PHILIPPIA	12/4	S. 347-360	9 Abb.	Kassel 2006

Dieter Uhl

„Kornähren, Fliegenfittiche und Holzgraupen“ – Ein Beitrag zur Bildung permineralisierter Pflanzenreste aus dem Zechstein (Oberperm) von Nordwest-Hessen

Abstract

Within Europe plant-bearing localities from the Upper Permian are rare and most localities are restricted to the marine Zechstein. At many of these localities only impression fossil of plants have been preserved and anatomical information, which could be used for taxonomical purposes or for palaeoecological interpretations are absent. One of the few exceptions can be found in the vicinity of Frankenberg/Geismar in NW-Hesse. From here not only plants are known with cuticles still preserved, but also specimens that have been permineralised by pyrite and maybe also other minerals, the so called „Frankenberger Kornähren“. To evaluate the validity of the taxonomical and palaeoecological evidence given by these anatomically preserved plant remains, it is important to know how they have been formed. Based on data obtained by light-microscopy and scanning-electron-microscopy two slightly different scenarios are proposed for the permineralision of woody and non-woody remains respectively. In both cases pyritisation occurred under anaerobic conditions and most likely involved microbial decay of the plant material. Pyrite formation started within the cell-lumina, in a next step the cell-walls were degraded and pyritised. In woody remains the tracheids acted as entranceways for the microbes, whereas in non-woody remains damaged tissues and stomata acted as potential entranceways, leading to a less uniform pyritisation in such remains.

Zusammenfassung

In Europa sind Fundstellen oberpermischer Pflanzenfossilien sehr selten und vor allem auf den marinen Zechstein beschränkt. An den meisten dieser Fundstellen liegen die Pflanzenfossilien jedoch in reiner Abdruckerhaltung vor und anatomische Informationen, die uns Aufschluss geben können über Taxonomie, aber auch ökologische Anpassungen, fehlen. Eine der wenigen Ausnahmen bildet die Gegend um Frankenberg/Geismar in Nordwest-Hessen, von wo man nicht nur Pflanzenfossilien mit erhaltenen Cuticulen kennt, sondern auch teilweise mit Pyrit und wohl auch anderen Mineralien permineralisierte Reste, die so genannten „Frankenberger Kornähren“. Um jedoch die taxonomische und ökologische Aussagekraft anatomischer Befunde korrekt interpretieren zu können ist es notwendig auch die Bildungsgeschichte der jeweiligen Fossilien zu untersuchen, da nur so entschieden werden kann, welche anatomischen Details unverändert überliefert worden sind und daher zur Interpretation herangezogen werden sollten. Basierend auf an solchen „Frankenberger Kornähren“ gewonnenen licht- und rasterelektronenmikroskopischen Befunden werden hier zwei leicht

unterschiedliche Szenarien für den möglichen Ablauf der Permineralisierung, sowohl verholzter als auch unverholzter Pflanzenreste vorgeschlagen. Es kann davon ausgegangen werden, dass in beiden Fällen die Pyritisierung unter Luftabschluss mit Beteiligung das Pflanzenmaterial zersetzender Mikroben stattfand, wobei zuerst die Zellinnenräume und dann die Zellwände pyritisiert wurden. Während bei verholzten Pflanzenteilen die Tracheiden des Holzes als Eintrittswege für die Mikroben dienten, drangen bei nicht verholzten Pflanzenteilen die beteiligten Mikroben wohl hauptsächlich durch beschädigte Gewebeteile bzw. die Spaltöffnungen ein, wodurch diese Reste weniger gleichmäßig permineralisiert wurden.

Inhalt

1. Einleitung 348
2. Material und Methoden 351
3. Ergebnisse und Diskussion 351
4. Schlussfolgerungen 355
Danksagung....358
Literatur....359

1. Einleitung

Pflanzenfossilien aus dem Oberperm der gesamten euramerikanischen Florenprovinz sind extrem selten und in den meisten Fällen handelt es sich bei den Funden aus dieser Zeit um reine Abdruckfossilien ohne jegliche anatomisch erhaltene Details (z.B. WEIGELT, 1928). Nur an wenigen Fundstellen sind zum Beispiel auch Cuticulen erhalten geblieben, die Einzelheiten der Epidermal-Anatomie fossiler Pflanzen wiedergeben und uns dadurch wichtige Informationen zur Taxonomie und Ökologie einzelner Arten liefern können (z.B. GOTHAN & NAGALHARD, 1922; STONELEY, 1956, 1958; SCHWEITZER, 1962; ULLRICH, 1964; UHL & KERP, 2002, 2005). In den seltensten Fällen sind bei solchen Funden auch noch Reste der internen Anatomie erhalten, die uns dann zusätzliche, wichtige Informationen über systematische Verwandtschaftsverhältnisse, aber auch zur Ökologie dieser Pflanzen liefern können (z.B. SOLMS-LAUBACH, 1884; SCHWEITZER, 1962; LEMOIGNE & SCHAARSCHMIDT, 1968; UHL, 2004). Neben verkohlten Pflanzenresten („Holzkohle“ im weitesten Sinne) (UHL & KERP, 2002, 2003), handelt es sich bei derartigen Funden aus dem mitteleuropäischen Zechstein, welcher bisher die größte Fülle an oberpermischen Pflanzenfossilien aus der gesamten euramerikanischen Florenprovinz geliefert hat, hauptsächlich um durch Calcit bzw. Pyrit permineralisierte Pflanzenreste (z.B. SOLMS-LAUBACH, 1884; UHL & KERP, 2002; UHL, 2004). Am besten bekannt sind bisher die calcifizierten Pflanzenreste aus dem niederrheinischen Zechstein, die SCHWEITZER (1962, 1963) detailliert beschrieb. Obwohl pyritisierte Pflanzenreste mit zu den am längsten bekannten Pflanzenfossilien aus dem Zechstein gehören (z.B. WALDIN,1778; ULLMANN, 1803) sind unsere Kenntnisse über diese Reste bisher nur sehr lückenhaft.

Neben Kieselsäure und Calcit zählen Pyrit (FeS_2) und seine Oxidationsprodukte mit zu den wichtigsten Permineralisations-Agentien für fossile Pflanzen (KENRICK, 1999). In den meisten Fällen ist dabei die Bildung von Pyrit in pflanzlichen, aber auch tierischen Resten eng mit dem bakteriellen Abbau von organischem Material verbunden (ALLISON, 1988; BROWN et al., 1994; POOLE & LLOYD, 2000). Allerdings ist über die genauen Prozesse bei der Pyritisierung fossiler Pflanzen bisher nur sehr wenig bekannt. Die wenigen detaillierteren Studien befassen sich vor allem mit devonischen (KENRICK & EDWARDS, 1988; TIBBS et al., 2003), sowie mit tertiären Pflanzen (ALLISON, 1988; CANFIELD & RAISWELL, 1991; GRIMES et al., 2001, 2002). GRIMES et al. (2001, 2002) führten erstmals auch experimentelle Untersuchungen zur Pyritisierung rezenter Pflanzenreste durch, welche vor allem die große Bedeutung mikrobieller Prozesse bestätigen konnten, ohne jedoch die physiko-chemischen Bedingungen (z.B. pH, Eh) unter denen Pyritisierung stattfindet exakt charakterisieren zu können. Alle diese Studien konnten trotz einer Fülle offen gebliebener Fragen zeigen, dass detaillierte Untersuchungen pyritisierter Pflanzenreste uns neben einer Fülle von taxonomischen Informationen auch wichtige Daten zur Entstehungsgeschichte der jeweiligen Fossilien liefern können.

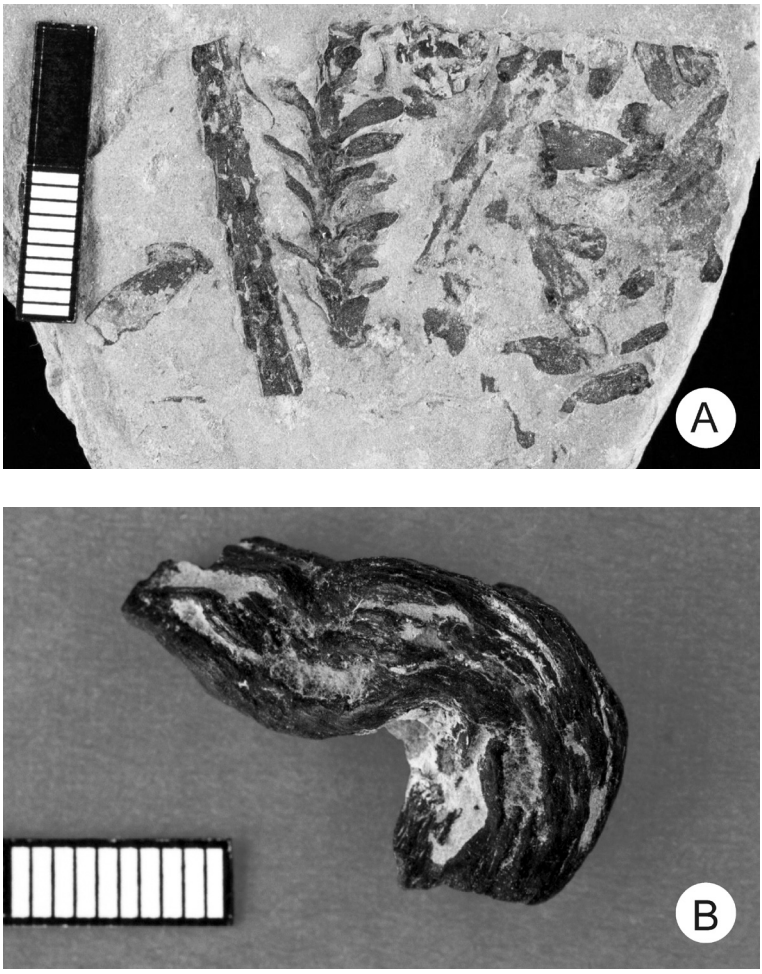


Abb. 1: Pflanzenfossilien von der Fundstelle Frankenberg/Geismar, so genannte „Frankenberger Kornähren“. Beides Originale zu ULLMANN (1803). A) *Ullmannia bronnii* GOEPPERT (Sammlung Uni Marburg; MBG 4887 Ullm 1; Maßstab = 2 cm); B) pyritisiertes Holz (Sammlung Uni Marburg; MBG 4888 Ullm 2; Maßstab = 1 cm)

Pyritisierte Pflanzenreste aus dem Zechstein Nordwest-Hessens kennt man seit mehr als 200 Jahren (z.B. WALDIN, 1778; ULLMANN, 1803; vgl. Abb. 1), wahrscheinlich aber schon länger. Von den damaligen Bergleuten in der Umgebung von Geismar wurden diese Fossilien als „Kornähren”, „Fliegenfittiche” und „Holzgraupen” bezeichnet und bereits WALDIN (1778) erkannte, dass es sich dabei um „versteinerte” Reste früher lebender Pflanzen handelt. Dieser Autor stellte auch erste Überlegungen und Versuche zur Entstehung dieser pyritisierter Reste an, die aus heutiger Sicht zwar als ziemlich naiv betrachtet werden müssen, jedoch mit die frühesten publizierten Untersuchungen zur Taphonomie von Pflanzenfossilien darstellen. Obwohl diese, heutzutage weltweit unter dem Namen „Frankenberger Kornähren“ bekannten, Reste in den letzten 200 Jahren immer wieder in taxonomischen Arbeiten zur Flora des Zechsteins berücksichtigt wurden (BRONN, 1828; GÖPPERT, 1850; SOLMS-LAUBACH, 1884; SCHWEITZER, 1962; LEMOIGNE & SCHAARSCHMIDT, 1968; POORT & KERP, 1990), fand die Frage nach der Bildung dieser „Kornähren” seit WALDIN (1778) kaum Interesse. Erst in jüngster Vergangenheit wurde diese Frage im Rahmen eines Forschungsprojekts zur Zechstein-Flora Nordwest-Hessens wieder aufgegriffen (UHL & KERP, 2002; UHL, 2004), da die Kenntnis

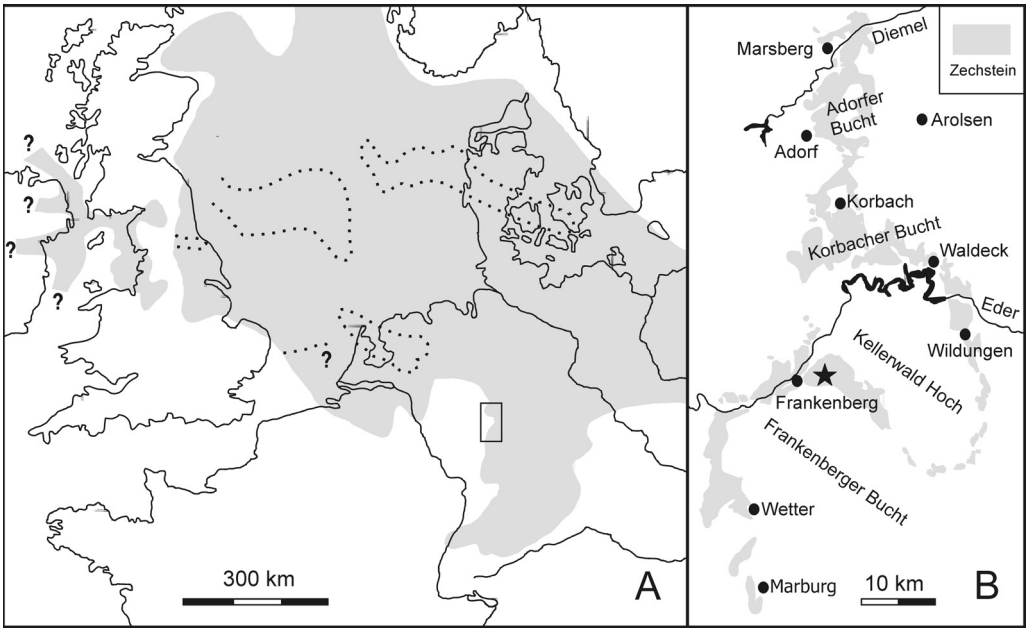


Abb. 2: Geographische Lage der Lokalität Frankenberg/Geismar. A) Die mutmassliche Ausdehnung des Zechsteinmeeres (grau hinterlegt) (verändert nach SCHWEITZER, 1986); B) Zechsteinvorkommen in NW-Hessen (★ = Frankenberg/Geismar).

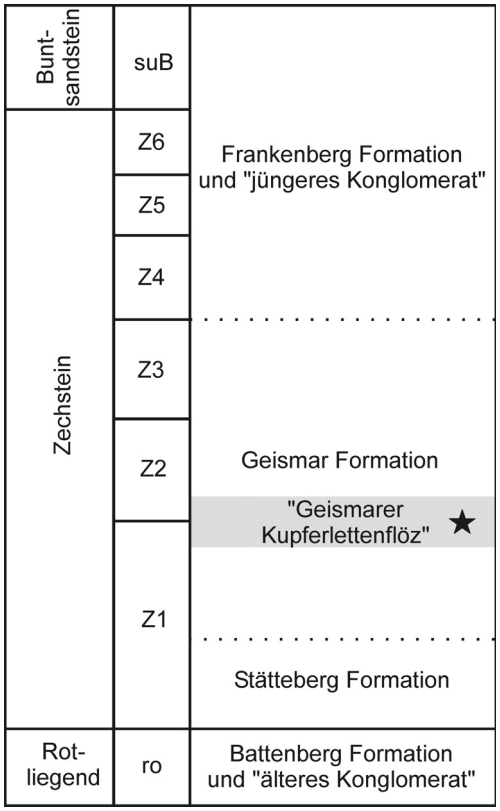


Abb. 3: Stratigraphie des nordwest-hessischen Zechsteins (★ = Frankenberg/Geismar) (umgezeichnet nach KULICK, 1987; Deutsche Stratigraphische Kommission [Hrsg.], 2002).

der Prozesse die zu einem bestimmten Erhaltungszustand von Fossilien führen, wichtig für die Interpretation der morphologischen und anatomischen Befunde sind. In einer ersten Studie zur Anatomie und Taphonomie eines pyritisierten Holzrestes der Gattung *Brachyoxylon* (Protopinaceae) aus der Umgebung von Frankenberg/Geismar konnte UHL (2004) dabei mit Hilfe der Auflicht- und Durchlichtmikroskopie zeigen, welche taphonomischen Prozesse wahrscheinlich vor und während der Pyritisierung dieses Fossils eine Rolle gespielt haben. Diese Prozesse beinhalteten: 1) starke Austrocknung die zur initialen Bildung von Rissen im Holz führte, 2) mikrobielle Zersetzung und 3) mechanischen Stress während des Transports des Holzrestes vom Festland in die randmarinen Ablagerungen. Dabei wurden bei

diesem Rest hauptsächlich die Zellinnenräume und Risse im Holz pyritisiert, während die Zellwände nicht pyritisiert waren.

Um zu prüfen, inwiefern die gleichen oder ähnliche Prozesse auch bei der Bildung anderer pyritisierter Pflanzenreste aus Geismar beteiligt waren, wurden in der Folgezeit weitere lichtmikroskopische, aber auch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zu diesem Fragenkomplex durchgeführt, deren erste Ergebnisse hier vorgestellt werden.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Die hier untersuchten Fossilien stammen aus der Umgebung von Frankenberg-Geismar in Nordwest-Hessen, wo von etwa 1590 (ULLMANN, 1803: 59) bis 1814 ohne größere Unterbechungen und dann wieder kurzfristig in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (KULICK, 1987: 159) kupfer- und silberhaltige Sedimente, wohl hauptsächlich das so genannte Geismarer Kupferlettenflöz, abgebaut wurden (Abb. 2, 3). Laut KULICK (1987) ist dabei die gesamte Mineralisation des Geismarer Kupferlettenflözes an kohlige Pflanzenreste gebunden, deren organische Substanz teilmineralisiert oder von Mineralien verdrängt wurde bzw. die von mineralisierten Konkretionen umgeben sind. Die abgebauten Sedimente des „Geismarer Kupferletten-Flöz“ liegen stratigraphisch an der Grenze zwischen der Werra Folge (Z1) und der Staßfurt Folge (Z2) in der Geismar Formation (KULICK, 1987; Deutsche Stratigraphische Kommission [Hrsg.], 2002) (Abb. 3). Die Sedimente, die unter randmarinen Bedingungen abgelagert wurden (KULICK 1987; HEGGEMANN et al., 2004), enthalten zahlreiche Pflanzenfossilien in verschiedenen Erhaltungszuständen, wobei pyritisierte Reste mit zu den häufigsten Resten zählen (UHL & KERP 2002).

Stratigraphie und Geologie der Umgebung von Frankenberg wurden eingehend von RICHTER-BERNBURG (1955), SAUER (1964), KULICK und RICHTER-BERNBURG (1987), KULICK (1987) sowie HEGGEMANN et al. (2004) diskutiert. Paläogeographisch repräsentiert die Gegend um Frankenberg eine Bucht im mitteleuropäischen Zechstein Meer (Abb. 2). PAUL (1982) gab zuletzt einen Überblick über die Faziesentwicklung der Frankenberger Bucht, sowie angrenzender Buchten am Rande des mitteleuropäischen Zechsteinbeckens.

2.2. Methoden

Um ausgewählte Handstücke für die Anfertigung von Dünn- und Anschliffen zu stabilisieren wurden sie vorher in Gießharz (Castolite, Buehler) eingebettet. Polierte Anschliffe für die Auflichtmikroskopie, sowie Dünnschliffe für die Durchlichtmikroskopie befinden sich in der Sammlung der Forschungsstelle für Paläobotanik der Universität Münster, dem Institut für Spezielle Botanik der Universität Jena und dem Naturhistorischen Museum Schloß Bertholdsburg in Schleusingen. Die Handstücke und die Schliffe wurden mit einem Wild M400 Makrobinokular [Auflicht] und einem Leitz Diaplan Mikroskop [Durchlicht] auf AGFAPAN 25 Filmen photographiert.

Um pyritisierte Pflanzenreste für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen aus dem Sediment zu isolieren, wurden etwa faustgroße Mergelbrocken für mehrere Stunden bis zu mehreren Tagen in 2-10%-iger HCl angeätzt bzw. aufgelöst. Danach wurden die Proben mehrfach mit destilliertem Wasser gewaschen und die herausgelösten Reste mit einem 250-µm Sieb herausgesiebt. Pyritisierte Reste wurden danach unter dem Binokular mit Hilfe von Pinzetten ausgelesen und für mehrere Tage luftgetrocknet. Ausgewählte Stücke wurden an der Universität Tübingen mit Hilfe eines LEO 1540 SV GEMINI Rasterelektronenmikroskops (REM) untersucht.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen

3.1.1. Durchlicht

Im Durchlicht sind, wie schon SOLMS-LAUBACH (1884) feststellen konnte, oft nur in sehr kleinen Bereichen der pyritisierten Pflanzenreste anatomische Details zu erkennen. Es handelt sich dabei um nicht-pyritisierte Teile der Pflanzen in

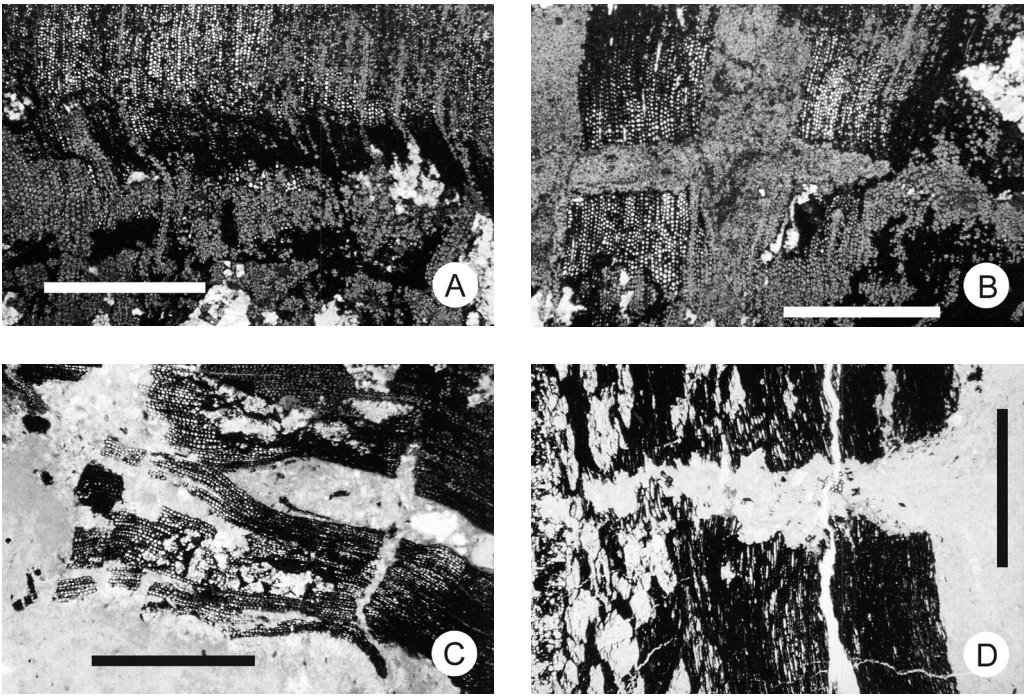


Abb. 4: Dünnschliffe eines zu *Brachyoxylon* gehörigen Holzes aus Frankenberg/Geismar. Alles Originale zu UHL (2004). A) Querschliff mit pyritisierten und nicht-pyritisierten Bereichen die anatomische Details erkennen lassen (Paläobotanik Münster; Pb-WB-H-1/a; Maßstab = 1 mm); B) Querschliff mit Pyrit-gefüllten Rissen im Holz (Paläobotanik Münster; Pb-WB-H-1/a; Maßstab = 1 mm); C), Querschliff mit Sediment-gefüllten Rissen im Holz (Paläobotanik Münster; Pb-WB-H-1/a; Maßstab = 1 mm); D) Radialschliff mit Sediment-gefüllten Rissen im Holz (Paläobotanik Münster; Pb-WB-H-1/b; Maßstab = 1 mm).

organischer Erhaltung. Diese nicht-pyritisierten Zonen mit erkennbaren anatomischen Details beschränken sich bei zahlreichen bisher untersuchten Stücken (z.B. Koniferennadeln, Zweigreste) vor allem auf Bereiche des Xylems (also der wasserleitenden Gewebe) (vgl. Abb. 9D), während andere (vor allem mechanisch weniger stabile) Gewebetypen meist stark kompaktiert wurden und daher keine anatomischen Details mehr erkennen lassen (Abb. 5A). Nur in manchen Holzstücken können auch größere zusammenhängende, nicht-pyritisierte Bereiche beobachtet werden (Abb. 4), innerhalb derer es möglich ist anatomisch erhaltene Details mit Hilfe der Durchlichtmikroskopie zu untersuchen (LEMOIGNE & SCHAARSCHMIDT, 1968; UHL, 2004). Allerdings treten auch bei solchen Hölzern oft Bereiche auf in denen die organische Substanz kompaktiert ist und die daher keinerlei zellulären Strukturen erkennen lassen (Abb. 5C).

3.1.2. Auflicht

Im Auflicht sind verschiedene Formen (Stadien?) der Pyritisierung erkennbar. Vor allem bei Hölzern können relativ häufig die bereits beschriebenen, vollkommen unpyritisierten Bereich beobachtet werden (Abb. 4, 5C), wobei in diesen Fällen zwischen unkompaktierten Bereichen mit anatomischer Erhaltung (Abb. 4) und kompaktierten Bereichen ohne erkennbare anatomische Details unterschieden werden muss (Abb. 5C). Desweiteren findet man bei Hölzern auch oft Bereiche in denen nur die Zell-Lumina der Tracheiden mit Pyrit gefüllt sind, während die Zellwände noch in organischer Substanz erhalten sind (vgl. Abb.4B). Da-

neben findet man auch Pflanzenreste (vor allem Hölzer und andere Pflanzenteile mit einem hohen Anteil an Leitgewebe) bei denen sowohl die Zell-Lumina mit Pyrit gefüllt sind, als auch die organische Substanz der Zellwände durch Pyrit ersetzt wurde, wobei hier im Auflicht oft noch die ursprüngliche zelluläre Organisation des betreffenden Gewebes nachzuvollziehen

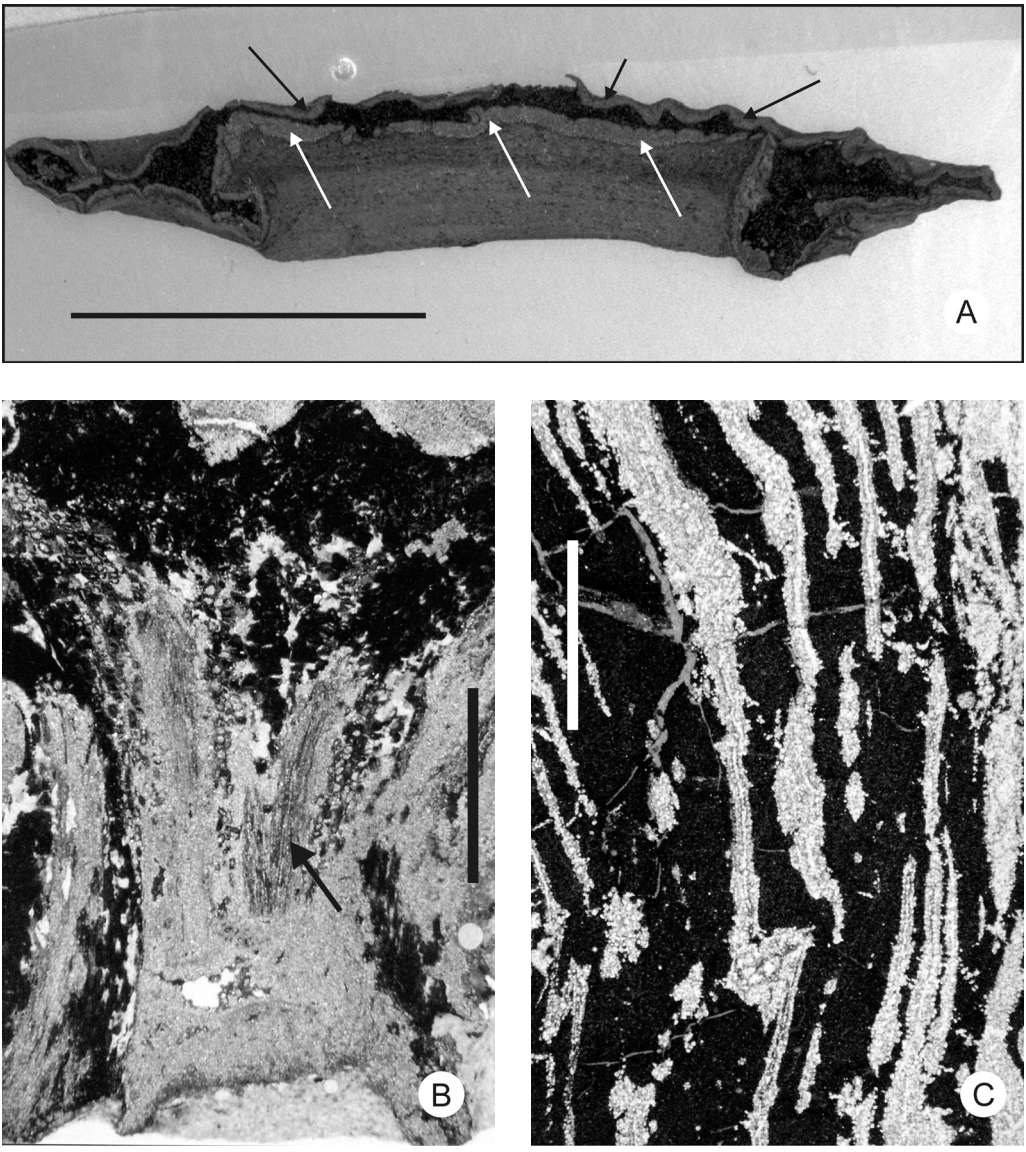


Abb. 5: Dünnschliffe eines Megasporophylls von *Peltaspermum martinsii* (GERMAR) POORT & KERP (A - B) sowie eines unbestimmbaren Holzes aus Frankenberg/Geismar (C). A) Tangentialer Schliff durch den „Schirm“ des Megasporophylls, der die kompaktierte organische Sustanz und die pyritisierten Bereiche der Konkretion ausserhalb des eigentlichen Fossils (Pfeile) zeigt (Maßstab = 5 mm); B) zentraler Schliff durch den „Stiel“ des Megasporophylls, der vollkommen pyritisierte Leitgewebe (Pfeil) und die umgebenden Parenchyme zeigt (Maßstab = 1 mm); C) Querschliff mit pyritisierten Bereichen, die noch zelluläre Strukturen erkennen lassen, und kompaktierten unpyritisierten Bereichen (Maßstab = 500 µm).

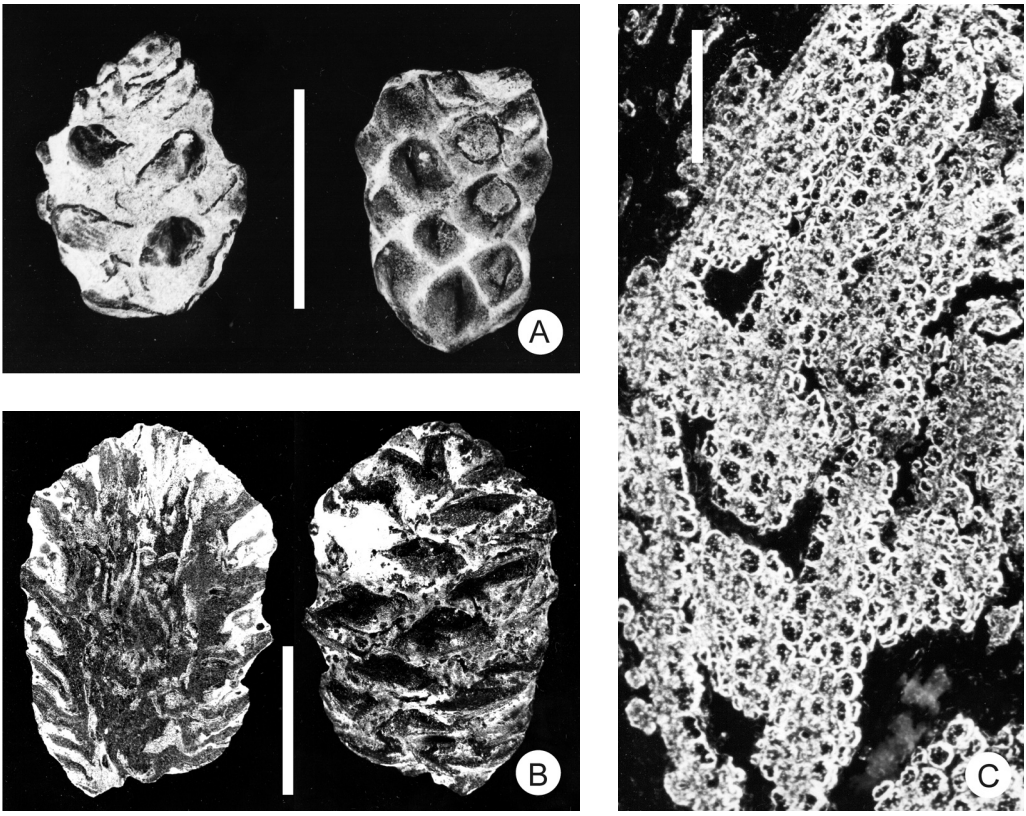


Abb. 6: Pyritisierte Pflanzenreste aus Frankenberg/Geismar. Alles Originale zu UHL & KERP (2002). A) Zweigreste von *Ullmannia bronnii* (Museum Schleusingen; Maßstab = 10 mm); B) Koniferenzapfen unbekannter systematischer Zugehörigkeit (Universität Jena, # 436; Maßstab = 10 mm); C) Querschliff eines komplett pyritisierten Holzstückes (Universität Jena, # 363; Maßstab = 100 µm).

ist (vgl. Abb. 5B-C, 6C). In einigen Fällen finden sich innerhalb (teil-)pyritisierter Pflanzenreste auch Bereiche in denen der Pyrit unter Auflicht mehr oder minder homogen wirkt und keine Hinweise auf die ursprüngliche zelluläre Organisation mehr erkennbar sind (Abb. 6B). Solche homogenen Mineralisierungen finden sich auch oft in Rissen innerhalb von Pflanzenresten, die wohl aufgrund von mechanischer Beanspruchung oder/und durch Austrocknung entstanden sind (UHL, 2004).

Häufig findet sich Pyrit (und wohl auch andere Minerale) auch außerhalb der ursprünglichen Pflanze und bildet so eine permineralisierte Mikro-Konkretion um das Pflanzenfossil (KULICK, 1987; UHL & KERP, 2002) (Abb. 5 A). Diese Konkretionen sind es, die in vielen Fällen die äußere Morphologie der so genannten „Frankenberger Kornähren“ bestimmen, so dass wir hier eigentlich nicht direkt die fossile Pflanze, sondern die mineralisierte Konkretion betrachten (vgl. Abb. 6A). Diese Konkretionen sind auch relativ stabil gegenüber der zur Auflösung des Gesteins verwendeten Salzsäure.

3.2. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen

Beispielhaft für die rasterelektronenmikroskopisch untersuchten Objekte werden hier die Befunde von einer zu *Pseudovoltzia liebenana* (GEINITZ) FLORIN gehörigen, teilmineralisierten Koniferennadel dargestellt (Abb. 7):

Bei dieser Nadel sind zwischen der das Fossil umgebenden mineralisierten Konkretion und den mineralisierten inneren Geweben noch Reste der in organischer Substanz erhaltenen Cutikula erkennbar (Abb. 8B, C [Pfeil rechts]). Die Kontaktfläche zwischen der äußeren Konkretion und der Cutikula zeigt dabei „Abdrücke“ der für *Pseudovoltzia liebenana* charakteristischen, auf den einzelnen Epidermiszellen aufsitzenden kräftigen Papillen (Abb. 8C [Pfeile links]).

Innerhalb der Nadel sind verschiedene Gewebetypen erkennbar, wobei sowohl bei dem außen liegenden Palisadenparenchym, als auch bei dem weiter innen liegenden Schwammparenchym sowohl Zelllumina, als auch Zellwände pyritisiert sind (Abb. 8A). Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, dass bei diesen komplett pyritisierten Geweben zwei verschiedene Pyrit-Phasen erkennbar sind (Abb. 8A, 9A, B). Innerhalb der Zelllumina ist dabei eine homogene, massige Pyrit-Phase erkennbar, während im Bereich der ehemaligen Zellwände eine granuläre Phase vorliegt (Abb. 9A, B). Die zentral gelegenen Reste des Leitgewebes zeigen dagegen keinerlei Spuren einer Mineralisierung (Abb. 9C, D).

Das Auftreten zweier unterschiedlicher Pyrit-Phasen deutet darauf hin, dass die Zelllumina und die Zellwände nicht gleichzeitig bzw. unter gleichartigen Bedingungen permineralisiert wurden. Eine derartige zweiphasige Pyritisierung pflanzlicher Gewebe kennt man auch von anderen Vorkommen pyritisierter Pflanzenfossilien (GRIMES et al., 2002), sowie von experimentell pyritisierten Pflanzenresten (GRIMES et al., 2001).

4. Schlussfolgerungen

Aufgrund der verschiedenen hier vorgestellten Befunde können nun die Aussagen von UHL (2004) zur Pyritisierung der „Frankenberger Kornähren“ weiter präzisiert und erweitert werden. Basierend auf früheren Ergebnissen zur experimentellen Pyritisierung rezenter Pflanzen (GRIMES et al., 2001, 2002), sowie auf Untersuchungen fossiler Pflanzen aus verschiedenen Epochen der Erdgeschichte (z.B. ALLISON, 1988; KENRICK & EDWARDS, 1988; CANFIELD & RAISWELL, 1991; GRIMES et al., 2001, 2002; TIBBS et al., 2003; UHL & LEPPER, im Druck) werden hier folgende Szenarien für die Pyritisierung der „Frankenberger Kornähren” vorgeschlagen, wobei aufgrund der

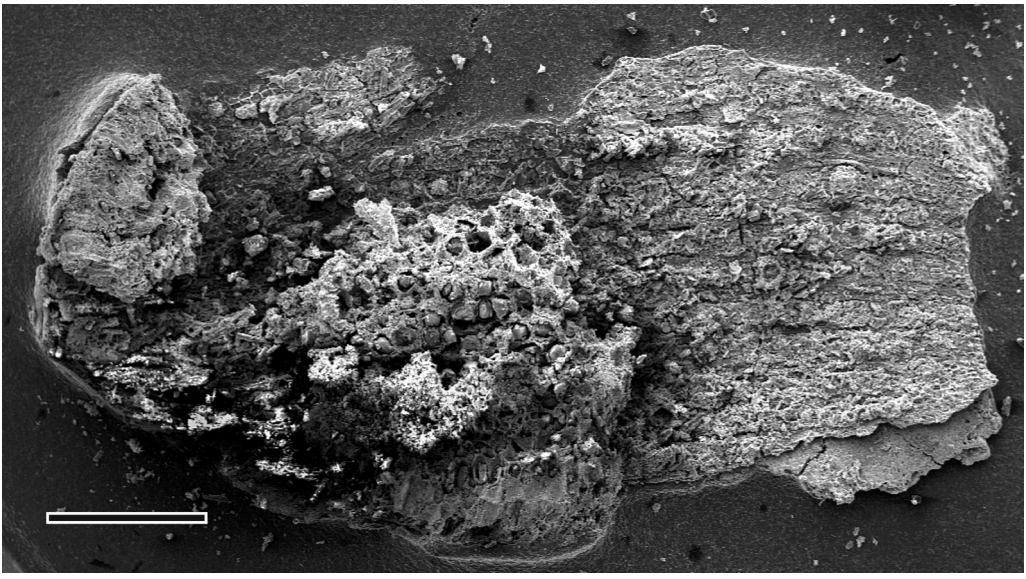


Abb. 7: Rasterelektronenmikroskopische Übersichtsaufnahme einer teilpyritisierten Nadel von *Pseudovoltzia liebeana* (Maßstab = 500 µm).

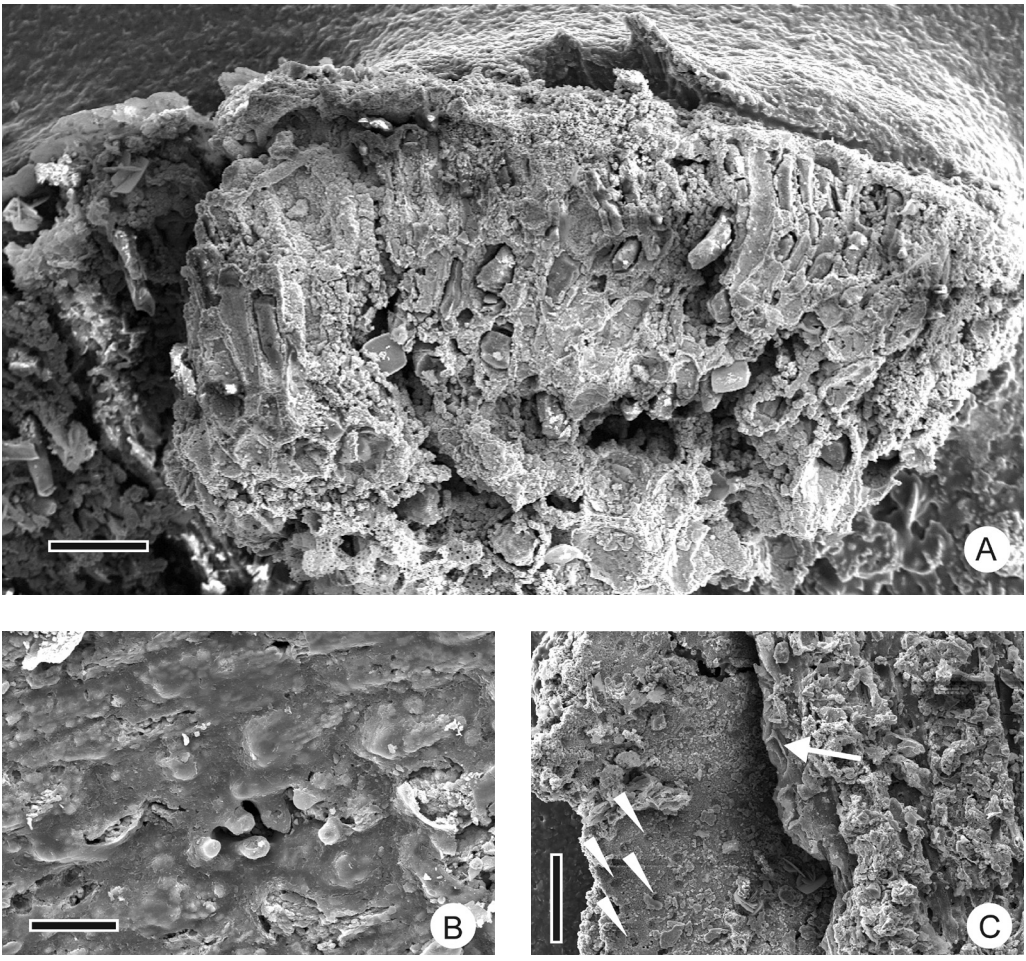


Abb. 8: Details der auf Abb. 7 abgebildeten Nadel. A) Pyritisierte Bereiche des Palisadenparenchyms (oben) und des Schwammparenchyms (unten) (Maßstab = 90 µm); B) äußere Oberfläche der Cuticula mit einer von Papillen überragten Spaltöffnung (Maßstab = 20 µm); C) „Innenansicht" der das Fossil umgebenden Konkretion (links) mit Abdrücken der Papillen auf der Oberfläche der Cuticula (Pfeile links), der Cuticula selbst (Pfeil rechts), sowie der pyritisierten Gewebe (rechts) (Maßstab = 60 µm).

vorliegenden Befunde zwischen Hölzern und nicht verholzten Pflanzenteilen (z.B. Koniferennadeln) unterschieden werden kann:

Hölzer

1. Bereits während des Transports der Pflanzenreste vom Festland in den Ablagerungsraum kommt es bei einigen Stücken aufgrund von Austrocknung und mechanischer Beanspruchung zur Bildung von Rissen im Holz. Durch diese Risse und durch die Tracheiden des Holzes können nun Bakterien eindringen die dann anfangen das Holz mikrobiell zu zersetzen.

2. Wahrscheinlich nach Einbettung des Holzrestes ins Sediment, verbunden mit weitgehendem Luftabschluss, ändern sich die physiko-chemischen Parameter unter denen die mikrobielle Zersetzung stattfindet und die Präzipitierung von Pyrit setzt ein. Diese initiale Bildung von Pyrit findet vor allem innerhalb der Lumina der Tracheiden, sowie der im Holzkör-

per vorhandenen Risse statt. Eine derartige initiale Präzipitierung von Pyrit in den Lumina der Tracheiden, sowie in Freiräumen zwischen Zellen wurde von GRIMES et al. (2001) auch bei der experimentellen Pyritisierung von rezenten Pflanzen beobachtet und von UHL und LEPPER (im Druck) für permineralisierte Holzreste aus dem Buntsandstein von Bad Karlshafen in N-Hessen vorgeschlagen. Diese Phase dauerte an, bis die entsprechenden Hohlräume komplett mit Pyrit ausgefüllt waren. Vergleichbare Pyrit-Ausfüllungen von Tracheiden kennt man von einer Vielzahl von Fossil-Lokalitäten und diese Form der Erhaltung repräsentiert eine wichtige Quelle für Informationen über die Anatomie der Leitgewebe fossiler Pflanzen (z.B. KENRICK & EDWARDS 1988; KENRICK 1999; UHL & LEPPER, im Druck).

3. Parallel zur Bildung von Pyrit in den pflanzlichen Hohlräumen beginnt auch die mikrobielle Zersetzung der Zellwände, die ultimativ auch zu einer Pyritisierung der Zellwände führen kann (GRIMES et al., 2001). Dabei wird zuerst die in den Zellwänden vorhandene Cellulose abgebaut, während die Lignin-Bestandteile resistenter sind und dadurch länger erhalten bleiben (z.B. KENRICK & EDWARDS, 1988), was oft zu einer nur teilweisen Pyritisierung der lignifizierten Gewebe führt. In diesen Fällen kann der Pyritgehalt der Zellwände, abhängig vom Grad der Zersetzung, sehr unterschiedlich sein (GRIMES et al. 2001) und Unterschiede zwischen Zellwänden und Lumina bleiben oft auch bei vollkommender Pyritisierung der entsprechenden Gewebe erkennbar.

Nicht verholzte Pflanzenteile

Für nicht verholzte Pflanzenteile muss, wenigstens zum Teil, ein alternatives Szenario angenommen werden, da hier die Leitgewebe sehr

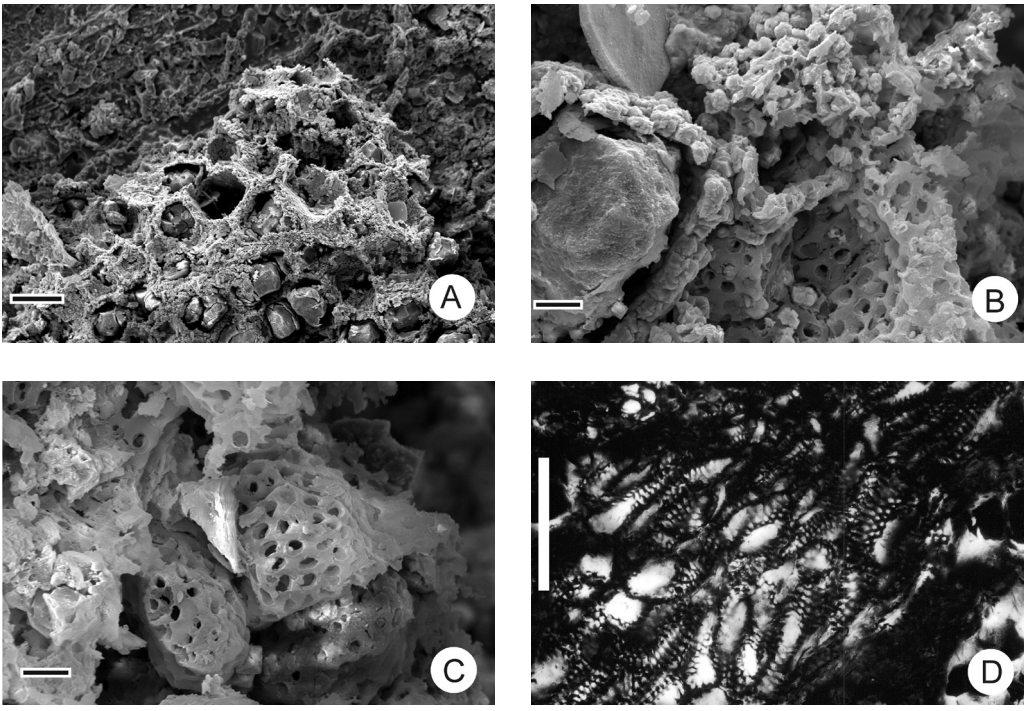


Abb. 9: Details der auf Abb. 7 abgebildeten Nadel (A-C). A) Pyritisierte Bereiche des Schwammparenchyms (Maßstab = 60 µm); B) Detail aus A) mit massiger Pyritphase in einer Zelle (links) und granulärer Pyritphase im Bereiche der Zellwände (Mitte) (Maßstab = 10 µm); C) Detail der unpyritisierten zentralen Leitgewebe (Maßstab = 9 µm); D) Detail eines Dünnschliffs einer teilpyritisierten Nadel aus Frankenberg/Geismar die unpyritisierten zentralen Leitgewebe zeigend (Maßstab = 100 µm).

oft keinerlei Spuren einer Pyritisierung zeigen und daher wohl auch nicht als Orte des Bakterienseintritts und der initialen Pyritbildung angenommen werden können. Nur in solchen unverholzten Pflanzenteilen mit einem erhöhten Anteil an Leitgeweben, wie dem auf Abb. 5B dargestellten „Stiel“ eines Megasporophylls von *Peltaspermum martinsii*, sind auch die Bereiche der Leitgewebe pyritisiert.

1. Während des mikrobiellen Abbaus der Hölzer, aber auch der nicht verholzten Teile kommt es zur Bildung von Reaktionshöfen um die entsprechenden Fossilien herum. Innerhalb dieser Reaktionshöfe ändern die Aktivitäten der Mikroben die physiko-chemischen Parameter und es kommt zur Ausfällung von Pyrit (und anderen Mineralien, die zur Bildung der die Fossilien umgebenden Konkretionen führt. Aufgrund eines meist anderen Oberflächen/Volumen-Verhältnisses ist dieser Vorgang bei den Hölzern allerdings von geringerer Bedeutung für die Pyritisierung der Pflanzengewebe als bei den oft geringer dimensionierten nicht verholzten Teilen.

2. Da bei den nicht verholzten Teilen die Leitgewebe wohl nur untergeordnet als Eintrittswege für die an der Pyritiserung beteiligten Mikroben wirkten, mussten diese hier auf anderem Wege eindringen. In Frage kommen hier mechanisch beschädigte Bereiche der Cuticula und der Epidermis, aber auch die Spaltöffnungen. Eine weitere Ausbreitung der Mikroben innerhalb der parenchymatische Gewebe erfolgte dann wohl durch Risse in den Geweben, entlang der Interzellularräume, aber auch durch natürlich vorhandene Perforationen zwischen einzelnen Zellen. Dadurch konnten sich die beteiligten Mikroorganismen nicht so gleichmäßig in den entsprechenden Pflanzenteilen ausbreiten und es kam so zu einer relativ ungleichmäßigen Pyritisierung vieler Fossilien.

3. Den möglichen Ausbreitungswegen der Bakterien folgend, erfolgte die initiale Pyritausfällung innerhalb der Zelllumina, sowie in den Interzellularräumen, was zur Bildung der in Abb. 9A und B abgebildeten massigen Pyrit-Phase führte.

4. Genau wie bei den Hölzern setzte dann, wahrscheinlich schon parallel zur Pyritisierung der Zelllumina, der Abbau der Zellwände ein und es kam zur Bildung der in Abb. 9A und B abgebildeten granulären Pyrit-Phase, die dann den Raum der Zellwände einnahm. Warum bei vielen dieser Fossilien der Bereich der Leitgewebe nicht pyritisiert wurde, ist im Moment jedoch noch unklar und bedarf weiterer Untersuchungen.

Für beide Szenarien kann man von einer relativ schnellen frühdiagenetischen Pyritisierung der pflanzlichen Reste, mehr oder minder direkt nach Einbettung ins Sediment, ausgehen, wie sie auch bei experimentellen Untersuchungen zur Pyritisierung von Pflanzen beobachtet wurde (GRIMES et al., 2001). Dadurch sind verschiedene anatomische Details innerhalb der pyritisierten Bereiche relativ gut drei-dimensional erhalten geblieben (z.B. Grundaufbau der verschiedenen Gewebe, Dimensionen einzelner Zellen und Gewebe), während nicht pyritisierte Teile oft stark kompaktiert sind und keinerlei anatomische Details erkennen lassen.

Obwohl die hier vorgestellten Daten und Interpretationen als vorläufig betrachtet werden müssen, konnten dadurch schon einige mit der Bildung der „Frankenberger Kornähren“ in Verbindung stehende Fragen etwas weiter aufgeklärt werden. Weitere Untersuchungen, die auch elementar-analytische Methoden umfassen sollen, sind jedoch notwendig um noch offenen Fragen, wie etwa das mögliche Vorhandensein weiterer Mineralien, beantworten zu können.

Danksagung
Die vorliegende Studie wurde ermöglicht durch finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG Sachbeihilfe Ke 584/9-1) und der Alexander von Humboldt-Stiftung (Feodor-Lynen Stipendium). Ich danke H. Kaufmann, Burgwald, für die Unterstützung während der Geländearbeiten; Dr. R. Werneburg, Schleusingen, Dr. H. Kaufmann, Universität Marburg, und Dr. S. Arndt, Universität Jena, für die Erlaubnis Material aus den jeweiligen Sammlungen zu untersuchen; PD Dr. M. Mon-

tenari, Keele University (Staffordshire, UK) und Dr. H. Schulz, Eberhard Karls Universität Tübingen, für Unterstützung bei den rasterelektronenmikroskopischen Arbeiten; sowie Prof. H. Kerp, Universität Münster, für die Unterstützung meiner Arbeiten zur Zechsteinflora Nordwest-Hessens.

Literatur

ALLISON, P.A. (1988): Taphonomy of the Eocene London Clay biota. – Palaeontology, **31**: 1079–1100; Oxford

BRONN, H. (1828): Untersuchung der versteinerten Kornähren und anderer Pflanzentheile, zu *Cupressus ullmanni* gehörig, aus den Frankenberger Erz-Flözen. – Zeitschrift für Mineralogie, **II**: 509-531; Heidelberg

BROWN, R.E., SCOTT, A.C. & JONES, T.P. (1994): Taphonomy of plant fossils from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. – Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences, **84**: 267-274; Edinburgh

CANFIELD, D.E. & RAISWELL, R. (1991): Pyrite formation and fossil preservation. - In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. (eds), Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Topics in Geobiology, **9:** 111-222

Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.) (2002): Stratigraphische Tabelle von Deutschland 2002

GÖPPERT, H.R. (1850): Monographie der fossilen Coniferen. – Arnz & Comp.: 286 S.; Leiden

GOTHAN, W. & NAGALHARD, K. (1922): Kupferschieferpflanzen aus dem niederrheinischen Zechstein. – Jahrbuch der preußischen Geologischen Landesanstalt, **XLII**: 440-460; Berlin

GRIMES, S., BROCK, F., RICKARD, D., DAVIES, K.L., EDWARDS, D., BRIGGS, D.E.G. & PARKES, R.J. (2001): Understanding fossilization: experimental pyritization of plants. – Geology, **29**: 123-126; Boulder/Colorado

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

HEGGEMANN, H.; KAUFMANN, H.; KELLER, T. & EILRICH, B. (2004): Die Geologie des Steinbruchs Rodenbach bei Frankenberg – Unterschutzstellung von drei Steinbruchsarealen. – Geologisches Jahrbuch Hessen, **131**: 105-118; Wiesbaden

KENRICK, P. (1999): Opaque petrifaction techniques. – In: JONES, T.P. & ROWE, N.P. (eds.): Fossil Plants and Spores: Modern Techniques: 87–91; Geological Society, London

KENRICK, P. & EDWARDS, D. (1988): The anatomy of Lower Devonian *Gosslingia breconensis* Heard based on pyritized axes, with some comments on the permineralization process. – Botanical Journal of the Linnean Society, **97**: 95–123, London

KULICK, J. (1987): Die Randfazies des Zechsteins in der Korbacher Bucht und im Frankenberger Raum. - Internationales Symposium Zechstein 87, Exkursionsführer, **II**: 141-169; Wiesbaden

KULICK, J. & RICHTER-BERNBURG, G. (1987): Der über Tage anstehende Zechstein in Hessen. - Internationales Symposium Zechstein 87, Exkursionsführer, **II**: 19-140; Wiesbaden

LEMOIGNE, Y. & SCHAARSCHMIDT, F. (1968): Caractères anatomiques du bois d'*Ullmannia bronni* GOEPPERT, d'après des èchantillons d'axes feuillés provenant du Permien d'Allemagne. – Compte Rendu Acad. Sc. Paris, **266**: 875-877; Paris

PAUL, J. (1982): Zur Rand- und Schwellenfazies des Kupferschiefers. – Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft, **133**: 571-605; Hannover

POOLE, I. & LLOYD, G.E. (2000): Alternative SEM techniques for observing pyritised fossil material. – Review of Palaeobotany and Palynology, **112**: 287-295; Amsterdam

POORT, R.J. & KERP, J.H.F. (1990): Aspects of Permian paleobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly includedd in *Peltaspermum* HARRIS. - Review of Paleobotany and Palynology, **63**: 197-225; Amsterdam

RICHTER-BERNBURG, G. (1955): Der Zechstein zwischen Harz und Rheinischen Schiefergebirge. – Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft, **105**: 876-899; Hannover

SAUER, E. (1964): Das Perm am Schiefergebirgsrand zwischen Gilserberg und Lollar. - Dissertation, Universität Marburg, 115 S.; Marburg

SCHWEITZER, H.-J. (1962): Die Makroflora des niederrheinischen Zechsteins. – Fortschritte der Geologie in Rheinland und Westfalen, **6**: 331-376; Krefeld

SCHWEITZER, H.-J. (1963): Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Koniferen. - Palaeontographica Abt. B, **113**: 1-29; Stuttgart

SCHWEITZER, H.-J. (1986): The land flora of the English and German Zechstein sequences. – in: HARWOOD, G.M. & SMITH, D.B. (eds.), The english Zechstein and Related Topics, Geological Society Special Publications, **22**: 31-54; London

SOLMS-LAUBACH, H., Graf zu (1884): Die Coniferenformen des deutschen Kupferschiefers und Zechsteins. – Palaeontologische Abhandlungen, **2**: 81-116; Berlin

STONELEY, H.M.M. (1956): *Hiltonia*, a new plant genus from the Upper Permian of England. - Annales and Magazine of Natural History, Series 12, **9**: 713-720; London

STONELEY, H.M.M. (1958): The Upper Permian flora of England. - Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, **3 (9)**: 293-337; London

TIBBS, S.L., BRIGGS, D.E.G., PRÖSSL, K.F. (2003): Pyritisation of plant microfossils from the Devonian Hunsrück Slate of Germany. – Paläontologische Zeitschrift, **77**: 241-246;Stuttgart

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

UHL, D. & KERP, H. (2002): Preservation of fossil plants from the Zechstein (Upper Permian) of Central Europe. – Freiberger Forschungshefte C 497- Paläontologie, Stratigraphie, Fazies, **10**: 29-43; Freiberg

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

UHL, D. & KERP, H. (2005): Variability of stomatal density and index in the Upper Permian conifer *Quadrocladus* MÄDLER – a taphonomical case study. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **218**: 205-215; Amsterdam

UHL, D. & LEPPER, J. (im Druck): Anatomically preserved plant remains from the Lower Triassic of N-Germany – a contribution to the understanding of permineralisation processes. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte; Stuttgart

ULLMANN, J.C. (1803): Mineralogische berg- und hüttenmännsiche Beobachtungen über die Gebirge, Grubenbaue und Hüttenwerke der hessen-casselischen Landschaft an der Edder. – Neue Academische Buchhandlung, 302 S.; Marburg

ULLRICH, H. (1964): Zur Stratigraphie und Paläontologie der marin beeeinflußten Randfazies des Zechsteinbeckens in Ostthüringen und Sachsen. - Freiberger Forschungshefte, **C169**: 1-163; Leipzig

WALDIN, J.G. (1778): Die Frankenberger Versteinerungen, nebst ihrem Ursprunge. – Universitäts-Buchhandlung, 32 S.; Marburg

WEIGELT, J. (1928): Die Pflanzenreste des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment - Eine palökologische Studie. – Fortschritte der Geologie und Paläontologie, **VI (19)**: 395-592; Berlin.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 13.Februar 2006

Anschrift des Verfassers
PD Dr. Dieter Uhl
Villenstraße 13
67433 Neustadt an der Weinstraße
Email: dieter.uhl@gmx.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Philippia. Abhandlungen und Berichte aus dem Naturkundemuseum im Ottoneum zu Kassel

Jahr/Year: 2005-2006

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Uhl Dieter

Artikel/Article: "Kornähren, Fliegenfittiche und Holzgraupen" - Ein Beitrag zur Bildung permineralisierter Pflanzenreste aus dem Zechstein (Oberperm) von Nordwest-Hessen 347-360