Nahe Caldera – a resurgent caldera in the Permocarboniferous Saar Nahe Basin, SW-Germany. – Geol. Rundsch., **73**/3: 981–1005.
- Larson, P. R. (1963): The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine. – For. Sci., **9**: 52–62.
- Lausberg, S., Noll, R. & Kerp, M. (2003): Die Floren der Rhyolithischen Tuffserien im Rotliedend des Saar-Nahe-Beckens: Olsbrücken (RT II). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **227**/1: 63–92.
- Lemoigne, Y. & Tyroff, H. (1967): Caractères anatomiques d'un fragment de bois appartenant à l'espèce *Walchia piniformis* du Permien d'Allemagne. – C. R. Acad. Sci., D, **265**: 595–597.
- Looy, C. V., Kerp, H., Duijnste, I. A. P. & DiMichele, W. A. (2014): The late Paleozoic ecological-evolutionary laboratory, a land-plant fossil record perspective. – Sed. Record, **12**/4: 4–10.
- Lorenz, V. & Haneke, J. (2004): Relationship between diatremes, dykes, sills, laccoliths, intrusive-extrusive domes, lava flows, and tephra deposits with unconsolidated water-saturated sediments in the late Variscan intermontane Saar-Nahe Basin, SW Germany. – Geol. Soc. London Spec. Publ., **234**: 75–124.
- Luthardt, L., Galtier, J., Meyer-Berthaud, B., Mencl, V. & Rößler, R. (2021): Medullosan seed ferns of seasonally-dry habitats: old and new perspectives on enigmatic elements of Late Pennsylvanian–early Permian intramontane basinal vegetation. – Rev. Palaeobot. Palynol., **288**: 104400.
- 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. Pa-

- laeoclimatol. Palaeoecol., **441**: 627–652.
- 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.
- Mapes, G. & Gastaldo, R. A. (1986): Late Paleozoic non-peat forming floras. – In: Broadhead, T. W. (Hrsg.): Fossil Land Plants: Notes for a Short Course (sponsored by The Paleontological Society). S. 115–127; Knoxville (University of Tennessee, Department of Geological Sciences).
- Marfunin, A. S. (1979): Spectroscopy, luminescence and radiation centres in minerals. – 352 S.; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- Matysová, P., Rössler, R., Götze, J., Leichmann, J., Forbes, G., Taylor, E. L., Sakala, J. & Grygar, T. (2010): Alluvial and volcanic pathways to silicified plant stems (Upper Carboniferous–Triassic) and their taphonomic and palaeo-environmental meaning. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **292**: 127–143.
- McLoughlin, S. (1993): Plant fossil distributions in some Australian Permian non-marine sediments. – Sed. Geol., **85**: 601–619.
- Mencl, V., Bureš, J. & Sakala, J. (2013): Summary of occurrence and taxonomy of silicified *Agathoxylon*-type of wood in late Paleozoic basins of the Czech Republic. – Folia, **1–2**: 14–26.
- Miall, A. D. (2006): The geology of fluvial deposits. Sedimentary facies, basin analysis, and petroleum geology. 4. Auflage. – 582 S.; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- Mork, E. (1928): Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schief- und Papierholz. – Papierfabrikant, **26**: 741–747.
- Mustoe, G. E. (2017): Wood petrification: a new view of permineralization and replacement. – Geosci., **7/4**: 119.
- Nel, A. & Poschmann, M. J. (2020): A new stem Orthoptera (Archaeorthoptera: Oedischioidea) from the early Permian of the Saar-Nahe Basin, southwest Germany. – Geobios, **63**: 47–52.
- Noll, R. (2012): Anatomische Beobachtungen am Sekundärxylem permischer Koniferen- und Cordaitenhölzer der Donnersberg-Formation. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **35**: 29–38.
- Noll, R., Rößler, R. & Rojko, R. (2004): Neue permische Pflanzen und deren ungewöhnliche Wuchsorte. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **27**: 29–38.
- Noll, R., Rößler, R. & Wilde, V. (2005): 150 Jahre *Dadoxylon* – Zur Anatomie fossiler Koniferen- und Cordaitenhölzer aus dem Rotliegend des euramerischen Florengebietes. – Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz, **28**: 29–48.
- Noll, R. & Wilde, V. (2002): Conifers from the „Uplands“. Petrified wood from Central Germany. – In: Dernbach, U. & Tidwell, W. D. I. (Hrsg.): Secrets of Petrified Plants – Fascination from Millions of Years. S. 88–103; Heppenheim.
- Noll, R., Wilde, V. & Goth, K. (1999): Kieselhölzer mit *Tylo dendron*-Mark aus dem Pfälzischen Rotliegend. – Natur Museum, **129/2**: 45–57.
- Peck, E. C. (1957): How wood shrinks and swells. – For. Prod. J., **7/7**: 235–244.
- Perny, B., Eberhardt, P., Ramseyer, K., Mullis, J. & Pankrath, R. (1992) Microdistribution of Al, Li, and Na in  $\alpha$ -quartz: possible causes and correlation with short-lived cathodoluminescence. – Am. Mineral., **77**: 534–544.
- Pfefferkorn, H. W. (1980): A note on the term „upland flora“. – Rev. Palaeobot. Palynol., **30**: 157–158.
- Philippe, M., Pacyna, G., Wawrzyniak, Z., Barbacka, M., Boka, K., Filipiak, P., Marynowski, L., Thévenard, F. & Uhl, D. (2015): News from an old wood – *Agathoxylon keuperianum* (Unger) nov. comb. in the Keuper of Poland and France. – Rev. Palaeobot. Palynol., **221**: 83–91.
- Pierson, T. C. (2005): Hyperconcentrated flow – transitional process between water flow and debris flow. – In: Jakob, M. & Hungr, O. (Hrsg.): Debris-flow hazards and related phenomena, S. 159–202; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- Ramseyer, K., Baumann, J., Matter, A. & Mullis, J. (1988): Cathodoluminescence colours of alpha-quartz. – Mineral. Mag., **52**: 669–677.
- Ramseyer, K. & Mullis, J. (1990): Factors influencing short-lived blue cathodoluminescence of alpha -quartz. – Am. Mineral., **75/7–8**: 791–800.
- 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**: 95–136.
- Rößler, R. (2021): The most entirely known Permian terrestrial ecosystem on Earth – kept by explosive volcanism. Palaeontographica, Abt. B, **303**, 1–75.
- Rößler, R. & Barthel, M. (1998): Rotliegend taphocoenoses preservation favoured by rhyolitic explosive volcanism.

- Freib. Forsch.-H., **C 474**: 59–101.
- Rößler, R., Philippe, M., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., McLoughlin, S., Sakala, J., Zijlstra, G. et al. (2014): Which name(s) should be used for *Araucaria*-like fossil wood? – Results of a poll. – *Taxon*, **63**/1: 177–184.
- Rößler, R., Trümper, S., Noll, R., Hellwig, A., Niemirowska, S. (2021): Wood shrinkage during fossilisation and its significance for studying deep-time lignophytes. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **292**: 104455.
- Rößler, R., Zierold, T., Feng, Z., Kretzschmar, R., Merbitz, M., Annacker, V. & Schneider, J. W. (2012): A snapshot of an early Permian ecosystem preserved by explosive volcanism: New results from the Chemnitz Petrified Forest, Germany. – *Palaios*, **27**: 814–834.
- Rothwell, G. W., Mapes, G. & Mapes, R. H. (1997): Late Paleozoic conifers of North America: structure, diversity and occurrences. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **95**: 95–113.
- Schäfer, A. (1989): Variscan molasse in the Saar-Nahe Basin (W-Germany), Upper Carboniferous and Lower Permian. – *Geol. Rundsch.*, **78**: 499–524.
- Schäfer, A. (2011): Tectonics and sedimentation in the continental strike-slip Saar-Nahe Basin (Carboniferous–Permian, West Germany). – *Z. Dt. Ges. Geowiss.*, **162**/2: 127–155.
- Schäfer, A. & Korsch, R. J. (1998): Formation and sediment fill of the Saar-Nahe Basin (Permo-Carboniferous, Germany). – *Z. Dt. Geol. Ges.*, **149**: 233–269.
- Schindler, T. (2007a): Geologie, Stratigraphie und Genese des permokarbonischen Saar-Nahe-Beckens. – In: Schindler, T. & Heidtke, U. H. J. (Hrsg.): Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. S. 4–37; Bad Dürkheim (Maierdruck).
- Schindler, T. & Heidtke, U. H. J. (2007): Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. – 316 S.; Bad Dürkheim (Maierdruck).
- Schneider, J. W., Lucas, S. G., Scholze, F., Voigt, S., Marchetti, L., Klein, H., Opluštil, S., Werneburg, R., Golubev, V. K., Barrick, J. E., Nemyrovska, T., Ronchi, A., Day, M. O., Silantiev, V. V., Rößler, R., Saber, H., Linnemann, U., Zharinova, V. & Shen, S.-Z. (2020): Late Paleozoic–early Mesozoic continental biostratigraphy –Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. – *Palaeoworld*, **29**/2: 186–238.
- Schoch, R. (2009): Life-cycle evolution as response to diverse lake habitats in Paleozoic amphibians. – *Evolution*, **63**/10: 2738–2749.
- Schuster, J. (1908): Kieselhölzer der Steinkohlenformation und des Rotliegenden aus der bayerischen Rheinpfalz. – *Geogn. Jahresh.*, **20**: 1–16.
- Schweingruber, F. H., Börner, A., Schulze, E.-D. (2006): Atlas of Woody Plant Stems: Evolution, Structure, and Environmental Modifications. – 229 S.; Berlin (Springer).
- Siegel G. H. & Marrone M. J. (1981): Photoluminescence in as-drawn and irradiated silica optical fibers: An assessment of the role of nonbridging oxygen defect centers. *J. Non-Cryst. Solids*, **45**: 235–247.
- Singleton, S. (2008): Polygonal fracturing in South Texas petrified wood. – *Rocks and Minerals*, **83**/2: 162–165.
- Shukla, U. K. (2009): Sedimentation model of gravel-dominated alluvial piedmont fan, Ganga Plain, India. – *Int. J. Earth Sci.*, **98**: 443–459.
- Sohn, Y. K., Rhee, C. W. & Kim, B. C. (1999): Debris flow and hyperconcentrated flood-flow deposits in an alluvial fan, Northwestern part of the Cretaceous Yongdong Basin, Central Korea. – *The J. Geol.*, **107**: 111–132.
- Stapf, K. R. G. (1989): Biogene fluvio-lakustrine Sedimentation im Rotliegend des permokarbonen Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland). [Biogenic fluvio-lacustrine sedimentation in the Rotliegend (Lower Permian) of the permocarboniferous Saar-Nahe Basin (SW-Germany)]. – *Facies*, **20**: 169–197.
- Stollhofen, H. (1998): Facies architecture variations and seismogenic structures in the Carboniferous–Permian Saar-Nahe Basin (SW Germany): Evidence for extension-related transfer fault activity. – *Sed. Geol.*, **119**: 47–83.
- Stollhofen, H. 1991. Die basalen Vulkaniklastika des Oberrotliegend im Saar-Nahe-Becken (SW-Deutschland). – 413 S.; Würzburg (unveröffentlichte Dissertation).
- Stollhofen, H. (1994a): Vulkaniklastika und Siliziklastika des basalen Oberrotliegend im Saar-Nahe-Becken (SW-Deutschland): Terminologie und Ablagerungsprozess. – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **23**: 95–138.
- Stollhofen, H. (1994b): Synvulkanische Sedimentation in einem fluviatilen Ablagerungsraum: Das basale „Oberrotliegend“ im permokarbonen Saar-Nahe-Becken. – *Z. Dt. Ges. Geowiss.*, **145**/2: 343–378.
- Stollhofen, H. (2007): Postvulkanische Rotliegend-Schwemmfächersysteme am Hunsrück-Südrand, Saar-Nahe-Becken, SW-Deutschland (Exkursion K am 13. April 2007). – *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, **89**: 285–306.
- Stollhofen, H., Frommherz, B. & Stanistreet, I. G. (1999): Volcanic rocks as discriminants in evaluating tectonic versus

- climatic control on depositional sequences, Permo-Carboniferous continental Saar-Nahe Basin. – *J. Geol. Soc.*, **156**: 801–808.
- Taylor, E. L. & Ryberg, P. E. (2007): Tree growth at polar latitudes based on fossil tree ring analysis. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **255**: 246–264.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L. & Krings, M. (2009): Conifers. – In: Taylor, T. N., Taylor, E. L. & Krings, M. (Hrsg.): *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. 2. Auflage. S. 805–871; Burlington, London, San Diego, New York (Elsevier, Academic Press).
- Thomas, B. A. & Cleal, C. J. (2017): Distinguishing Pennsylvanian-age lowland, extra-basinal and upland vegetation. – *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.*, **97**: 273–293.
- Trümper, S., Rößler, R. & Götze, J. (2018): Deciphering silicification pathways of fossil forests: case studies from the Late Paleozoic of Central Europe. – *Minerals*, **8/10**: 432.
- Trümper, S., Gaitzsch, B., Schneider, J. W., Ehling, B.-C., Kleeberg, R. & Rößler, R. (2020a): Late Palaeozoic red beds elucidate fluvial architectures preserving large woody debris in the seasonal tropics of central Pangaea. – *Sedimentology*, **67/4**: 1973–2012.
- Trümper, S., Germann, S., Schneider, J. W., Mertmann, D., Götze, J. & Rößler, R. (2020b): Die versteinerten Bäume des Kyffhäusers (Oberkarbon, Thüringen): Herkunft, Fossilwerdung und paläoklimatisch-ökologische Aussagen. – *Z. Dt. Ges. Geowiss.*, **171/3**: 277–321.
- Trümper, S., Götze, J. & Rößler, R. (2020d): Siliceous petrifications in the Permian of the Parnaíba Basin, central-north Brazil: Sedimentary environment and fossilization pathways. – In: Iannuzzi, R., Rößler, R. & Kunzmann, L. (Hrsg.): *Brazilian Paleofloras. From Paleozoic to Holocene*. S. 1–26; Cham (Springer):
- Trümper, S., Köhler, S., Greif, H., Modaleck, W., Götze, J. & Rößler, R. (2020c): Versteinerte Bäume aus einer Schuttstrom-Ablagerung des Meißener Massivs: Fossilwerdung und Stratigraphie. Petrified trees from a debris-flow deposit of the Meißener Massif: Fossilisation and stratigraphic implications. – *Veröff. Mus. Naturk. Chemnitz*, **43**: 7–42.
- Turnbull, B., Bowman, E. T. & McElwaine, J. N. (2015): Debris flow: experiments and modelling. *Les écoulements de débris : Les expériences et la modélisation*. – *C. R. Phys.*, **16/1** : 86–96.
- Uhl, D., Lausberg, S., Noll, R. & Stapf, K. (2004): Wildfires in the Late Palaeozoic of Central Europe—an overview of the Rotliegend (Upper Carboniferous–Lower Permian) of the Saar–Nahe Basin (SW-Germany). – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **207**: 23–35.
- Vaganov, E. A. (1990): The tracheidogram method in tree-ring analysis and its application. – In: Cook, E. R. & Kairiukstis, L. A. (Hrsg.): *Methods of Dendrochronology*. S. 63–75; Dordrecht (Springer).
- Voigt, S. & Noll, R. (2015): Erste Ergebnisse einer geologisch-paläontologischen Grabung im Tuff III der Donnersberg-Formation (Rotliegend, Nahe-Subgruppe) zwischen Olsbrücken und Schallodenbach. – *Veröff. Pfälz. Ges. Förderung Wiss.*, **116**: 455–465.
- Voigt, S., Fischer, J., Schindler, T., Wuttke, M., Spindler, F. & Rhinehart, L. (2014): On a potential fossil hotspot for Pennsylvanian – Permian non-aquatic vertebrates in central Europe. – *Freib. Forsch.-H.*, **C 548**: 39–44.
- von Seckendorff, V., Arz, C. & Lorenz, V. (2004): Magmatism of the late Variscan intermontane Saar-Nahe Basin (Germany): a review. – *Geol. Soc. London Spec. Publ.*, **223**: 361–391.
- Wagner, R. H. (1989) A late Stephanian forest swamp with *Sporangiostrobus* fossilized by volcanic ash fall in the Puertollano Basin, central Spain. – *Int. J. Coal Geol.*, **12**: 523–552.
- Wei, X. X., Zhang, X. H., Shi, G. R., Zhao, X. M., Huang, X. & Luan, T. F. (2016): First report of a phytogeographically mixed (transitional) Middle–Late Permian fossil wood assemblage from the Hami area, northwest China, and implications for Permian phytogeographical, paleogeographical and paleoclimatic evolution in central Asia. – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **448**: 125–140.
- Weiss, C. E. (1869–1872): *Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete*. – 254 S.; Bonn (A. Henry).
- Wellman, C. H., Kerp, H. & Hass, H. (2006): Spores of the Rhynie chert plant *Aglaophyton* (*Rhynia*) *major* (Kidston and Lang) D.S. Edwards, 1986. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **142**: 229–250.
- Zeeb-Lanz, A. (2012): Neue Erkenntnisse zu Mauerarchitektur und Bauorganisation des keltischen Oppidums auf dem Donnersberg (Donnersbergkreis, Rheinland-Pfalz). – In: Schönfelder, M. & Sievers, S. (Hrsg.): *Die Eisenzeit zwischen Champagne und Rheintal*. S. 217–241; Mainz (Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums).
- Ziegler, A. M., Rees, P. M. & Naugolnykh, S. V. (2002): The early Permian floras of Prince Edward Island, Canada: differentiating global from local effects of climate change. – *Can. J. Earth Sci.*, **39**: 223–238.

# 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: 2021

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Trümper Steffen, Noll Robert, Luthardt Ludwig, Rößler Ronny

Artikel/Article: [Fossile Hölzer aus Vulkaniklastiten des Donnersberges \(Rheinland-Pfalz\): Schlussfolgerungen zu Umwelt- und Überlieferungsbedingungen im Perm 5-48](#)