



Stand der Forschung bei den Medullosen, faszinierenden und rätselhaften Farnsamern des Versteinerten Waldes von Chemnitz

Ludwig Luthardt, Berlin

Kurzfassung

Farnsamer der Gattung *Medullosa* sind im Fossilbericht des frühpermischen Versteinerten Waldes Chemnitz umfangreich überliefert. Dennoch liegt ihre letzte grundlegende Erforschung mehr als 100 Jahre zurück. Dabei ist das Vorkommen dieser für das mitteleuropäische Rotliegend prägenden Pflanzengruppe außerhalb von Chemnitz meist nur auf fragmentarisch erhaltene Abdruckfossilien des Laubes beschränkt. Auf der Hilbersdorfer Grabung (2008–11) geborgenes Fossilmaterial gewährt tiefe Einblicke in die Anatomie und Wuchsform der Medullosen und soll in den kommenden Jahren eine wichtige Grundlage für die umfassende Neubearbeitung dieser so außergewöhnlichen und noch wenig verstandenen Pflanzengruppe bilden. Die geplante Forschung umfasst eine Neubewertung der bestehenden Taxa und deren Gesamtrekonstruktion, sowie moderne Analysen zu Ökologie und Physiologie. Eine kurze Zusammenfassung des Kenntnisstands und erste Ergebnisse sollen im Folgenden vorgestellt werden.

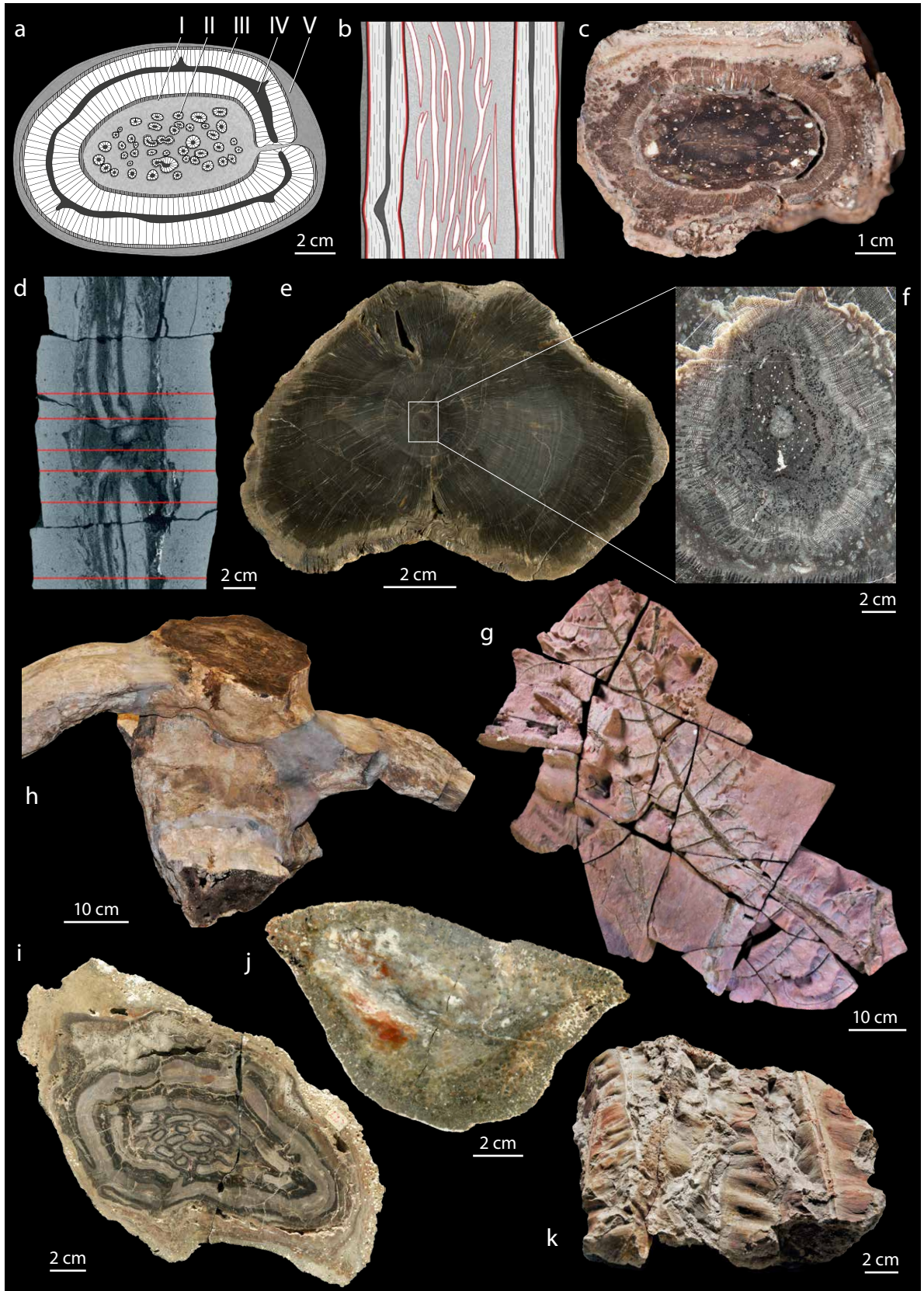
Einleitung

Der Versteinerte Wald von Chemnitz ist weltweit eines der am vollständigsten erhaltenen Ökosysteme aus der Zeit des frühen Perms (Rößler 2021). Seit dem 18. Jahrhundert fasziniert er Generationen von Gelehrten und Wissenschaftlern, die bis heute einen erheblichen Beitrag zu seiner Erforschung und dem Verständnis frühpermischer Ökosysteme im allgemeinen beigetragen haben, angefangen von der ersten Publikation „...von einem zu Stein gewordenen Baume...“ (Frenzel 1759) bis zur jüngst erschienenen Arbeit über *Chemnitzion richteri*, einem zetrachiden temnospondylen Amphibiums (Werneburg et al. 2022). Besonders die intensive Forschungstätigkeit der letzten zwei Dekaden hat tiefe Einblicke in die Lebenswelt und physikalische Umwelt des vor 291 Mio. Jahren durch Vulkanasche konservierten Ökosystems gewährt (Rößler et al. 2012, Luthardt et al. 2016, 2018, Luthardt & Rößler 2017). Vor allem das Wissen über die Fauna dieses tropischen, aber saisonal trockenen Waldes konnte anhand umfangreicher Grabungsfunde in den letzten Jahren fundamental erweitert werden (z. B. Dunlop & Rößler 2013, Dunlop et al. 2016, Spindler et al. 2018, Werneburg et al. 2022). Im Gegensatz dazu ist das Potenzial in der Erforschung der durch umfangreiches Fossilmaterial belegten Vegetationsgemeinschaft bei Weitem noch nicht ausgeschöpft. Hier haben sich jüngere Studien vor allem den Calamiten, Baum- und Kletterfarnen sowie den Jahresringen in holzbildenden Pflanzen gewidmet (Rößler 2000, Rößler & Noll 2010, Feng et al. 2012, Luthardt et al. 2017). Die zumindest am Standort Hilbersdorf häufigste und zugleich diverseste Pflanzengruppe sind jedoch die Medullosen, eine am Ende des Perms ausgestorbene Familie von Farnsamern (Luthardt et al. 2021).

Die Medullosen sind vor allem aus den kohleführenden Schichten der tropischen Tieflandbecken des Karbons von Nordamerika und Westeuropa bekannt, waren aber auch in den intramontanen Rotliegend-Becken Mitteleuropas prägende Elemente. Anhand von Laubfunden ist anzunehmen, dass die Medullosen vom Unterkarbon (Tournaisian) bis in das oberste Perm (Lopingian) existierten. Anhand anatomisch erhaltener Stammfossilien ist ihr Auftreten vom mittleren Karbon (Serpukhovian) bis in das frühe Perm (Asselian–Sakmarian) sicher belegt. In dieser Zeit kennt man sie aus den drei großen Florenprovinzen Euramerika, Angara und Cathaysia. Lediglich aus der Gondwana-Provinz der Südhemisphäre gibt es bis dato noch keinen eindeutigen Beleg. Der fossile Gattungsnamen

Anschrift des Autors

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



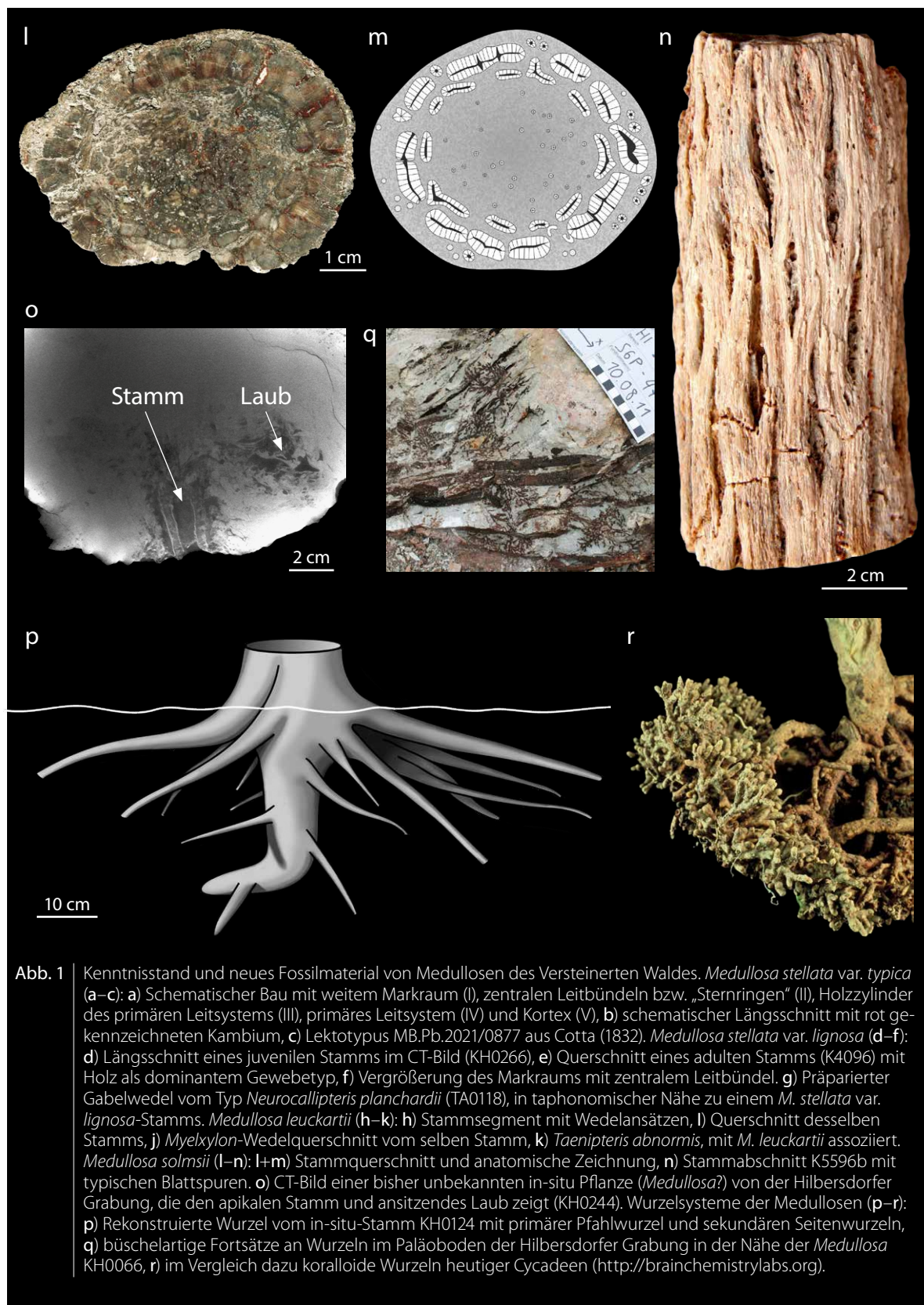


Abb. 1 | Kenntnisstand und neues Fossilmaterial von Medullosen des Versteinerten Waldes. *Medullosa stellata* var. *typica* (a–c): a) Schematischer Bau mit weitem Markraum (I), zentralen Leitbündeln bzw. „Sternringen“ (II), Holzzylinder des primären Leitsystems (III), primäres Leitsystem (IV) und Kortex (V), b) schematischer Längsschnitt mit rot gekennzeichneten Kambium, c) Lektotypus MB.Pb.2021/0877 aus Cotta (1832). *Medullosa stellata* var. *lignosa* (d–f): d) Längsschnitt eines juvenilen Stamms im CT-Bild (KH0266), e) Querschnitt eines adulten Stamms (K4096) mit Holz als dominantem Gewebetyp, f) Vergrößerung des Markraums mit zentralem Leitbündel. g) Präparierter Gabelwedel vom Typ *Neurocallipteris planchardii* (TA0118), in taphonomischer Nähe zu einem *M. stellata* var. *lignosa*-Stamm. *Medullosa leuckartii* (h–k): h) Stammsegment mit Wedelansätzen, l) Querschnitt desselben Stamms, j) *Myelxylon*-Wedelquerschnitt vom selben Stamm, k) *Taenipteris abnormis*, mit *M. leuckartii* assoziiert. *Medullosa solmsii* (l–n): l+m) Stammquerschnitt und anatomische Zeichnung, n) Stammabschnitt K5596b mit typischen Blattspuren. o) CT-Bild einer bisher unbekannt in-situ Pflanze (*Medullosa?*) von der Hilbersdorfer Grabung, die den apikalen Stamm und ansitzendes Laub zeigt (KH0244). Wurzelsysteme der Medullosen (p–r): p) Rekonstruierte Wurzel vom in-situ-Stamm KH0124 mit primärer Pfahlwurzel und sekundären Seitenwurzeln, q) büschelartige Fortsätze an Wurzeln im Paläoboden der Hilbersdorfer Grabung in der Nähe der *Medullosa* KH0066, r) im Vergleich dazu koralloide Wurzeln heutiger Cycadeen (<http://brainchemistrylabs.org>).

me *Medullosa* bezieht sich ausschließlich auf die Stämme dieser Pflanzengruppe. In der übergeordneten Ebene der Medullosales werden verschiedene Laubtypen mit den Stämmen assoziiert, darunter neurolethopteridische (z. B. *Alethopteris*, *Lonchopteris*), neurodopteridische (z. B. *Neuropteris*, *Odontopteris*) und cyclopteridische (z. B. *Laveineopteris*, *Callipteridium*) Formen (Laveine 1997, Cleal & Shute 2003). Die an den Stämmen ansitzenden Wedel werden der Formgattung *Myeloxylon* zugeordnet (Cotta 1832, Grand'Eury 1877). Aus den kohleführenden Ablagerungen des Karbons sind eine Vielzahl von unterschiedlichen Reproduktionsorganen wie synangiate Pollenorgane (Stidd 1981) oder Samenanlagen vom *Trigonocarpus*- und *Pachytesta*-Typ bekannt (Ramanujam et al. 1974, Cichan & Taylor 1981). Anatomisch erhaltene Wurzeln von Medullosen kennt man aus den sogenannten „coal balls“ des Karbons Nordamerikas und Englands (Rothwell & Whiteside 1973). Die meisten Medullosen dieser Zeit hatten Stelzwurzeln, die dem basalen Stamm entsprangen (Wnuk & Pfefferkorn 1984). Von den frühpermischen Medullosen, z. B. aus Chemnitz, sind im Gegensatz dazu keine Stelzwurzeln bekannt. Auch die Wuchsformen unterschieden sich deutlich zwischen Medullosen der Tiefland-Regenwälder im Karbon und den intramontanen, saisonal-trockenen Ökosystemen des frühen Perms. Erstere waren dünnstämmige Kletterpflanzen oder wuchsen gestützt durch benachbarte Pflanzen oder gar ihre eigenen Wedel (Di Michele et al. 2006). Aufgrund ihres geringen Holzanteils im Stamm waren sie wohl kaum in der Lage, freistehende, selbststützende Konstruktionen zu bilden. Die frühpermischen Formen, die wir vor allem aus Chemnitz kennen, hatten dagegen teils mächtige Stämme mit hohem Holzanteil und waren vermutlich freistehende Konstruktionen (Luthardt et al. 2021). Warum sich die frühpermischen Medullosen so deutlich von den Formen des Karbons unterscheiden, ist bis dato noch nicht geklärt. Der hohe Holzanteil der frühpermischen Formen könnte als Anpassung an saisonal trockenes Klima und eine damit verbundene, veränderte Waldstruktur gesehen werden. Um dieser und anderen Fragen nachzugehen, ist es notwendig, die frühpermischen Medullosen, über die man deutlich weniger weiß als über ihre Vorfahren aus dem Karbon, im Detail neu zu bearbeiten. Dabei liegt der Fokus neben der Taxonomie und Rekonstruktion der Pflanzen vor allem auf ihrer paläoökologischen Rolle in den frühpermischen Wäldern und ihren damit verbundenen physiologischen und biomechanischen Eigenschaften.

Die Medullosen von Chemnitz – einzigartig und doch fast vergessen

Dass über die anatomisch erhaltenen Medullosen des frühen Perms von Mitteleuropa wenig bekannt ist, dürfte hauptsächlich der Tatsache geschuldet sein, dass sie im Fossilbericht äußerst selten auftreten. Die wenigen bisher bekannten Fundpunkte beschränken sich auf Deutschland (Chemnitz, Nordwest-Sachsen, Ilfeld), Frankreich (Autun, Vogesen, Grand-Croix), Tschechien (Nová Paka) und seltene Einzelfunde aus Polen (Heiligkreuzgebirge) und Spanien (Molina de Aragon). Darunter ist Chemnitz in Hinblick auf Fundhäufigkeit, Erhaltung und Diversität der Taxa die mit Abstand bedeutendste Fundlokalität. So kommt es nicht von ungefähr, dass die erste Beschreibung einer *Medullosa* durch Bernhard von Cotta (1832) an Chemnitzer Material erfolgte (Abb. 1c). Cotta erkannte zunächst die Arten *Medullosa stellata* (Abb. 1a–c) und *M. porosa*, später folgten *M. leuckartii* (Abb. 1h–k) durch Göppert & Stenzel (1881) sowie *M. solmsii* (Abb. 1l–n) durch Schenk (1889). Alle vier Taxa wurden später in der bisher umfassendsten Arbeit zu den Chemnitzer Medullosen durch Weber & Sterzel (1896) aufgegriffen und um verschiedene Varietäten ergänzt, deren taxonomische Relevanz jedoch in Zweifel gezogen wird. Eine deutliche Unterscheidung könnte jedoch zwischen den Varietäten *M. stellata* var. *typica* und var. *lignosa* vorgenommen werden, was aktuelle Grabungsfunde mit unterschiedlich ansitzendem Laub zu bestätigen scheinen (Abb. 1d–g). Andere bedeutende Arbeiten zu Medullosen aus der frühen Zeit der Erforschung stammen von Brongniart (1849), Grand'Eury (1877), Renault (1896), Solms-Laubach (1897), Sterzel (1918) und Rudolph (1922). In den folgenden Jahrzehnten werden Medullosen zwar immer wieder in Lehrbüchern und anderen Zusammenfassungen der fossilen Flora erwähnt, ihr Bearbeitungsstand verharrte jedoch weitestgehend auf dem der erwähnten Arbeiten. Eine aktuelle Zusammenfassung erfolgte jüngst durch Luthardt et al. (2021).

Die Anatomie der Medullosen des frühen Perms ist im Wesentlichen durch folgende Merkmale charakterisiert (Abb. 1a–b): ein meist weiter parenchymatischer Markraum, der von einem Netzwerk von Gefäßbündeln durchzogen ist, wobei jedes dieser Bündel sekundäres Xylem (Holz) und Phloem besitzt. In älterer Literatur werden diese Bündel auch „Sternringe“ genannt (Weber & Sterzel 1896). Das primäre Leitsystem der Pflanze ist ringförmig um den Markraum angeordnet und bildet unterschiedlich dickes sekundäres Xylem und Phloem, sowohl nach innen (zentripetal) als auch nach außen (zentrifugal). Das Sekundärxylem ist durch breite Markstrahlen und weitlumige Tracheiden charakterisiert. Meist ist der Hohlzylinder des primären Leitsystems im Querschnitt an einer Stelle

unterbrochen. Blattspuren werden vom mittig liegenden Primärleitgewebe dieses Hohlzylinders ausgehend gebildet. Den Stamm umgibt ein unterschiedlich dicker parenchymatischer Kortex, der deutliche Verdickungen an den Wedelansatzstellen aufweist. Es ist vor allem die unterschiedliche Ausbildung der Leitgewebeelemente, die als Grundlage zur Unterscheidung der Arten herangezogen wird (Weber & Sterzel 1896). Die Wedel der Medullosen vom *Myeloxylon*-Typ sind dreieckig bis rund geformt und bestehen aus Parenchym, in dem Leitbündel mit Sklerenchymplatten, Sekretkanäle und Plattensklerenchym in der Peripherie des Querschnitts eingebettet sind. Welches Laub und welche Wurzelsysteme mit den beschriebenen Stammtypen assoziiert sind, war bis zur wissenschaftlichen Ausgrabung in Chemnitz-Hilbersdorf (2008–2011) noch gänzlich unbekannt. Einzig die taphonomische Nähe vom Laubtyp *Taeniopteris abnormis* zum Stamm der *Medullosa leuckartii* wurde bereits früher erwähnt (Sterzel 1918; Abb. 1h–k).

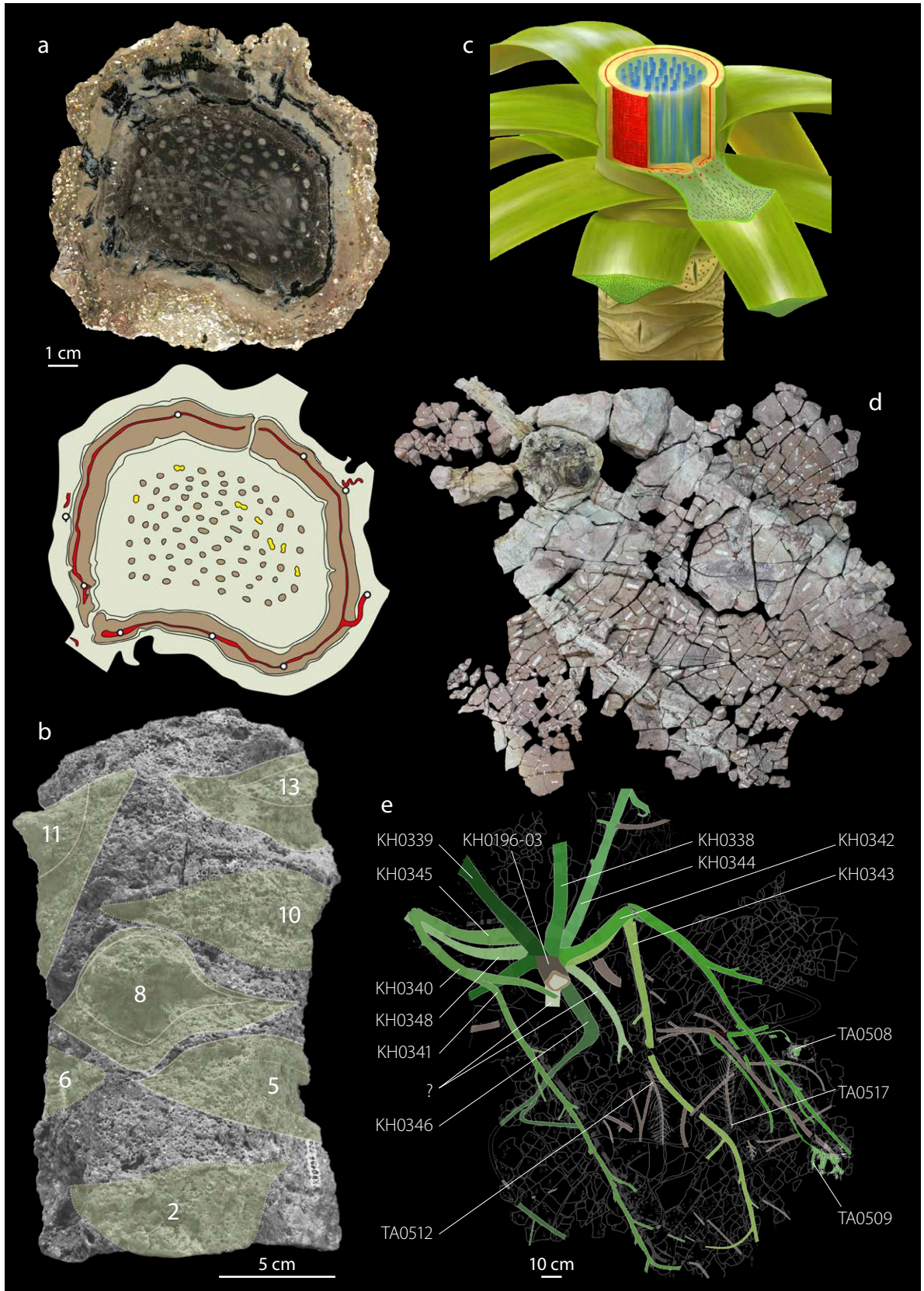
Die Anatomie der Medullosenstämmen kann als einzigartig in der Überlieferung der fossilen, aber auch in der rezenten Flora angesehen werden. Als untypisch muss vor allem die Anordnung der lateralen Meristeme hervorgehoben werden, die das sonderbare Wachstum von Holz nach innen und außen sowie bei den im zentralen Markraum gelegenen Gefäßbündeln verursachen. Die den Medullosen noch am meisten ähnelnde Pflanzengruppe sind die Cycadeen (ugs. Palmfarne), die durchaus als nächste lebende Verwandte betrachtet werden können. Die enge evolutionäre Beziehung zwischen beiden Pflanzengruppen wurde in der Vergangenheit intensiv diskutiert (Worsdell 1906, Delevoryas 1955).

Die Hilbersdorfer Grabung und ihre neuen Funde

Das über die Jahrhunderte akkumulierte Sammlungsmaterial versteinerner Hölzer aus Chemnitz zeigt einen recht großen Anteil von Medullosen am Standort Hilbersdorf. Die jüngeren Fossilfunde von der Grabung in der Frankenberger Straße 61 brachten dennoch Erstaunliches zutage: Unter den 53 in-situ gefundenen Pflanzen, die noch im Paläoboden verwurzelt waren, konnte der mit 13 Individuen überwiegende Teil als Medullosen bestimmt werden. Vermutlich war der Standort Hilbersdorf mit seinem grundwassernahen, sandigen, leicht alkalinen und gut drainierten Paläoboden (Luthardt et al 2016) der ideale Standort für Medullosen. Die Abwesenheit von Medullosen im Fossilbericht am Standort Sonnenberg scheint zu zeigen, dass der dort vorliegende tonreiche und wasserstauende Boden für sie ungeeignet war.

Die in-situ-Stämme liefern wertvolle Erkenntnisse zur Ökologie und Wuchsform der Medullosen. Einerseits zeigen sie erstmals teils anatomisch erhaltene Wurzelsysteme, deren Architektur dreidimensional im Boden überliefert ist. Dadurch wissen wir, dass einige Individuen rübenähnliche Pfahlwurzeln bildeten (Abb. 1p) und andere lediglich ein verzweigtes Wurzelgeflecht. Hinzu kommen merkwürdige büschelartige Fortsätze, die mit min. einer in-situ *Medullosa*-Pflanze assoziiert zu sein scheinen (Abb. 1q). Sie ähneln morphologisch sogenannten koralloiden Wurzeln (Abb. 1r), die man bei heutigen Cycadeen findet (Ahern & Staff 1994). Stelzwurzeln, wie man sie von den Medullosen des Karbons kennt, besaßen die Chemnitzer Medullosen nicht. Die ermittelte maximale Wurzeltiefe aller Individuen beträgt 0,40 m im kompaktierten Paläoboden (Luthardt et al. 2016).

Das eigentliche Forschungspotenzial offenbaren die Funde aber oberhalb der Bodenoberfläche. Einerseits liefern die dreidimensional erhaltenen Fossilien Informationen zur Wuchsform der Medullosen. So zeigt sich, dass alle Individuen der Hilbersdorfer Grabung aufrechtstehende, selbststützende Konstruktionen waren, und keine Kletterpflanzen, wie ihre untypische Stammanatomie teils suggerieren mag (Rothwell 2020). Weiterhin zeigen einige der Medullosen-Stämme sowohl in-situ als auch fragmentarisch im Tuff transportierte, ansitzende belaubte Wedel (Abb. 1g, 2e). Dieser Umstand ist ein Glücksfall für die Paläobotanik, da so erstmals frühpermische Medullosen von der Wurzel bis zur Blattspitze detailgetreu rekonstruiert werden können. So fügen sich die seit langer Zeit bekannten Laub- und Stammformen wie Puzzleteile zusammen und ergeben ein Bild zu den „echten“ Pflanzenarten im biologischen Sinn. Ein erstes prominentes Beispiel, in dem dies jüngst für eine *Medullosa*-Krone gelang, ist das Stammfossil KH0196, das mit zehn ansitzenden Wedeln im basalen Tuff gefunden wurde (Abb. 2). Nach mehr als 10 Jahren herausragender Präparationsarbeit an der laubführenden Tufffläche konnte das Fossil nun bearbeitet und rekonstruiert werden (Luthardt et al. 2022). Möglich wurde die Überlieferung dieses spektakulären Fossils jedoch nur durch einen taphonomischen Zufall. So brach die Krone im Bereich des oberen Stamms ab, als Folge der Auflast feuchter vulkanischer Asche, die zu Beginn der Eruption auf den Wald niederregnete. Der Pflanze wurde vermutlich ihr recht schlanker Stamm in Verbindung mit der großen Blattoberfläche der vielen Wedel zum Verhängnis, auf denen sich mehrere hundert Kilogramm wiegende Vulkanasche akkumuliert haben dürfte.



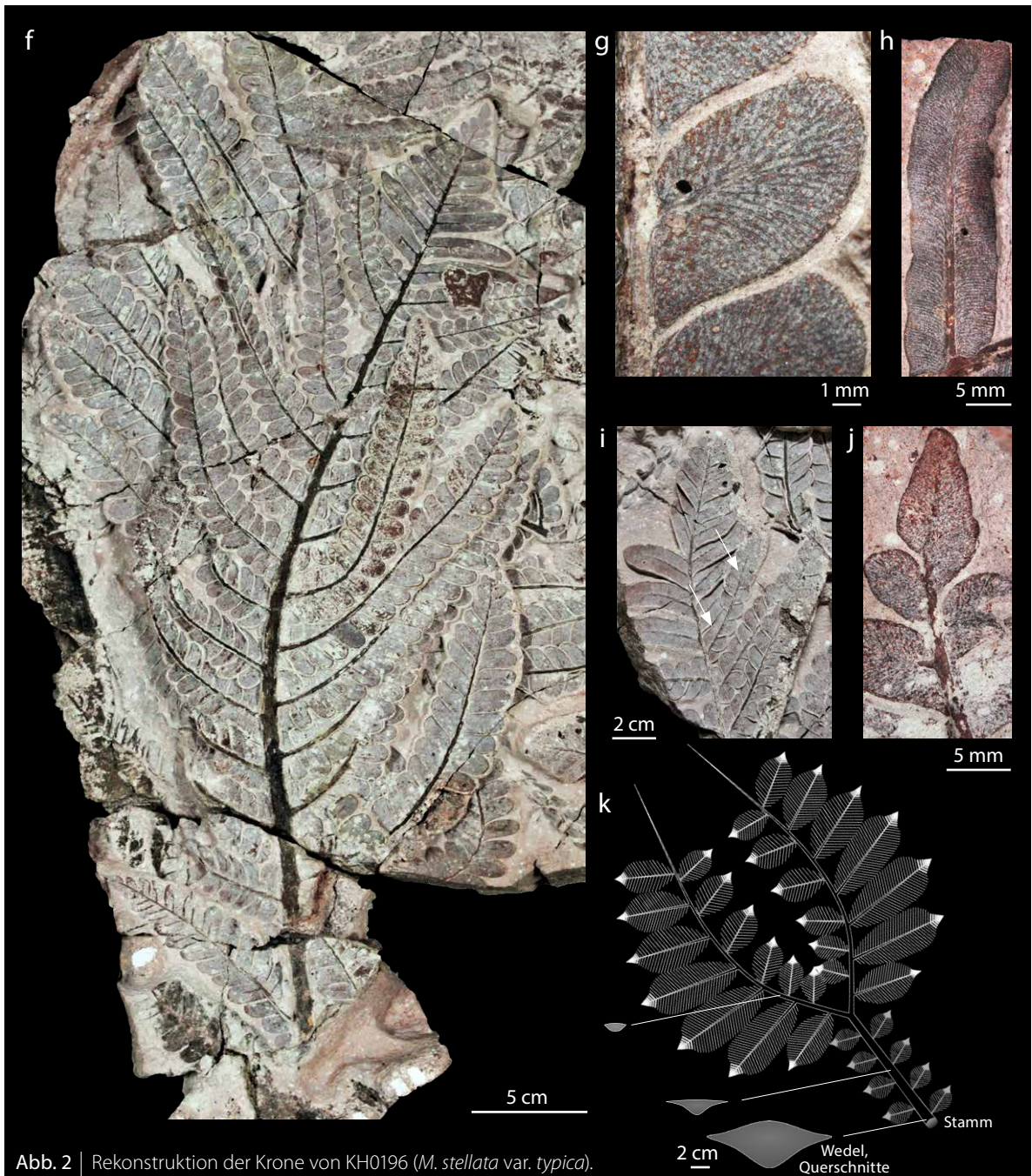


Abb. 2 | Rekonstruktion der Krone von KH0196 (*M. stellata* var. *typica*).

a) Stammquerschnitt mit mehr als 80 zentralen Leitbündeln und einem schmalen Holzzylinder vom primären Leitsystem (braun), b) Stammsegment mit spiralg angeordneten Wedelnarben (3/8-Phyllotaxie), c) Rekozeichnung des obersten Stammabschnitts an der Krone mit ansitzenden Wedeln und Wedelnarben (Zeichnung: F. Spindler), d) laubführender Tuffbereich mit Stamm-Endstück und erkennbaren ansitzenden Wedeln, e) Zeichnung desselben Ausschnitts mit Position der Wedel und präparierten laubführenden Pinnae, f) Sekundäre Pinna TA0512 mit ansitzendem *Alethopteris schneideri*-Laub, g) Detail eines *A. schneideri*-Fiederchens mit Nervatur, h) längliche „verschmolzene“ Fieder niedrigerer Ordnung, wie sie an der Spitze der sekundären Pinnae vorkommen, i) Spitze einer kleinen Sekundärfieder, die innen der Primärrachis ansitzt mit teils „verschmolzenen“ Fiederchen (siehe weiße Pfeile, TA0508), j) terminales Fiederchen einer Pinna 3. Ordnung, k) mehr als drei Meter langer *A. schneideri*-Gabelwedel wie er anhand der KH0196-Fläche rekonstruiert wurde (der terminale Teil ist nicht überliefert).

Denkbar ist, dass sie vom nebenstehenden in-situ Stamm KH0056 abbrach, auf der untersten Ascheschicht kopf-über liegenblieb und im Zuge anhaltenden Aschefalls überdeckt und konserviert wurde.

Der obere Stammabschnitt kann eindeutig der *Medullosa stellata* var. *typica* zugeordnet werden (Abb. 2a). Spiralg ansetzend wurden zehn Wedel von einem bisher nicht bekannten *Myeloxylon*-Typ dokumentiert (Abb. 2b–e). Diese vermutlich bis zu 3,50 m langen Gabelwedeln (Abb. 2k) trugen an beiden Seiten mehrere bis zu 0,80 m lange Pinnae vom Typ *Alethopteris schneideri* (Sterzel 1881, Barthel 1976; Abb. 2f–j). Der Einzelfund eines ansitzenden Pollenorgans vom *Aulacotheca*-Typ (Halle 1933) bleibt bisher der einzige Hinweis auf die Reproduktionsstrategie dieser Pflanzen. Die *M. stellata* konnte ihre welken Wedel vermutlich abwerfen, was zahlreiche Wedelnarben unterhalb der ansitzenden Wedel suggerieren (Abb. 2b, c). Sowohl die Beschaffenheit des Leitgewebes im Stamm und den basalen Wedeln, als auch die blattmorphologischen Eigenschaften lassen vermuten, dass *M. stellata* sehr große Mengen Wasser transportieren und verdunsten konnte. Aus diesem Grund war sie vermutlich auf ganzjährig feuchte Standorte angewiesen. Zusätzlich war sie an schattige Wuchsorte im Unterholz der sie überragenden Cordaiten- und Calamitenbäume angepasst. Die Pflanze konnte vermutlich bis zu 10 m hoch werden, denkbar sind sogar bis zu 15 m.

Forschungspotenzial der Medullosen

In der Erforschung der Medullosen repräsentiert die Rekonstruktion der *M. stellata*-Krone KH0196 erst den Anfang einer verheißungsvollen Neuerforschung der Medullosen. Weitere Puzzleteile warten darauf, zusammengesetzt zu werden und zur Überarbeitung der Taxonomie der Medullosen beizutragen. Dazu zählen weitere auf der Grabung gefundene Laubtypen wie *Neurocallipteris neuropteroides*, *N. planchardii* (Abb. 1g), *Taeniopteris abnormis* oder *Plagiozamites planchardii*, die weiteren Stammtaxa zugeordnet werden könnten. In Kombination mit den Wurzelsystemen entstehen so Gesamtrekos der am Standort Hilbersdorf wachsenden Medullosen. Anhand dieser Rekos sollen zukünftig mittels Computermodellierungen weiterführende Untersuchungen zum Wasserhaushalt, zu biomechanischen Eigenschaften und der Biomasseproduktion durchgeführt werden. Die Ergebnisse werden dazu beitragen, die ökologische Rolle der Medullosen in frühpermischen Ökosystemen Mitteleuropas besser zu verstehen. Letztendlich können die gewonnenen Erkenntnisse sogar in eine weitere Betrachtung zu den physikalischen Umweltbedingungen und ihrer Dynamik im frühen Perm einfließen, denn Pflanzen stehen in direkter Wechselwirkung mit ihrer unmittelbaren Umgebung und sind daher wichtige Botschafter des Klimas. Auch zukünftig soll die Bearbeitung der Chemnitzer Medullosen in enger Zusammenarbeit zwischen den Museen für Naturkunde Chemnitz und Berlin, sowie weiterer Experten eines internationalen Fachkollegiums erfolgen.

Dank

An erster Stelle möchte ich die Gelegenheit nutzen, um die anspruchsvolle und zeitintensive Präparationsarbeit rund um die KH0196 durch das PRC-Team Evgeny Fridland und Mathias Merbitz zu würdigen. Niemand vermag die filigranen Fiederchen zu zählen, die E. Fridland aus dem Tuff freigelegt hat, geschweige denn die investierten Arbeitsstunden. Dies verdient große Anerkennung und tiefen Dank. Ich möchte weiterhin Ronny Rößler herzlich danken, der mir die Medullosen während meiner Promotionszeit in Chemnitz nahegebracht und zur Bearbeitung empfohlen hat. Außerdem danke ich Jean Galtier und Brigitte Meyer-Berthaud aus Montpellier, die mich während der Bearbeitungszeit der Medullosen mit fachlichem Rat unterstützt haben. Für weitere Unterstützung habe ich Volker Annacker und Ralph Kretzschmar zu danken. Finanzielle Unterstützung wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) in Form eines Auslandsstipendiums (LU2443/1-1) und eines Sachmittelprojekts (RO 1273/3-1) gewährt. Die Bearbeitung der Medullosen geschieht in Kooperation mit dem Kulturprojekt „Als Chemnitz am Äquator lag. Auftakt zu einer digitalen Reise in die Urzeit.“ (Kulturstiftung des Bundes, BKM), unter Leitung von Thorid Zierold und Ilja Kogan am MfN Chemnitz.

Literatur

- Ahern, C. P. & Staff, I. A. (1994): Symbiosis in cycads: the origin and development of coralloid roots in *Macrozamia communis* (Cycadaceae). – *Am. J. Bot.*, **81** (12): 1559–1570.
 Barthel, M. (1976): Die Rotliegende flora Sachsens. – *Abh. Staatl. Mus. Min. Geol. Dresden*, **24**: 1-190.

- Brongniart, A. (1849) Tableau des genres de végétaux fossiles considérés sous le point de vue leur classification botanique et de leur distribution géologique. Dictionnaire Uinv. Hist. Nat., **13**: 1–127.
- Cichan, M. A. & Taylor, T. N. (1981): On the structure and morphology of the seed *Pachytesta muncii* N. SP. (Medullosales). – Rev. Palaeobot. Palynol., **34** (3–4): 359–367.
- Cleal, C. J. & Shute, C. H. (2012): The systematic and palaeoecological value of foliage anatomy in Late Paleozoic medullosan seed-plants. – J. Syst. Paleontol., **10** (4): 765–800.
- Cotta, B., (1832): Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau. – Arnoldische Buchhandlung, Leipzig, Dresden, 89 S.
- Delevoryas, T. (1955). The Medullosae – structure and relationships. – Palaeontographica Abt. B, **97**: 114–167.
- DiMichele, W. A.; Phillips, T. L. & Pfefferkorn, H. W. (2006): Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms from tropical Euramerica. – J. Torrey Bot. Soc., **133** (1): 83–118.
- Dunlop, J. A. & Rößler, R. (2013): The youngest trigonotarbid, from the Permian of Chemnitz in Germany. – Fossil Rec., **16**: 229–243.
- Dunlop, J. A.; Legg, D. A.; Selden, P.A.; Fet, V.; Schneider, J. W. & Rößler, R. (2016): Permian scorpions from the Petrified Forest of Chemnitz, Germany. – BMC Evol. Biol., **16**(1): 72. doi: 10.1186/s12862-016-0634.
- Feng, Z.; Zierold, T. & Rößler, R. (2012): When horsetails became giants. – Chin. Sci. Bull., **57**: 2285–2288.
- Frenzel, D. (1759): Zuverlässige Nachricht von einem zu Steine gewordenen Baume, nebst dessen eigentlicher Abbildung. – Dresdnisches Magazin 1. Michael Gröll, Dresden: 39–47.
- Göppert, H. R. & Stenzel, G. (1881): Die Medulloseae. Eine neue Gruppe der fossilen Cycadeen. Theodor Fischer Verlag, Kassel, 1–17.
- Grand'Eury, C. F. (1877): Flore Carbonifère du Département de la Loire et du Centre de la France. Première Partie-Botanique. Imprimerie Nationale, Paris, 624 S.
- Halle, T. G. (1933): The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to pteridosperms. – Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Tredje Serien, **12**: 1–103.
- Laveine, J.-P. (1997): Synthetic analysis of the Neuropterids. Their interest for the decipherment of Carboniferous palaeogeography. – Rev. Palaeobot. Palynol., **95**: 155–189.
- Luthardt, L. & Rößler, R. (2017): Fossil forest reveals sunspot activity in the early Permian. – Geology, **45** (3): 279–282.
- Luthardt, L.; Hofmann, M.; Linnemann, U.; Gerdes, A.; Marko, L. & Rößler, R. (2018): A new U–Pb zircon age and a volcanogenic model for the early Permian Chemnitz Fossil Forest. – Int. J. Earth Sci., **107**: 2465–2489.
- Luthardt, L.; Rößler, R. & Schneider, J. W. (2016): Palaeoclimatic and site-specific conditions in the early Permian fossil forest of Chemnitz – Sedimentological, geochemical and palaeobotanical evidence. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **441**: 627–652.
- Luthardt, L.; Rößler, R. & Schneider, J. W. (2017): Tree-ring analysis elucidating palaeoenvironmental effects captured in an in situ fossil forest – The last 80 years within an early Permian ecosystem. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **487**: 278–295.
- 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** (11): 104400.
- Luthardt, L.; Merbitz, M.; Fridland, E. & Rößler, R. (2022): Upside-down in volcanic ash: Crown reconstruction of the early Permian seed fern *Medullosa stellata* with attached foliated fronds. – PeerJ, **10**:e13051.
- Ramanujam, C. G. K.; Rothwell, G. W. & Stewart, W. N. (1974): Probable attachment of the *Dolerotherca eampanulum* to a *Myeloxylon-Alethopteris* type frond. – Am. J. Bot., **61**: 1057–1066.
- Renault, B. (1896): Bassin houiller et Permien d'Autun et d'Épinac. Fasc IV, Flore fossile, deuxième partie. – Études des Gîtes Minéraux de la France, Texte. Imprimerie nationale, Paris, 578 S.
- Rößler, R. (2000): The late Palaeozoic tree fern *Psaronius*—an ecosystem unto itself. – Rev. Palaeobot. Palynol., **108**: 55–74.
- Rößler, R. (2021): The most entirely known terrestrial Permian ecosystem on Earth – kept by explosive volcanism. – Palaeontographica Abt. B, **302** (1–3): 1–75.
- Rößler, R. & Noll, R. (2010): Anatomy and branching of *Arthropitys bistrata* (Cotta) Goeppert—new observations from the Permian petrified forest of Chemnitz, Germany. – Int. J. Coal Geol., **83**: 103–124
- 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 petrified forest of Chemnitz,

- Germany. – *Palaios*, **27**: 814–834.
- Rothwell, G. W. (2020): Cauline vasculature and leaf trace production of *Medullosa leuckartii* Göppert & Stenzel (Medullosaceae), a Paleozoic gymnospermous vine. – *Int. J. Plant Sci.*, **181** (4): 464–472.
- Rothwell, G. W. & Whiteside, K. L. (1973) Rooting structures of the Carboniferous medullosan pteridosperms. – *Can. J. Bot.*, **52**: 97–102.
- Rudolph, K. (1922): Zur Kenntnis des Baues der Medullosen. – *Beih. Bot. Zentralbl.*, **39**: 196–222.
- Schenk, (1889): Über *Medullosa* Cotta und *Tubicaulis* Cotta. – *Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Sächs. Ges. Wissensch.*, **15**: 523–558.
- Solms-Laubach, H. (1897): Über *Medullosa leuckarti*. – *Bot. Zeitschrift*, **55**: 175–292.
- Spindler, F.; Werneburg, R.; Schneider, J. W.; Luthardt, L.; Annacker, V. & Rößler, R. (2018): First arboreal 'pelycosaur' (Synapsida: Varanopidae) from the early Permian Chemnitz Fossil Lagerstätte, SE-Germany, with a review of varanopid phylogeny. – *PalZ*, **92** (1): 315–364.
- Sterzel, J. T. (1881). Paläontologischer Charakter der oberen Steinkohlenformation und des Rotliegenden im erzgebirgischen Becken. – *Ber. Naturw. Ges. zu Chemnitz*, **7**: 155–270.
- Sterzel, J. T. (1918): Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz. – *Abh. math.-phys. Kl. sächs. Ges. Wiss.* 35.
- Stidd, B. M. (1981): The current status of Medullosan seed ferns. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **32**: 63–101.
- Weber, O. & Sterzel, J. T. (1896): Beiträge zur Kenntnis der Medulloseae. – *Ber. Naturw. Ges. zu Chemnitz*, **13**: 44–143.
- Werneburg, R.; Witzmann, F.; Schneider, J. W. & Rößler, R. (2022): A new basal zatracheid temnospondyl from the early Permian Chemnitz Fossil Lagerstätte, central-east Germany. – *PalZ*, doi: 10.1007/s12542-022-00624-8.
- Wnuk, C. & Pfefferkorn, H. W. (1984): The life habits and paleoecology of Middle Pennsylvanian medullosan pteridosperms based on an in situ assemblage from Bernice Basin (Sullivan County, Pennsylvania, U.S.A.). – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **41**: 329–351.
- Worsdell, W. C. (1906): The structure and origin of the Cycadaceae. – *Ann. Bot.*, **20** (78): 129–159.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Luthardt Ludwig

Artikel/Article: [Stand der Forschung bei den Medullosen, faszinierenden und rätselhaften Farnsamern des Versteinerten Waldes von Chemnitz 81-90](#)