

Baumpilze in Kieselhölzern aus dem basalen Schilfsandstein des württembergischen Keupers (kmSt), Trias

Von SIEGFRIED NIKEL, Bühlerzell

ZUSAMMENFASSUNG

Aus dem basalen Schilfsandstein des württembergischen Keupers (Stuttgart-Formation, kmSt, Trias) liegen eingekieselte Stammfragmente vor (NIKEL 1995, NIKEL 2004, NIKEL 2007:113–121).

Die meisten Funde stammen aus der Umgebung von Bühlerzell und Kottspiel (Nordostwürttemberg). In dieser Gegend ist die Basis des Schilfsandsteins als Basiskonglomerat mit verschiedenen Komponenten entwickelt: aufgearbeitete, gerundete Schilfsandstein- und Mergelgerölle, Knochenrelikte von kleinen Wirbeltieren, Abdrücke von Schachtelhalmen (*Equisetites arenaceus*) und eingekieselte Stammfragmente.

Erste Untersuchungen der eingekieselten Hölzer ergeben Hinweise, dass die vielen Kieselhölzer in Schilfsandstein eingelagerte Treibhölzer und die Biosignaturen im Holz unbestimmbare Fremdstrukturen sind (NIKEL 2007).

Eingehende Untersuchungen in den vergangenen Jahren führten zu dem Ergebnis, dass viele der Biosignaturen vegetative Teile von Baumpilzen sind, die durch Eisenhydroxide gelb, rot, grün und schwarz eingefärbt sind.

Beschrieben werden Biosignaturen von Pilzmyzel, Hyphenfäden, Hyphensträngen, Rhizomorphen und soweit belegbar, auch anhaftende Fruchtkörper.

Beschrieben werden des Weiteren feinste Lufthyphen (Ozonien), die in durch Fäulnis entstandenen Hohlräumen gewachsen und nun in wasserhellen Quarz eingeschlossen sind.

Die meist auffällige Farbe der Biosignaturen ermöglicht es, ohne technische Einfärbung, pilzrelevante Beobachtungen und spezifische Merkmale von Pilzausbreitung, Pilzinfizierung des Holzes und Zersetzungen durch Pilze im Holz aufzuzeigen.

Diskutiert wird der Erhalt von Mikrobenzellstrukturen (Bakterien und Pilze), die Entstehung der Sphärolithe, die Herkunft der Kieselsäure und die Einbettung der Treibhölzer in das Milieu eines Altarmrestsees der Schilfsandsteinzeit.

Schlüsselwörter: Stuttgart Formation, Bühlerzell, Baumpilz, Pilzmyzel, Hyphen, Hyphenstrang, Rhizomorphen.

ABSTRACT

In recent years many large silicified trunk-fragments have been recovered in the basal part of the Schilfsandstein (Stuttgart Formation, kmSt). Most of the findings were made in the surrounding of Bühlerzell and Kottspiel, both villages in the north eastern part of the German state Baden-Württemberg. In this area the basal part of Schilfsandstein developed as a conglomerate sandstone that contains a variety of reworked rounded rockfragments, bones of small vertebrate

animals together with fossil impressions of *Equisetites arenaceus* and tree-fragments of petrified wood (NIKEL 2004).

Initial examination of this petrified wood fragments brought the result that the fragments are far transported drift wood and that a lot of biosignatures are not compatible with anatomic structures of wood (NIKEL 2007). Further in depth examinations in the past two years indicate that most of the biosignatures are vegetative parts of wood fungi being naturally coloured in yellow, green and black. This paper describes biosignatures of fungi-mycel: micro hyphae, hyphae-ropes, rhizomorphs and adhering fruiting bodies. Furthermore, this paper describes the filigree netting of hyphae caused by rottenness which are now encapsulated in waterclear quartz. The striking colouration of the biosignatures makes it possible to show fungal relevant marks of identification, ways of fungal infection and fungal destruction of wood. This paper raises questions concerning the preservation of structures of microorganism, e.g. bacteriae and fungi, the origin of sphärolithes included in petrified wood and the origin of $\text{Si}(\text{OH})_4$ -solutions. In the final part the inbedding of drift wood in a lake caused by a changing flow of a big stream at Schilfsandstein geological time is discussed.

Keywords: Stuttgart Formation, Bühlerzell, wood fungus, mycel, hyphen, rhizomorph.

EINLEITUNG

Das älteste anerkannte Pilzfossil stammt aus der Zeit vor etwa 460 Millionen Jahren. Baumpilze sind schon bekannt aus der Zeit, als die Landpflanzen begannen, Stämme aus Holz zu bilden. Auf Grund des schnellen Zerfalls der Pilzsubstanz ist die fossile Erhaltung nur unter besonders günstigen Bedingungen möglich.

Eher durch Zufall wurde im Jahr 1980 an der Basis des Schilfsandsteins im oberen Bühlerlertal eine Treibholzlagerstätte entdeckt. Auf über 40 Fundpunkten konnten bisher Stammfragmente nachgewiesen werden. In situ (im Horizont der Einbettung) konnte sogar ein über 12 m langes Gipfelstück einer Keuperkonifere geborgen werden (NIKEL 1995). Das Vorkommen von Holz zersetzenden Baumpilzen in diesen eingekieselten Treibhölzern konnte lange Zeit nicht erkannt werden. Sie wurden als „Fremdstrukturen“ im Kieselholz registriert (NIKEL 2007). Erst die Beschaffung eines sehr guten Stereo-Mikroskops machte es möglich, diese Fremdstrukturen nach und nach zu enträtseln.

Der Schilfsandstein(kmSt) zählt zu den holzführenden Horizonten des Keupers. Besonders bekannt und von Wissenschaftlern bearbeitet sind die Kieselhölzer vom Höhenzug Osing im Fränkischen Keuper (z.B. SELMEIER u. VOGELLEHNER 1986). Sie stellen botanisch und mineralogisch eine besondere Spezies dar.

Dies gilt auch für die Schilfsandsteinkieselhölzer aus dem oberen Bühlerlertal in der Umgebung von Bühlerzell (Gemeinde Bühlerzell) und Kottspiel (Gemeinde Bühlerlertann). Auch hier konnten Kieselhölzer mit besonderen holzanatomischen Bauformen (*Cordaioxylon*, *Podocarpoxylon*) nachgewiesen werden. Hier sind die Kieselhölzer mit besonderen SiO_2 -Kristallformen (Quarzdoppelender, Sternquarz, Chalzedonrosetten) besetzt. Im Innern der Kieselhölzer haben sich unzäh-

lige Chalzedonholosphärolithe und filigrane Achate gebildet (NIKEL 2004). Die Entdeckung fossiler Pilze (Pilzhypen, Pilzmyzel, Pilzfraßnester, Pilzfruchtkörper) bestätigt in ganz besonderer Weise die oben erwähnte Feststellung von SELMBEIER.

1. MATERIAL UND METHODEN

Die geologische Situation

Die Kieselholzlagerstätte liegt im nordöstlichen Teil Baden-Württembergs. Hier wurde durch Erosionsaktivität der Bühler die Basis des Schilfsandsteins großflächig frei gelegt. Die Funde sind in der Regel Ackerlesefunde im Bereich eines Schilfsandsteinbasiskonglomerates. Aber auch bei Grabungen konnten eingekieselte Treibhölzer in situ geborgen werden.

Informationen über die geologische Situation können bei NIKEL (1995), KELBER, OKRUSCH, NIKEL (1997), NIKEL (2004, 2007) gefunden werden. Dort wird die topographische Lage und die stratigraphische Situation des Fundgebietes ausführlich beschrieben. In diesem Beitrag soll deshalb nur auf die Bedeutung des wasserundurchlässigen Tonhorizontes im Liegenden des Schilfsandsteinbasiskonglomerates hingewiesen werden

Treibhölzer können im Meer oft Tausende von Kilometer verfrachtet werden. Trotz des langen und weiten Transportweges werden sie meist mit gut erhaltener Holzsubstanz weit entfernt vom Wuchsgebiet an den Küsten angelandet.

Der Transport von Treibholz in Flusssystemen dagegen läuft wesentlich destruktiver ab: Abrieb der Holzsubstanz am Boden und am Ufersaum, kurzzeitige Anlandungen am Ufer (KELBER 2007), Trockenfallen und Austrocknung mit Rissbildungen, Insekten-, Bakterien- und Pilzbefall sowie die starke Beanspruchung der Biomasse Holz bei Starkwasserereignissen.

All diese Faktoren leiten schon auf dem Transportweg den Zerfall des Holzes ein.

In der Tat deutet bei den Schilfsandsteinkieselhölzern vieles darauf hin (NIKEL 1995), dass die Kieselhölzer allochton sind und einen weiten Transportweg in einem Flusssystem der Schilfsandsteinzeit hinter sich haben. Es wurden exotische Gerölle (Typlokalität Leippersberg) entdeckt, die im Wurzelballen eines Treibholzstammes bis ins obere Bühlertal transportiert wurden (KELBER et al. 1997). Untersuchungen dieser Gerölle am Mineralogischen Institut der Uni Würzburg ergaben Hinweise auf die möglichen Wuchsgebiete dieser Keuperkoniferen im Süden Norwegens oder Schwedens. Auch der nördliche Bereich des Böhmisches Massivs ist als Wuchsgebiet denkbar.

Im abgestorbenen, toten Holz fand auf dem langen fluviatilen Transportweg mit Sicherheit ein starker Abbau der Holzsubstanz durch Mikroorganismen, so genannten Destruenten statt. Hohe Temperatur und Feuchtigkeit begünstigten diese Aktivität. Die Strukturen dieser Organismen blieben aber nur erhalten, wenn sie noch vor dem Zerfall, möglicherweise noch lebend, zusammen mit dem Substrat Holz in Schlamm und Sand eingebettet wurden und unter anaeroben

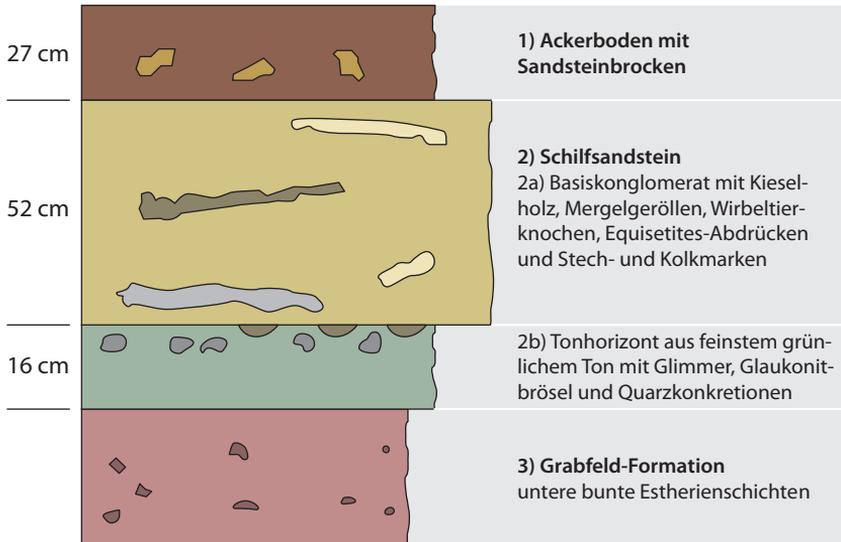


Abb. 1: Stratigraphische Position der Treibholzlagerstätte an der Basis des Schilfsandsteins (kmSt) über einem wasserundurchlässigen Tonhorizont.

Bedingungen bei hoher Konzentration von $\text{Si}(\text{OH})_4$ durch eine schnelle Einkieselung fixiert und präfossilisiert wurden.

Einfärbung durch Eisenhydroxide

Rezente Präparate von Holz und Pilzmyzel müssen in der Regel im Labor mit Chemikalien eingefärbt werden. Eine solche Einfärbung der Kieselholzanschliffe war für unsere Untersuchungen nicht erforderlich. Die Einfärbung der Biosignaturen kam auf natürliche Weise durch Einlagerung von Eisenionen in die biogenen Substanzen zustande. Es ist bekannt, dass organische Substanzen, vor allem aber Pilze, auf vielfältige Weise mit Metallen reagieren. Für die Aufnahme von Eisen bilden die Pilze Siderophore, durch die Fe-Ionen eingeschleust werden. Möglicherweise färbten diese Fe-Einlagerungen nach und nach die organischen Gewebesubstanzen als Eisen(III)oxohydroxo-Verbindungen in gelb, rot, grün, ocker, karminrot und violett ein (Abb. 2). Die Biosignaturen können deshalb unter dem Stereomikroskop im Auflichtverfahren sehr gut beobachtet werden. Erkennbar ist auch, dass es sich im Grunde nur um Biosignaturen handelt, die Hinweise auf die frühere Existenz von Lebewesen (hier Pilze) geben. Es sind nicht die Pilze oder Tramas (Fruchtkörper) selbst. Biosignaturen sind jegliche Signaturen, die Hinweise auf die frühere Existenz von Leben in geologischen Prozessen geben. Diese Signaturen können in Form von Biomineralien, biologischen Überresten, Mikrofossilien, biogenen Strukturen und Isotopensignaturen sichtbar sein (GÖRZE 2011: 90).



Abb. 2: Einfärbung von Biosignaturen durch Eisen(III)oxohydroxo-Verbindungen

Büh G 002; Auflicht x 40, S. NIKEL.

Untersuchung und Dokumentation

Von über 40 registrierten Fundstellen liegen Stammfragmente vor, die wiederum in zahlreiche Einzelteile zerbrochen sind. Es steht deshalb eine Fülle von Material zur Verfügung mit oft glatten Quer- und Längsbruchflächen, die eine Voruntersuchung zur Auswahl ermöglichen. Vor der eigentlichen Untersuchung werden Quer-, Radial- und Tangentialschnitte gefertigt und diese dann bis zu einer Korngröße von 3000 poliert. Untersucht werden die Stufen im Auflichtverfahren zunächst mit einem Wasser- oder Glycerinüberzug, für Dia- und Digitalmikroaufnahmen wird ein Immersionsöl aufgetragen. Verwendet wurde ein Zeiss-Stemi-2000 C- Gerät, für Mikrofotos eine Nikon Fe und eine Canon EOS 5D MARK II.

Für die Polierarbeiten darf kein Schleifpulver oder Polierschlamm verwendet werden, da die Schilfsandsteinkieselhölzer allgemein sehr porös sind. Die Polierkörner werden in die Poren eingerieben und können nicht mehr rückstandslos entfernt werden.

Glycerin- und Ölfilm werden nach der Untersuchung wieder abgewaschen.

Querschliffe schließen in der Regel das Längs- und Radialwachstum der Myzelstränge auf, dokumentieren die Ausbreitung des Pilzes entlang der Holzstrahlen und zeigen längliche und rundliche Pilzersetzungsnester an. Längsschnitte liefern Einblicke in den Aufbau der Myzelstränge, zeigen Bereiche mit infizierten

Tracheiden und öffnen Spalten, die mit Hyphenkolonien (Ozonien) besiedelt sind.

Auf Maßstäbe in den Abbildungen wurde verzichtet, weil jede Abbildung in der Regel Tracheiden im Quer- oder Längsschnitt einschließt und diese Orientierungshilfe für die Größe geben. Erhaltene Tracheiden messen in der Regel im Querschnitt 5 Mikrometer, im Längsschnitt 30 Mikrometer, und die Dicke der Tracheidenwand beträgt 1 Mikrometer.

Es stehen auch mehrere Dünnschliffe von verschiedenen Kieselhölzern (KELBER, Uni Würzburg), (SELMEIER, Uni München) und REM-Aufnahmen (THEWALT, Uni Ulm) zur Verfügung.

Aufbewahrung

Alle bearbeiteten Kieselhölzer, alle Mikroaufnahmen und Dünnschliffe werden in der Sammlung S. NIKEL, Bühlerzell, aufbewahrt.

Physiologie rezenter Baumpilze am Beispiel *Fomes fomentarius* (Zunderschwamm)

Baumpilze benötigen zum Leben viel Sauerstoff, viel Wasser, verwertbare Kohlenhydratquellen und totes Holz. Sie sind deshalb am Abbau des toten Holzes maßgeblich beteiligt.

Von einem Pilz besiedeltes Holz ist von einem Netzwerk aus Hyphen (Durchmesser 2 bis 10 Mikrometer) durchzogen, die die eigentlichen Orte der Holzzersetzung darstellen (Abb. 3). Dieses Hyphennetzwerk, das Pilzmyzel, versorgt den Pilz und den Fruchtkörper mit Nährstoffen, Mineralien und Wasser. Feinste Pilzhypen dringen in die Zellwände und in die Holzzellen ein und zersetzen je nach Pilzart die Zellulose der Zellwände und das schwer zersetzbare Lignin (3.3a). Manche Pilze können Zellulose und Lignin gleichzeitig zersetzen und die Nährstoffe herauslösen. Sie scheiden Exoenzyme aus, die die Kohlenhydrate der Zellulose und das Lignin aufspalten.

Pilze, die nur die Zellulose der Zellwände erschließen, erzeugen die Braun- oder Rotfäule (Destruktionsfäule). Man erkennt sie am blockartigen Zerfall des Holzes (Würfelbruchfäule). Pilze, die das Lignin abbauen, sind Weißfäulepilze (Korossionsfäule).

Das Pilzmyzel bildet in Hohlräumen und an der Oberfläche des Substrats des Öfteren Lufthyphen (Ozonien, Abb. 3.3d). Dies ist ein derbes, werkartiges Oberflächenmyzel mit unbekannter Funktion.

Das Hyphennetzwerk ist durchzogen von Hyphen- und Rhizomorphensträngen. Myzelstränge sind rosshaardünne bis 10 Millimeter dicke Stränge, die das Holzsubstrat parallel zur Stammachse und auch in horizontaler Richtung durchziehen. Runde und flache Rhizomorphen (Durchmesser 1–4 mm) können sogar außerhalb des Substrats wachsen und einen nahe stehenden gesunden Baum befallen (Hallimasch).

Sklerotien sind relativ komplexe Überdauerungshypen pilzlicher Organismen. Sie schließen oft Substratmaterial ein.

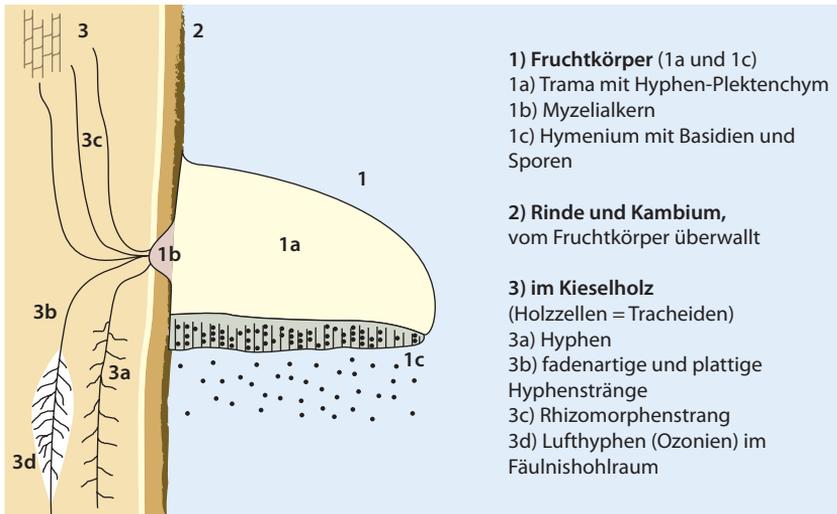


Abb. 3: Aufbau eines rezenten Baumpilzes (*Fomes fomentarius*)

Für die geschlechtliche Fortpflanzung bilden die Baumpilze außen am Stamm einen Fruchtkörper (Trama und Hymenium). Auf der Unterseite im Hymenium befinden sich die Basidien, in denen die Sporen für die geschlechtliche Fortpflanzung gebildet werden (Abb. 3,1).

Ein Baumpilz ist, zusammenfassend gesehen, ein sehr komplexer, saprophytisch lebender Organismus.

Die vegetative Ausbreitung und das Wachstum im Holz besorgt das Myzel, das gebildet wird aus feinsten Hyphen, Lufthyphen, Suchhyphen, Hyphensträngen, Überdauerungshyphen und Rhizomorphen. Die Fortpflanzung geschieht durch Sporenbildung in den Fruchtkörpern und deren Verbreitung durch Wasser, Wind und Tiere, vor allem durch Insekten.

Fossile Pilze

Schon im frühen Devon, vor etwa 400 Millionen Jahren, gab es Pilze auf Landpflanzen, nachgewiesen in Feuersteinen (Rhynie-Cherts), Pflanzen mit dauerhaftem Holz erscheinen in der Mitte des späten Devons und um diese Zeit erscheinen auch die Holz zersetzenden Pilze. Wissenschaftliche Bearbeitungen von Pilzen aus dieser Zeit wurden von KRINGS u. TAYLOR (2005) veröffentlicht. Bearbeitet wurden von Pilzen befallene Pflanzenteile, die in Kieselsäure (Rhynie-Cherts) eingeschlossen wurden und deshalb in feinsten Details erhalten blieben.

KERP (2002) beschreibt ebenfalls eindrucksvolle Beispiele für die Einkieselung von Mikroorganismen in den Rhynie Cherts aus Schottland.

In Feuersteinen (cherts) vom gleichen Fundort blieben bei optimalen Bedingungen in Torf eingeschlossene Mikroorganismen, feinste Pilzhyphe, Sporen, keimende Sporen, parasitierende Sporen und Sporangien durch Einkieselung in feinsten Details erhalten (TAYLOR, et al., 2004).

In Feuersteinen aus dem Zentralmassif (Frankreich) sind Chytridiomycota-Pilze und Pilzsporen sowie in Landpflanzenblätter (Lycophythes) eingedrungene Pilzhyphe entdeckt und beschrieben worden (KRINGS 2009).

Ein Massenaussterben am Ende des Perm löschte viele Lebewesen aus. Die Auswirkungen auf die Pilze sind nicht bekannt. In der nachfolgenden Trias wuchsen

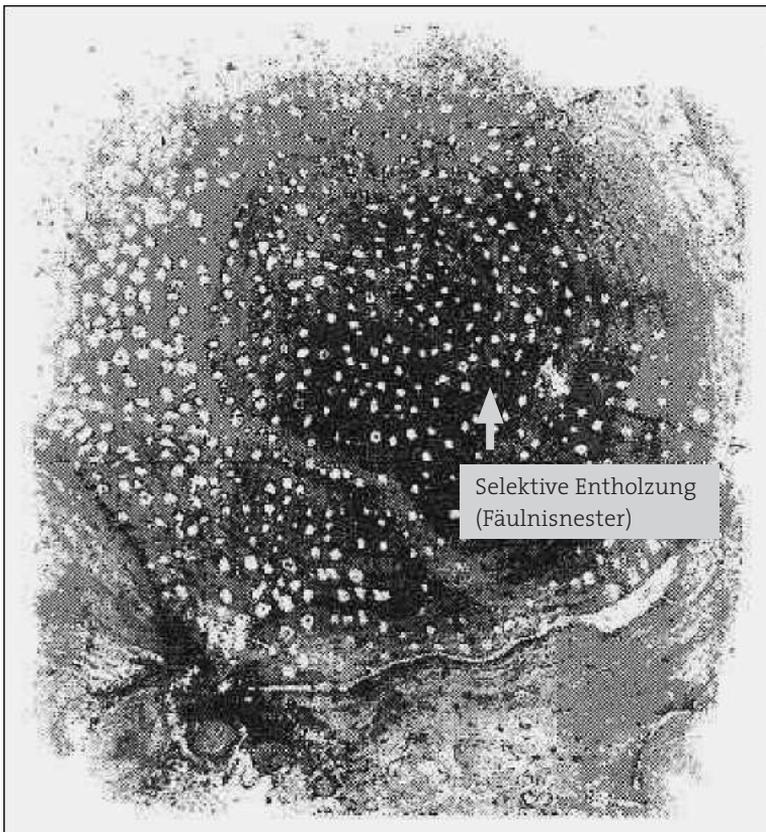


Abb. 4: Querschliff von einem Stamm aus der Trias vom Holztyp Gymnosperm, *Araucarioxylon*. *Araucarioxylon* zeigt helle Taschen (Fäulnisnester), die einer selektiven Entholzung zugeschrieben werden und dies ist vergleichbar mit Fäulnis, die von sicher bestimmten Basidiomyceten stammen (STUBBLEFIELD and TAYLOR 1986).

die Landpflanzen baumartig in die Höhe. Es entstanden Wälder mit Araukarien und anderen Koniferen (Gymnospermen).

Ein Hinweis auf Pilze in versteinertem Trias-Holz kommt vom Petrified Forest in Arizona. Teile von Holz zeigen dort stark zersetzte Zellen, für die Pilze verantwortlich sind. Es wird darauf hingewiesen, dass eine große Anzahl von Bäumen gleiche Symptome zeigt (TAYLOR/KRINGS 2005: 440).

Hinweise auf Holz zersetzende Pilze der Triaszeit gibt es bei STUBBLEFIELD/TAYLOR, 1986.

KRETZMAR (1982) beschreibt Pilze in Eisenstromatolithen vom Warsteiner Sattel. Er entdeckt girlandenförmig gewachsene Hyphenstränge auf konkaven Substratflächen, nesterförmiges Pilzwachstum und durch Pilze initiierte Eisenfällung. Er hebt hervor, dass die Pilze an der Bildung der stromatolithischen Beläge beteiligt waren und betont, dass diese Initiierung sicher anzunehmen ist. Als Keime für die Kristalle dienten manchmal Pilzhyphenreste oder Sporen.

An der Basis des Schilfsandsteins (Keuper, km₂), eingebettet in ein Konglomerat, gibt es zahlreiche, weit verfrachtete, eingekieselte Treibhölzer (oberes Bühlertal, Hohenloher Ebene, Höhenzug Osing). ZASTROW (1993:321) berichtet von einem Kieselholz mit Pilzgeflecht in einem stark zerstörten Holz. Gefunden wurde dieses Holz im Burgsandstein, es stammt wahrscheinlich aus dem Keuper. KELBER (2007: 68) beschreibt eine ganz spektakuläre fossile Überlieferung eines permineralisierten, konsolenartigen Pilzfruchtkörpers aus dem Schilfsandstein (Stuttgart-Formation). Der auf einem Kieselholz aufsitzende Pilzfruchtkörper zeigt im Anschliff filigrane Einzelheiten, die sogar den Wechsel von einer ursprünglich parasitischen zu einer saprophytischen Lebensweise erkennen lassen. Der fossile Baumpilzfruchtkörper ist in der Sammlung K. WIEDMANN, Crailsheim, aufbewahrt. In dieser Sammlung befinden sich noch weitere Kieselholzstammfragmente aus dem Schilfsandstein, die deutliche Hinweise auf Baumpilzbefall zeigen. KELBER (2007: 66) beschreibt auch durch Pilzfraß verformte Tracheidengefüge, typische durch Pilzbefall verursachte ringförmige Ablösungen der Sekundärwand und Delignifizierungen der Tracheiden. Er weist darauf hin, dass viele Schilfsandsteinkieselhölzer von der saprophytischen Lebensweise der Baumpilze betroffen waren, die Schadbilder aber in der Literatur nur nebensächlich behandelt wurden (KELBER 2007: 66). NIKEL (2007) zeigt in Mikroaufnahmen aus permineralisierten Schilfsandstein-Treibhölzern (Stuttgart-Formation) rot, gelb und grün eingefärbte Strukturen, die eindeutig keine Holzstrukturen, sondern Fremdstrukturen sind, die aber durchaus vegetative Teile von Baumpilzen sein könnten. Er weist darauf hin, dass in unserem Fall in den Kieselhölzern aus dem Schilfsandstein die Erhaltungsbedingungen für Holzsubstanz und Pilzgewebe durch Einkieselung sehr günstig gewesen sein müssen. JAKOB UND RUMPEL (1977) beschreiben exakt die gleichen Strukturen in Schilfsandstein-Kieselhölzern vom Höhenzug Osing, nahe Bad Windsheim. Sie deuten die parallel zur Stammachse verlaufenden Röhren als ausgewitterte Erzstränge und die eingefärbten Holzstrukturen als Vererzungen, verursacht oder entstanden unter Mitwirkung von eisenfällenden Bakterien und mineralischen Lösungen. Sie schließen die Anlage

der Stränge durch Insektenbefall sicher aus. Auch die Anlage durch Pilzbefall ist für sie unwahrscheinlich. Sie stellen fest, dass die Erzstränge schon vor der Einkieselung vorhanden gewesen sein müssen (s. Diskussion).

2. PILZRELEVANTE BEOBACHTUNGEN IN KIESELHÖLZERN AUS DEM SCHILF-SANDSTEIN

Die Erforschung von alten Ökosystemen und vor allem die Erforschung von Mikroben war schon immer eine sehr schwierige Aufgabe. Es ist vor allem die problematische Erhaltung der feinen, dem Verfall besonders ausgesetzten Gewebestrukturen, die nur unter besonders günstigen Bedingungen möglich ist. Oft sind die Überlieferungen unvollständig oder nur durch mineralische Abformungen in Form von Biosignaturen gegeben.

Letzteres gilt in besonderer Weise für die Pilzhyphen in den Eisenkieselstromatolithen des Warsteiner Sattels (KRETMAR 1982) und für die Goethitgespinste, die in den Klüften des Weißen Juras der Ulmer Alb gefunden werden (THEWALT 2011). In beiden Fällen sind fädige Mikroorganismen (wahrscheinlich Pilzhyphen) als Unterlage für die radial angeordnete Goethitintuskrustierung durch REM-Aufnahmen belegt. Nicht geklärt werden konnte, ob das organische Material aktiv die Goethitabscheidung initiiert hat oder ob es nur als passive Unterlage wirkte.

Die ursprünglich als Fremdstrukturen in den Schilfsandsteinkieselhölzern beschriebenen Strukturen (NIKEL 2004, 2007) zeigen eine Reihe pilzrelevanter Merkmale. In sehr vielen von einem Pilz besiedelten Kieselhölzern können in mit wasserhellem Quarz oder bläulichem Chalzedon verfüllten Zersetzungshohlräumen Hyphen nachgewiesen werden. Ein in ein sauerstoffreiches Milieu hineinwachsendes Hyphennetzwerk besteht aus feinen, verzweigten Lufthyphen (Ozonien). Diese Hyphen sind aber nicht durch Goethitintuskrustierungen der oben genannten Art erhalten geblieben, sondern als Biosignaturen durch andere chemische Prozesse (s. Einfärbung und Diskussion). Es sind keine Überprägungen durch Mineralien erkennbar.

Endozelluläre Hyphen können nur im Längsschliff in Tracheiden erkannt werden, die im wasserhellen Quarz vom Zellverband abgetriftet und längs aufgeschnitten sind. Infizierte Tracheiden sind im Lumen (Zellhohlraum) schwammig gelb, nicht infizierte Tracheiden im Lumen klar. Gibt es in einer Tracheide einen Übergangsbereich, so ist in diesem Bereich ein feinstes Hyphennetzwerk erkennbar. Eine optimale optische Dokumentation ist aus technischen Gründen noch nicht gelungen.

Es liegen auch REM-Aufnahmen von deformierten Holzzellen (Tracheiden) mit eingeschlossenen, rundlichen Strukturen vor. Diese können allerdings nur mit Vorbehalt als endozelluläre Hyphen gedeutet werden.

Unser Augenmerk gilt dem gelblichen Hyphennetzwerk in den mit wasserhellem Quarz verfüllten Hohlräumen. Die Nähe dieser Netzwerkstrukturen zu makroskopisch erkennbaren pilzrelevanten Merkmalen lassen den Schluss zu,

dass unsere Netzwerkstrukturen mit großer Wahrscheinlichkeit Pilzhyphen (Lufthyphen, Ozonien) sind.

Es erscheint deshalb sinnvoll, zunächst vorab pilzrelevante Hinweise aller Art in den vielen Treibholzstammfragmenten zu dokumentieren. Vorhandene Dünnschliffe werden einbezogen (Tabelle 3, Abb. 3–5).

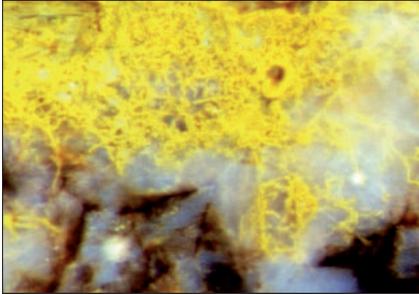
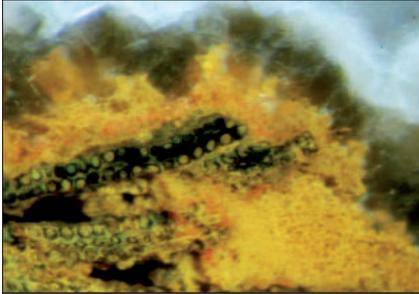
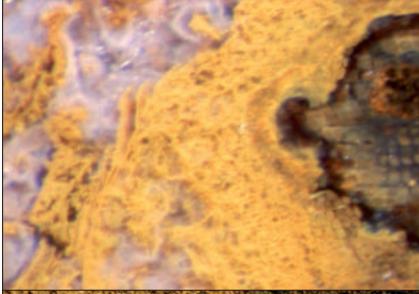
Mit dem Auge erkennbar	Mit dem Mikroskop erkennbar	REM-Aufnahme/Dünnschliff
Fruchtkörper am Holz	fädige und flache Hyphen	intrazelluläre Hyphen ?
Fremdstrukturen	girlandenförmige Hyphen	Tracheidenhoftüpfel
Würfelbruchfäule	Lufthyphen (Ozonien)	Holzstrahlzellen
Vom Pilz nicht befallene Randbereiche des Holzes	wenig strukturierte Hyphenstränge	
Psaronisierung (Röhren): abgestorbene, bis 6 mm dicke Hyphenstränge hinterlassen parallel zur Stammachse verlaufende Röhren im Holz	Turgordruck	Dünnschliff 1
	Septierung, Knospung	Dünnschliff 2
	Rhizomorphen	Dünnschliff 3
	Abfallprodukte Bitumen, Pyrit	
	Hyphenspitzensekretaktivität	
	kollabierte Tracheiden	

Tabelle 1: Pilzrelevante Beobachtungen im Überblick



	<p>Wegen der auffälligen Gelbefärbung mit dem Auge erkennbare Biosignaturen eines Pilzmyzels im Kieselholz; die gelben Strukturen verlaufen quer zur Stammachse, die löchrige Strukturen (oben) parallel zur Stammachse.</p> <p>Büh H 003, F2; Auflicht x 10, S. NIKEL.</p>
	<p>Würfelbruchfäule (Braunfäule); würfelförmiger Zerfall des Holzes wird von einem Braunfäulepilz verursacht; Stammdurchmesser 12 cm; würfelförmige Holzpartikel vertriften im Kieselsäuregel.</p> <p>Büh L 001, F 20; Auflicht, S. NIKEL.</p>
	<p>Würfelbruchfäule; würfelförmige Holzpartikel vertriften im noch plastischen Kieselsäuregel.</p> <p>Büh L 002, F 21b; Auflicht x 20, S. NIKEL.</p>
	<p>In zwei Teile zerbrochener Hyphenstrang; die Strangteile vertriften ähnlich wie die Holzpartikel im Kieselsäuregel; das Holz ist vollständig zersetzt; belegt wird, dass der Pilzhyphestrang vor der Einkieselung präsent war.</p> <p>Büh L 007, F 24b; Auflicht x 50, S. NIKEL.</p>

Tabelle 2: Makroskopisch erkennbare Strukturen

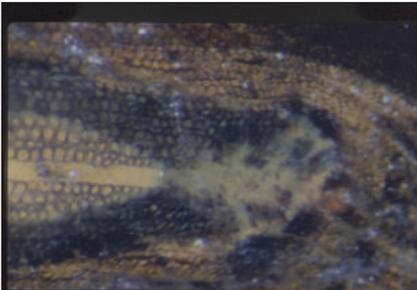
	<p>Gelbes, fädig verzweigtes Hyphennetzwerk in einem mit bläulichem Chalcedon verfülltem Fäulnishohraum.</p> <p>Büh L 025, F 21a; Auflicht x 100, S. NIKEL.</p>
	<p>Gelbes, fädig verzweigtes, sehr dichtes Hyphennetzwerk aus dem Kernbereich des 12 m langen Baumstammes (Chalcedon, bläulich).</p> <p>Büh R 001, F3; Längsschliff x 100 Auflicht , S. NIKEL.</p>
	<p>Fädiges Hyphengeflecht in einem mit Chalcedon verfülltem Hohlraum.</p> <p>Büh L 007, F 24; Auflicht x 100, S. NIKEL.</p>
	<p>Radial ausgerichteter, plattenförmig in die Tiefe angelegter Hyphenstrang; an der Strangspitze ist durch Gelbfärbung die Präsenz eines Sekrets erkennbar.</p> <p>Büh R 001, F3; Auflicht x 50, S. NIKEL.</p>



Parallel zur Stammachse verlaufender hochstrukturierter Hyphenstrang mit in der Mitte (im Zentralzylinder) eingeschlossenen Tracheiden (Holzzellen).

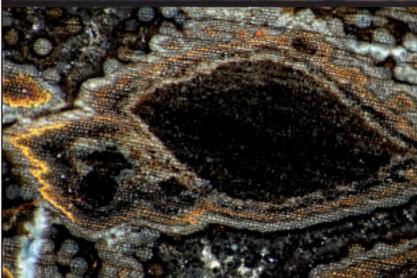
Büh L 007, F 24 ;
Auflicht x 20, S. NIKEL.

Tabelle 3: Mit dem Stereomikroskop erkennbare Strukturen



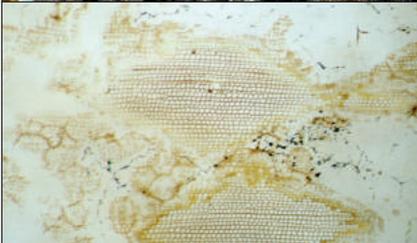
Entlang eines Holzstrahls (Mitte, von links) sich ausbreitender Hyphenstrang; die Präsenz eines Sekrets an der Hyphen-
spitze ist deutlich erkennbar.

Büh H 002, F2;
Auflicht x 100, S. NIKEL.



Rautenbildung im Kieselholz;

Büh L 011, F 21b;
Auflicht x 30, S. NIKEL.



Pilzfraß hinterlässt rautenförmige, rhombische Holzreste.

Dünnschliff: KELBER, Büh 003;

Büh L 005, F 21f, Dünnschliffaufnahme
x 100, S. NIKEL.

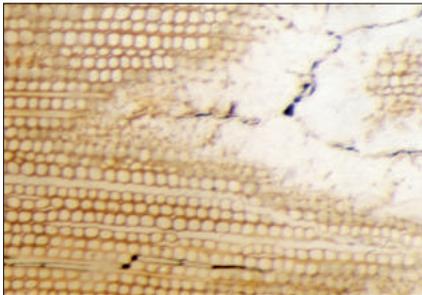
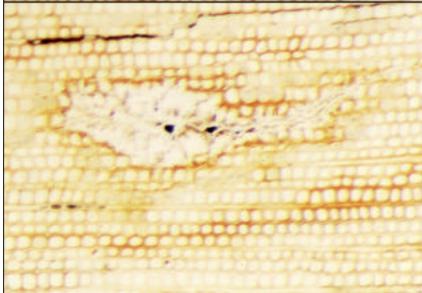
	<p>Dünnschliff belegt, dass bei der Zersetzung von Holz bitumenartige Stoffe freigesetzt wurden, die möglicherweise in verschiedenen Fällen zur Dunkelfärbung von zersetzter Holzsubstanz führten. Dünnschliff: KELBER, Büh 003; Büh L 005, Dünnschliffaufnahme x 100, S. NIKEL.</p>
	<p>Pilzfraßnest mit seitlicher Hyphenausbreitung; Dünnschliff belegt, dass die bituminösen Partikel wahrscheinlich von der schwer zersetzbaren Mittellamelle stammen. Dünnschliff: KELBER, Büh 003; Büh L 005, Dünnschliffaufnahme x 100, S. NIKEL.</p>

Tabelle 4: Besonderheiten und Dünnschliffe

3. ARTSPEZIFISCHE BEOBACHTUNGEN

Wissenschaftlern steht manchmal nur ein Handstück für Untersuchungen zur Verfügung. In unserem Fall liefert ein von einem Pilz besiedeltes verkieseltes Treibholzstammfragment manchmal über 100 Einzelstücke, in denen die vegetativen Teile des Pilzes, Phasen des Pilzwachstums, die Stufen der Holzzerstörung, die Ausdehnung und die Gesamtheit des Pilzmyzels dokumentiert sind. Nur deshalb ist es möglich, ein Bild von einem Pilztyp zu erarbeiten. Ein Lebewesen artspezifisch zu beschreiben und zu benennen, ist aber nur möglich, wenn alle Vegetationsteile wie Fruktifikationen, Sporen, Ernährungssysteme, Wachstumsysteme und Überlebensstrategien vorliegen. Es gilt auch die Regel, dass taxonomisch relevante Merkmale eigentlich nur am speziellen Aufbau des Fruchtkörpers erkennbar sind. Aus Mangel an charakteristischen Merkmalen von fossilen Baumpilzarten werden deshalb die bearbeiteten Pilztypen mit Nummern versehen (Nr. 1–10). Es werden anhand von Bildern spezifische Merkmale aufgezeigt. Vergleichbare Beschreibungen von fossilen, Holz zersetzenden Baumpilzen aus der Trias konnten nicht gefunden werden.

KELBER (2007) gibt durch Bilder, Zeichnungen und Beschreibungen eine sehr wichtige wissenschaftlich fundierte Hilfestellung. Einsicht genommen wurde auch in Fachliteratur über rezente, Holz zersetzende Pilze: Hallimasch (*Armillaria mellea*), Hausschwamm (*Serpula lacrimans*), Kellerschwamm (*Coniphora cerebella*) und Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*). Wichtige Details über Pilzmyzel und Rhizomorphen gibt es bei WEBER (1993) und WEBSTER and WEBER (2006).



Abb. 5: Parallel zur Stammachse verlaufende, komplex aufgebaute Hyphenstrangstruktur: Nebenstränge (links oben), dunkle Wand, eingeschlossene Holz-zellen; vom Pilz infiziertes und teilweise zersetztes Holzgewebe (gelb) umgibt den Hyphenstrang. Auflicht x 10, S. Nickel/W. Follmer.

Pilztyp Nr. 1

Angaben zum Kieselholz:

Stammfragment Büh L 007, Länge 1,40 m Fundstelle F 24; Flur Leippersberg; Schilfsandstein – Basiskonglomerat; Grabung und Bergung in situ; circa 150 Teile.

Angaben zum Pilzbefall:

Das Myzel ist im gesamten Stammfragment verbreitet. .

Im Querschliff wird deutlich, dass die ovalen Strukturen parallel zur Stammachse verlaufende Hyphenstränge mit eingeschlossenen Tracheiden sind (Abb. 5). Die Tracheiden sind meist rundlich aufgequollen, die Zellwände sind in ihrer Form verändert. Dies deutet auf eine selektive Delignifizierung hin.

Der Längsschliff zeigt in Ritzen und Spalten relativ häufig gelb eingefärbte, fadenförmige und girlandenförmige Hyphen. Sie bilden ein in wasserhellem Quarz eingeschlossenes, weit in die Tiefe reichendes Netzwerk (Abb. 6).

Im Kieselgel vertrittete Tracheiden zeigen intrazelluläre Hyphen. Sind die Zellen mit Hyphen verfüllt, ist das Lumen der Zelle wattig gelb, ohne Hyphen mit wasserhellem Quarz. Gibt es in einer Zelle einen Übergangsbereich, so sind feinste Fäden zu erkennen.

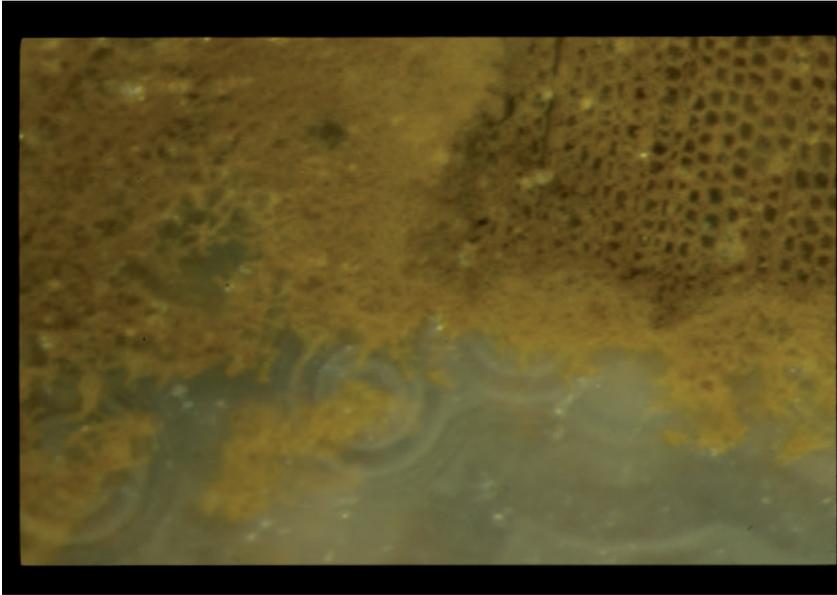


Abb. 6: Hyphennetzwerk in einem mit wasserhellem Quarz verfüllten Fäulnishohlraum; typisches durch Pilz zerstörtes Tracheidengefüge (rechts oben). Auflicht x 100, S. Nickel.

Auffällige spezifische Beobachtungen: Turgordruck in wachsenden Hyphensträngen verbiegt die Tracheidenreihen, Hyphenstrangbruchstücke vertriften ähnlich wie die Holzpartikel im noch wasserhaltigen Kieselgel. Auffallend viele schwarz eingefärbte Passagen deuten auf das Abfallprodukt Bitumen hin (Abb. 9). Hyphenstränge mit seitlichen Knospungen treten sehr häufig auf. Hyphenstränge laufen meist parallel zur Stammachse. Wenn die Delignifizierung der Tracheiden im Zentralzylinder durch besondere Innenhyphen fortgeschritten ist, wird der entstehende Hohlraum mit Pyrit verfüllt (Abb. 7).

Pilztyp Nr. 2

Angaben zum Kieselholz:

Büh H 010 ; Flur Höhe; Bühlerzell.

Das Kieselholz mit zwei anhaftenden Fruchtkörpern kann nicht eindeutig dem 3,65 m langen, in situ auf Flur Höhe ergrabenen Stammfragment zugeordnet werden. Es misst in der Länge 10 cm, in der Breite 6 cm und in der Tiefe 4 cm.

Angaben zum Pilz:

Die zwei anhaftenden Fruchtkörper sind auf dem Transportweg stark abgerieben und in ihrer Form verändert, so dass die Identifizierung anfänglich sehr problematisch war.

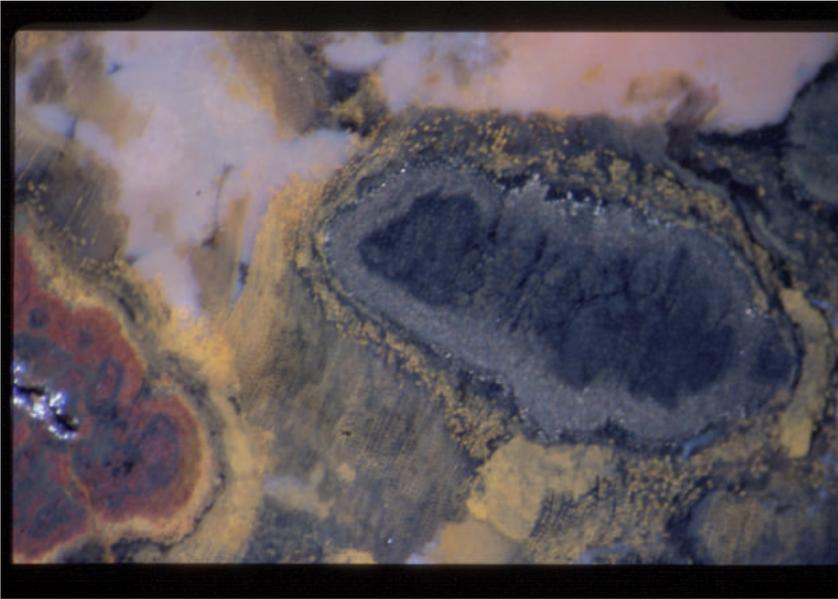


Abb. 7: Hyphenstrang, verfüllt mit Pyrit in zersetzter Holzsubstanz (Mitte); Pyriteinlagerungen im Hyphenstrang (links) sind durch Schwefel oxidierende Bakterien zu Limonit oxidiert; siehe auch Abb. 28; Auflicht x 60, S. Nickel.

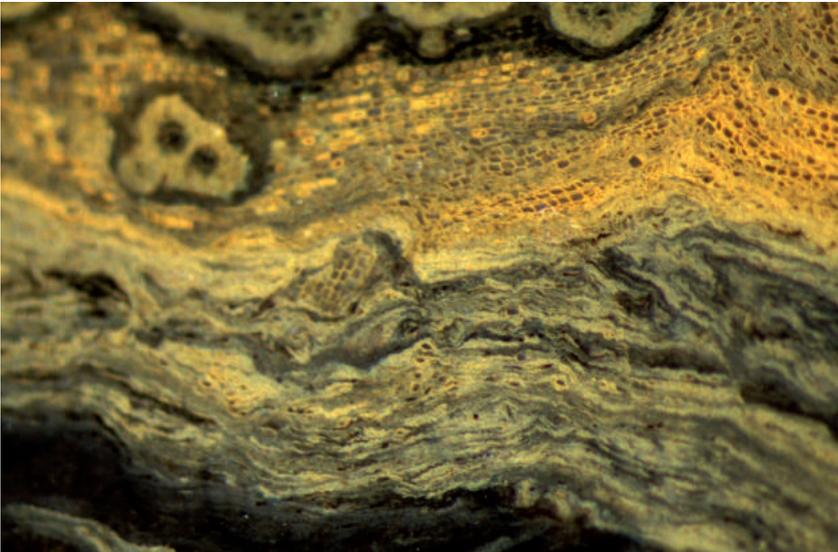


Abb. 8: Im Kieselholz Böh L 007 häufig erkennbares typisches Bild der Holzzer-
setzung durch diesen Pilz: deformierte Holzzellen (oben); infiziertes Holzgewe-
be (Mitte); schlierige, fädige Gewebebänder (unten); Auflicht x 50, S. Nickel/W.
Follmer.

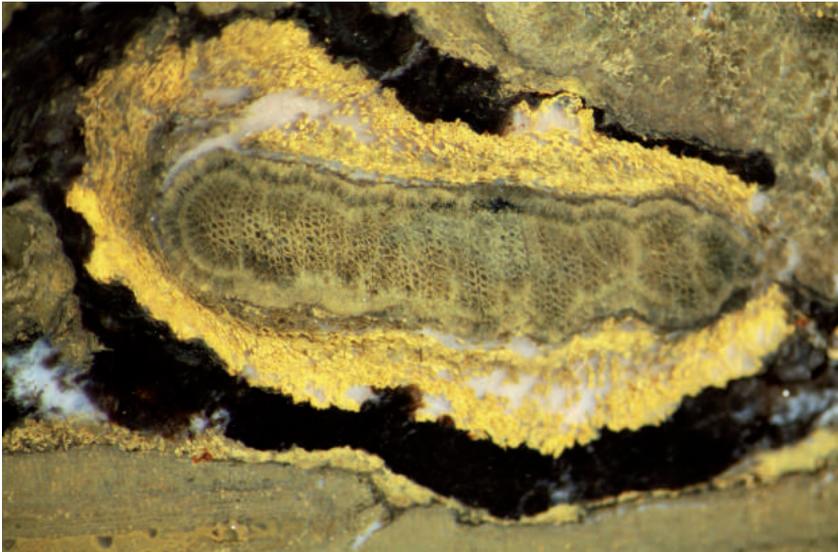


Abb. 9: Hyphenstrang mit eingeschlossenen Holzzellen oder ein gerundeter Holzrest (Mitte) umgeben von einem fädigen Hyphennetzwerk (gelb); dunkel gefärbte Masse ist wahrscheinlich völlig zersetzte Holzsubstanz. Auflicht x 50, S. Nikel/W. Follmer.

Im Längsbruch des Kieselholzes ist deutlich erkennbar, dass mm-breite Hyphenstränge das Kieselholz durchziehen (Abb. 10).

Im Querschliff sind aufgequollene, zu rundlichen Formen deformierte Tracheiden erkennbar. Zwischen diesen Strängen sind infizierte, aber wenig veränderte Tracheidenverbände erhalten. Entstandene Hohlräume sind mit einer schwarzen Quarzmasse verfüllt.

Die Fruchtkörper sind durch ein dunkles Band vom Holz getrennt. Vermutlich sind es Reste des Kambiums. Haardünne Plektenchymhyphen des Fruchtkörpers sind im Randbereich des Tramas erhalten. Die Fruchtkörper sind pseudomorph durch idiomorphe und xenomorphe Quarzkristalle erhalten. In den durch Fäulnis entstandenen Hohlräumen haben sich sogar Doppelender-Quarzkristalle gebildet. Es sind mit Sicherheit keine anhaftenden Schilfsandsteinreste, sondern Fruchtkörper. Es fehlt die für Schilfsandstein typische Einlagerung von Glimmer. Sporen in situ konnten nicht entdeckt werden, aber die Delignifizierungsverformungen der Tracheiden im Kieselholz weisen auf die Aktivität eines Pilzes hin (Abb. 11, 12).



Abb. 10: Fruchtkörper am Kieselholz; Länge des unteren Teilstücks beträgt 8,5 cm. Aufnahme S. Nickel.

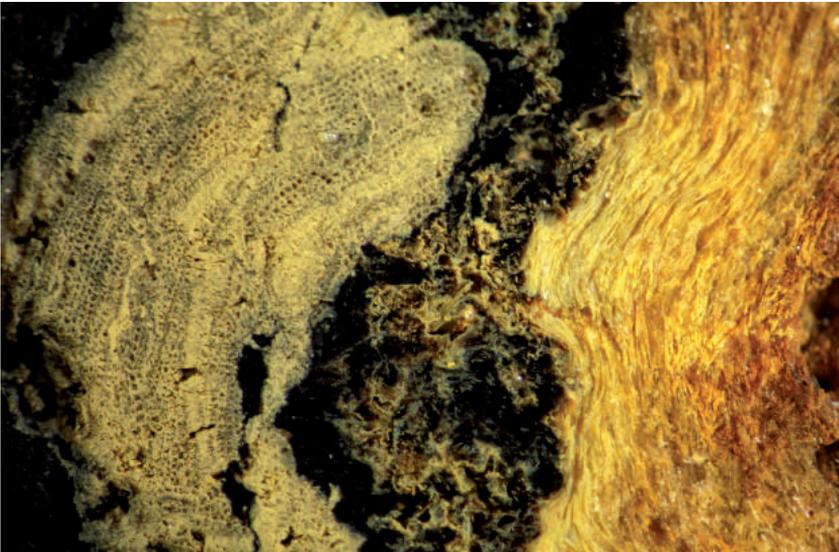


Abb. 11: Querschliff: Holz und Fruchtkörper; vom Pilz befallene Holzzellen in einer schwarzen zersetzten Holzmasse (links); Zwischenschicht, möglicherweise Kambium (Mitte); erhaltenes, intaktes Plektenchymgewebe (rechts); Auflicht x 50, S. Nickel/W. Follmer.

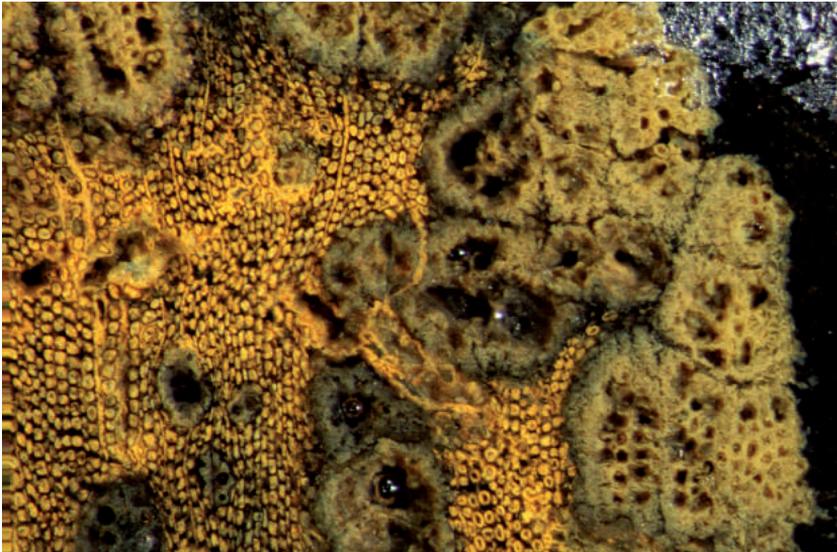


Abb. 12: Vom Pilz infizierte Tracheiden (links) und rundlich aufgeblähte, in ihrer Struktur veränderte Tracheiden (rechts); Auflicht x 100, S. Nickel/W. Follmer.

Pilztyp Nr. 3

Angaben zum Kieselholz:

Büh R 001: Gipfelstück 12 m lang; Schilfsandstein; Flur Rotäcker; Bühlertann.
Äußerlich deutet nichts auf Pilzbefall hin.

Angaben zum Pilz:

An diesem langen Treibholzstamm konnten bisher keine Fruchtkörper oder Myzelialkerne (Anwuchsstellen) von Fruchtkörpern nachgewiesen werden. Das Holz des Stammes ist weitgehend zersetzt, so dass eine Bestimmung der Holzart nicht mehr möglich ist (SELMEIER, Dünnschliffe).

Im Querbruch (Stammdurchmesser bis 26 cm) sind zahlreiche, bis 6 mm dicke, parallel zur Stammachse verlaufende spindelförmige Hohlräume (Röhren) erkennbar. Sie sind leer oder mit Limonit verfüllt. Dieses Phänomen wird als Psaronisierung bezeichnet, wobei als Ursache unter anderem auch Pilzbefall erwähnt wird. Die Verfüllung mit Limonit und Hämatit wird auch als Vererzung gedeutet, die allerdings schon vor der Einkieselung vorhanden gewesen sein muss JAKOB u. RUMPEL (1977).

Im Kernbereich des Stammes, nur an wenigen Stellen, sind runde und plattenartige Rhizomorphenstränge in Form von Biosignaturen erhalten geblieben (Abb. 13, 14). Sie sind im Quer- und Radialschliff aufgeschlossen. Die Schliffe zeigen bestens erhaltene hoch differenzierte Innenstrukturen: dunkle Wand,



Abb. 13: Zwei stark strukturierte Rhizomorphen (hellgelb) in einem von diesem Pilztyp infiziertem Holzgewebe; Fäulnishohlräume sind mit kristallinem Quarz verfüllt (hell); Büh R 001, F3; Auflicht x 10, S. Nickel/W. Follmer.

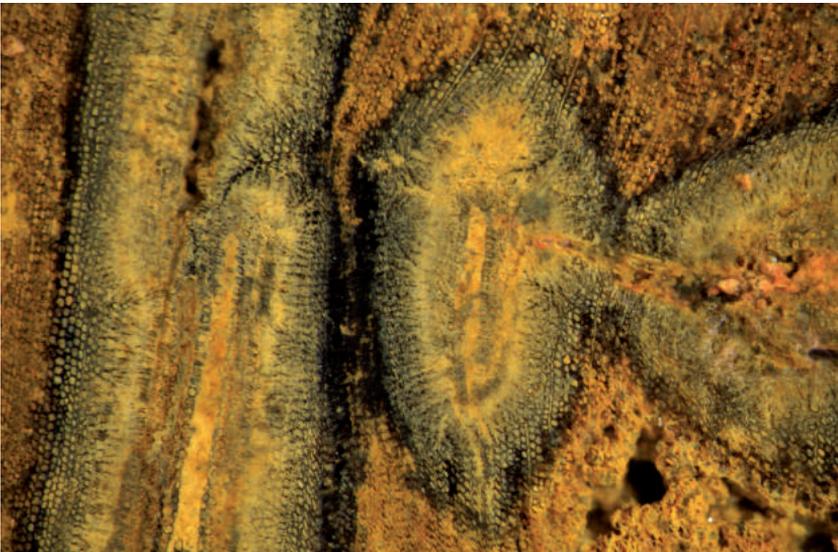


Abb. 14: Rhizomorphenstränge: dunkle Wand, Mittelschicht mit Hyphen, Zentralzylinder mit eingeschlossenen Holzzellen; Auflicht x 50, S. Nickel/W. Follmer.



Abb. 15: Septenverbindung;: ältere Septe mit zersetzten eingeschlossenen Tracheiden (rechts); neu gebildete Septe (links) mit noch nicht zersetzten eingeschlossenen Tracheiden; die Verbindung ist noch durch zwei strangartige Gebilde erkennbar; Auflicht x 100, S. Nickel.

nach innen verlaufende Faserhyphen, im Zentralzylinder befinden sich noch eingeschlossene Tracheiden. Es sind Rhizomorphen. Sie verlaufen parallel zur Stammachse und transversal, sie sind verzweigt und septiert. Jede Septe hat ein bis drei Verbindungskanäle zur nächsten Septe, in denen Proteinmasse an eine sprossende Septe geliefert wird (Abb. 15). Jede Septe hat von der Wand her zur Mitte verlaufende Faserhyphen, die die in der Mitte des Stranges befindlichen eingeschlossenen Tracheiden und Holzstrahlzellen zersetzen. Aktive Spitzen dieser Rhizomorphen zeigen austretendes Sekret und vereinzelt auch die Anlage einer neuen Zellwand (Abb. 16). Bei Septen im Spitzenbereich sind eingeschlossene Tracheiden noch sehr gut erhalten, in älteren Septen sind die Tracheiden fast oder ganz aufgelöst. Von der Außenwand nach innen wachsende faserartige Hyphen sind an der Zersetzung beteiligt. Vermutlich sind die eingeschlossenen Substrateile (Tracheiden) Reservestoffe. Brechen solche Stränge in der Mitte auseinander, so wachsen Lufthyphen in die Hohlräume hinein (Abb. 17).



Abb. 16: aktive Rhizomorphenspitze; es ist eine Art Septensekret erhalten; möglicherweise wird so ein neues Segment angelegt; Auflicht x 40, S. Nickel/W. Follmer.

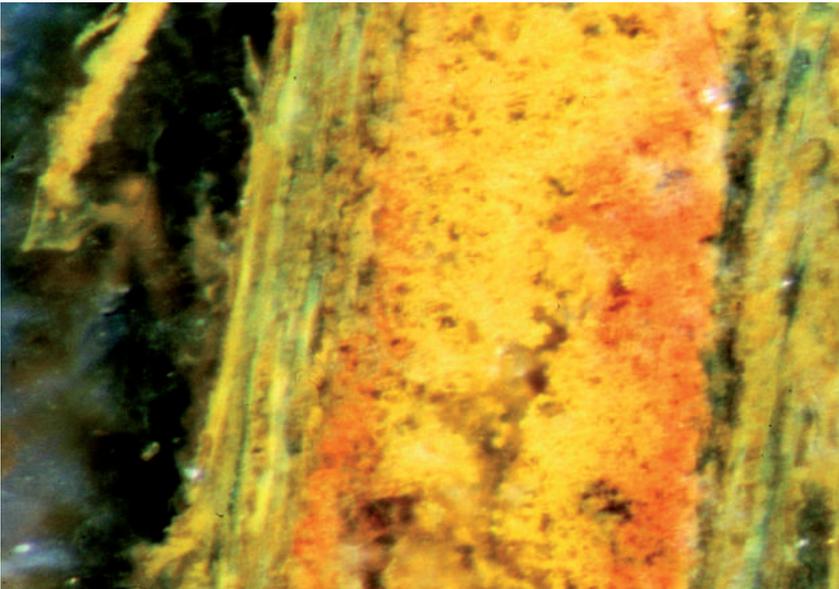


Abb. 17: Ein in der Mitte mehrmals zwischen den eingeschlossenen Holzsplittern aufgespaltener Rhizomorphenstrang; der zwischen den Holzsplittern entstandene Hohlraum (Mitte) ist mit einem Hyphennetzwerk verfüllt; Luft-hyphen, (Ozonien) besiedeln einen zwischen zwei Holzsplittern entstandenen Hohlraum; Büh R 001, F3; Auflicht x 100, S. Nickel.

Pilztyp Nr. 4

Angaben zum Kieselholz:

Büh H 009; Flur Höhe, Bühlerzell; Einzelstück, vermutlich Astfragment, in der Mitte zerbrochen, Durchmesser 8 cm; 11 cm lang.

Angaben zum Pilz:

Im Querschliff sind die Biosignaturen deutlich schon mit dem Auge erkennbar (Abb. 18, 19). Die Ausbreitung der Pilzfraßnester verläuft radial von innen nach außen und orientiert sich eindeutig an den Holzstrahlen und an den radial ausgerichteten Tracheidenreihen. Fädige Hyphen sind nicht erkennbar, sondern das Myzel besteht weitgehend aus sternförmig sprossenden Rosetten, die radial ausgerichtet in Bündeln wachsen. Im Kernbereich allerdings treten mehrere Millimeter lange nicht septierte Hyphenstränge auf (Abb. 20). Sie haben keine Sprosszellen und bilden entlang eines Holzstrahls einen Zentralzylinder, aus dem über eine durchlässige Hyphenspitze ein Sekret abgegeben wurde, das durch seine chemische Zusammensetzung als Biosignatur erkennbar ist. Im Zentralzylinder befinden sich noch im Verband angeordnete, fast nicht zersetzte Tracheiden (Abb. 20).

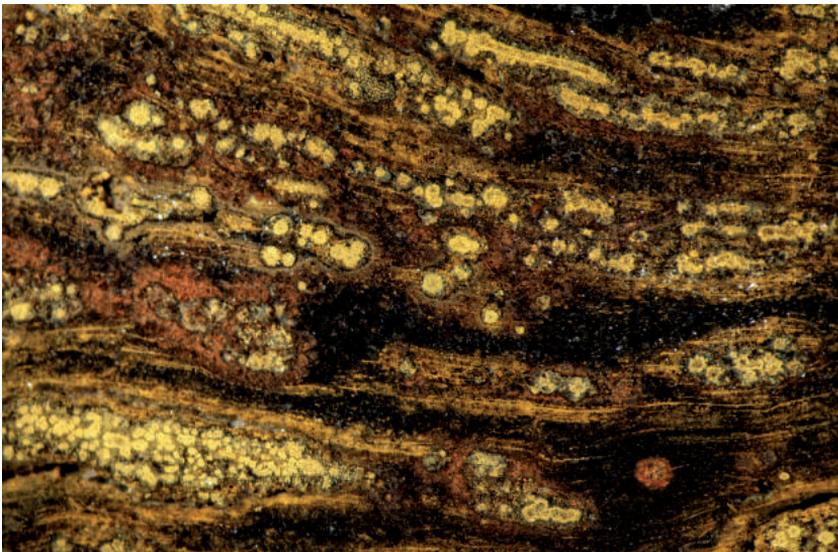


Abb. 18: Typische, meist reihig entlang der Holzstrahlen angeordnete, vom Pilz verursachte Zersetzungsnetze (hellgelbe Flecken); Auflicht x 10, S. Nikel/W. Follmer.

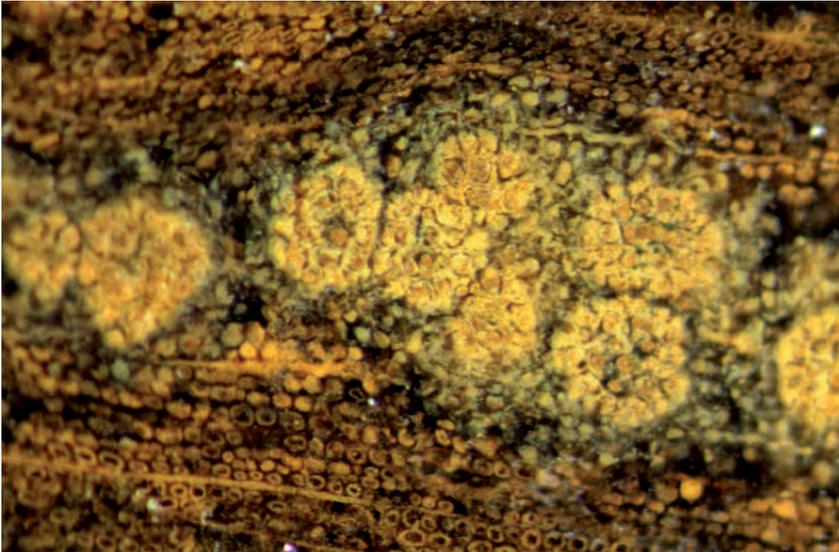


Abb. 19: Zersetzungsnester; der Pilz breitet sich rosettenartig knospend im Holzsubstrat aus; Auflicht x 100, S. Nickel/W. Follmer.

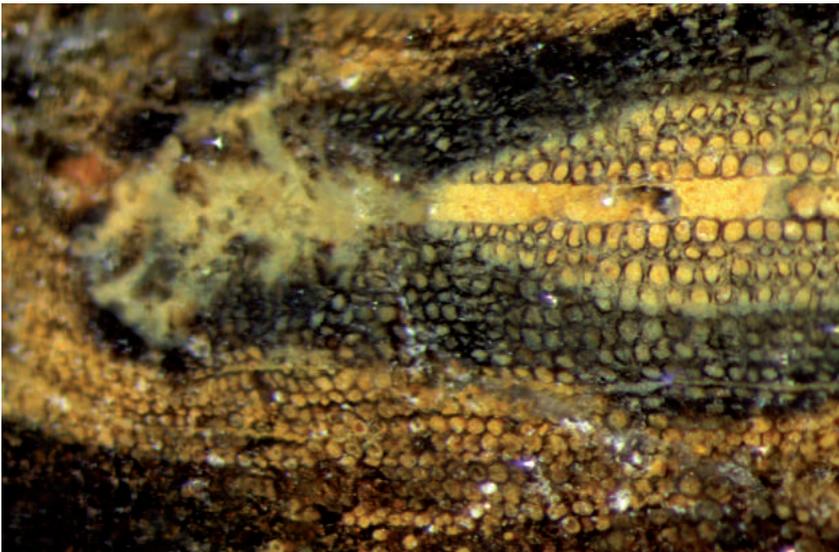


Abb. 20: Entlang eines Holzstrahls sich ausbreitender Hyphenstrang; mit dunkler Wand und mit im Zentralzylinder eingeschlossenen Holzzellen; über die durchlässige Hyphenspitze ist ein Sekret ausgetreten, das möglicherweise wegen seiner chemischen Zusammensetzung als Biosignatur erkennbar ist; unklar ist, ob dieses Sekret mit dem Wachstum des Stranges in Verbindung steht; Auflicht x 100, S. Nickel/W. Follmer.

Pilztyp Nr. 5

Angaben zum Kieselholz:

Büh G 002; Flur Gießübel, Erstfund 1987; Schilfsandstein, völlig zerbrochenes Stammfragment, etwa 100 Teilfragmente.

Angaben zum Pilz:

Die Biosignaturen in diesem Stammfragment sind meist sehr auffällig durch Hämatit rot eingefärbt.

Das Holzsubstrat ist fast vollständig zu einer schwarzen, bituminösen Quarz- oder Chalcedonmasse zersetzt. Die Lumina und die Holzstrahlen treten nur noch als nebulöse, helle Punkte und Streifen in Erscheinung.

Im Querschliff sind viele rundliche tiefrote Pilzfraßwucherungen erkennbar, die manchmal schon im Innenbereich Kavernen bilden. Radial wachsende, längs getroffene Hyphenstränge zeigen ein Wachstum entlang von Holzstrahlen, manchmal sogar mit einer abgebrochenen und vertriften Holzstrahlspitze. Fast alle Pilzfraßrosetten und Hyphenstränge sind noch von Tracheiden umgeben, deren Zellwände rot oder gelb eingefärbt sind.

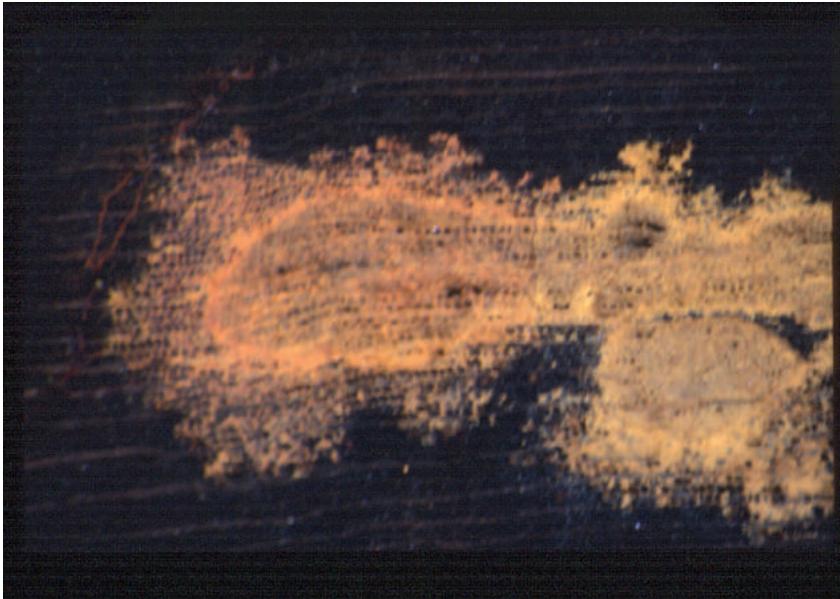


Abb. 21: Infiziertes Tracheidengewebe in einem weitgehend zu einer schwarzen Masse zersetzten Holz; die Anlage der Holzstrahlen ist nur noch schemenhaft erkennbar; möglicherweise ist hier Zellulose und Lignin zersetzende Fermentation durch Bakterien dokumentiert; vom Pilz infiziertes, chitinhaltiges Holzgewebe konnte durch Zellulose zersetzende Bakterien mangels Chitinase nicht zersetzt werden; Auflicht x 40, S. Nickel/W. Follmer.



Abb. 22: Unerklärlicher geradliniger Pilzfraz entlang eines Holzstrahls (rote Struktur); die infizierte Holzstrahlspitze ist abgebrochen; Das Holz ist zu einer schwarzen Masse zersetzt; auch hier waren möglicherweise Holz zersetzende Bakterien aktiv; Auflicht x 100, S. Nickel/ W. Follmer.

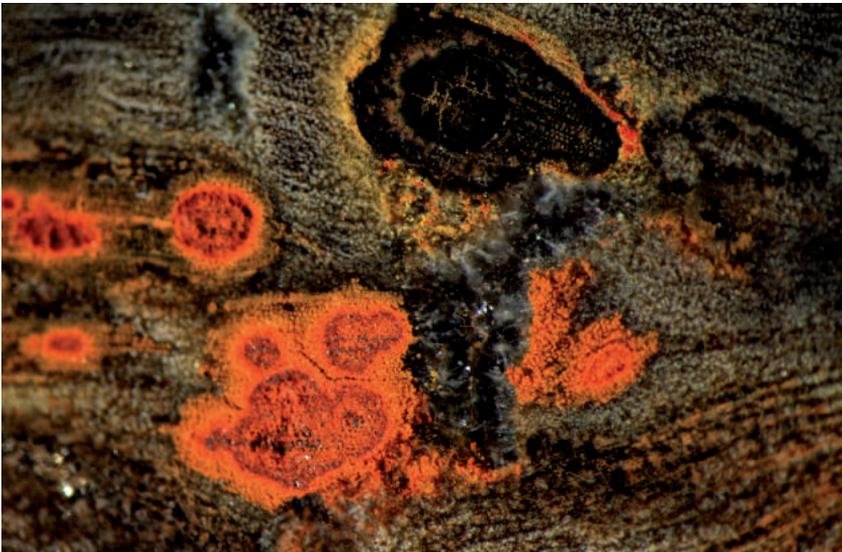


Abb. 23: typische Biosignaturen von rosettenartigen Pilzfraznestern (rot und schwarz); möglicherweise Holzzersetzung durch Zellulose zersetzende Bakterien; Auflicht x 50, S. Nickel/W. Follmer.

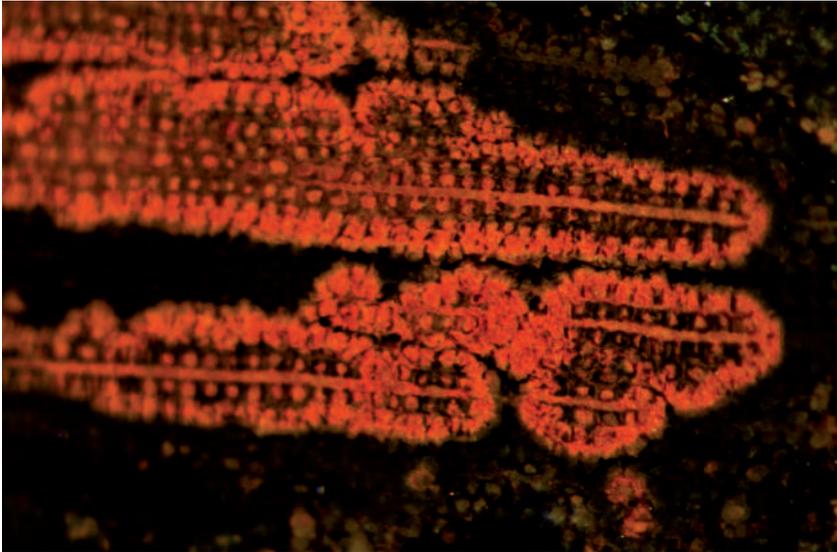


Abb. 24: Pilzfraßbiosignaturen; chitinhaltige Pilzmasse kann von Zellulose zersetzenden Bakterien nicht zersetzt werden; Auflicht x 50, S. Nickel/W. Follmer.

Es liegt auch ein differenzierter Hyphenstrang (Abb. 21) vor, mit Wand, mit Zentralzylinder, Seitenhyphen und Spitzenhyphenkorona.

Bei diesen Biosignaturen liegt der Verdacht nahe, dass bakterielle, Zellulose und Lignin zersetzende Fermentation die Restsubstanzen von Zellulose und Lignin aufgearbeitet hat, die pilzinfizierten Holzzellen und das Pilzgewebe mangels Chitinase (Chitin aufspaltendes Ferment) aber nicht zersetzen konnte (Abb. 22, 23, 24).

Pilztyp Nr. 6

Angaben zum Kieselholz:

Büh H 003; Flur Höhe F2, Bühlerzell; Schilfsandstein. Von diesem Stammfragment liegen etwa 70 Teilfragmente vor. Alle sind sehr dunkel und an der Oberfläche und in Spalten mit Morionkristallen belegt.

Angaben zum Pilz:

Diese Kieselhölzer zeigen deutlich erkennbare, in Bündeln angeordnete parallel zur Stammachse verlaufende Röhren (Abb. 26).

Die Biosignaturen sind alle in gelb eingefärbt. Im Querschliff sind, an leeren Hyphenstrangröhren entspringend, Garben von feinsten Hyphen zu sehen, die nach und nach entlang der Holzstrahlen die Tracheiden infizieren. Vor allem im älteren Bereich bilden die Hyphen Knospungen, aber auch im Spitzenbereich

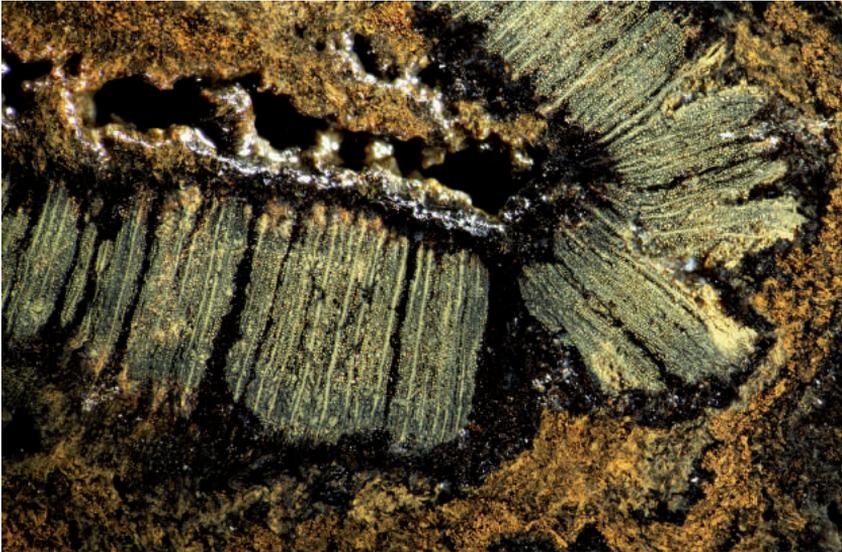


Abb. 25: Pilzinfektion rund um parallel zur Stammachse verlaufende Röhren (Löcher in der Mitte), Der Pilz breitet sich entlang der Holzstrahlen aus (hellgelbe Strukturen); Auflicht x 40, S. Nickel/W. Follmer.

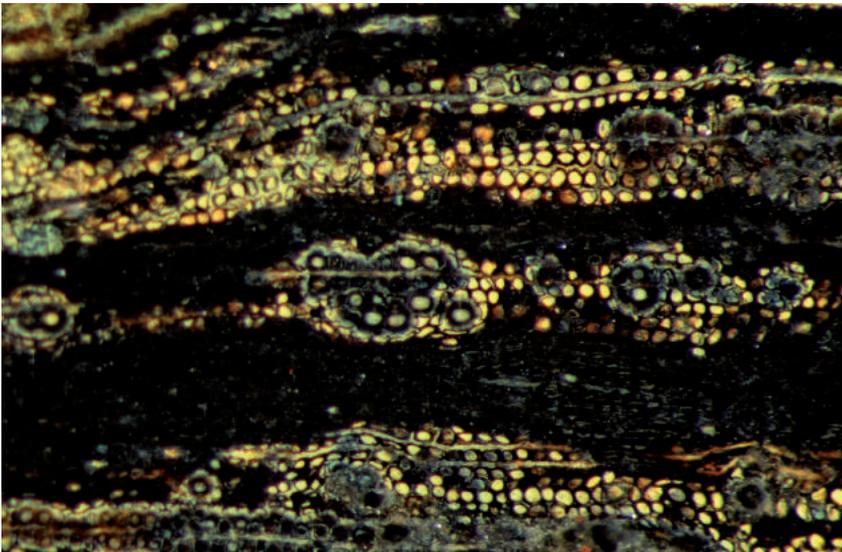


Abb. 26: Infizierte Holzzellen (gelb) und rosettenartige Pilzknospungen (rundliche Strukturen); die Wände der Holzzellen sind fast durchweg bei der Delignifizierung durch den Pilz zersetzt; Auflicht x 80, S. Nickel/ W. Follmer.



Abb. 27: Fortgeschrittene Holzersetzung durch den Pilz; die Zellstrukturen sind weitgehend zerstört; Auflicht x 50, S. Nickel/W. Follmer.

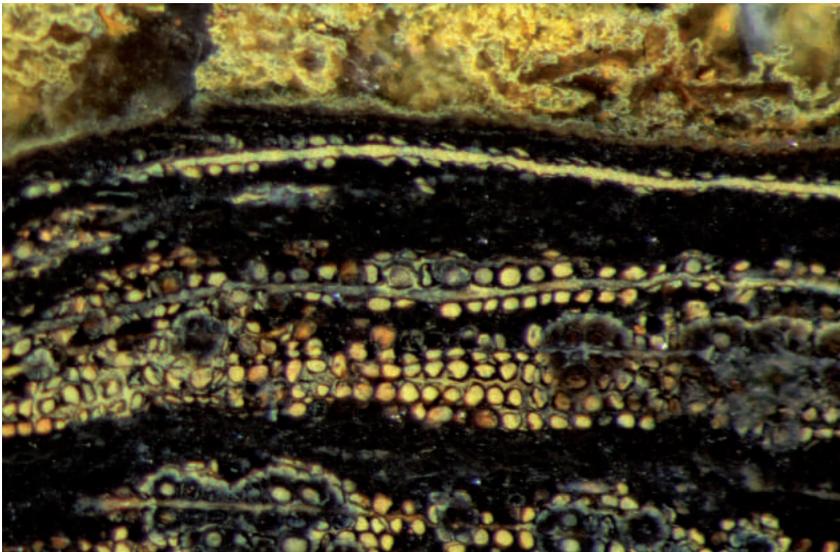


Abb. 28: Girlandenförmige Hyphen in einer Spalte (oberer Bildrand); Auflicht x 100, S. Nickel/W. Follmer.

kommt es vereinzelt zu Knospungen. In der Regel sitzt eine infizierte Zelle im Zentrum einer Knospung. Bis zu sieben aufgequollene Zellen bilden eine rosettenähnliche Knospe. Haben sich viele solcher Knospen gebildet, ist aus den Hyphensträngen eine gelbe breiartige Masse entstanden. Diese Biosignatur erweckt den Eindruck, dass feinste Hyphenfäden den gesamten Holzrest durchwuchert haben und diese Biosignatur hinterlassen haben (Abb. 27).

Eine im Substrat entstandene Spalte ist aber mit größeren girlandenförmigen Hyphen verfüllt.

Sphärolithe und Achate entstehen bei dieser Pilzaktivität nicht (Abb. 25, 26, 27, 28).

Pilztyp Nr. 7

Angaben zum Kieselholz:

Büh L 011 Leippersberg F 21b; Schilfsandstein. Von diesem Stammfragment liegen ca. 15 Teilfragmente vor, oft mit anhaftenden kristallinen Quarzkrusten; fünf Kieselhölzer aus der Sammlung K. WIEDMANN, Fundort Wetrtingen.

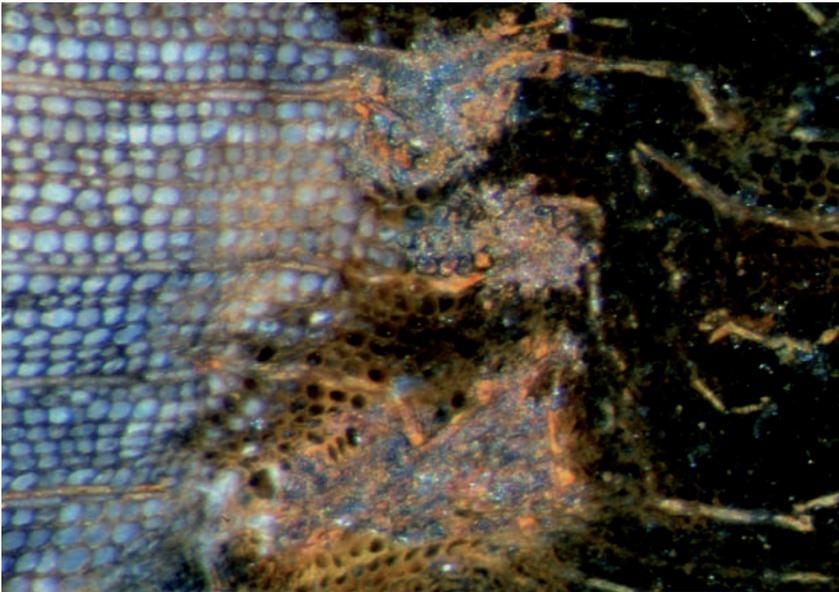


Abb. 29: Möglicher Ablauf der Holzersetzung: die Hyphen dieses Pilztyps dringen entlang der Holzstrahlen in das Holzgewebe ein; die Hyphen bauen die Holzstruktur teilweise ab (links); bei der Delignifizierung werden Holzsubstanzen und Minerale (Fe) frei; Holz zersetzende Bakterien verwerten die Reststoffe (schwarze Masse, rechts); in diesem Zersetzungsmilieu wird Schwefel frei; somit liegen Schwefel und Eisen gemeinsam vor. Es entsteht Pyrit (FeS_2) (Mitte); die Partikel in der schwarzen Masse sind unverdauliche Reste der Holzstrahlen (rechts); Kieselholz Wiedmann 3, Wetrtingen; Auflicht x 100, S. Nickel.

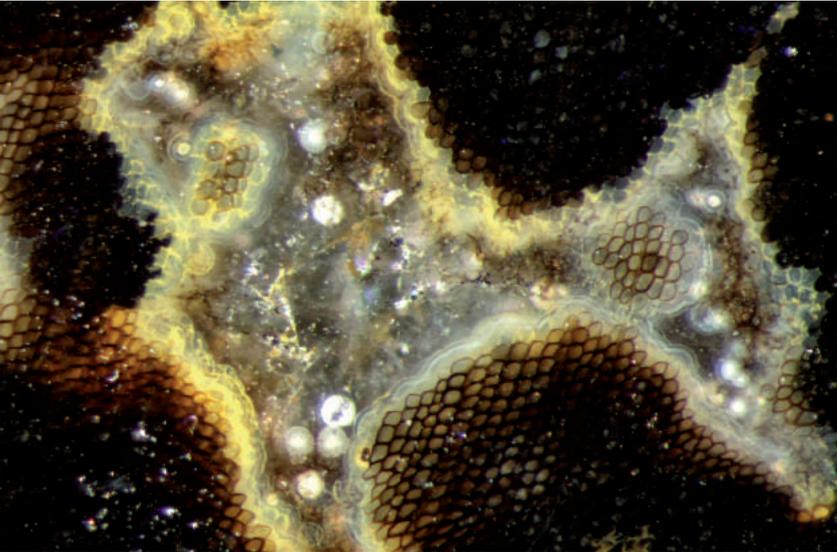


Abb. 30: Spaltenanlage mit einfachen Sphärolithen; Auflicht x 100, S. Nickel.



Abb. 31: Tracheidenraute, entstanden durch eingeregelter Ausbreitung der Hyphen des Pilztyps entlang der Holzstrahlen; dabei entstehen auch Tracheidenholosphärolithe (runde Strukturen mit Holzzellen); Auflicht x 40, S. Nickel (siehe Dünnschliffe, Tafel 4, Bilder 3–5).

Angaben zum Pilz:

Charakteristische Biosignaturen dieses Pilzes sind im Substrat verbreitete Rostflecken, rhomboide, rautenartige Zersetzungsmuster im Holz, zu einer schwarzen Masse zersetztes Holz und Kavernen, in denen einfache Sphärolithe, Quarzkristalle und Partikel von organischem Material auftreten (Abb. 29, 30, 31):

Abb. 29 dokumentiert einen möglichen Zersetzungsverlauf: Dünne Hyphen dringen entlang der Holzstrahlen in noch intaktes Tracheidengewebe ein und delignifizieren einen Holzrest. Vermutlich Bakterien reduzieren die Reste von organischer Substanz zu einer dunklen Masse. Schwefel wird aus Aminosäuren frei und kristallisiert zusammen mit Eisen zu Pyrit(FeS_2), der im Randbereich zum Holz in der Mitte erkennbar ist.

Pilz Nr. 8

Angaben zum Kieselholz:

Büh L 002, F 21b, Leippersberg, Bühlerzell, Schilfsandstein.

Die Kieselhölzer dieses Stammfragmentes zeigen an verschiedenen Stellen Markholzzellen (Cordaioxylon) und müssen wegen des gemeinsamen Fundpunktes (F 21b) nach Augenschein und durch Ermittlung der Fremdstruktur von Büh L 011 getrennt werden.



Abb. 32: Längsschliff: Holzsubstanz mit Pilzfraß (links, gelb) und Hyphenstrang (Mitte); möglicherweise eine zersetzte Fruchtkörperkruste mit Sphärolith- und Quarzkristallaggregaten (rechts). Auflichtaufnahme x 10, S. Nickel.

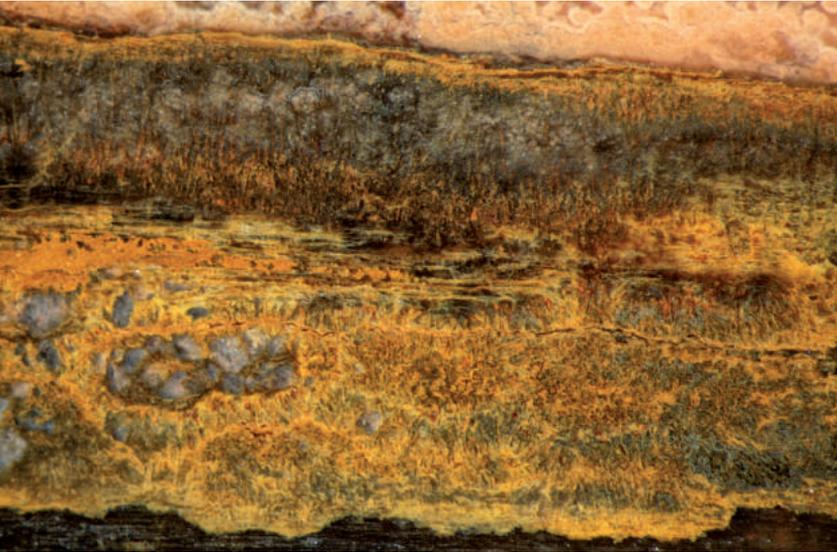


Abb. 33: Hyphenstrang: Bildausschnitt Abb. 32; längs eingeschlossenen, fast zersetzten Tracheiden im Zentralzylinder (Mitte); Auflicht x 50, S. Nickel.

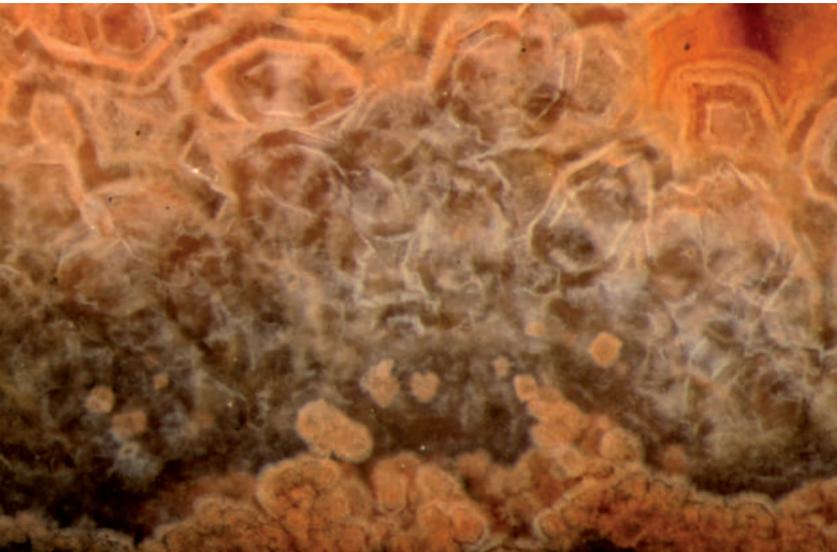


Abb. 34: Bildausschnitt Abb. 32; möglicherweise eine Fruchtkörperkruste, pseudomorph durch Sphärolith- und Quarzkristallbildung erhalten; Auflicht x 100, S. Nickel.

Angaben zum Pilz:

Auffallendes Merkmal dieses Typs sind rotfarbene, bis 12 mm dicke Außenbeläge, die an der Oberfläche mit himbeerfarbenen Chalcedonkugeln belegt sind.

Im Längsschliff ist zu sehen, dass der krustige Belag eine diffuse Quarzkristallbildung aufweist und mit vielen Sphärolithen durchsetzt ist (Abb. 32). Unmittelbar hinter diesem Belag, getrennt durch ein dunkles, bituminöses Band, befinden sich mehrere strukturierte Hyphenstränge mit Zellwand, querlagigen Faserhyphen und eingeschlossenen Tracheiden. Im noch nicht zersetzten Holz befinden sich gelbbraune Pilzfraßflecken. Obwohl noch kein Beweis vorliegt, so kann man in diesem Fall fast sicher davon ausgehen, dass anhaftende Kruste, Pilzhypen und Pilzfraßmarken zusammengehören und vegetative Teile eines Baumpilzes sind, der einen krustenartigen Fruchtkörper aufweist. Es liegt in diesem Fall auch der Verdacht nahe, dass im Fruchtkörper verbliebene Sporen Kristallisationskeime für die Sphärolithe und Chalcedonkugeln sind (siehe Diskussion). Spaltenachate sind in diesen Kieselhölzern verbreitet.

Pilztyp Nr. 9

Angaben zum Kieselholz:

Fundstelle F 21a, Leippersberg; Stammfragment 16 Teile, das größte 80/50/60mm.

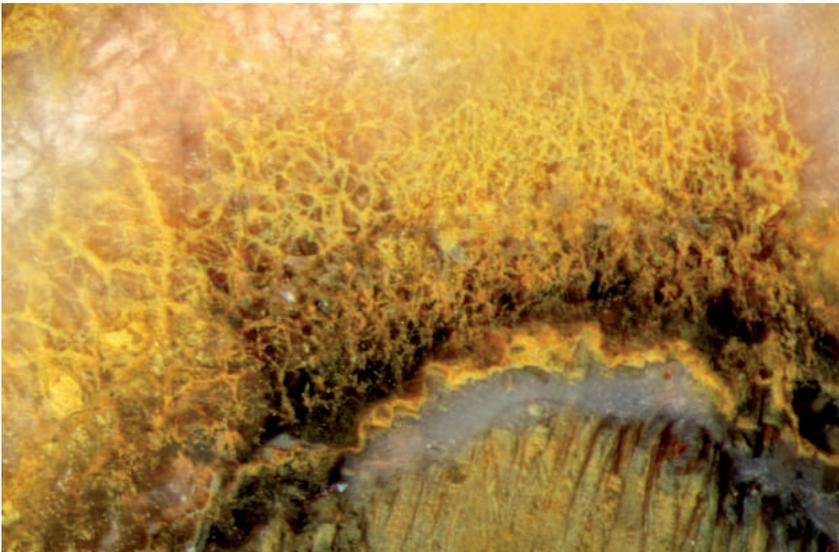


Abb. 35: Verzweigtes Hyphennetzwerk rund um einen erhaltenen Holzrest (hellgelb); in Holzrestzellen sind möglicherweise auch endozelluläre Hyphen erhalten (unten); Längsschliff, Aufnahme x 100, S. Nickel/W. Follmer.

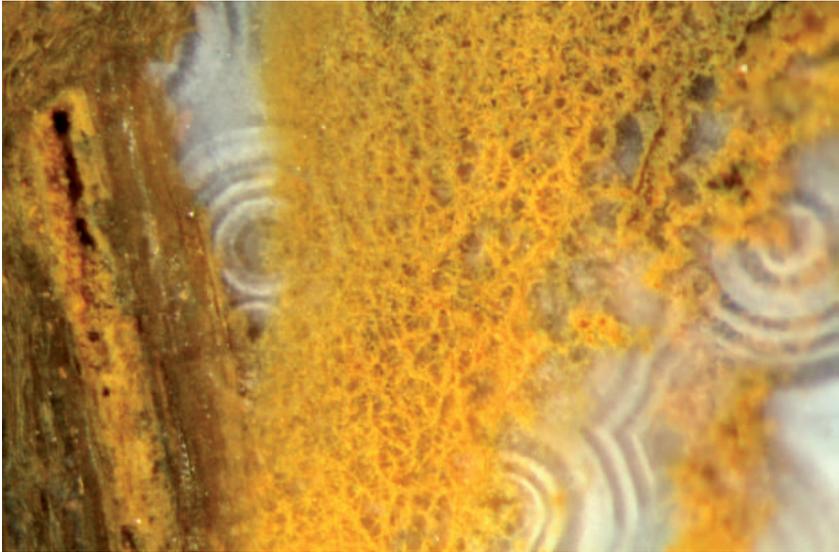


Abb. 36: Verzweigtes Hyphennetzwerk in einem mit wasserhellem Quarz verfüllten Hohlraum mit Sphärolithbildung; zersetzter Holzrest (links); Längsschliff, Auflicht x 100, S. Nickel/W. Follmer.

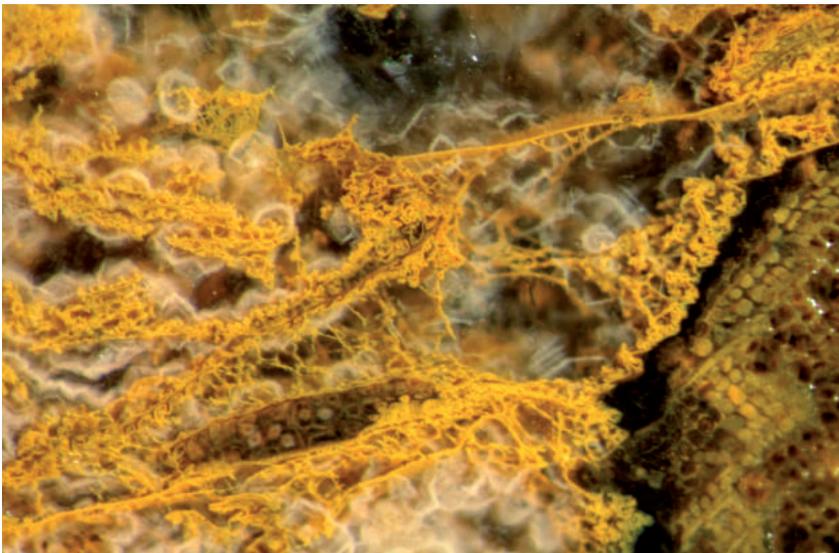


Abb. 37: Hyphennetzwerk (hellgelb) in einem Hohlraum mit Quarzkristallbildung; zersetzter Holzrest (rechts). Querschliff, Auflicht x 100, S. Nickel/W. Follmer.



Abb. 38: Von Hyphen überwallter Holzrest; Querschliff, Auflicht x 64, S. Nikel/W. Follmer.

Angaben zum Pilz:

Von diesem Pilz liegen, in wasserhellem Quarz eingebettet, unzählige girlandenförmige, fädige und plattenartige Biosignaturen von Lufthyphen (Ozonien) vor (Abb. 35, 36, 37, 38). Sie sind durch Eisenhydroxide hellgelb eingefärbt und können weit in die Tiefe reichend dreidimensional beobachtet und untersucht werden. Die erhaltenen Holzreste zeigen Zellen, deren Zellwände aufgequollen oder weitgehend aufgelöst sind.

Pilztyp Nr. 10

Angaben zum Kieselholz:

Leippersberg; F 21f, Büh L 005, Stammfragment, 37 Teile (F24, Büh L 007 und F 21b Büh L 011 und F 21a Büh L 025).

Angaben zum Pilz:

Die Kieselholzstufen dieses Stammfragments sind alle relativ dunkel und zeigen außen und im Längsschliff auffällig gut erhaltenen rautigen Zerfall. Oft ist das Holz durch eine unstrukturierte schwarze Masse ersetzt.

Manche Stufen dagegen zeigen im Längsschnitt in erhaltenen Holzpartikeln sehr deutlich interessante Zersetzungsabläufe. Die Zellwände sind am Rande weitgehend aufgelöst. In den Zellhohlräumen sind Zellkerne erhalten, die mit der Kieselsäure reagieren. Auf ihnen wachsen Chalzedonkristallite. Es entsteht ein heller Punkt, der im Randbereich des Holzrestes einen oder mehrere Sphäro-

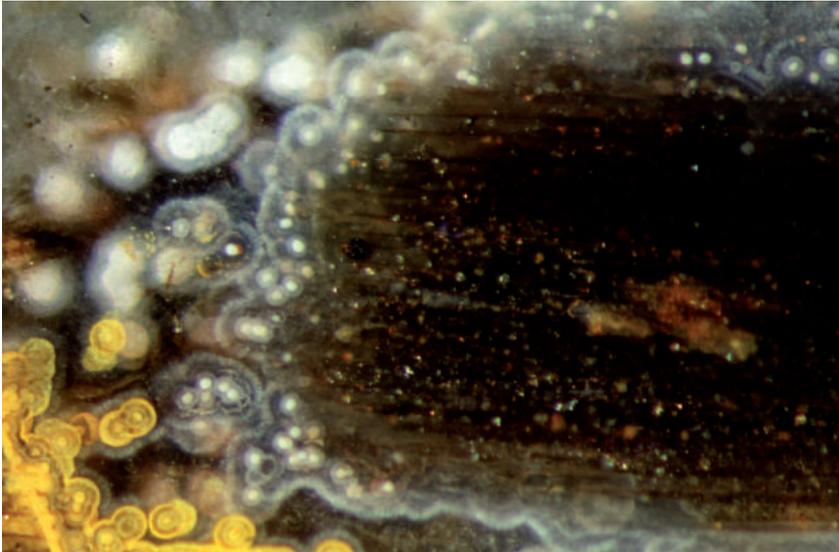


Abb. 39: Entstehung der Sphärolithe (kugelige Formen); im Randbereich eines zersetzten Holzpartikels (rechts) entwickeln sich Sphärolithe; im zersetzten Holz erhaltene Zellkerne (Pünktchen) sind mit großer Wahrscheinlichkeit Kristallisationskeime für die kugeligen Sphärolithe; Büh L 005 F 21 f, Längsschliff, Auflicht x 100; S. Nickel/ W. Follmer.

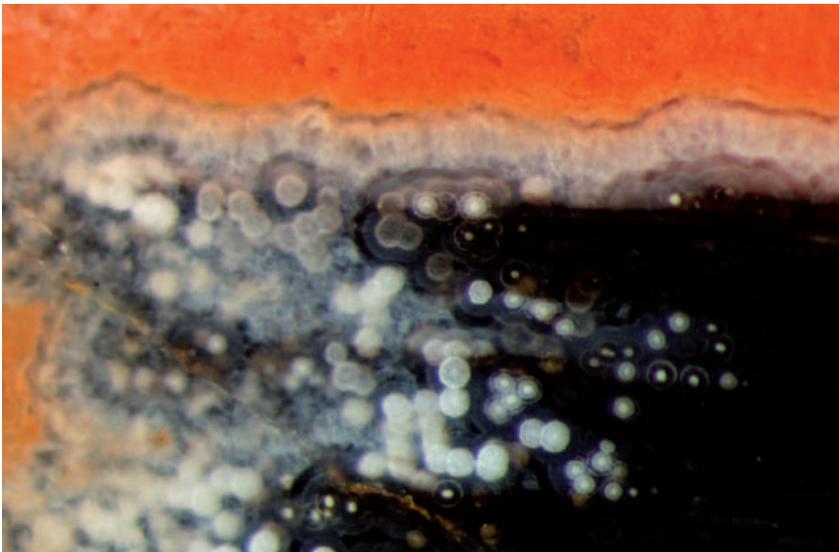


Abb. 40: Entstehung der Sphärolithe: im zersetzten Holz (rechts) erhaltene Zellkerne (weiße Pünktchen) fungieren als Kristallisationskeime (Mitte); die Kristallisationskeime bilden zuerst einen sphärolithischen Ring; Längsschliff, Aufnahme x 100; S. Nickel / W. Follmer.

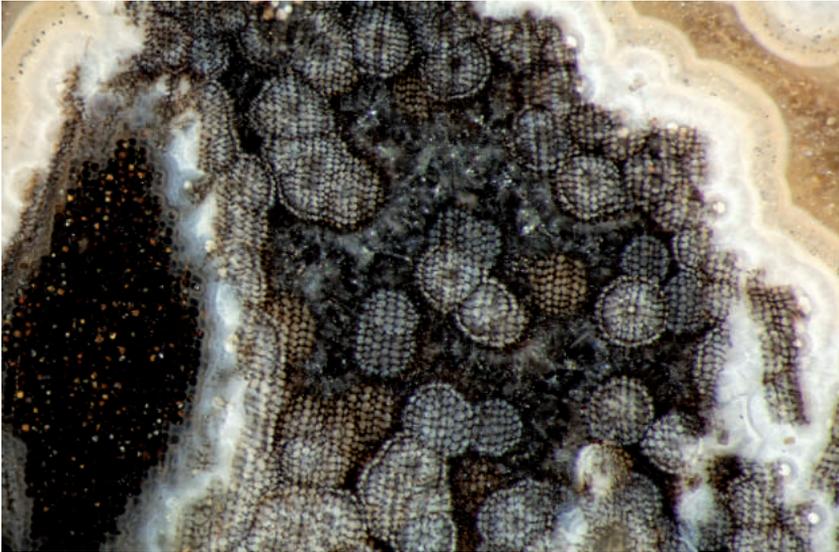


Abb. 41: Entstehung der Tracheidenholosphärolithe: im zersetzten Holzrest erhaltene Zellkerne (links); entwickelt sich ein Sphärolith noch im Holzgewebe, so werden die Holzzellen in den Sphärolithkristall eingeschlossen; ein im Anschliff getroffener Zellkern ist in einem Tracheidenholosphärolith erkennbar (Mitte, rechts); Querschliff, Auflicht, x 100, S. Nikel/ W. Follmer.

lithringe bildet. So entstehen in Ritzen, Spalten und Fäulniskavernen unzählige Sphärolithe, auch Tracheidenholosphärolithe (Abb. 39, 40, 41).

Der in diesem Stammfragment verbreitete Pilz ist noch nicht durch auffällige Strukturen typisierbar. Auch gibt es keine Hinweise auf Fruchtkörper oder Myzelialknoten. Möglicherweise ist es aber ein Braunfäule-Holzpilz, der nur die Zellulose der Zellwände als Nahrung nutzen kann (Diskussion: Sphärolithwachstum).

4. DIAGNOSE UND DISKUSSION

In diesem Abschnitt werden mehrere Sachfragen angesprochen und zur Diskussion gestellt. Man kann sicher davon ausgehen, dass auf einem weiten und langen Transportweg in einem Flusssystem Treibhölzer von Pilzen besiedelt und von Zellulose zersetzenden Bakterien befallen werden. In unserem Fall belegt der Fund von exotischen Geröllen in einem Fundareal von Kieselhölzern bei Bühlerzell den Ferntransport der Treibhölzer (KELBER, OKRUSCH, NIKEL 1995).

Die Frage, wie es zum Erhalt sich zersetzender Holzsubstanz und wie es zur Entstehung und Einfärbung der Biosignaturen von vegetativen Teilen von Pilzen kommen konnte, soll zuerst angesprochen und zur Diskussion gestellt werden.

Allgemein geht man bei der Einkieselung von Holz von einer Pseudomorphose von Chalzedon (bzw. Jaspis oder Opal) nach Holz aus. Formen und Strukturelemente des Holzes werden durch Kieselsäure überliefert, wobei die organische Substanz als Schablone agiert. Für die Entstehung der Biosignaturen von schnell sich zersetzenden Mikroben gelten sicher andere chemische Prozesse.

Erhalt von Mikrobenzellen durch Metallkationenaufnahme

Es gibt eine Reihe von Studien über den Erhalt von Mikroorganismen. KNOLL (1985) berichtet von Mikroben, bei denen eine deutlich bessere Erhaltung vorliegt als bei anderen (z.B. die Erhaltung der Scheidenwände von Cyanobakterien). Er berichtet auch von Pilzen, eingebettet in versteinerten Torf aus dem Devon und aus dem Miozän. Er betont die Bedeutung der kurzzeitlichen Bewahrung der Mikroben vor der Einkieselung.

FERRIS et al. (1988) beschreiben die Erhaltung von Zellstrukturen von Mikroben in mikrobiellen Lagen, wenn die Zellen in einem frühen Stadium an Eisen gebunden sind. Sie sind der Meinung, dass es nicht die Einkieselung, sondern die frühe Reaktion mit Eisen ist, die verantwortlich ist für den Erhalt von Zellmaterial.

Die Versuchsreihe von LEO und BARGHOORN (1985) erbrachte das Ergebnis, dass Zellgewebe und Scheiden von Bakterien nur dann über längere Zeit (150 Tage) erhalten bleiben, wenn sie zuerst mit Eisenlösungen (in geringen Mengen) präpariert wurden und dann erst die Imprägnierung mit Kieselsäure erfolgte. Kieselsäure alleine führte nicht zum Erhalt dieser vom schnellen Zerfall bedrohten, biogenen Substanzen. Tote Mikroben-Zellen werden normalerweise von Enzymen (autolysins) zersetzt, die die Zellwände zerstören. Wenn die Enzymaktivität durch Metallionen behindert ist, kann man daraus schließen, dass es die Zurückhaltung von Eisen ist, die den Erhalt der Mikroorganismen vor der Einkieselung der intakten Strukturen bewirkt.

Es ist deshalb durchaus denkbar, dass der Erhalt und die Entstehung der Biosignaturen in den Kieselhölzern aus dem Schilfsandstein auf Einwirkungen von Eisenlösungen (Metallkationen) zurückzuführen ist, denn Eisen ist an der Basis des Schilfsandsteins in Form von Limonit und Hämatit bis heute präsent.

So liefern uns, wie beschrieben, Biosignaturen Einblicke in feinste Hyphenfäden und in den detaillierten Aufbau von Hyphensträngen. Im Spitzenbereich von Hyphensträngen ist sogar noch die Präsenz von Sekret zu beobachten, das möglicherweise den Aufbau neuer Segmente oder den Hyphenstrangvorbau einleitet.

Nahe liegend ist auch die Annahme, dass die durch Eisenlösungen betroffenen biogenen Substanzen nachfolgend ihre auffällige Einfärbung in gelb, rot, grün und schwarz erhalten haben. Zweiwertiges Eisenhydroxid ist an sich sehr instabil und kann leicht durch Eisenoxidierer (bzw. Oxidationsmittel) in Fe^{3+} umgewandelt werden.

Bakterielle Fermentation

Lebendes und abgestorbenes Holz wird zwar ausschließlich primär von Pilzen befallen, doch treten während des Fäulnisvorganges auch Bakterien in Erscheinung (BENEDIX et al. 1991: 123/124). Pilze sind demnach die Ersterzersetzer. Es folgen in die Hohlräume des zersetzten Substrats Bakterien und Mikroben aller Art nach. Sie können Kohlenhydrate und Kohlenwasserstoffe in körpereigene Baustoffe umwandeln.

Der Erhalt von Pilzmyzel und von pilzinfizierten Holzzellen in diesem Fäulnis-milieu könnte dadurch beeinflusst worden sein, dass Chitin (Acetylaminozellulose) ein wesentlicher Bestandteil von Pilzgewebe ist. Besonders die Zellwände bestehen fast ausschließlich aus Chitin. Das Polysaccharid Chitin ist aber gegen den im abgestorbenen Holz einsetzenden zellulosezersetzenden bakteriellen enzymatischen Abbau weitgehend stabil und bleibt erhalten. So ist möglicherweise erklärbar, warum Pilzgewebe und das vom Pilz infizierte Holzgewebe in Form von Biosignaturen erhalten bleibt, während das Holzsubstrat weitgehend durch zellulosezersetzende Bakterien aufgelöst wird. Außerdem ist bekannt, dass lebende Pilze gegen Bakterien antibiotische Substanzen freisetzen können. Beide Aspekte sind durch Bildmaterial belegbar. Ein dritter Punkt scheint ebenfalls sehr plausibel. Es gibt mehrere Bakterienstämme, die unter Ausscheidung des Enzyms Chitinase Chitin zersetzen können. Möglicherweise waren solche Bakterien zum Zeitpunkt der beginnenden Einkieselung nicht präsent oder noch nicht aktiv (Abb. 21–24).

Sporen und Zellkerne – Kristallisationskeime für Holosphärolithe?

Eine ganze Reihe von Schilfsandstein-Kieselhölzern zeigen unzählige Holosphärolithe in Ritzen und Spalten. Dies ist ein besonders auffälliges Phänomen. Holosphärolithe sind kugelförmige, aus mehreren Ringen schalenartig aufgebaute Kristallaggregate, die alle ein winziges Körperchen als Kristallisationskeim aufweisen. REM-Aufnahmen (THEWALT) belegen, dass es sich um Chalcedonsphärolithe handelt. Ähnliche Holosphärolithe wurden schon in Achaten von Freisen (Hunsrück) nachgewiesen (SCHÄFER 2002). Auch in Hohenloher Feuersteinen gibt es des Öfteren solche Sphärolithe.

KNOLL (1985) schreibt im Zusammenhang mit in versteinertem Torf (Devon) eingeschlossenen Pilzen von runden und halbrunden Sphärolithen auf Quarzklumpen. Bei der Präparation wurde festgestellt, dass sich um einen Kristallisationskeim Sphärolithe bilden mit einem Durchmesser bis zu 10 mm. KNOLL geht davon aus, dass runde oder zylindrische Cyanobakterien möglicherweise den Kristallisationskeim gebildet haben.

Im Warsteiner Sattel gefundene Stromatolithen mit erhaltenen Pilzhyphen zeigen Quarzkristalle, die Hyphenpartikel und Sporen als Kristallisationskeime aufweisen (KRETSZSCHMAR 1982).

Alle Hinweise auf Kristallisationskeime in der bearbeiteten Fachliteratur betreffen biogene Substanzen wie Cyanobakterien, Hyphenpartikel, Sporen oder eiseninkrustierte Bakterien. So ist es durchaus denkbar, dass Pilzsporen als Kris-

tallisationskeime für die unzähligen Sphärolithe in Frage kommen. Es ist durchaus nachvollziehbar, dass auf dem langen Transportweg aus Hymenien von Baumpilzen durch Wind und Wasser Sporen in Ritzen und Spalten der Treibhölzer verfrachtet werden. Da Sporen in unzählbaren Mengen produziert werden, wäre auch die Vielzahl der Holoosphärolithen erklärbar.

Auch anhaftende Krusten und die quer zur Stammachse lamellaren Quarzgebilde sind in vielen Fällen ebenfalls mit unzähligen Holoosphärolithen besetzt. Die Präsenz dieser Sphärolithe ist nach meiner Meinung ein deutlicher Hinweis, dass auf den Kieselhölzern Sporen erzeugende Fruchtkörper (Hymenien) waren. Diese Sporen wären dann *sporae in situ* (Abb. 41–43).

Eine andere Beobachtung weist auf erhaltene Zellkerne hin. In Spalten und Fäulnishohlräumen im Innern der Kieselhölzer befinden sich, wie oben erwähnt, ebenfalls viele, meist exakt gerundete Holoosphärolithe (Abb. 38, 39, 40).

Die Einschwemmung von Sporen weit in die Holzspalten und in das sich zersetzende Holz hinein ist aber sehr fraglich und bislang nicht beweisbar.

Eingehende Untersuchungen der sich zersetzenden Holzsubstanz und der im wasserhellen Quarz oder Chalzedon vagabundierenden Holzpartikel haben gezeigt, dass das Wachstum der Sphärolithe im Holzgewebe beginnt und die Sphärolithe sich im Randbereich eines Holzpartikels bei besserer SiO_2 -Versorgung weiter entwickeln. Als Kristallisationskeime fungieren erhaltene Zellkerne. Auch in einigen Hölzern von Wettringen (Sammlung WIEDMANN, K.) ist dieses Phänomen erkennbar.

Das Wachstum der Sphärolithe beginnt mit der Bildung von winzigen Chalzedonkristalliten rund um den Zellkern. Gelangen diese winzigen Chalzedonkügelchen an den Rand des Holzpartikels bildet sich der erste Ring. In den Ritzen, Spalten und Fäulnishohlräumen bilden sich dann weitere Ringe, denn die Zufuhr, Akkumulation und Bereitstellung von gelöster Kieselsäure ist hier besser. Beginnend Zellkerne schon im Zellverband mit der Ringbildung, so werden die nächstgelegenen Tracheiden eingeschlossen und bleiben im Wachstumsbereich des Sphärolithkristalls als kugeliges Gebilde erhalten. Es entstehen Tracheidenholosphärolithe.

Wie ist der Erhalt der Zellkerne erklärbar? Es gibt Baumpilze, die ausschließlich nur die Zellulose und das Lignin der Zellwände zersetzen (siehe Braunfäule S. 9). Die Zellkerne bleiben erhalten. Eine frühe Einlagerung von Eisenionen in den Zellkern stoppt möglicherweise die Zersetzung, erhält ihn und macht ihn sogar sichtbar. Je runder der Keim, desto exakter der Sphärolith. In der Tat sind die Sphärolithe in den Spalten wesentlich gleichmäßiger rund ausgebildet als die in den anhaftenden Krusten. Es ist durchaus denkbar, dass Baumpilzsporen eine rauere Oberfläche und eine weniger runde Form haben als die Zellkerne und deshalb andersartige Sphärolithe produzieren. Es fällt auf, dass von Sporen initiierte Sphärolithe oft eine unregelmäßige, eckige Schalenbildung aufweisen. Es entstehen auch Gebilde mit spitzigen oder sternquarzähnlichen Strukturen, aus denen sich nachfolgend Sternquarkristallaggregate bilden. Sporensphärolithe sind fast ausschließlich in den außen am Holz anhaftenden Quarzgebilden an-

zutreffen, Zellkernsphärolithe dagegen besiedeln ausschließlich Ritzen, Spalten und Fäulnishohlräume im Holz.

Die möglicherweise von Zellkernerhaltung und von Sporen initiierte Sphärolithbildung und deren Unterscheidungskriterien bedürfen aber noch eingehender Untersuchungen.

Fruchtkörper

KELBER (2007) hat einen an einem Schilfsandstein-Kieselholz anhaftenden Fruchtkörper untersucht und beschrieben. Siehe auch Abb. 10, 11 und Abb. 32, 34.

In den Sammlungen WIEDMANN, K. (Crailsheim) und NIKEL, S. (Bühlerzell) liegen eine ganze Reihe von Kieselhölzern mit anhaftenden Krusten und Knollen mit quarzkristallinem Habitus vor. Verschiedene Indizien sprechen dafür, dass es sich um abgeschliffene oder vom Holzstamm abgelöste Fruchtkörper handeln könnte. Oben genannte Abbildungen und nachfolgende Bilddokumente und Hinweise stehen zur Diskussion (Abb. 42, 43).

Altarmrestsee

Für den Ablauf der Erhaltung von Holz- und Pilzgewebe, für die Einkieselung und für die auffälligen Kristallbildungen müssen besondere Bedingungen geherrscht

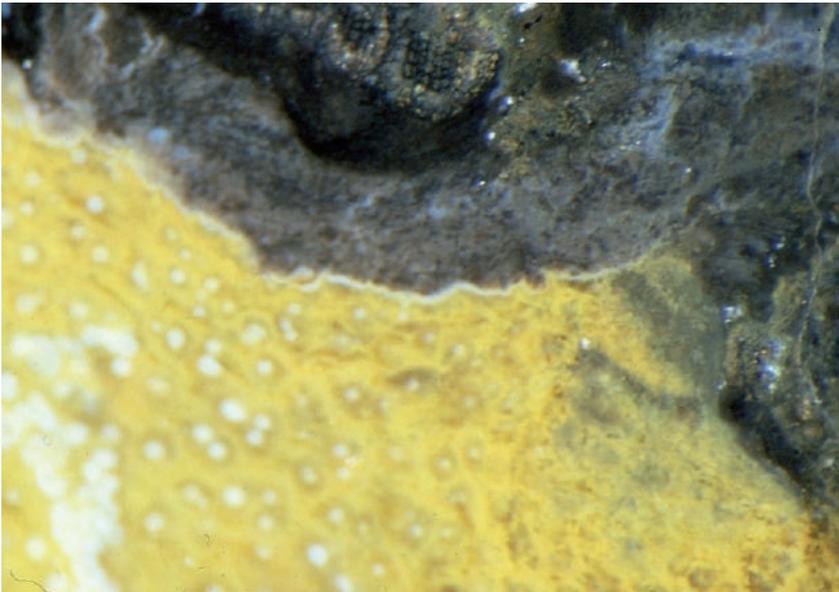


Abb. 42: Möglicherweise Biosignaturen von Plektenchym mit Sporen in situ (unten, gelbliches Gewebe mit weißen Punkten); Kambium und durch Pilz zersetzter Holzrest (oben im dunklen Gewebe); Stammfragment 3 Wiedmann, K., Wettringen. Auflicht x 40, S. Nickel.

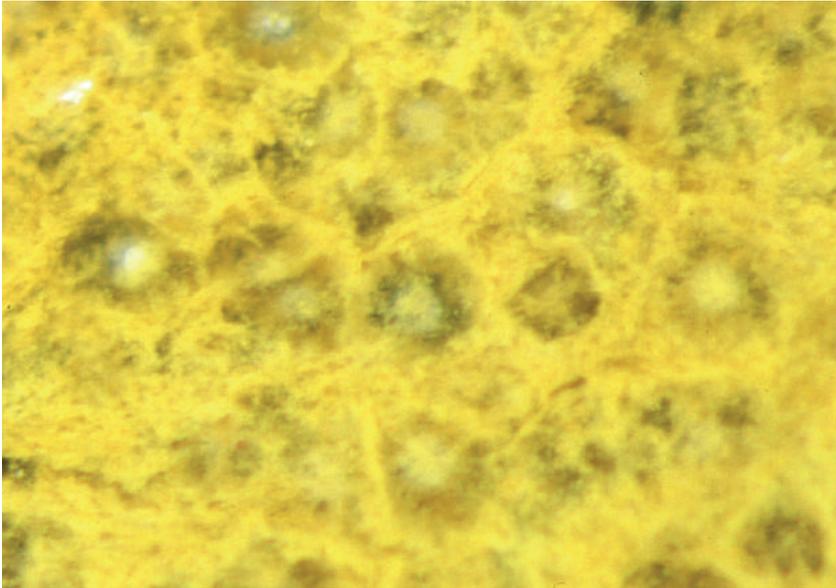


Abb. 43: möglicherweise Biosignaturen von Plektenchym mit Sporen in situ. Stammfragment 3 Wiedmann, K., Wettringen; Teilausschnitt aus Abb. 42, Auflicht x 100, S. Nickel.

haben. Es gibt eine ganze Reihe von Beobachtungen und die Argumente, die die Existenz eines Altarmrestsees belegen. Im Liegenden des Schilfsandstein-Basiskonglomerats ist ein Tonhorizont eingeschaltet, über dem sich möglicherweise Minerallösungen und Kieselsäurelösungen $\text{Si}(\text{OH})_4$ aus im Schilfsandstein vorhandenen Glimmerpartikeln im Grundwasser anreichern konnten (Abb. 1). Das Schilfsandstein-Basiskonglomerat weist eingebettete Treibhölzer, *Equisetites arenaceus*-Fragmente sowie Stech- und Kolkmarken auf. Im Grenzbereich Ton/Sand treten in großer Zahl Quarzkonkretionen mit biogenen, phototrop gewachsenen eingekieselten Algenbelägen auf. Eingeschlossen sind Eisenminerale wie Limonit, Goethit und Hämatit.

Denkbar wäre ein besonderes Ereignis (Abb. 45). Ein noch mit Wasser gefüllter alkalischer Altarmrestsee erzeugt einen wasserundurchlässigen Tonhorizont. Ein Starkwasserereignis verfrachtet Treibhölzer, Wirbeltierrelikte, Mergelgerölle, resedimentierte Schilfsandsteingerölle und *Equisetites*-Uferbewuchs in den Altarmrestsee. Es folgt die Abdeckung mit Sand und die Freisetzung von Kieselsäure. Im Grundwasserstrom kippt der pH-Wert auf sauer und die im Grundwasser gelöste Kieselsäure $\text{Si}(\text{OH})_4$ fällt aus. Sie durchkieselte die Treibhölzer und fixiert die Biosignaturen der eingeschlossenen Pilze.

Bereitstellung von gelöster Kieselsäure

Die Herkunft von Kieselsäurelösungen aus hydrothermalen Quellen und aus vulkanischen Sedimenten wie z. B. bei Chemnitz ist aus geologischer Sicht in unserer Region für die fragliche Zeit nicht nachgewiesen. Eine druckbedingte Anlösung von Quarzkörnern ist in der Sandschüttungsphase kaum denkbar.

Möglich sind folgende Abläufe: Der Schilfsandstein ist Glimmer führend und reibungsbedingt kommt es im fließenden Wasser zur Freisetzung von Quarzzement aus dem Sand und $\text{Si}(\text{OH})_4$ aus dem Glimmer. Quarzzement ist nicht als Lieferant von Kieselsäurelösungen anzusehen. Der Zerfall von Glimmer dagegen führt zu im Wasser vagabundierenden $\text{Si}(\text{OH})_4$ -Lösungen. Im alkalischen Wasser von Altarmrestseen der Schilfsandsteinzeit kommt es, chemisch bedingt, zu einer Anreicherung von Alkalisilikaten. Die Lösung von $\text{Si}(\text{OH})_4$ aus Quarzzement wird allerdings sehr unterschiedlich diskutiert (s. Diskussion).

Bioopal – eine zweite Kieselsäurequelle

Die bei weitem häufigsten Fossilien im Schilfsandstein sind Pflanzenreste. Dabei überwiegen ganz eindeutig die uns heute fremdartig erscheinenden großen Schachtelhalme der Gattung *Equisetites*. Sie bildeten an den Ufern der Schilfsandstein-Gewässer dichte Röhrichte, wie ihre Wurzelhorizonte bezeugen. Manche dieser Schachtelhalme erreichten eine beachtliche Größe. Man kennt Stengelbruchstücke von bis zu 25 cm Durchmesser, was auf eine Höhe der Pflanze von mehreren Metern schließen lässt (SEEGIS 2006).

Der Fund einer Schilfsandsteinstufe aus dem Bühlertal bestätigt diese Aussage (Abb. 44). Der Schilfsandstein-Brocken zeigt ein eingeschlossenes Kieselholz und einen Stammfragment-Innenabdruck eines Schachtelhalms (*Equisetites arenaeus*). Diese Stufe dokumentiert, dass Schachtelhalme an den Ufersäumen von Flüssen und Seen verbreitet waren und möglicherweise sogar in großer Zahl bei einem Starkwasserereignis entwurzelt und zusammen mit Treibhölzern und anderen Komponenten in unser Basiskonglomerat eingebettet wurden.

Schachtelhalme enthalten zur Festigung des Gewebes winzige Kieselsäure-Kristallite in Form von Bioopal $\text{SiO}_2 \cdot n \text{H}_2\text{O}$. Si-akkumulierende Pflanzen lagern erhebliche Mengen amorpher, hydratisierter Kieselsäure als sog. Opal-Phytolithen in ihrem Gewebe ein (GÖTZE 2011). GÖTZE weist auch darauf hin, dass mikrobielle Aktivitäten maßgeblich an der Abscheidung und Akkumulation von Eisenoxiden und SiO_2 unter z. T. extremen Bedingungen beteiligt sind.

Nach dem Absterben der Pflanzen und bestehendem pH-Wert im Grundwasserstrom wird $\text{Si}(\text{OH})_4$ frei, welche die Einkieselung unterstützt..

Neben der Freisetzung von Kieselsäure $\text{Si}(\text{OH})_4$ beim Zerfall von Glimmerkristallen könnte die Freisetzung von Kieselsäure aus Bioopal mit dazu beitragen, dass für die Einkieselung von Holz kolloidale Kieselsäure schnell und in hoher Konzentration zur Verfügung stand. Der Kieselsäuretransport benötigt dann bei Entstehungsprozessen von $\text{Si}(\text{OH})_4$ -Lösungen im umgebenden Schilfsandstein keine äußeren Transportrhythmen, sondern es genügen einfache Diffusionsprozesse zur eingebetteten Holzsubstanz hin.

Möglicherweise führte eine optimale Bereitstellung von gelöster Kieselsäure über einem wasserundurchlässigen Tonhorizont zu einer schnellen Fixierung der organischen Substanzen und zu den vielen bemerkenswerten, besonderen Kristallbildungen, die in den Kieselhölzern aus dem Schilfsandstein bekannt sind.

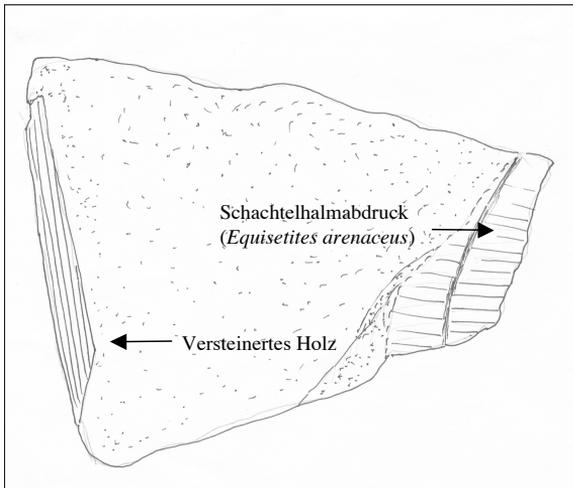
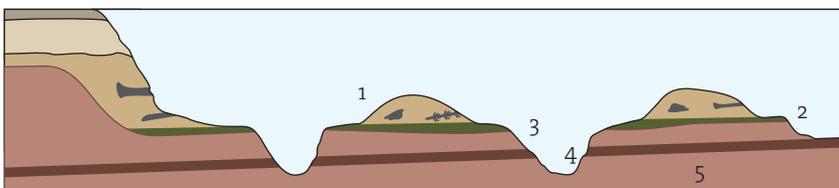


Abb. 44: Schilfsandsteinstufe; ein im Schilfsandstein eingeschlossenes Treibholzfragment (links); Markabdruck eines Schachtelhalm-Stammfragments (*Equisetites arenaceus*) mit einem errechneten Umfang von bis zu 20 cm (rechts); auf der Rückseite: mehrere Mulden von ausgewitterten Mergelgeröllen. Länge der Stufe: 12 cm; Zeichnung S. Nikel.

Faziesmodell

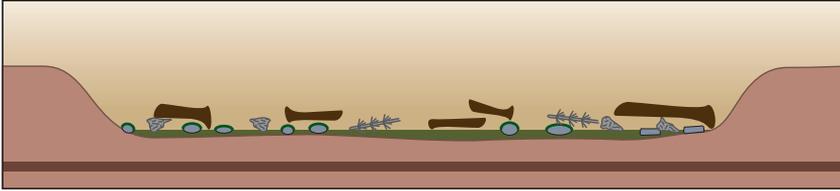


D Abtragsstadium (Nord-Süd-Profil heute)

1 Schilfsandsteinkuppen mit Basiskonglomerat, 2 Tonhorizont

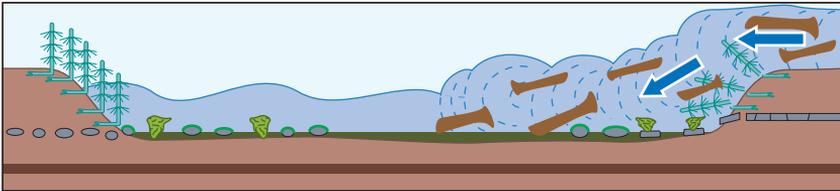
3 U.B.Esteriensichten, 4 Engelhofer Platte, 5 Grabfeld-Formation

Durch Erosion werden die Deckschichten bis zum Schilfsandstein abgetragen.



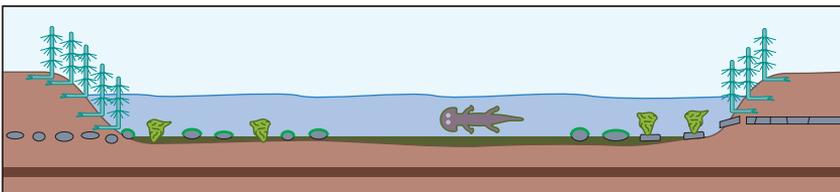
C Ruhestadium – Überlagerung durch Sedimente

Überlagerung des Tonhorizontes und des Basiskonglomerates mit Sandsedimenten (grüne Schilfsandsteinfazies); Anreicherung von $\text{Si}(\text{OH})_4$ im Grundwasserstrom über dem Tonhorizont; Ausfällung von Kieselsäure und Einkieselung von Treibholz. Weitere Sandsedimentation (Rotfazies) bis zu einer Mächtigkeit von über 30 m.



B Überflutungsstadium

Starkwasserevent: Überflutung des Altarmrestsees; Stech- und Kolkmarken auf der Oberfläche des noch weichen, wasserundurchlässigen Tonhorizontes; Treibholzeintrag; Eintrag von Uferbewuchs (*Equisetites arenaceus*), Kataklasteneintrag aller Art, Ausbildung des Basiskonglomerats, weitere Sandschüttungen.



A Seestadium – flacher, temporärer Altarmrestsee

Wachstum von Algen im flachen, warmen Wasser auf Aufwuchshärtlingen (ausgewitterte Calcitknollen, Steinmergelbrocken); Ausbildung des Tonhorizontes am Seeboden; Bewuchs am Ufer (*Equisetites arenaceus*); hoher pH-Wert des Wassers durch Entnahme von CO_2 aus dem Wasser durch Algen (Alkalisee) und deren Kalkabscheidung; $\text{Si}(\text{OH})_4$ und / oder Silikatanionen gelöst in hoher Konzentration.

Abb. 45: Faziesmodell Altarmsee

5. ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSS

Oft führen nur besondere, außergewöhnliche Ereignisse (Events) und Luftabschluss zu optimalen Bedingungen für die Bildung gut erhaltener Fossilien und zur Ausbildung formenreicher Kristalle. Dies trifft in besonderer Weise für die Treibhölzer an der Schilfsandstein-Basis bei Bühlerzell zu.

- Die im Schilfsandstein eingebetteten, eingekieselten Treibhölzer haben einen langen Transportweg zurückgelegt.
- Sie wurden als Konglomerat über einem Tonhorizont eingebettet.
- Auf dem Transportweg wurden die Treibhölzer von Holz zersetzenden Pilzen befallen.
- Nach der Einbettung bewirken Eisenionen und Kieselsäure unter speziellen Bedingungen den Erhalt von Holzgewebe und Pilzstrukturen (Fremdstrukturen).
- Die natürliche Einfärbung durch Eisenhydroxide, vor allem in gelb und rot, lässt Biosignaturen entstehen, die eine wissenschaftliche Bearbeitung der Holz- und Pilzstrukturen ohne Laboreinfärbungen ermöglichen.
- Stammfragment Büh 007 zeigt auffallend viele Hyphen in mit wasserhellem Quarz verfüllten Fäulnishohlräumen. Der 12 m lange eingekieselte Stamm Büh R 001 zeigt Rhizomorphenstränge mit eingeschlossenen Holzzellen und Stammfragment Büh H 003 überliefert gelb eingefärbte Biosignaturen von Infektion und Zersetzung durch einen Pilz.
- Pilzrelevante und artspezifische Beobachtungen geben in unserm Fall Auskunft über die Identität der Fremdstrukturen in den Kieselhölzern aus dem Schilfsandstein.
- Die Entstehung der unzähligen Holosphärolithe scheint abhängig zu sein vom Erhalt der Zellkerne in von Pilzen zersetzten Holzpartikeln.
- Zur Diskussion stehen: die Einlagerung von Eisenionen ins Gewebe von Mikroorganismen, die Bereitstellung von Kieselsäurelösungen, die Anreicherung des Grundwassers mit mineralischen Lösungen über einem Tonhorizont und die Existenz eines Altarmrestsees.

Dieser Beitrag kann nur als unvollständige Dokumentation von pilzrelevanten Beobachtungen gesehen werden. Von den vielen Stammfragmenten wurden jeweils nur wenige Stufen präpariert und dokumentiert.

In der Keuperzeit wuchsen große Wälder und riesige Bäume. Wo Holz produziert wird, entwickeln sich auch verschiedenartige Zersetzer (Destruenten, Reduzenten). Eine umfassende Dokumentation der verschiedenen Pilztypen würde, phylogenetisch gesehen, sicher neue, weiterführende Erkenntnisse bringen. .

Die gute Zusammenarbeit mit Wissenschaftlern muss deshalb weitergehen. Auch die Einbeziehung der Schilfsandsteinhölzer vom Fundort Wetztingen (nahe Crailsheim) aus den Sammlungen WIEDMANN, SCHÜSSLER, FOHRER sollte, wie vergleichende Untersuchungen gezeigt haben, intensiviert werden.

DANK

Mein Dank gilt den Mitgliedern des Arbeitskreises Geologie Kirchberg, K. Wiedmann, H. Schüssler und E. Fohrer für das zeitweilige Überlassen von Kieselhöl-

zern aus dem Schilfsandstein für vergleichende Untersuchungen sowie den Mitgliedern der Geologengruppe Aalen, insbesondere H. Bolter, W. Eisenhardt und Dr. J. Pütz. Mein besonderer Dank gilt Prof. Dr. U. Thewalt (Gerstetten) für die Beratung in mineralogischen Fragen, für die REM-Aufnahmen und die Durchsicht des Manuskripts und Prof. Dr. T. Simon (Fichtenberg) für die Hilfe bei der Beurteilung der geologischen Situation und der Durchsicht des Manuskripts. Des weiteren habe ich bei dieser Arbeit sehr von Gesprächen mit Prof. Dr. M. Krings (Bayrische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie, Uni München) über fossile Pilze und die bestehende Problematik sowie für die umfangreiche pilzrelevante aktuelle Fachliteratur profitiert. Ohne diese Fachliteratur wäre die Ausarbeitung des Themas „Pilz im Kieselholz“ als Beitrag in den Jahreshften der Gesellschaft für Naturkunde Stuttgart nicht zustande gekommen. Für die fototechnische Unterstützung danke ich W. Follmer und N. Haubensak (nohau Fotostudio, Obersontheim). Last but not least, möchte ich mich bei meiner Familie für deren Unterstützung bedanken.

LITERATUR

- BENEDIX, E., CASPER, J., DANAERT, S. (1991): URANIA, Pflanzenreich – Die große, farbige Enzyklopädie – Band 1: Viren, Bakterien, Algen, Pilze – Urania Verlag Freiburg (1991)
- CARSON, G. (1991): Silicification of Fossils. – Plenum Press New York, London – Capter 9 – ALLISON, P. and BRIGGS, D. (1991): Taphonomy- Releasing the Data Locked in Fossil Record, incl. FERRIS et al. (1988: 479), LEO et Barghorn (1976:478), KNOLL (1985:473)
- GÖTZE, J., MÜLLER, A., POLGARI, M., PAL-MOLNAR, E. (2011): Biosignaturen in Achat/ Chalcedon- Die Rolle von Mikroorganismen bei der Bildung von SiO₂- Mineralien-Welt, 1/ 2011: 90–96; Salzlemmerdorf.
- JAKOB, H. u. RUMPEL, D. (1977): Geologisch-mineralogische Beobachtungen an Kieselhölzern aus dem fränkischen Keuper; Geologische Blätter, NO Bayern, 22: 149–163; Erlangen.
- JAKOB, H. u. RUMPEL, D. (1977): Strukturbildend vererztes Holz (Keuper, Tertiär), Geologische Blätter, NO Bayern, 27:152–160; Erlangen
- KELBER, K.-P., OKRUSCH, M. u. NIKEL, S. (1995): Exotische Gerölle aus dem süddeutschen Schilfsandstein (Mittlerer Keuper; Trias). – Jb. Geol. Paläont. 206: 93–131; Stuttgart.
- KELBER, K.-P. (2007): Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper (Trias, Ladinium bis Rhätium). – in SCHÜSSLER, H. et SIMON, T. (2007), – Aus Holz wird Stein, 2007:37–100; Bergareute, Eppe.
- KERP, H. (2002): Der Rhynie Chert – Das älteste und am vollständigsten erhaltene terrestrische Ökosystem. – In DERNBACH, U. et TIDWELL, W.D. (2002): Geheimnisse versteinerner Pflanzen, 2002: 83–103; Dóro
- KRETZMAR, M. (1982): Fossile Pilze in Eisen-Stromatolithen von Warstein (Rheinisches Schiefergebirge). – Facies, Erlangen 1982
- KRINGS, M. et al. (2007): Fungal endopytes in 400-million-year old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. – New Phytologist (2007) 174:648–657.

- KRINGS, M.** (2009): Microfungi from upper Visean (Mississippian) of central France: Chytridiomycota and chytrid-like remains of uncertain affinity. – Review of Palaeobotany and Palynology; Elsevier.
- LEO, R. F.** u. **BARGHOORN, E. S.** (1976): Silification of wood – Bot. Mus. Leaflets. Harv. Univ. 25: 1–47.
- NIKEL, S.** (1995): Ein permineralisierter Baumstamm aus dem Schilfsandstein Württembergs (Keuper, Trias). – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 151: 151–169; 13 Abbildungen; Stuttgart.
- NIKEL, S.** (2004): Kristallkieselhölzer aus dem basalen Schilfsandstein des württembergischen Keupers (km₂), Trias. – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 160: 49–83; Stuttgart.
- NIKEL, S.** (2007) Verkieselte Treibhölzer aus dem Schilfsandstein des württembergischen Keupers (km₂), Trias. In **SCHÜSSLER, H.** et **SIMON, TH.** (2007): Aus Holz wird Stein 2007: 101–122, Verlag Eppe, Bergareute.
- SCHÜSSLER, H.** u. **SIMON, TH.** (2007): Aus Holz wird Stein -Kieselhölzer aus dem Keuper Frankens, Verlag Eppe, Bergareute (incl. **KELBER** (2007) (incl. **NIKEL** (2007), (incl. **FOHRER** und **SIMON** (2007)
- SCHÄFER, K. L.** (2002): Achate der Freisener Höhe bei Reichweiler/ Rheinland Pfalz. – Lapis 27/6: 13–21.
- SEEGIS, D.** (2006): Geologischer Pfad Gaildorf, Begleitheft.
- SELMEIER, A.** u. **VOGELLEHNER, D.** (1986): *Podokarpoxylon triasicum* n. sp. Ein phylogenetisch bedeutsames „modernes“ Sekundärholz aus dem Keuper von Franken. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 123: 70–86, Stuttgart.
- STUBBLEFIELD, S. P.** u. **TAYLOR, T. N.** (1986): Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica. Botanical Gazette 147: 116–125.
- TAYLOR, T. N., KLAVINS, S. D., KRINGS, M., TAYLOR, E. L., KERP, H., HAAS, H.** (2004): Fungi from the Rhynie chert: a view from the dark side – Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences, 94, 457–473.
- TAYLOR, T. N.** u. **KRINGS, M.** (2005); Fungi and Lichens, in: R. C. SELLEY, L. R. M. COCKS, and I. R. PLIMER (Eds), Encyclopedia of Geologie; vol. 2. pp. 436–443, Amsterdam, Elsevier Science Ltd:
- THEWALT, U.** u. **DÖRFNER, G.** (2011): Beiträge zur Mineralogie der Ulmer Gegend. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. N.F. 93, 149–197: 26, Abb. 45; 85 Abb., Stuttgart
- WEBER, H.** (1993): Allgemeine Mykologie. Gustav Fischer Verlag, Jena – Stuttgart.
- WEBSTER, J.** & **WEBER, R. W. S.** (2006): Introduction to Fungi. Third Edition – Cambridge University Press.
- ZASTROW, E.** (1993): Kieselhölzer aus dem Oberen Burgsandstein von Bubenreuth. – Geol. Bl. NO- Bayern; Heft 4; Erlangen.

Anschrift des Autors:

SIEGFRIED NIKEL
Kammerstatterstraße 11
74426 Bühlerzell
e-mail: sipi-nikel@web.de