

Überlegungen zur organischen Produktion und Degradation in Seen des europäischen Rotliegend

Remarks on organic production and decomposition in lakes of the European Rotliegend

Mit 4 Abbildungen, 1 Tabelle und 2 Tafeln

ANDREAS CLAUSING

Zusammenfassung: Am Beispiel des Saar-Nahe-Beckens wird versucht zu erfassen, welche Prozesse der Produktion und des Abbaues organischer Materie in den Seen des Permokarbon abliefen. Autochthone und allochthone Komponenten werden identifiziert und ihre Position innerhalb des Nahrungsgefüges ermittelt. Die Rekonstruktion von Paläoökosystemen von der Basis der Nahrungspyramide her wird durch die meist schlechte Erhaltung dieser Fossilien erschwert. Ursachen dafür sind thermische und chemische Degradation, sowie biogener Abbau in Sedimentations- und Transportpausen. Eine umfassende Bearbeitung der damit verbundenen Fragenkomplexe existiert für das Rotliegend nicht. Durch aktualistische Ansätze und Interpretation lassen sich zwar einige Probleme erkennen, ihre Übertragbarkeit ist aber nicht in allen Fällen gegeben. Am ehesten läßt sich derzeit die Bedeutung der Palynomorphen und der Primärproduzenten für den Kreislauf organischer Materie in den Seen erkennen. Für weiterführende Rekonstruktionen von Paläo-Ökosystemen paläozoischer Seen ist eine bessere Kenntnis der Reduzenten und ihres Wirkens erforderlich, um die Stoffkreisläufe in den Ökosystemen zu entschlüsseln und die bestehenden Seemodelle weiter zu verbessern.

Summary: Studies from the Saar-Nahe Basin try to reveal processes of production and degradation of organic matter in lakes of Rotliegend age. Autochthonous and allochthonous components are identified and their position in the feeding web is assumed. The reconstruction of palaeoecosystems from the base of the nutrient cycle is obscured by the poor preservation of the fossils. Causes are thermal and chemical degradation and biogenic decay during gaps in sedimentation and transport. A comprehensive study on the related topics does not exist for the Rotliegend. Actualistic attempts and interpretation help to recognize problems, but are not transferable in general. Significant information on the cycle of organic matter in the lakes is provided by palynomorphs and primary producers. For further reconstructions of the palaeoecology of palaeozoic lakes more information on reducing organisms and their influence is needed to enhance the currently existing lake models.

1 Einleitung

Markante Bereiche in der variscischen Zone Mitteleuropas sind die kontinentalen Becken mit ihrer typischen Molassesedimentation im jüngeren Paläozoikum. Die terrestrischen Anteile des Oberen Karbon und Unteren Perm (Permokarbon i.e.S.) werden litho-stratigraphisch kombiniert und als Rotliegend bezeichnet (BOY & FICHTER 1982; STAPF 1990b). Das größte zusammenhängend aufgeschlossene dieser Rotliegend-Becken, das Saar-Nahe-Becken, dokumentiert eine weniger fragmentarische Sedimentationsgeschichte und eine größere Anzahl an Seehorizonten mit höheren Mächtigkeiten als die meisten anderen Becken (STAPF 1990a; STOLLHOFEN 1994). Es dient deswegen weitgehend als Beispiellokalität für die Betrachtungen zur Produktion und Degradation. Während des Permokarbons wurde das Becken mit vulkanischen, vulkaniklastischen, fluviatilen, fluviatil-deltaischen und lakustrinen Ablagerungen verfüllt (HENK 1993; STOLLHOFEN & STANISTREET 1994). Fossilvorkommen sind hauptsächlich an die Sedimente kleiner bis großer und flacher bis tiefer Seen gebunden.

Innerhalb eines Projektes an der Universität Mainz wurden in den vergangenen Jahren paläoökologische Zusammenhänge von Seehorizonten besonders im Saar-Nahe-Becken intensiver erforscht. Wo möglich, wurden auch Verbindungen zu anderen Lokalitäten innerhalb Zentraleuropas hergestellt. Kombinierte Analysen von Sedimenten und Fossilien erlaubten es, See-Ökosysteme und ihr Umland genauer als bisher zu rekonstruieren. Ergänzende Daten liefern mineralogische, petrologische und geochemische Studien. Die resultierenden Ergebnisse wiederum dienen als Grundlage der Interpretation und Modellierung von fossilen See-Ökosystemen (BOY 1994, 1995).

Die ursprünglichen Ökosysteme sind durch den Fossilinhalt lediglich fragmentarisch überliefert. Für möglichst korrekte Analysen von Seehorizonten ist es notwendig, taphonomische Kriterien der gefundenen Fossilgruppen zu kennen. Dies wird durch eine Koppelung von autökologischen und taphonomischen Studien erreicht. Auf Basis trophischer Gesichtspunkte kann zwischen Produzenten, Konsumenten und Reduzenten unterschieden werden. Konsumenten umfassen weitgehend Invertebraten und Vertebraten, also solche Fossilien, die am häufigsten gesucht und studiert werden. Produzenten und Reduzenten dagegen setzen sich überwiegend aus niederen Pflanzen, vorwiegend Algen, sowie Pilzen und Mikroben zusammen, welche häufig übersehen werden oder schwer zu identifizieren sind. Ihre Rolle innerhalb der Ökosysteme permokarbonischer Seen soll in diesem Artikel beleuchtet werden.

2 Produktion von organischer Materie

KINZELBACH (1989) nennt einige wichtige Eigenschaften, die das Ökosystem See charakterisieren und von anderen terrestrischen Ökosystemen abgrenzen. Die Gesamtproduktion an Biomasse in einem See ist hoch, mehr Biomasse wird nur in den Ökosystemen Moor, Wald und Watt erzeugt. Plankter sind die dominierenden Taxa im See und mit einer hohen Artenzahl vertreten. Die wichtigsten Selektionsfaktoren sind Jahreszyklen und Nahrung. Nahrungsgrundlage des Zooplanktons sind Phytoplankton und Ufervegetation. Die Herkunft dieser Nahrungsgrundlage ist damit weitgehend autochthonen Ursprunges (Abb. 1).

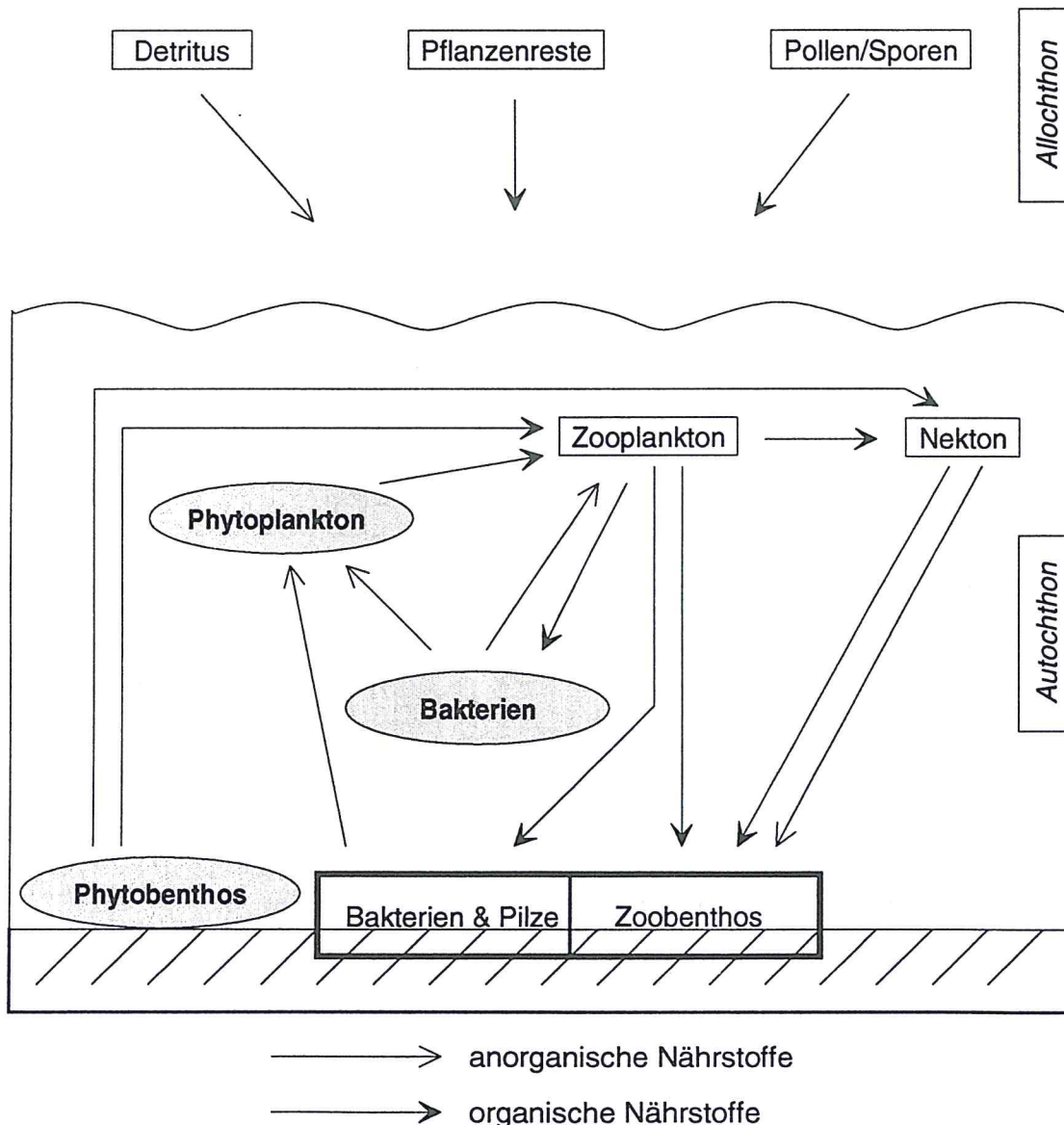


Abb. 1: Schema der räumlichen Verteilung und der Beziehungen von Produzenten und Destruenten (Reduzenten) im Nahrungsnetz eines See-Ökosystems (in Anlehnung an PAYNE 1986). Unterscheidbar sind die autochthonen und allochthonen Einflüsse innerhalb des Stoffkreislaufes. Weidekette und Detrituskette sind der Übersichtlichkeit halber vereinfacht dargestellt.

Die überwiegend autotrophen Organismen, welche organische Substanzen mittels Photosynthese bilden, werden als Primärproduzenten bezeichnet (z.B. SOMMER 1994). Umfang und Art der Produktion ermöglichen es, einen See ökologisch zu typisieren (WESTLAKE 1980; JUNG 1990). Für die Untersuchung fossiler Seen ist es daher notwendig, das Verhältnis von autochthoner Produktion (Cyanobakterien, Algen, submerse Wasserpflanzen) zu allochthonem Eintrag (Landpflanzen und Detritus) zu erfassen und zu berücksichtigen. Der Chemismus eines Sees wird durch die Abbauprodukte dieses Materials beeinflusst und der See charakterisiert (SAUNDERS 1980).

Die Gesamtsumme autochthoner Biomasse in einem See ist wahrscheinlich höher als der allochthone Eintrag an organischem Material, außer im Falle von Katastrophensituationen. Demnach sollte das Potential zur Erhaltung von Primärproduzenten theoretisch hoch sein. Im Lebenszyklus der Primärproduzenten fallen diese aber verschiedenen Prozessen und Organismen in höheren Abschnitten der Nahrungskette zum Opfer, so daß ihre Häufigkeit beträchtlich verringert wird. Die resultierende Ausdünnung der Belege erschwert Ansätze zur Klärung der Primärproduktion erheblich.

2.1 Allochthones organisches Material

Der überwiegende Anteil allochthoner organischer Partikel in Seesedimenten kann als Komponenten der Palynofazies verstanden werden und läßt sich durch palynologische Aufbereitung von Gesteinsproben gewinnen (CLAUSING 1996). Die am häufigsten auftretenden Komponenten sind Pollen und Sporen, Blatt- und Holzreste, Holzkohle, Detritus, strukturiertes Material und gewisse Teile der amorphen Substanz. Die ökologische Aussagefähigkeit dieser Bestandteile hängt von der Erhaltung und damit deren Zuordenbarkeit ab. Der allochthone Anteil der organischen Produktion von Seen wird durch die Landpflanzen und den Eintrag von Detritus über die Zuflüsse bestimmt (Abb. 1).

Drei Gruppen von Komponenten lassen sich beim allochthonen Material auseinanderhalten: Sporomorphe, strukturiertes und amorphes Material (CLAUSING 1996). Die Sporomorphen beinhalten alle Arten von Pollen und Sporen höherer Pflanzen außer den Pilzsporen und den Resten niederer Pflanzen, vor allem der Algen. Intensive Untersuchungen haben ergeben, daß viele Taxa ohne Berücksichtigung spezifischer und ökologischer Variabilität aufgestellt wurden und daher revisionsbedürftig sind (mdl. Mitt. HARTKOPF-FRÖDER). Dominierende Formen bei den Sporomorphen sind monosaccate Pollen, überwiegend durch den Typ *Potamoisporites* repräsentiert. Daneben sind Pollen der Typen *Florinites*, *Illinites*, und *Pityosporites* vertreten. Häufigere monoletete Sporen sind mit *Laevigatosporites*, *Punctatosporites*, *Calamospora*, *Punctatisporites* und *Triquitrites* vorhanden, skulpturierte Sporen werden durch *Vittatina* repräsentiert (Taf. 1).

Als ökologisch signifikantes Merkmal wird oft der Wasserbedarf bzw. der durch den Wassergehalt definierte Standort angegeben. Im allgemeinen werden hygrophile, hydrophile bis mesophile und mesophile bis xerophile Pflanzengemeinschaften unterschieden (BARTHEL 1982). Da jedoch Beziehungen zwischen dem strukturierten Material der Palynofazies und zugehörigen Makropflanzen bzw. tierischen Organismen kaum untersucht sind (BARTHEL 1982; KERP 1990), ist die Verwendbarkeit dieser Aussagen beschränkt. Bisher wurden einzig im Rotliegend von Sachsen umfassendere Untersuchungen durchgeführt und einzelne Bezüge zwischen isolierten Kutikulen und Epidermisresten und Makroresten von Pflanzen konnten hergestellt werden (BARTHEL 1962, 1976). Im Saar-Nahe-Becken wurden isolierte Kutikulen exemplarisch nur durch BUSCHE (1966, 1968), bzw. BUSCHE et al. (1978) untersucht. Das Fehlen von Untersuchungen an Holzfragmenten oder Zellaggregaten ist teilweise auch durch die schlechte Erhaltung begründet (KERP 1982). Ökologische Zuordnungen sind damit gegenwärtig weitgehend unmöglich. Dasselben Aussagen gelten auch für tierische Reste in den Sedimenten (BARTRAM et al. 1987).

Der überwiegende Anteil des amorphen Materials besteht wahrscheinlich aus Resten von Algen und Cyanobakterien, wovon letztere als Alginit erhalten sind. Zusätzlich dürften stark degradierte Reste höherer Pflanzen an der amorphen Substanz beteiligt sein. Eine gewisse Unterscheidung ist mittels Fluoreszenz-Mikroskopie möglich (CLAUSING 1992a), aber eindeutigere Ergebnisse sind erst zukünftig durch geochemische Analysen abzuschließen.

2.2 Autochthone Produktion

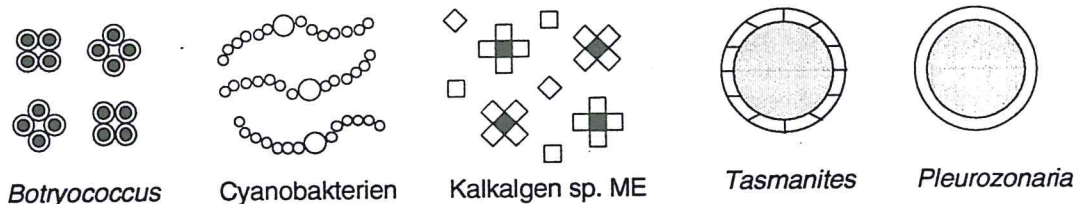
Die autochthone Produktion wird durch die Tätigkeit von Algen und Cyanobakterien bestimmt (SCHMIDT 1978). Im Gegensatz zu allochthonen Produzenten sind die beteiligten Organismen in der Lage, sowohl organische als auch anorganische (mineralische) Substanzen zu erzeugen. Karbonate ermöglichen es somit, einen Eindruck über die Diversität von Algengruppen durch die fossile Überlieferung zu erhalten. Nur dies ermöglicht in erster Linie einen Überblick über die ursprüngliche Vielfalt. Aufgrund von Degradation und Diagenese fehlen bei organisch erhaltenen Resten oft die Feinstrukturen.

Eine erste Auflistung von Produzenten aus permokarbonischen Seen in Zentraleuropa wurde durch CLAUSING (1993b) erstellt. Die gegenwärtig bekannten Algen im weiteren Sinne sind demnach: Cyanobakterien (coccoide Cyanobakterien, Alginit B, Bituminite), Microbiolite (Stromatolite, Onkoide, incrustierende

Algenmatten, Mikroonkoide, -oide), Rhodophyceen (*Eolithoporella*, *Phaenocompsopogon*), Charophyceen (*Palaeochara ahmuelleri*, *Stomochara* aff. *volvenkovensis*), verschiedene Chlorophyceen (*Botryococcus* sp., Prasinophyceen: *Pleurozonaria mädleri*, *Tasmanites* sp., (?) *Leiosphaeridia* sp., (?) *Cymatiosphaera* sp.), Dasycladaceen (*Heteroporella* sp., cf. *Clavaporella*, *Macroporella wienholzi*, cf. *Antracoporella*), Acritarchen und Algen unbekannter Zugehörigkeit (*Girvanella* sp., Kalkalgen sp. ME, *Calcinema* sp., ?*Epimastopora* sp., *Nuia permica*, "weiße Algen", *Schizopteris*, *Fucoides*). Für die meisten dieser Organismen liefern Fazies und aktualistischer und Fossilvergleich Hinweise auf die autökologischen Ansprüche. Damit läßt sich unterscheiden, welche Organismen dem Phytoplankton und welche dem Phytobenthos angehören (Abb. 2) und es lassen sich somit Überlegungen zur Primärproduktion der Seen anstellen.

Die Untersuchung der laminierten Seeablagerungen im Saar-Nahe-Becken zeigte immer wieder auftretende, kleine Calcit-Kristalle, die von CLAUSING et al. (1992) als Kalkalgen sp. ME angesprochen wurden. Es liegen meist Einzelkristalle von etwa 20 µm Größe vor, die radialsymmetrisch wachsen und deren Zentrum häufig als kleiner dunkler Punkt erscheint. Letzterer kann durch einen konzentrischen Kranz von isomorphen Sparitkristallen markiert sein. In der Regel sind vier bis sechs Kristalle kleeblatt-ähnlich um den Zentralpunkt angeordnet (ca. 50 µm Durchmesser).

Phytoplankton



Phytobenthos

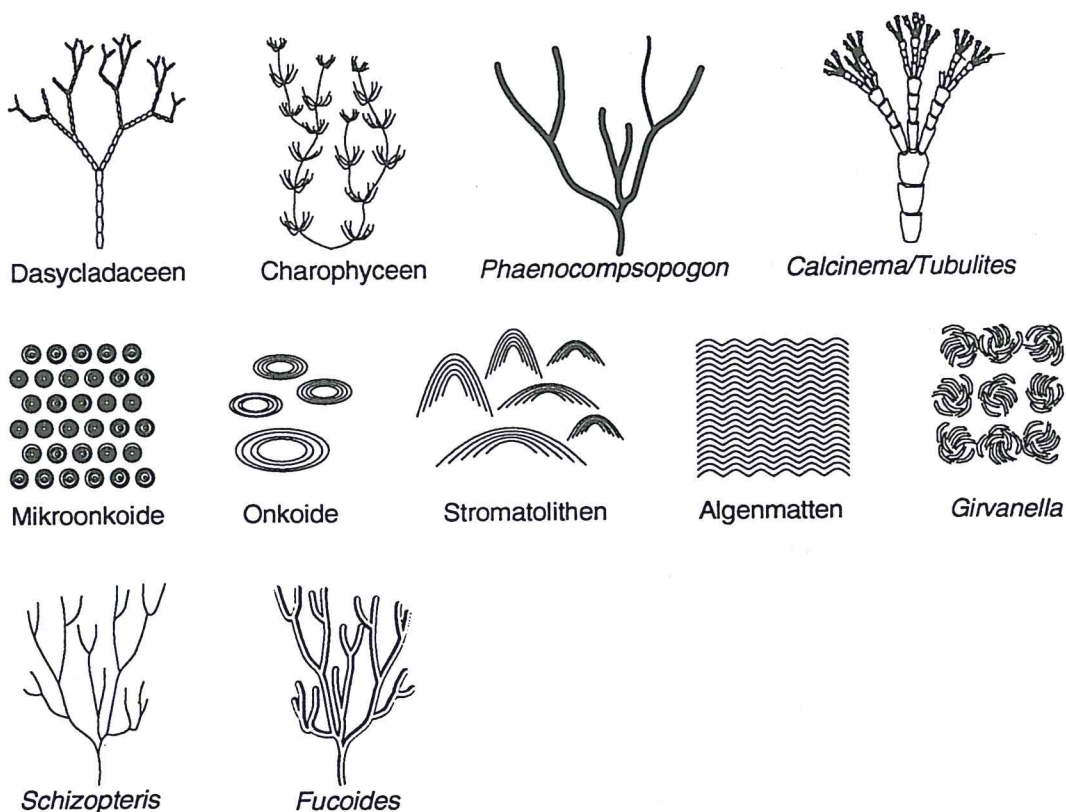


Abb. 2: Übersicht über die gegenwärtig bekannten benthischen und planktischen Produzenten in permokarbonischen Seen Mitteleuropas, Morphologie schematisiert.

JANAWAY & PARNELL (1989) beschrieben polyedrische Calcitkristalle in devonischen Seeablagerungen, die den Kalkalgen sp. ME sehr ähneln und von ihnen lediglich in der Größe abweichen (ca. 300 µm). Sie deuteten diese Kristalle als rekristallisierte Karbonatstrukturen unbekannter Herkunft und bezeichneten sie als "suspendoids". Von rezenten Seen sind Seekreide-Ab lagerungen mit ähnlichem Aufbau bekannt. SCHÄFER (1973) untersuchte die Seekreidevorkommen im Bodensee und gewann Calcit-Kristallaggregate von < 20 µm Größe. Analog könnten die als Kalkalgen sp. ME bezeichneten Reste vielleicht als der Seekreide ähnliche Ablagerungen des Permokarbon gedeutet werden. Dafür würde auch das Auftreten in Verbindung mit Alginitanreicherungen sprechen, wie es z. B. in den Laminiten des Meisenheim-Sees zu erkennen ist.

Nach Beobachtungen von SCHÄFER & STAPF (1972) kann mit der Zirkulation des Sees im Winter eine Bildung von Calcit-whittings korreliert sein. Dies hinterläßt deutliche Anreicherungen von Karbonaten in den Seesedimenten. In CLAUSING et al. (1992) wird davon ausgegangen, daß die hellen Lagen in Stadium III des Meisenheim-Sees die Vollzirkulation des stratifizierten Wasserkörpers dokumentieren. Diese enthalten jedoch wenig oder gar keine Kalkalgenreste und Alginit. Durch H₂S, das aus dem Bodenwasser in das Epilimnion gelangte, erfolgte eine Vergiftung des oberen Wasserkörpers und führte zu periodischem Massensterben der Fauna. Erst nachdem die Stratifizierung wieder hergestellt war, konnte wieder autochthone organische Substanz gebildet werden.

GOTH (1990) zeigte, daß im eoänen Messel-See die Laminite überwiegend durch Reste der Alge *Tetraedron* aufgebaut wurden. Nur wenige andere Primärproduzenten wurden identifiziert (*Botryococcus*, *Melosira*). *Tetraedron* ist als dominanter Produzent offensichtlich auch für Unterbrechungen im Nahrungsnetz verantwortlich, da er durch saisonale Algenblüten zum Umkippen des Messel-Sees geführt hat. Für das Saar-Nahe-Becken bedeutet dies, daß auch hier durchaus wenige oder ein einzelner Produzent die notwendigen Nährstoffe zur Verfügung gestellt haben könnte. Das Gefüge innerhalb der Nahrungspyramide wird konsequenterweise beim Wegfall einzelner Organismen erheblich gestört (Abb. 3). Die Möglichkeit zur Beurteilung und Rekonstruktion solcher Vorgänge ist aber von Erhaltung und Verteilung organischer Materie im Sediment abhängig.

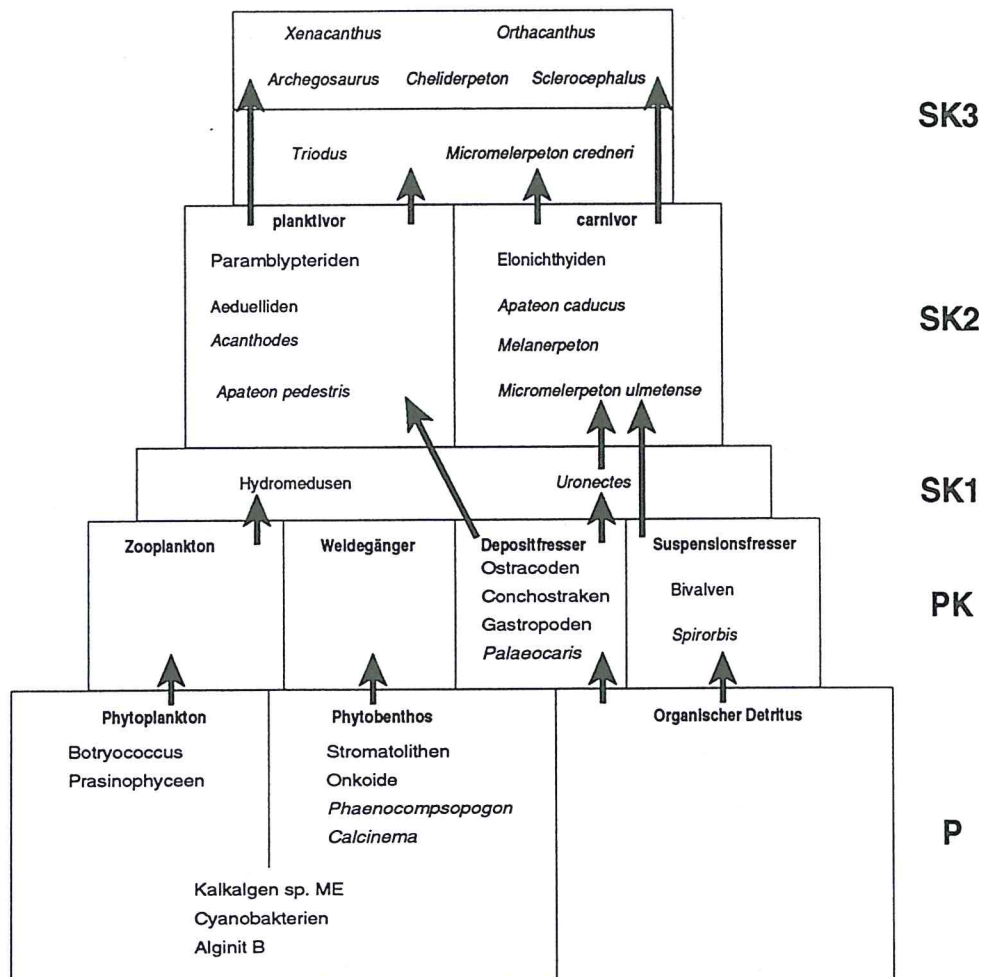


Abb. 3: Nahrungspyramide in den Seen des Permokarbon am Beispiel des Saar-Nahe-Beckens in Anlehnung an Boy (1994, 1995), ohne Destruenten. Nicht alle der aufgeführten Fossilien liegen tatsächlich in Vergesellschaftung in den einzelnen Seehorizonten vor.

P = Primärproduzenten, PK = Primärkonsumenten, SK 1, 2, 3 = Sekundärkonsumenten 1., 2. + 3. Ordnung

3 Erhaltung und Verbreitung organischer Materie

Die Erhaltung organischer Materie wird durch chemische, physikalische und biologische Faktoren gleichermaßen gesteuert. Einige dieser Faktoren sind aus dem Fossilbericht schwer zu ermitteln und können nur durch indirekte Belege oder aktualistische Studien erfaßt werden (WEIGELT 1927). Die Ursachen, welche eine Fossilisation bewirken, sind gleichermaßen schwer verständlich und oftmals nur unter Zuhilfenahme aktualistischer Ansätze verständlich (WUTTKE 1983b, 1988a). Dies gilt vor allem dann, wenn es sich um eine Kombination von Parametern handelt, die aus dem Fossilmaterial nicht gewonnen werden kann. Erschwerend erweist sich auch, daß zur Erklärung der Prozesse in den Rotliegend-Seen rezente Untersuchungen nur bedingt heran gezogen werden können, da vergleichbare Seen fehlen.

Die ursprüngliche Häufigkeit, der sedimentäre Ablagerungsraum und physiko-chemische Beanspruchungen sind die wichtigsten kontrollierenden Faktoren, welche die organische Materie präsedimentär beeinflussen. Die ursprüngliche Verbreitung organischer Substanz in tropischen Seen wurde rezent an großen Seen, wie z. B. dem Tanganyika-See in Ostafrika untersucht (HUC et al. 1990). Nach dieser Studie kommt nur wenig organisches Material in Ufernähe zum Absatz, da benthische Organismen für einen Abbau in den durchlüfteten Bereichen des Beckens sorgen. Außerdem ermöglicht die geringe Dichte einen Transport in Suspension zum Beckeninneren hin. Erst dort erfolgt eine Ablagerung im Stillwasser unterhalb der Thermokline und sorgt für eine Anreicherung organischer Materie im Beckenzentrum. Dieser Prozeß wird nur durch die Strömungen und die Morphologie des Seebodes beeinflusst. Im Saar-Nahe-Becken ließen sich solche lateralen Änderungen durch die Untersuchung und Korrelation von Lateralprofilen nachvollziehen (CLAUSING et al. 1992).

Synsedimentäre Effekte sind vor allem Setzung, Kompaktion und Wasserverlust. Die organisch-reichen Sedimente der Rotliegend-Seen dürften stark wassergesättigt gewesen sein. Dies ergibt sich aus Rezentvergleichen und Analysen der Sedimentstrukturen in den Laminiten und karbonatischen Gesteinen. Die Auspressung des Wassers während der Diagenese kompaktierte die alginit-reichen Gesteine um 60 bis 80% (GERDES et al. 1991). Die Palynomorphen wurden durch diese Kompaktion jedoch nur wenig beeinflusst, erst die Bildung von Pyrit führte zur Zerstörung der Exinen (FECHNER 1991, 1993).

Die postsedimentäre Erhaltung oder Zerstörung organischer Materie ist stark mit der Inkohlung korreliert. Analysen von JOSTEN (1956) zeigten, daß die Steinkohlen des Saar-Nahe-Beckens überwiegend eine Vitrinit-Reflektion bis zur Stufe 4 besitzen und nur nahe magmatischer Körper höhere Inkohlungsgrade erreicht wurden. Diese Werte entsprechen den fluoreszenzmikroskopisch gewonnenen Ergebnissen an den Seesedimenten (CLAUSING 1992a). TEICHMÜLLER et al. (1983) ergänzten die älteren Angaben durch Untersuchungen zur regionalen Verbreitung der Inkohlungsgrade. Die Hauptphase der Inkohlung erfolgte nach diesen Studien am Ende des Rotliegend, nach der pfälzischen Phase und wird mit einem erhöhten geothermischen Gradienten begründet. Daneben ist nach HENK (1993) aber auch die generelle Subsidenz des Beckens zu berücksichtigen. Sie erreichte ihr Maximum am Ende des Unterperm (vor ca. 255 Ma) mit Versenkungstiefen von 2 km bis 5 km für die Formationen des Autunium. Dieses Maximum wurde erreicht, nachdem die postulierte Syn-Rift-Phase im Saar-Nahe-Becken beendet war.

Der thermische Einfluß ist in den Profilen der Seen von Theisbergstegen, Niederkirchen und Pfeffelbach deutlich, wo direkte Kontakte zu intrusiven Magmatiten (Sills) bestehen. In den palynologischen Proben dieser Lokalitäten fehlen strukturiertes und amorphes Material vollständig (CLAUSING 1996). Lediglich die Existenz von Bitumina im Sediment läßt sich mittels Fluoreszenz nachweisen. Das Fehlen jeglicher Palynomorphen deutet darauf hin, daß zumindest kurzzeitig Temperaturen von über 300° Celsius geherrscht haben müssen, um das Sporopollenin zu zerstören (COMBAZ 1971). Die im Vergleich zu thermisch unbelasteten Lateralprofilen unveränderte primäre mineralogische Zusammensetzung zeigt, daß Temperaturen von über 500° Celsius unwahrscheinlich sind. Vereinzelt sind stark degradierte Palynomorphe und Kutikulen bekannt, die eine regional höhere Inkohlung widerspiegeln. Im Falle des Sobernheim-Sees lagen die erreichten Temperaturen knapp unter denen zu totaler Zerstörung der primären Gefüge notwendigen Bereichen (KERP 1982/83, 1988).

Temperatur und Druck sind somit die wichtigsten postsedimentären Prozesse, die sich auch am Fossilmaterial erkennen und deuten lassen. Am Beispiel der Palynomorphen und von Makropflanzenresten soll nachstehend gezeigt werden, welche weiteren Faktoren sich aus dem Fossilmaterial ableiten lassen.

3.1 Erhaltung und Transport von Palynomorphen

Viele Palynomorphe im Saar-Nahe-Becken sind im Vergleich zu denen anderer Rotliegend-Vorkommen schlecht erhalten. Kleine Sporen wie etwa *Vittatina* sind oftmals so weitgehend degradiert, daß selbst die Gattung kaum mehr zu bestimmen ist. Pollen sind ebenfalls häufig betroffen, ihre Größe macht aber eine Bestimmung manchmal eher möglich. Die folgenden Faktoren scheinen für die schlechte Erhaltung verantwortlich zu sein:

1. Eine mechanische Zerstörung während der Sedimentdiagenese, wie durch CORREIRA (1971) gezeigt. Bei einer geschätzten Kompaktion von 60 % (GERDES et al. 1991) erscheint dies plausibel. Zudem deuten die

bereits erwähnten Pyritvorkommen in den Palynomorphen auf frühdiagenetische Prozesse hin (FECHNER 1991, 1993).

2. Bereits zuvor angegriffene Palynomorphe wurden transportiert und abgelagert. Sie wurden an anderer Stelle erodiert und befanden sich in einem degradierenden Environment bevor sie sedimentiert wurden (FAEGRI 1971; HAVINGA 1971). Die Fluoreszenz-Farbe der Palynomorphen im Meisenheim-See entspricht einer Vitritreflektion von $0,5 \% \pm 0,1 \%$ (vgl. TRAVERSE 1988: Taf. 1). Demgegenüber publizierte JOSTEN (1956) Werte von $0,9 \% - 1,0 \%$ aus Kohlen derselben Region. Diese Differenz läßt sich verstehen, wenn die Inkohlung nicht die einzige Quelle des Abbaues war, sondern Transport mit in Betracht gezogen wird.
3. Nach dem Absetzen auf dem Seeboden befielen Mikroorganismen (oxidierende Reduzenten) die Palynomorphen. Dies erfolgte in solchen Seebereichen, wo ein Sauerstoffüberschuß den Abbau des Sporopollenins begünstigte. Diese Umstände sind in flachen Seen, in gut durchmischten Seen sowie in Uferregionen von Seen gegeben. In diesen Bereichen ist außerdem eine Kombination mit mechanischen Einflüssen auf die Palynomorphen wahrscheinlich.
4. Es erfolgte eine thermische Aufheizung des Sediments mit seinem organischen Inhalt durch Versenkung oder durch Kontaktmetamorphose. Ein Anzeiger können die alginit-reichen Laminite sein, die keine figurierten Algenreste enthalten. Diese Sedimente stammen aus einem reduzierenden bzw. anoxischen Milieu, wo Sporopollenin nicht abbaubar sein sollte (z.B. Odenbach-See).

Eine Trennung der degradierenden Einflüsse voneinander ist nur bei gleichzeitiger Sedimentbetrachtung durchführbar. Für eine Bestimmung der Ursachen direkt an den Palynomorphen fehlt es vielfach an Grundlagen, weswegen internationale Forschergruppen seit geraumer Zeit an dieser Problematik arbeiten (TRAVERSE 1994). So berücksichtigten bisher veröffentlichte Studien beispielsweise die Vielfalt möglicher Seetypen nicht, sondern bezogen sich ausschließlich auf die gewählten Beispiele. Ebenso wenig wurden klimatische Einflüsse, die auf der geographischen Lage beruhen, mit einbezogen, oder die botanischen Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte in solche Modelle eingebaut. Nur wenige Ergebnisse aus bisher veröffentlichten Studien lassen mit Einschränkungen eine Anwendung auf das Permokarbon zu, wie etwa die Untersuchungen von BONNY (1976, 1978).

Windtransportierter Pollen in einem kleinen See von circa 10 ha Größe in Schottland stammt nach BONNY (1976) weitgehend aus der ufernahen Vegetation. Mit zunehmender Entfernung vom Herkunftsort verringert sich die Häufigkeit. Im Wald werden größere Baumpollen bereits nach 30 m abgelagert, während leichte und kleine Pollen bis zu 1 km weit transportiert werden können. Manche Taxa zeigten eine geringere Sporenhäufigkeit im Sediment, als von ihrem Vorkommen am Ufer zu erwarten wäre. Diese Unterrepräsentierung erklärt sich durch geringere Sporenproduktion und ist nicht durch eine weniger effektive Verbreitung verursacht. Die Ausbreitung von Pollen durch die Luft erfolgt oftmals gattungsspezifisch und ermöglicht nicht immer Rückschlüsse auf die tatsächlich existierende Vegetation (BONNY 1978). Die Masse der Taxa würde aber nicht durch die Luft herantransportiert. Rezentuntersuchungen zeigten, daß etwa $70 \% - 90 \%$ der Palynomorphen im Profundal durch Flüsse in die jeweiligen Seen gelangten (BONNY 1976).

Nach denselben Untersuchungen ist die Zusammensetzung lufttransportierter Pollen saisonal variabel, die wassertransportierter Pollen jedoch nicht. Somit bieten flußtransportierte Sedimente einen besseren Überblick über das Gesamtspektrum, da sowohl Luftpollen, als auch weniger verbreitete Pollen und Sporen gleichermaßen erfaßt werden. Flußtransportierte Pollen/Sporen können aber andererseits aufgrund von Transportunterbrechungen auch verspätet sedimentiert werden. Daraus resultiert dann die schlechtere Erhaltung, die auf zwischenzeitlich erfolgten physikalisch/chemischen Angriffen beruht.

Der Pollenbestand im Litoral von Seen ist als Resultat des kurzen Transportes und höheren Eintrages in seiner Zusammensetzung zunächst nur von der Ufervegetation abhängig. Aufwirbelung und Wiederablagerung beeinflussen das Pollenspektrum im litoral Bereich nicht (BONNY 1976). Eine Differenzierung kann jedoch saisonal durch das Epilimnion gesteuert werden. Beispielsweise können dort befindliche Pollen sommerblühender Taxa über Abflüsse weggeführt werden (PENNINGTON et al. 1976), da sie leichter transportierbar sind als Sporen. In einem kleinen, vergleichsweise flachen See übertrifft der Polleneintrag pro Fläche den eines tiefen Sees mit größerem Durchmesser. Die Ursache liegt darin, daß sich bei großen Seen Teile der Wasserfläche außerhalb der Reichweite des lokalen Pollenfluges befinden (BONNY 1976). Koniferenpollen treiben zwar besser an der Wasseroberfläche, werden aber bei Durchnässung in die Suspension mit einbezogen (CATTO 1985). Somit können sie entweder schneller sedimentiert oder aber abtransportiert werden. Der proportionale Anteil am Eintrag regionaler Pollen ist bei großen Seen höher und führt zur Überrepräsentierung von Baumpollen. Dies trifft beispielsweise für die Sedimente von großen Seen (Meisenheim, Jeckenbach, Odernheim) im saarpfälzischen Rotliegend zu.

Auf den Transportmechanismus läßt sich auch der scheinbare Widerspruch zwischen Mikro- und Makroflorinhalt mancher fossiler Seen, wie dem Meisenheim-See, zurückführen. Dort ist die Makroflora hygrophil geprägt, während die Palynoflora meso-/xerophile Einflüsse belegt (CLAUSING et al. 1992). Eine solche selektive Sortierung von Palynomorphen gegenüber der Makroflora wird von CHALONER & MUIR (1968) als "NEVES-Effekt" bezeichnet. Die wichtigste Ursache für die Sporen- und Pollenverbreitung ist demnach ihre Transportierbarkeit. Für die Transportweite der Palynomorphen sollen in erster Linie Form, Größe und

Gewicht verantwortlich sein. Aufgrund der luftgefüllten Sacci können Pollen von Koniferen generell weiter transportiert werden als gleichgroße Sporen von Farnen (TRAVERSE 1988).

Die lokale Zusammensetzung des Pollen-/Sporenspektrums kann also offensichtlich von folgenden Faktoren gesteuert werden:

1. Ob Luft- oder Wassertransport vorliegt; was sich an der Erhaltung nicht eindeutig ablesen läßt.
2. Von der unterschiedlich hohen Pollen-/Sporenproduktion einzelner Taxa; Koniferen sind dadurch überrepräsentiert (hier *Potonieisporites*).
3. Von der Entfernung des Sedimentationsortes vom Ufer; uferfern sind nur gut transportierbare Taxa zu finden: a) bei Windtransport nur sehr kleine leichte Pollen (z.B. *Florinites*, *Pityosporites*),
b) bei Wassertransport auch größere, gut schwimmende Formen (z.B. *Potonieisporites*, *Illinites*).

Aus diesen Untersuchungen ergeben sich damit einige Konsequenzen für das Permokarbon: Überrepräsentierung kann erklären, warum Koniferenpollen oft dominieren. Entsprechende Häufungen sind im uferfernen Bereich zu erwarten, also in der Tiefwasser- bzw. Profundalfazies. Eine sehr diverse Palynoflora kann dagegen auf zahlreiche Ursachen hinweisen: ufernahes Milieu mit dichter Vegetation, verschiedenartige Strömungen oder ein kleinräumiges Gewässer. Eine Identifizierung des Environments ist dann nur in Verbindung mit sedimentologischen und faziellen Gesichtspunkten zu treffen. Widersprüche zwischen dem Auftreten von mikro- und makrofloristischen Elementen lassen sich durch Transportphänomene erklären. Ein Transport erfolgt überwiegend durch Wasser; der Einfluß des Windes ist kaum belegbar. Die Erhaltung der fossilen Palynomorphen beruht auf einer Kombination von Faktoren wie Produktion, Transport- und Sedimentationsgeschwindigkeit, aerobes/anaerobes Milieu und regionaler Inkohlung oder thermischer Aufheizung, die im Einzelfall untersucht werden müssen.

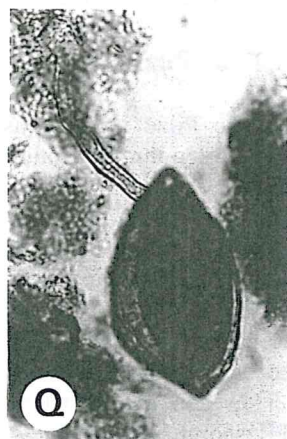
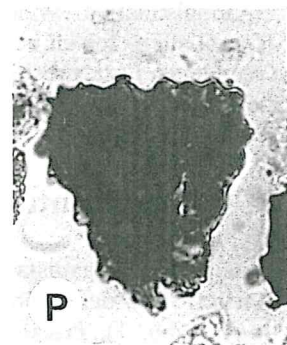
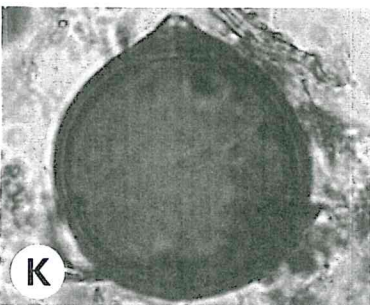
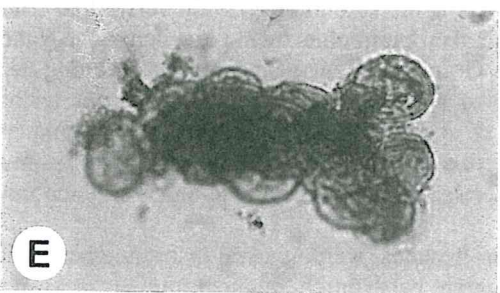
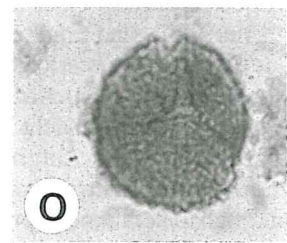
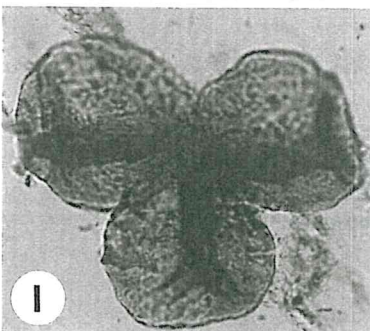
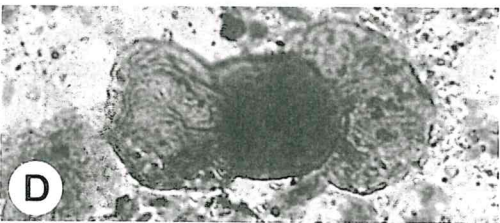
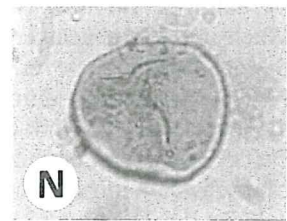
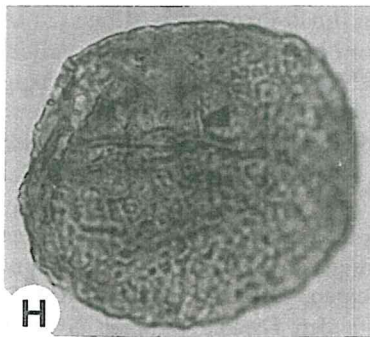
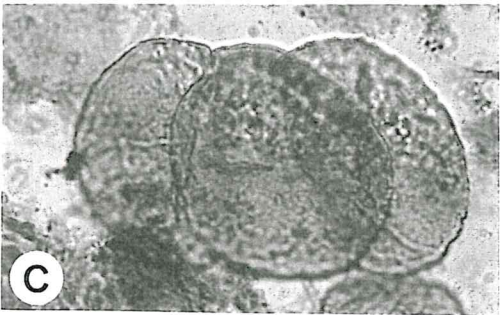
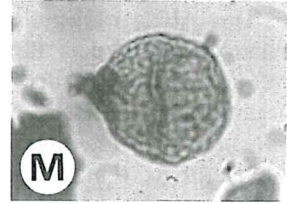
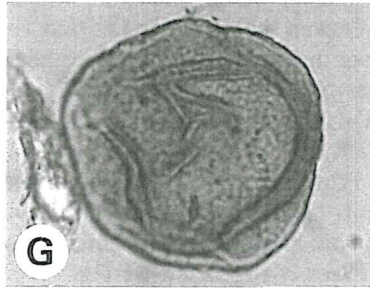
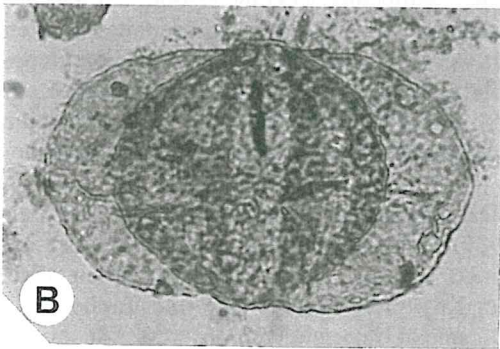
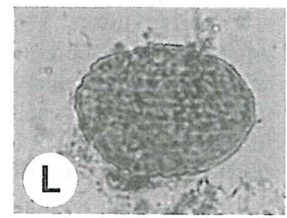
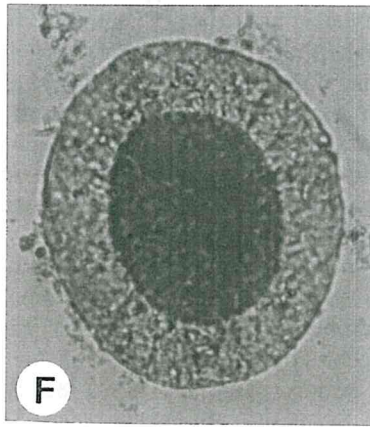
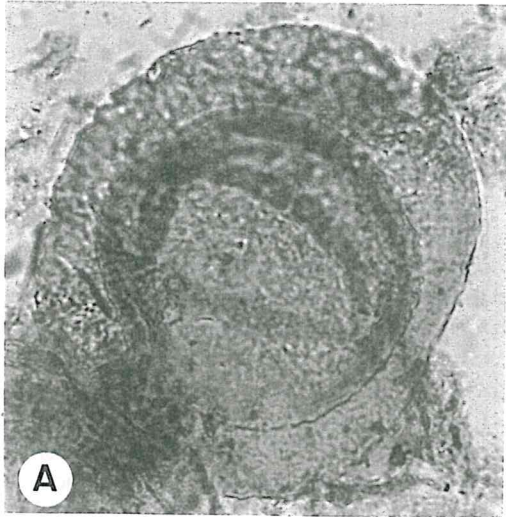
3.2 Erhaltung von Makro-Pflanzenresten

Reste fossiler Pflanzen in den lakustrinen Ablagerungen bieten die Möglichkeit, die Ufervegetation zu rekonstruieren. Problematisch ist die Zuordnung von Kutikeln und anderen Fragmenten, da nur ein geringer Teil der vorhandenen Flora überliefert wird. Eine palynologische Vergesellschaftung repräsentiert gewöhnlich einen wesentlich größeren Ausschnitt aus der tatsächlichen Vegetation als die Kutikeln (KERP 1990). Dafür ist neben dem Erhaltungspotential vor allem die Transportierbarkeit verantwortlich (SPICER 1991). Zum einen werden die Sporopollenine der Pollen und Sporen sehr viel schwerer abgebaut als die meist aus Cellulose oder Lignin bestehenden Pflanzenteile. Zum anderen lassen sich die verhältnismäßig kleinen Palynomorphen erheblich weiter transportieren als die vergleichsweise größeren Pflanzenteile (SPICER 1980, 1981).

Tafel 1

Palynomorphe aus dem Saar-Nahe-Becken als Bestandteile der allochthonen Produktion.
Bezeichnung nur als Morphotypen.
Vergrößerung 500x.

- A) Monosaccater Pollen vom Typ *Potonieisporites* aus dem Jeckenbach-See (PIM-R53-14).
- B) Übergangstyp mono-/bisaccater Pollen, Typ *Illinites*, Jeckenbach-See (PIM-R59-2).
- C) Bisaccater Pollen Typ *Pityosporites* des Odernheim-Sees (PIM-R64-1).
- D) Bisaccater Pollen, Typ *Lueckisporites*, Roßbach-See (PIM-R92-3).
- E) Unbekannte monolette Sporen, Roßbach-See (PIM-R106-5).
- F) Monosaccater Pollen Typ *Florinites*, Roßbach-See (PIM-R35-1).
- G) Spore Typ *Calamospora*, Roßbach-See (PIM-R107-6).
- H) Monolette Spore indet., Roßbach-See (PIM-R31-4).
- I) Sporentriade aus dem See von Oberweiler-Tiefenbach (PIM-R51-24).
- K) Monoporate Pilzspore, Typ *Portalites* aus dem Meisenheim-See (PIM-R94-1) 1000x.
- L) Striate Spore Typ *Vittatina*, Jeckenbach-See (PIM-R54-14).
- M) Monolette Spore Typ *Punctatosporites*, Schorrenwald-See (PIM-R153-11).
- N) Unbekannte Mikrospore, Altenkirchen-See (PIM-R24-10) 1000x.
- O) Trilete Spore Typ *Punctatosporites*, See von Oberweiler-Tiefenbach (PIM-R51-6).
- P) Schlecht erhaltene trilete Spore, Reckweilerhof-See (PIM-R81-9).
- Q) Von Pilzen befallene unbekannte Spore des Meisenheim-Sees (PIM-R32-9), möglicherweise rezente Kontamination.



Dicke Epidermen werden weniger schnell abgebaut als dünne, verholzte Partien sind widerstandsfähiger als stark wasserhaltige Pflanzenteile und daher potentiell besser fossilisierbar. Zusätzlich beeinflusst der Chemismus die Geschwindigkeit des Abbaues (KERP 1990). Sowohl Chemismus als auch physikalische Eigenschaften sind also primär wirkende, selektierende Faktoren, die auch für die Transportweite bedeutsam sind. Die besterhaltenen Innenstrukturen und Details von Pflanzen sind in Holzkohle (Fusinit) und in Kieselholz erhalten. Kieselhölzer ermöglichen Bestimmungen oder Zuordnungen von permischen Stammresten (GOTH & WILDE 1989). Diese treten aber in den hier untersuchten Seesedimenten nicht auf, sondern ausschließlich in Flußablagerungen. Dort wiederum läßt sich ihr ehemaliger Standort nur eingeschränkt rekonstruieren, eventuell nur der ungefähre Herkunftsort.

Das Ablagerungsmilieu fördert die Fossilisierung oder behindert sie. Im Wasser abgelagerte Reste von Pflanzen und Holz (Vitrinit) sind grundsätzlich besser erhalten als solche, die auf dem Land sedimentiert werden. Besonders bei anaerober Einbettung wird der Abbau des organischen Materials durch Mikroorganismen behindert. Schlecht erhaltene Reste in einem Seesediment lassen darauf schließen, daß sie allochthonen Ursprungs sein können (TEICHMÜLLER 1982; BUSTIN et al. 1989). Solche Abhängigkeiten vom Ablagerungsort untersuchten SCHEIHING & PFEFFERKORN (1984) im Orinoco-Delta. Die dabei gemachten Beobachtungen und die vorstehend beschriebenen Faktoren lassen sich zum Teil auch auf die fossilen Verhältnisse im Saar-Nahe-Becken übertragen. Luftteile von Pflanzen werden demnach zwar nahe am Wachstumsort abgelagert, aber nur selten in den zugehörigen Böden. Pflanzenteile bleiben bevorzugt in Bereichen mit leicht erhöhter Sedimentationsrate erhalten - ohne Sedimentbedeckung erfolgt ein rascher Abbau. Bioturbation durch Wurzeln trägt zur Zerstörung von Pflanzenmaterial bei. Bei Trockenfallen werden die levee-Bereiche stark oxidiert, so daß kaum Luftteile fossilisiert werden. Hochwasser überflutet die unteren Delta-Ebenen und produziert Pflanzenlagen. Quantitativ wie qualitativ beste Erhaltung findet sich folglich auf Überschwemmungsebenen mit hohen Sedimentschüttungen und nachlassender Wasserenergie. Für eine vollständige Erhaltung können die Pflanzenreste in einem Gebiet mit hoher Sedimentation oder mit anaerobem Milieu (Profundal eines tiefen Sees ?) abgelagert werden.

Im Rotliegend fand ein Transport von größeren Pflanzenfossilien weitgehend im aquatischen Bereich statt. Die Sedimentation erfolgte im fluvio-lakustrinen Milieu (STAPF 1989). Entsprechend stammt die Biomasse der verschiedenen Kohleflöze sowohl aus auto- wie aus allochthonen Quellen. Diese Kohlen wurden zwar exemplarisch untersucht (z.B. JOSTEN 1956), Zusammenhänge der Kohleflora zu Ökologie und Taphonomie aber nicht geklärt. Aufgrund der Erhaltung sind meist auch nur allgemeine Zuordnungen der Mazerale zu den zugehörigen Pflanzen bekannt (STAPF 1989). Das Florenspektrum wird durch Koniferen, Farne, Nacktsamer und Schachtelhalme geprägt. Die Pflanzenreste spiegeln viele ökologische Ansprüche zwischen trockenen und nassen Standorten wider (vgl. BARTHEL 1982), bieten aber häufig nur ein ungenaues Bild der Originalsituation. Welche der selten auftretenden Pflanzen möglicherweise aufgrund biostratonomischer Eigenschaften fehlen, ist ungeklärt. Viele Informationen zu ökologischen Faktoren und dem damit verbundenen Fazieswechsel fehlen (KERP & FICHTER 1985). Die Prozesse und Steuermechanismen, welche zur Überlieferung von Pflanzen in den Seeablagerungen des Rotliegend führten, müßten detailliert anhand von Einzelfällen studiert werden, bevor stichhaltige Aussagen getroffen werden können.

4 Destruenten / Reduzenten

Reduzierende Organismen stellen einen weiteren Bestandteil in jeglichem Ökosystem dar. Sie stellen Nährstoffe aus dem Abbau organischen Materials zur Verfügung und führen sie in den Nährstoffkreislauf zurück (Abb. 1). Fossile Pilze und Bakterien sind zwar aus Sedimenten bekannt, jedoch vorwiegend aus känozoischen Ablagerungen beschrieben worden.

4.1 Pilzreste

Fossile Pilze im Süßwasser wurden von SHERWOOD-PIKE (1988) untersucht und REMY & REMY (1977) erläuterten ihre Bedeutung für die Pflanzenentwicklung. Außer Mycelia, die taxonomisch nicht verwertbar sind (REMY & REMY 1977), sind vor allem Sporen zu finden. Diese sind aber kaum untersucht. Aus dem Saar-Nahe Becken wurden bisher keine Pilzvorkommen beschrieben, so daß Grundlagen zur genaueren Betrachtung der Pilzreste fehlen. Eine weitere Schwierigkeit ist, sie als solche zu erkennen und zudem die rezent leicht mögliche Kontamination auszuschließen (KEUPP 1977). EDIGER & ALISAN (1989) bearbeiteten Vorkommen tertiären Alters. SHEFFY & DILCHER (1971) und ELSIK & JANSONIUS (1974) haben Pilzsporen, Mycelia und Zellstrukturen aus jungkänozoischen Sedimenten beschrieben. Aber selbst deren Ansprache und Vergleich mit rezenten Formen erwies sich als problematisch.

In den aufbereiteten palynologischen Proben des Saar-Nahe-Beckens wurden zwei Morphotypen von Pilzsporen mit wenigen Exemplaren gefunden. Der eine Sporentyp wird durch dunkelbraun bis schwarz gefärbte, monoporate Sphären bis Ellipsoide verkörpert, die unskulpturiert sind und etwa 25 µm Größe besitzen (Taf. 1K). Dieser Typ ist den von SHEFFY & DILCHER (1971) als *Inapertisporites*, von TRAVERSE (1988) als

Portalites bezeichneten Formen ähnlich und wurde bisher in Sedimenten des Meisenheim- und Jeckenbach-Sees gefunden. Die andere Form ist aseptate und aporate ausgebildet, besitzt etwa 26 µm Größe, zeigt eine echinate bis spinose Exine und ist gleichmäßig mit annähernd gleichlangen, einfachen Fortsätzen ausgestattet. Dieser Typ wurde bislang nur in Ablagerungen der Reckweilerhof-Sees gefunden und ähnelt einer von JARZEN & ELSIK (1986) als *Lycoperdon* beschriebenen Form.

Auch Reste von *Mycelia* wurden gefunden. Sie bilden dunkle olivbraune bis schwarze, meist langgezogene Zellenketten mit unterschiedlicher Dimensionierung und Oberfläche. (Verbreitung: Breitenbach-Schichten: Oberweiler-Tiefenbach, bis Odernheim-Schichten: Humberg-See). Einige Reste von Pilzen lassen sich damit für das Saar-Nahe-Becken zeigen und für indirekte Schlußfolgerungen auswerten. Aufgrund der fehlenden Voruntersuchungen läßt sich derzeit aber nicht festlegen, welche Pilzreste aus dem Umland des Sees stammen und welche im Gewässer selbst gelebt haben könnten.

4.2 Mikroben und Bakterien

Versuche, fossile Bakterien nachzuweisen, betreffen inzwischen die Ablagerungen der gesamten Erdgeschichte. Aus dem eoänen Geiseltal wurden schon früh Anzeichen für das Wirken von Bakterien durch VOIGT (1937, 1938) beschrieben. WUTTKE (1983, 1988) belegte Vorkommen in den Sedimenten des eoänen Messel-Sees. Die Überlieferung von Weichteilen im devonischen Hunsrückschiefer wird ebenfalls auf ein Nachzeichnen durch Bakterien (KOTT & WUTTKE 1987) zurückgeführt. Auch im Proterozoikum sind Bakterien bekannt und für die Interpretation der Lebensräume bedeutsam (SCHIDLÓWSKI et al. 1992).

Für das permokarbonische Saar-Nahe-Becken existieren Untersuchungen zu Bakterien durch WILLEMS & WUTTKE (1987). Sie zeigten, daß im Falle des Odernheim-Sees die Weichteile von Branchiosauriern durch dichte Rasen phosphatisierter Mikroorganismen ersetzt wurden und damit erhalten blieben. Die Lithifizierung verlief nach ihren Studien unter reduzierenden Bedingungen und pH-Werten von 7 - 9 ab.

Neben diesen bisher einzigen direkten Untersuchungen zur Überlieferung von Bakterienfossilien sind Hinweise vorhanden, die indirekt auf die Existenz von Mikroben hinweisen. Sehr häufig existiert in den Seesedimenten Pyrit in framboidaler Form. Nach KOTT & WUTTKE (1987) ist eine authigene Bildung des Minerals durch Mikrobenaktivität möglich. Diese Ansicht vertrat auch schon JOSTEN (1956), der hohe Gehalte an Pyrit auf das Wirken von Schwefelbakterien zurückführte. Es kommen sowohl chemolithotrophe als auch aerobe Taxa für die Bildung des Schwefelkieses in Betracht.

Die Erhaltung von Pollen und Sporen in den meisten permokarbonischen Sedimenten läßt sich nicht ausschließlich durch diagenetische Prozesse erklären, sondern weist auf mikrobiellen Abbau hin. Diese Meinung vertritt auch FECHNER (1991, 1993) für die Palynomorphe aus dem Raumbach- und Odernheim-See. Eine Zerstörung des Sporopollenins allein durch thermische Einflüsse und Druck war in vielen Bereichen des Beckens nach Inkohlungsstudien wohl nicht möglich (TEICHMÜLLER et al. 1983). Ausnahmen davon waren die kontaktmetamorphe Bereiche durch eindringende Magmen, wo nach eigenen Beobachtungen die Palynomorphen vollständig zerstört wurden (Beispiel Niederkirchen-See).

5 Ansätze zur Modellbildung

Der gegenwärtige Kenntnisstand zu den Produzenten des Permokarbon erlaubt bislang nur eingeschränkte Aussagen zu den in den Seen des Permokarbons abgelaufenen Prozessen. Durch vergleichende Beobachtungen rezenter Vorgänge oder solche jüngeren geologischen Alters lassen sich nicht alle erkennbaren Phänomene erklären. Andererseits fehlen auch noch Hinweise auf die Tätigkeit einzelner Organismen, verursacht durch die bereits aufgeführten taphonomischen Bedingungen im Gestein.

5.1 Laminationsentwicklung und Primärproduktion

In der Regel wird die Bildung von organischen Laminae durch eine unterschiedliche Verteilung von Algen/Cyanobakterien und Sedimentpartikeln hervorgerufen. Bei gleichmäßiger, wenig starker Sedimentation wachsen die benthischen Cyanobakterien ständig nach oben mit und es entsteht keine Lamination. Im mikroskopischen Bild sollte dies bedeuten, daß der Alginit gleichmäßig verteilt ist. Dadurch werden in kürzerer Zeit höhere Mächtigkeiten erzeugt. Bei häufig wechselnden Sedimentationsraten können die Cyanobakterien oft nicht schnell genug reagieren. Sie werden verschüttet und können erst nach geraumer Zeit die Oberflächen neu besiedeln. Daraus ergibt sich eine ausgeprägte Lamination, die durch Alginit/Sediment-Wechselagen gekennzeichnet sein sollte. Dies erzeugt bei längerer Zeitdauer geringere Mächtigkeiten.

Sehr verschiedene Modelle und Ansätze zur Entschlüsselung der Laminationsbildung und der Zusammenhänge mit der Primärproduktion wurden bereits entwickelt. Ein Konzept für den Aufbau mikrobieller Matten, welches rezent nachvollziehbar ist (GERDES et al. 1991), kann als Modell für permokarbonische laminierte Abfolgen dienen: demnach besteht die hangendste Lage einer solchen Matte aus photosynthetisch aktiven Cyanobakterien. Diese würden durch Alginit B repräsentiert. Die darunter

befindlichen Schwefelpurpurbakterien führen eine anorganische Photosynthese durch und erzeugen rötlich gefärbte Eisenminerale. Die dritte Lage mit schwefelreduzierenden Bakterien betreibt einen heterotrophen Nährstoffabbau, wodurch Pyrit und Kerogen bzw. Kohle entstehen kann.

Dies weist einige Ähnlichkeit zu dem vorläufigen Laminationsmodell des Meisenheim-Sees auf (Abb. 4), wie es durch CLAUSING et al. (1992) aufgestellt wurde. Nach diesem Modell lassen sich grob Phasen stärkerer und geringerer Wasserzufuhr annehmen. Diese korrelieren mit der Farbe der Laminae, was wiederum durch den Gehalt an organischer Materie verursacht wird. Daraus läßt sich eine zyklische Entwicklung der Seesedimente belegen, die der Jahreszeitenschichtung rezenter Seeablagerungen recht ähnlich sieht. Solche detaillierten Abfolgen sind beispielsweise aus subrezentem Maarablagerungen der Eifel bekannt (ZOLITSCHKA 1989).

Ein weiteres, durch rezente Beobachtungen gestütztes Beispiel algeninduzierter Lamination stammt von GERDES et al. (1991). Sommerlaminae werden demnach durch coccoide Cyanobakterien erzeugt, welche häufig gelförmige Substanzen ausscheiden und damit den filamentösen Cyanobakterien Licht wegnehmen. Dies führt zur Bildung heller Laminae mit größerer Mächtigkeit. Im Winter werden durch filamentöse Cyanobakterien mit hoher Biomassen-Produktion Laminae erzeugt, die geringmächtiger und dunkel gefärbt sind.

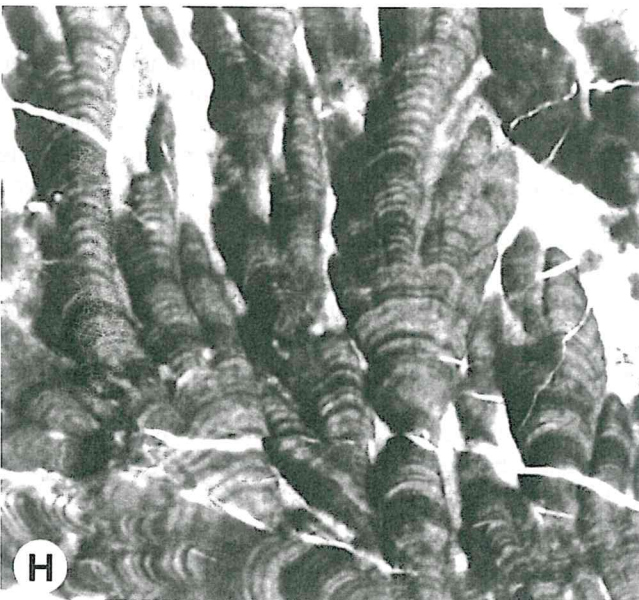
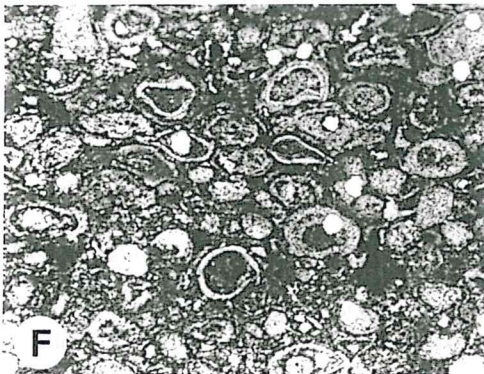
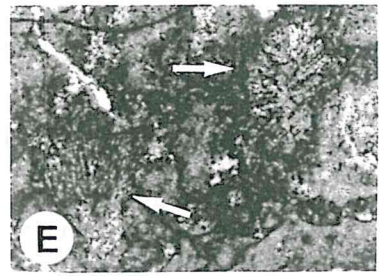
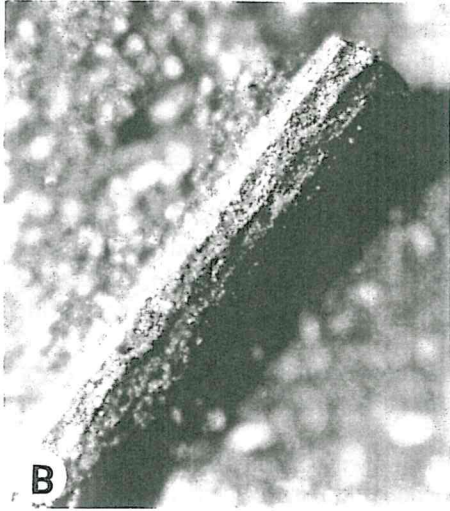
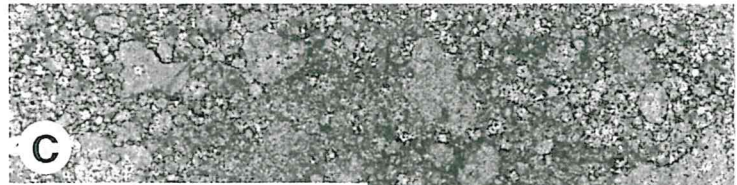
Eine solche saisonale Beeinflussung in den verschiedenen Jahreszeiten ist für das Permokarbon bislang nicht gesichert, da nach heutigen Beobachtungen kein Jahreszeitenklima in den Tropen auftritt. Die permokarbonischen Seen lagen jedoch in einem Gürtel zwischen 10° und 20° nördlicher Breite (SCHÄFER & STAMM 1989; PATZKOWSKI et al. 1991) in tropischen Breiten. Analog zu rezenten tropischen Seen bedeutet diese Lage hohe Temperaturen in der oberen Wasserzone mit geringen Schwankungen im Jahresverlauf (BEADLE 1974).

Die Konservierung ehemaliger Primärproduzenten ist in den bisher untersuchten Seen eher schlecht. Eine Korrelation zwischen diesen Organismen und der Lamination beruht daher auf eher interpretativen Überlegungen. Die Existenz verschiedener Cyanobakterien und einzelner höherer Algen zeigt, daß die fossilen Ökosysteme den heutigen ähnlich waren und das weitgehende Fehlen von Planktonen eher in taphonomischen Ursachen zu suchen ist (CLAUSING 1995). Die komplexen Mechanismen, die zur Bildung der Laminiten und ihren Beziehungen zur Produktion in permokarbonischen Seen führten, müssen daher weiter untersucht werden, bis sie durch neue Ergebnisse abgesichert werden können.

Tafel 2

Algen aus dem Saar-Nahe-Becken als Bestandteile der autochthonen Produktion.
Bezeichnung der stromatolithischen Strukturen nach LOGAN et al. 1964.

- A) Möglicher Characeen-Thallus im Schwarzpelit des Altenkirchen-Sees (AL.1m); 12,6x.
- B) Vergrößerung von A): Detail mit Längsstreifung, die auf einen polygonalen Querschnitt zurückgeht; 64x
- C) Mikroonkoide Typ SS-C im Karbonat des Reckweilerhof-Sees (HI.I-001). Es liegen meist Einfachonkoide mit großem Kern vor; 8x.
- D) Einfachonkoide des Reckweilerhof-Sees mit auffällig großem Kern und dicker Hülle (HI.I-001); 40x.
- E) Ausschnitt aus einem Großonkoid des Wiesweiler-Sees mit fädig-ästigen (s. Pfeile), der Alge *Girvanella* ähnlichen Strukturen (WI.II-006); 32x.
- F) Mikroonkoid-Packstone der Wiesweiler-Bank (UL.I-011), Einfach- und Mehrfachonkoide mit dünner Schale und zumeist großem Kern; 6,3x.
- G) Mikritische, stark umkristallisierte Algenkruste des Odenbach-Sees (AD.III-001) mit unregelmäßig laminaem Aufbau und dünnen eingeschalteten Sedimentfahnen (Pfeil); 6,3x.
- H) Detailstrukturen aus einem Stromatolithen vom Typ SH-V des Reckweilerhof-Sees (BE.43); zahlreiche dichotome Verzweigungen der Röhren sind erkennbar; 6,3x (leichte Unschärfe durch Schliffdicke verursacht, welche für Fluoreszenz günstiger ist).
- I) Übergang von lagigem Stromatolithen Typ LLH-C zu säuligem Stromatolithen Typ SH-V des Odenbach-Sees (HU.III-001); Mikroonkoide in den Zwischenräumen; 6,3x.



5.2 Taphonomische Einschränkungen

Für das Saar-Nahe-Becken sind verschiedene Prozesse erkennbar und in Einzelfällen nachweisbar, die für die Zerstörung organischer Materie - vor allem der Palynomorphen - verantwortlich sind. Sie sollen an dieser Stelle noch einmal zusammengefaßt werden. Belege stammen aus verschiedenen der untersuchten Horizonte und sollten auch für andere Rotliegend-Becken bedeutsam sein.

Eine Volumenverringerng durch Kompaktion von bis zu 60 % oder mehr wird zunächst durch Austreiben des Wassers erreicht. Dazu kommt die mechanische Zerstörung durch Mineralum- oder Neubildung während der Sedimentdiagenese. Das Vorkommen von Pyrit deutet auf frühdiagenetische Prozesse hin, wobei der Schwefel der organischen Verbindungen mobilisiert wurde und daher auch vorwiegend Beschädigungen von Palynomorphen zu finden sind.

Transport, Ablagerung, Wiederaufnahme und Weitertransport sind Prozesse, denen in einem fluviatil bzw. höher energetischen aquatischen Milieu ein hoher Stellenwert eingeräumt werden muß. Während dieser Vorgänge sind die Palynomorphen ständig einer Kombination aus mechanischen und mikrobiellen Angriffen ausgesetzt. Diese lassen sich zum Teil als unvollständig erhaltene Fossilien mit scharf ausgeprägten Kanten belegen.

Auch nach Beendigung des Transportes und Sedimentation am Seeboden waren die Palynomorphen dem Abbau durch Mikroben frei zugänglich, solange keine umgehende Überdeckung durch Sediment erfolgte. Diese Überlegungen werden durch Beobachtung von degradierten Palynomorphen in pelitischem Sediment gestützt. In diesem ist keine erkennbare Resuspension festzustellen und Belege für thermische Veränderungen fehlen ebenso.

Eine thermische Aufheizung des Sediments durch Versenkung und durch Kontaktmetamorphose läßt sich an der Homogenisierung des organischen Inhaltes bzw. verschiedenen Inkohlungsmerkmalen belegen. Daneben sind Mineralneu- und umbildungen im Schlibbild erkennbar.

Diese Faktoren besitzen zwar für geowissenschaftliche Untersuchungen allgemeine Gültigkeit, ihre Bedeutung für die Analyse der fossilen Lebensräume im Rotliegend ist jedoch im Unterschied etwa zum Tertiär bislang vernachlässigt worden. Die Problematik beruht darin, generell bekannte Prozesse zu identifizieren und die richtigen Schlüsse für die Interpretation und Modellbildung zu ziehen. Im Rotliegend wird dies durch den ohnehin vergleichsweise geringen Kenntnisstand zu den Produzenten und Destruenten verstärkt. Somit wird die exakte Identifizierung von Organismen, die zudem häufig unvollständig überliefert sind, erschwert.

5.3 Stratigraphische Aussagefähigkeit

Ein Ziel der taxonomischen Untersuchungen ist es, die Veränderungen einzelner fossiler Arten in der Zeit zu registrieren und damit eine stratigraphische Abfolge von Organismen zu erhalten. Biostratigraphische Aussagen sind vor allem dann gut abgesichert, wenn von den jeweiligen Taxa entsprechende Individuenzahlen existieren. Dies ist in der Regel bei Mikrofossilien der Fall, eine für Pollen und Sporen weitverbreitete Anwendung, aber für Algen im weiteren Sinne im terrestrischen Paläozoikum noch weit von einer brauchbaren Aussage entfernt. Entwicklungstendenzen zwischen der Palynofazies-Verteilung und der Stratigraphie sind nicht erkennbar (Tab. 1).

Im Unterschied etwa zu Xenacanthidenzähnen, die zumindest innerhalb eines Beckens biostratigraphische Korrelationen ermöglichen (HAMPE 1994), zeigt die Verbreitung der Palynofazies-Komponenten eindeutige Bezüge zu ökologischen Faktoren (CLAUSING 1993a, b und 1996). Die durch die Aufschlußverhältnisse meist vorgegebene Untersuchung der Profundalfazies führt zu einigen der zuvor bereits beschriebenen Transportphänome. Diese wirken selektiv sowohl auf die Palynomorphen, als auch auf die strukturierten Reste höherer Pflanzen. So kann sich die Korrelation zwischen einzelnen Rotliegend-Becken auf Basis von Palynomorphen nach Beobachtungen von BROUTIN et al. (1990) als schwierig erweisen. Floren stephanischen und autunischen Charakters können zeitgleich nebeneinander existieren oder alternierend vorkommen. Die Ursache dafür sind eindeutig ökologischer Natur.

Anhand der mikroskopischen Untersuchungen läßt sich die Vertikalverbreitung von Komponenten im Saar-Nahe-Becken vereinfacht darstellen (Tab. 1). Ein zeitlicher Bezug ist darin jedoch nicht zu erkennen, vielmehr muß auch hier von ökologisch gesteuerten Verbreitungsmustern ausgegangen werden. Verallgemeinernde Aussagen zur Verteilung organischen Materials werden daher an dieser Stelle vermieden. Ebenso macht das Verhältnis zwischen allochthonen und autochthonen Komponenten erst innerhalb eines einzelnen Seehorizontes Sinn. In diesem Falle kann mit den gewonnenen Erkenntnissen die zeitliche Entwicklung eines Lebensraumes feiner rekonstruiert werden (CLAUSING et al. 1992).

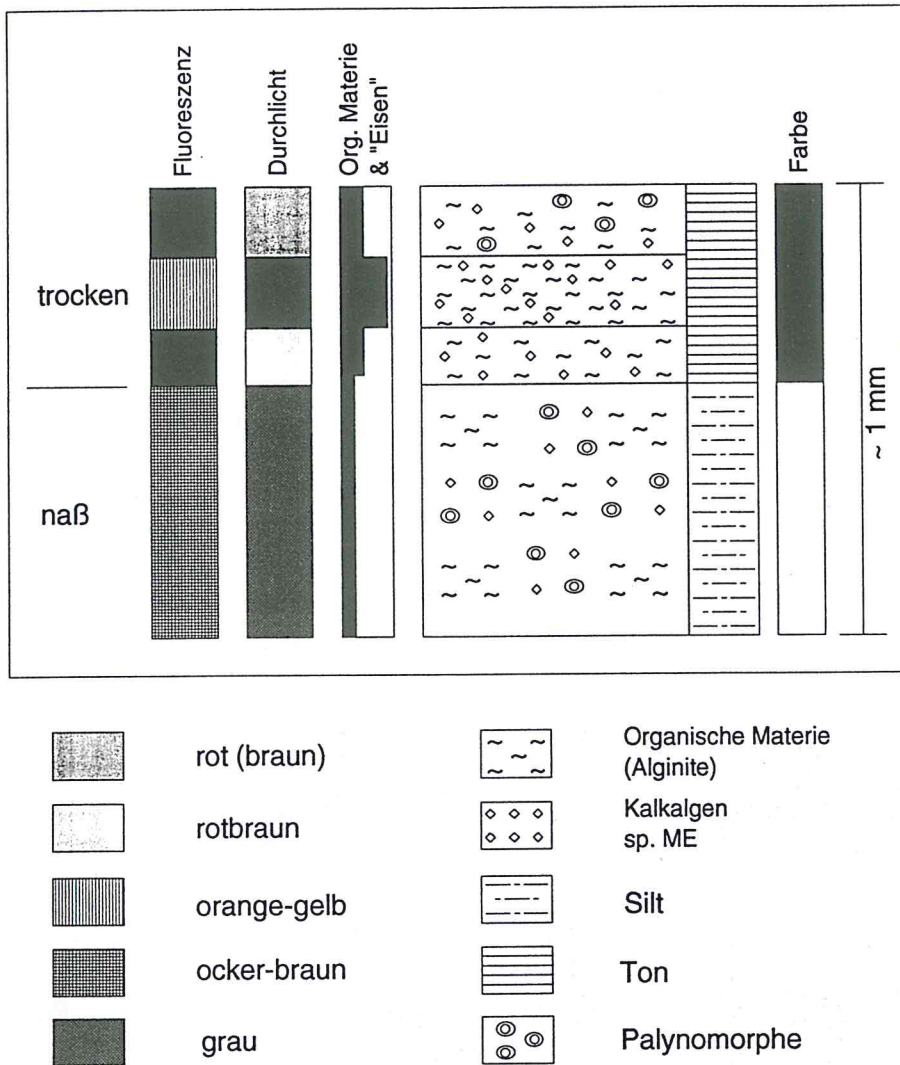


Abb. 4: Kompilierte Darstellung eines Laminierenpaares im Meisenheim-See des Saar-Nahe-Beckens auf Basis der Daten von CLAUSING et al. (1992).

5.4 Schlußfolgerungen

Die Algenflora als entscheidender Lieferant für primäre organische Substanz in Seen, stellt ein im Rotliegend noch weitgehend unbearbeitetes und damit ungeklärtes Arbeitsfeld dar. Ihre Bedeutung liegt vor allem in der Beeinflussung des höheren Nährstoffkreislaufes und in der sich daraus ergebenden Paläoökologie. Trotz vielfach fehlender Vergleichsmöglichkeiten und einem sehr inhomogenen Kenntnistand lassen sich einige Punkte zu Bildung und Abbau organischer Substanzen generalisieren:

1. Die vertikale Abfolge der Sedimente in einem einzelnen Seehorizont enthält Informationen zur Genese des Sees. Mit Einzelstudien an Seesedimenten bzw. Seehorizonten lassen sich Details der Lamination und deren Fossilinhalt erfassen und entsprechend auswerten.
2. Wenn die Gesamtentwicklung verschiedener Seen in einem Becken zusammengefaßt wird, führt dies dazu, daß wichtige Entwicklungsschritte innerhalb deren Genese übersehen werden können. Diese können aber sowohl für die Geschichte eines einzelnen Sees, als auch für die längerfristige Entwicklung des Ablagerungsraumes bedeutsam sein.
3. Um Aussagen zur taphonomisch bedingten Zusammensetzung der Palynoflora zu erhalten, sollten möglichst viele physikalische und chemische Parameter des jeweiligen Seehorizontes untersucht werden. Daraus ergibt sich ebenfalls die Notwendigkeit zur detaillierten Studie einzelner Seehorizonte vor einer umfassenden Betrachtung. Eine Verallgemeinerung, d.h. ein Zusammenfassen mehrerer Horizonte, resultiert in wenig genauen oder widersprüchlichen Aussagen.
4. Eine Verallgemeinerung, d.h. ein Zusammenfassen mehrerer Horizonte, hat Konsequenzen für die ökologische Betrachtung des fossilen Milieus. Eine Auftrennung ist vielfach nicht mehr möglich und führt konsequenterweise zu vergrößernden Modellen der Paläoökologie.

Stufe	Formation	Abbrev.	Seehorizont (See)	A u t o c h t o n e																
				Partikel	Sporinit	Alginit	Inertinit	Bituminit	Resinit	Stromatolithen	Onkoide	Mikroonkoide	mikrit. Krusten	Algenlaminit	Botryococcus	Schizopteris	"weiße Algen"	Kalkalgen sp. ME	Pollen-dom.	Sporen-dom.
Saxonium	Nahe Gruppe	N 4	Sobornheim																	
		N 3	Jakobsweiler																	
		N 2																		
		N 1																		
	Odernhelm F.	T	Boos																	
		Ob																		
		D	Körhorn																	
		L-O 10	Humburg																	
		L-O 9	Kappeln																	
		L-O 8	Ruthweiler																	
Jeckenbach F.	L-O 7	Odernhelm																		
		Erdeshbach																		
	L-O 6	Jeckenbach																		
		Niederkirchen																		
	L-O 5	Raubach																		
		Niedermoschel																		
	L-O 4	Breienheim																		
		unt. / ob. Ulmet																		
	L-O 3	Meisenheim																		
		Grumbach																		
L-O 2	Schorrenwald																			
	Bauwald (WI E1)																			
L-O 1	Medard																			
	Wiesweiler																			
Stetanium C	Lauterhecken F.	Oderbach																		
		Robbach																		
	Quirnbach F.	Hohenöden																		
		Immelshausen																		
	Wahnwegen F.	Nerzweiler																		
		Hirschfeld																		
	Allenglan F.	Reckweilerhof																		
		Allenglan																		
	Remigiusberg F.	Thaisberg-Steigen																		
		Godelshausen																		
Breienbach F.	Allenkirchen																			
	Habach																			
BR	Oberweiler-Tiefenbach																			

Tab. 1: Vertikale Verbreitung autochthoner und allochthoner Komponenten in den Seehorizonten des Saar-Nahe-Beckens (schwarze Flächen = verbreitet; gerastert = selten; weiß = kein Nachweis / keine Untersuchung).

Unter Beachtung dieser grundlegenden Faktoren, sollte es gelingen innerhalb der kommenden Jahre die Prozesse und deren Steuerung besser als bisher zu erfassen, die für Produktion und Degradation in fossilen - im Beispiel jungpaläozoischen Seen - relevant sind. Die gewonnenen ökologischen und klimatologischen Erkenntnisse können dann die Grundlage für ein besseres Verständnis der heute ablaufenden Entwicklungen bilden und der Vorsorge dienen.

Dank

Während der vergangenen Jahre erhielt ich zu Fragestellungen zur Thematik des vorliegenden Artikels vielfältige Anregungen, Kommentare und Ermutigungen durch Fachkollegen. Ihnen danke ich für diese Hilfen; insbesondere: T. BRACHERT (Mainz), E. FLÜGEL (Erlangen), K. GOTH (Freiberg), N. HAUSCHKE (Halle), M. HOTTENROTT (Wiesbaden), C. HARTKOPF-FRÖDER (Krefeld), H. KERP (Münster), R. LEINFELDER (Stuttgart), T. MARTENS (Gotha), G. RADTKE (Wiesbaden), W. RIEGEL (Göttingen), M. SEHNERT (Halle), JÖ. SCHNEIDER (Freiberg), JÜ. SCHNEIDER (Göttingen), M. SCHUDACK (Halle), H. WEILER (Mainz), V. WILDE (Frankfurt/M.) und M. WUTTKE (Mainz). Besonderer Dank gebührt den Kollegen des Projektes in Mainz, J. A. BOY, O. HAMPE, T. SCHINDLER und D. SCHMIDT für zahlreiche Diskussionen. Für Anregungen und kritische Anmerkungen, die zur Verbesserung des Manuskriptes führten, danke ich H. HAUBOLD (Halle) und einem anonymen Gutachter. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte einen Teil der Untersuchungen durch die Finanzierung des Projektes Bo 553/6 "Rotliegend-Paläoökologie".

Literatur

- BARTHEL, M. (1962): Zur Kenntnis inkohlter Blätter der Gattung *Cordaites* PRESL.- Hall. Jb. mitteldt. Erdg., 4: 37-39, 4 Abb., 1 Tab., Taf. 7-9; Berlin.
- BARTHEL, M. (1976), mit Beitr. von GÖTZERT, V. & URBAN, G.: Die Rotliegendflora Sachsens.- Abh. staatl. Mus. Mineral. Geol., 24: 190 S., 19 Abb., 48 Taf.; Dresden.
- BARTHEL, M. (1982): Die Pflanzenwelt.- In: HAUBOLD, H., BARTHEL, M., KATZUNG, G., SCHNEIDER, J. & WALTER, H. [eds.]: Die Lebewelt des Rotliegenden.- Neue Brehm Bücherei, 154: 83-131, 34 Abb.; Wittenberg (Ziemsen).
- BARTRAM, K. M., JERAM, A. J. & SELDEN, P. A. (1987): Arthropod cuticles in coal.- J. Geol. Soc., 144 (3): 513-517, 1 fig., 1 tab.; London.
- BONNY, A. P. (1976): Recruitment of pollen to the seston and sediment of some district lakes.- J. of Ecol., 64: 856-887, 8 Abb., 8 Tab.; Oxford.
- BONNY, A. P. (1978): The effect of pollen recruitment processes on pollen distribution over the sediment surface of a small lake in Cumbria.- J. of Ecol., 66: 385-416, 11 Abb., 8 Tab.; Oxford.
- BOY, J. A. (1994): Seen der Rotliegend-Zeit - Ein Lebensraum vor rund 300 Millionen Jahren in der Pfalz.- In: KOENIGSWALD, W. v. & MEYER, W. [eds.]: Erdgeschichte im Rheinland - Fossilien und Gesteine aus 400 Millionen Jahren.- 107-116, 8 Abb.; München (Pfeil). - [Erdgeschichte mitteleuropäischer Regionen, 1]
- BOY, J. A. (1995): Über die *Micromelerpetontidae* (Amphibia: Temnospondyli). 1. Morphologie und Paläoökologie des *Micromelerpeton credneri* (Unter-Perm; SW-Deutschland).- Paläont. Z., 69 (3/4): 429-457, 12 Abb.; Stuttgart.
- BOY, J. A. & FICHTER, J. (1982): Zur Stratigraphie des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon - Unter-Perm; SW-Deutschland).- Z. dt. geol. Ges., 133: 607-642, 7 Abb.; Hannover.
- BROUTIN, J., DOUBINGER, J., FARJANEL, G., FREYTET, P., KERP, H., LANGIAUX, J., LEBRETON, M.-L., SEBAN, S. & SATTI, A. (1990): Le renouvellement des flores au passage Carbonifère Permien: approche stratigraphique, biologique, sédimentologique.- C. R. Acad. Sci., Serie II, 311: 1563-1569, 1 Abb., 1 Taf.; Paris.
- BUSTIN, R. M., CAMERON, A. R., GRIEVE, D. A. & KALKREUTH, W. D. (1983): Coal petrology - Its principles, methods, and applications.- 2nd ed., Geol. Ass. Canada Short Course Notes, 3, 230 S., 127 Abb., 40 Tab., 18 Taf.; Ottawa.
- CATTO, N. R. (1985): Hydrodynamic distribution of palynomorphs in a fluvial succession, Yukon.- Can. J. Earth Sci., 22 (10): 1552-1556, 1 Abb., 1 Tab.; Ottawa.
- CHALONER, W. G. & MUIR, M. (1968): Spores and Floras.- In: MURCHISON, D. & WESTOLL, T. S. [eds.]: Coal and coal-bearing strata.- 127-146, 7 Abb., 2 Taf.; Edinburgh - London (Oliver & Boyd).
- CLAUSING, A. (1992): Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen an Seesedimenten des Saar-Nahe-Beckens (Ober-Karbon - Unter-Perm; SW-Deutschland).- Leica, Mitt. für Wiss. und Tech., 10 (3): 72-79, 3 Abb., 3 Taf.; Wetzlar. - [Korrigenda: (1993), 10 (5): 188]
- CLAUSING, A. (1993a): Mikro-Organofazies lakustriner Horizonte im saarpfälzischen Rotliegend (Permokarbon; SW-Deutschland).- In: Pflanzen der geologischen Vergangenheit, Festschrift Prof. WILFRIED KRUTZSCH.- 61-72, 3 Abb.; Berlin (Mus. f. Naturk.).
- CLAUSING, A. (1993b): Eine Bestandsaufnahme der Süßwasser-Algenflora des mitteleuropäischen Permokarbon.- In: Pflanzen der geologischen Vergangenheit, Festschrift Prof. WILFRIED KRUTZSCH.- 73-83, 1 Abb., 1 Tab.; Berlin (Mus. f. Naturk.).
- CLAUSING, A. (1995): Some critical notes on qualitative versus quantitative analysis in terrestrial palaeoecology.- Berliner geowiss. Abh., E 16 (GUNDOLF-ERNST-Festschrift): 781-785, 1 Abb., 2 Tab.; Berlin.

- CLAUSING, A. (1996): Palynofacies studies of lake sediments with examples from the Saar-Nahe Basin (Permocarboniferous; SW-Germany).- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **25**: 27-48, 3 Abb., 3 Tab.; Mainz.
- CLAUSING, A., SCHMIDT, D. & SCHINDLER, T. (1992): Sedimentologie und Paläoökologie unterpermischer Seen in Mitteleuropa. 1. Meisenheim-See (Rotliegend; Saar-Nahe-Becken).- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **21**: 159-198, 15 Abb.; Mainz.
- CORREIRA, M. (1971): Diagenesis of sporopollenin and other comparable organic substances: application to hydrocarbon research.- In: BROOKS, J. et al. [eds.]: *Sporopollenin*.- 569-620, 20 Abb., 8 Tab., 3 Taf.; London & New York (Academic Press).
- EDIGER, V. S. & ALISAN, C. (1989): Tertiary fungal and algal palynomorph biostratigraphy of the northern Thrace basin, Turkey.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **58**: 139-161, 1 Abb., 1 Tab., 10 Taf.; Amsterdam.
- ELSIK, W. C. & JANSONIUS, J. (1974): New genera of Paleogene fungal spores.- *Can. J. Bot.*, **52**: 953-958, 1 Taf.; Ottawa.
- FAEGRI, K. (1971): The preservation of sporopollenin membranes under natural conditions.- In: BROOKS, J. et al. [eds.]: *Sporopollenin*.- 256-270; London & New York (Academic Press).
- FECHNER, G. G. (1991): Palynologisch-biometrische Untersuchungen an Gymnospermen-dominierten Mikroflora des Unterrotliegenden bei Alsenz (Saar-Nahe Becken, Deutschland).- *Berliner geowiss. Abh.*, **A 134**: 57-71, 2 Abb., 2 Taf.; Berlin.
- FECHNER, G. G. (1993): Palynologische Untersuchungen in limnischen Ablagerungen des Unterrotliegenden bei Odernheim (Saar-Nahe Becken, Deutschland).- *Berliner geowiss. Abh.*, **E 9**: 57-71, 4 Abb., 3 Taf.; Berlin.
- GERDES, G., KRUMBEIN, W. E. & REINECK, H. E. (1991): Biolaminations - ecological versus depositional dynamics.- In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. [eds.]: *Cycles and events in stratigraphy*.- 592-607; Berlin (Springer).
- GOTH, K. (1990): Der Messeler Ölschiefer - Ein Algenlaminit.- *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **131**: 143 S., 27 Abb., 9 Tab., 20 Taf.; Frankfurt/M.
- GOTH, K. & WILDE, V. (1989): Der versteinerte Wald von Kilianstädten.- *Natur und Museum*, **119** (7): 211-219, 9 Abb.; Frankfurt/M.
- HAMPE, O. (1994): Neue Erkenntnisse zur permokarbonischen Xenacanthiden-Fauna (Chondrichthyes: Elasmobranchii) und deren Verbreitung im südwestdeutschen Saar-Nahe-Becken.- *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **192** (1): 53-87, 14 Abb.; Stuttgart.
- HAVINGA, A. J. (1971): An experimental investigation into the decay of pollen and spores in various soil types.- In: BROOKS, J. et al. [eds.]: *Sporopollenin*.- 446-478, 12 Abb., 6 Tab.; London & New York (Academic Press).
- HENK, A. (1993): Subsidenz und Tektonik des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland).- *Geol. Rdsch.*, **82** (1): 3-19, 10 Abb.; Berlin.
- HUC, A. Y., LE FOURNIER, J. & VANDENBROUCKE, M. (1990): Northern lake Tanganyika - An example of organic sedimentation in an anoxic rift lake.- In: KATZ, B. J. [ed.]: *Lacustrine basin exploration: Case studies and modern analogs*.- *AAPG Memoir*, **50**: 169-185, 11 Abb.; Tulsa/OK.
- JANAWAY, T. M. & PARNELL, J. (1989): Carbonate production within the Orcadian Basin, northern Scotland: a petrographic and geochemical study.- *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **70** (1-3): 89-105, 13 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.
- JARZEN, D. M. & ELSIK, W. C. (1986): Fungal palynomorphs recovered from recent river deposits, Luangwa Valley, Zambia.- *Palynology*, **10**: 35-60, 2 Abb., 1 Tab., 7 Taf.; Dallas/TX.
- JOSTEN, K. H. (1956): Die Kohlen im Pfälzer Bergland.- *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **84**: 300-327, 10 Abb., 6 Tab., 3 Taf.; Wiesbaden.
- JUNG, G. (1990): Seen werden, Seen vergehen: Entstehung, Geologie, Geomorphologie, Altersfrage, Limnologie und Ökologie. Eine Landschaftsgeschichte der Seen allgemein.- 207 S., 100 Abb., zahlr. Tab.; Thun (Ott).
- KEUPP, H. (1977): Strukturveränderungen in einem eozänen Fischschiefer von Monte Bolca (Oberitalien) durch rezente, endolithische Organismen.- *Natur & Mensch, Jahresmitt. Naturhist. Ges. Nürnberg*, **1977**: 33-41, 17 Abb.; Nürnberg.
- KERP, H. (1990): The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis.- *Palaios*, **5**: 548-569, 5 Abb.; Tulsa/OK.
- KERP, H. & FICHTER, J. (1985): Die Makroflora des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon - Unter-Perm; SW-Deutschland).- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **14**: 159-286, 3 Abb., 19 Tab., 42 Taf.; Mainz.
- KERP, J. H. F. (1982): New palaeobotanical data on the "Rotliegendes" of the Nahe Area (F.R.G.).- *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **56**: 7-14, 3 Abb.; Frankfurt/Main.
- KERP, J. H. F. (1982/83): Aspects of permian palaeobotany and palynology. I. *Sobernheimia jonkeri* nov. gen., nov. sp., a new fossil plant of cycadalean affinity from the Waderner Gruppe of Sobernheim.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **38**: 173-183, 1 Ab., 1 Taf.; Amsterdam.

- KERP, J. H. F. (1988): Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* KRASSER emend. Kerp (Peltaspermaceae) and the form-genus *Rhachiphyllum* KERP (Callipterid foliage).- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **54** (3-4): 249-360, 14 Abb., 11 Taf.; Amsterdam.
- KINZELBACH, R. (1989): Ökologie - Naturschutz - Umweltschutz.- In: NAGL, W. & WUKETITS, F. M. [eds.]: Dimensionen der modernen Biologie.- **6**, 180 S., 29 Abb., 12 Tab.; Darmstadt (WBG).
- LOGAN, B. W., REZAK, R. & GINSBURG, R. N. (1964): Classification and environmental significance of algal stromatolites.- *J. Geol.*, **72** (1): 68-83, 5 Abb.; Chicago.
- PENNINGTON, W., CAMBRAY, R. S., EAKINS, J. D. & HARKNESS, D. D. (1976): Radionuclide dating of the recent sediments of Blelham Tarn.- *Freshwater Biol.*, **6**: 317-331, 7 Abb., 3 Tab.; Oxford.
- REMY, W. & REMY, R. (1977): Die Floren des Erdalters.- 468 S., 248 Abb., 2 Tab.; Essen (Glückauf).
- SAUNDERS, G. W. [coord.] (1980): Organic matter and decomposition.- In: LE CREN, E. D. & LOWE-McCONNELL, R. H. [eds.]: The functioning of freshwater ecosystems.- *Int. Biol. Prog.*, **22**: 341-392, 5 Abb., 15 Tab.; Cambridge (Univ. Press).
- SCHÄFER, A. (1973): Zur Entstehung von Seekreide - Untersuchungen am Untersee (Bodensee).- *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, **1973** (4): 216-230, 6 Abb.; Stuttgart.
- SCHÄFER, A. & STAMM, R. (1989): Lakustrine Sedimente im Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens.- *Z. dt. geol. Ges.*, **140** (2): 259-276, 11 Abb., 3 Tab.; Hannover.
- SCHÄFER, A. & STAPF, K. R. G. (1972): Calcit-"whittings" im Bodensee-Untersee.- *Natur und Museum*, **102** (8): 307-311, 3 Abb.; Frankfurt/M.
- SCHIEHING, M. H. & PFEFFERKORN, H. W. (1984): The taphonomy of land plants in the Orinoco delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **41**: 205-240, 13 Abb., 5 Tab.; Amsterdam.
- SCHIDLOWSKI, M., GOLUBIC, S., KIMBERLEY, M. M., MCKIRDY, D. M. & TRUDINGER, P. A. [eds.] (1992): Early organic evolution. Implications for mineral and energy resources.- 556 S., 256 Abb., 50 Tab.; Berlin (Springer).
- SCHMIDT, E. (1978): Ökosystem See. Das Beziehungsgefüge der Lebensgemeinschaft im eutrophen See und die Gefährdung durch zivilisatorische Eingriffe.- *Biol. Arbeitsbücher*, **12**, 3. Aufl., 171 S., 37 Abb., 28 Tab., 5 Fotos; Heidelberg (Quelle & Meyer).
- SCHNEIDER, J. (1994): Environment, biotas and taphonomy of the Lower Permian lacustrine Niederhäslich limestone, Döhlen Basin, Germany.- *Trans. Roy. Soc. Edinb.: Earth Sci.* [für 1993], **84**: 453-464, 11 Abb.; Edinburgh.
- SHEFFY, M. V. & DILCHER, D. L. (1971): Morphology and taxonomy of fungal spores.- *Palaeontogr., Abt. B*, **133** (1-3): 34-51, 4 Taf.; Stuttgart.
- SHERWOOD-PIKE, M. A. (1988): Freshwater fungi: fossil record and paleoecological potential.- In: GRAY, J. [ed.]: Aspects of freshwater paleoecology and biogeography.- *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **62** (1-4): 271-285, 1 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.
- SOMMER, U. (1994): Planktologie.- 274 S., 117 Abb.; Berlin (Springer).
- SPIKER, R. A. (1980): The importance of depositional sorting to the biostratigraphy of plant megafossils.- In: DILCHER, D. L. & TAYLOR, T. H. [eds.]: Biostratigraphy of fossil plants.- 171-183, 10 Abb.; Stroudsburg/PA (Dowden, Hutchinson & Ross).
- SPIKER, R. A. (1981): The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England.- *Geol. Surv. Prof. Pap.*, **1143**, 69 S., 68 Abb., 7 Tab.; Washington.
- SPIKER, R. A. (1991): Plant taphonomic processes.- In: ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. [eds.]: Taphonomy - Releasing the data locked in the fossil record.- *Topics in Geobiology*, **9**: 71-113, 15 figs., 1 tab.; New York (Plenum).
- STAPF, K. R. G. (1989): Biogene fluvio-lakustrine Sedimentation im Rotliegend des permokarbonen Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland). — *Facies*, **20**: 169-198, 8 Abb., Taf. 56-57; Erlangen.
- STAPF, K. R. G. (1990a): Fazies und Verbreitung lakustriner Systeme im Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland).- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **19**: 213-234, 10 Abb.; Mainz.
- STAPF, K. R. G. (1990b): Einführung lithostratigraphischer Formationsnamen im Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland).- *Mitt. Pollichia*, **77**: 111-124, 2 Abb.; Bad Dürkheim.
- STOLLHOFEN, H. (1994): Synvulkanische Sedimentation in einem fluviatilen Ablagerungsraum: Das basale „Oberrotliegend“ im permokarbonen Saar-Nahe-Becken.- *Z. dt. geol. Ges.*, **145** (2): 343-378, 19 Abb., 1 Tab.; Hannover.
- STOLLHOFEN, H. & STANISTREET, I. G. (1994): Interaction between bimodal volcanism, fluvial sedimentation and basin development in the Permo-Carboniferous Saar-Nahe Basin (south-west Germany).- *Basin Res.*, **6** (4): 245-267, 11 figs., 1 tab.; Oxford.
- TEICHMÜLLER, M. (1982): Fluoreszenzmikroskopische Änderungen von Liptiniten und Vitriten mit zunehmendem Inkohlungsgrad und ihre Beziehungen zu Bitumenbildung und Verkokungsverhalten.- 119 S., 35 Abb., 10 Tab., 5 Taf.; Krefeld.

- TEICHMÜLLER, M., TEICHMÜLLER, R. & LORENZ, V. (1983): Inkohlung & Inkohlungsgradienten im Permokarbon der Saar-Nahe-Senke.- Z. dt. geol. Ges., 134: 153-210, 13 Abb., 8 Tab.; Hannover.
- TRAVERSE, A. (1988): Paleopalynology.- XXIII + 600 S., 193 Abb., 15 Tab., 1 Taf.; Boston (Unwin & Hyman).
- TRAVERSE, A. (1994): Sedimentation of palynomorphs and palynodebris: an introduction.- In: TRAVERSE, A. [ed.]: Sedimentation of organic particles.- 1-8, 1 fig.; Cambridge (Univ. Press).
- VOIGT, E. (1937): Weichteile an Fischen, Amphibien und Reptilien aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales.- Nova Acta Leopoldina, N.F., 5 (27): 113-142, 5 Taf.; Halle/S.
- VOIGT, E. (1938): Weichteile an fossilen Insekten aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale).- Nova Acta Leopoldina, N.F., 6 (34): 1-38, 3 Abb., 7 Taf.; Halle/S.
- WEIGELT, J. (1927): Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung.- 227 S., 28 Abb., 3 Tab., 37 Taf.; Leipzig (M. Weg).
- WESTLAKE, D. F., [coord.] (1980): Primary production.- In: LE CREN, E. D. & LOWE-Mc CONNELL, R. H. [eds.]: The functioning of freshwater ecosystems.- Int. Biol. Prog., 22: 141-246; Cambridge (Univ. Press).
- WILLEMS, H. & WUTTKE, M. (1987): Lithogenese lakustriner Dolomite und mikrobiell induzierte "Weichteil-Erhaltung" bei Tetrapoden des Unter-Rotliegenden (Perm, Saar-Nahe-Becken, SW-Deutschland).- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 174 (2): 213-238, 5 Abb.; Stuttgart.
- WUTTKE, M. (1983): "Weichteil-Erhaltung" durch lithifizierte Mikroorganismen bei mitteleozänen Vertebraten aus den Ölschiefern der >Grube Messel< bei Darmstadt.- Senckenbergiana lethae, 64 (5/6): 509-527, 9 Abb., 2 Taf.; Frankfurt/M.
- WUTTKE, M. (1988): Erhaltung - Lösung - Umbau. Zum Verhalten biogener Stoffe bei der Fossilisation.- In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. [eds.]: Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens.- Senckenberg-Buch, 64: 265-275, 19 Abb.; Frankfurt/M.
- ZOLITSCHKA, B. (1989): Jahreszeitlich geschichtete Sedimente aus dem Holzmaar und dem Meerfelder Maar.- Z. dt. geol. Ges., 140 (1): 25-33, 4 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Hannover.

Anschrift des Autors:

Dr. Andreas Clausing
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum
Domstr. 5
D-06108 Halle (Saale).
e-mail: clausing@geologie.uni-halle.de