

Die Ursprünge der höheren Pflanzen

Michael Wachtler

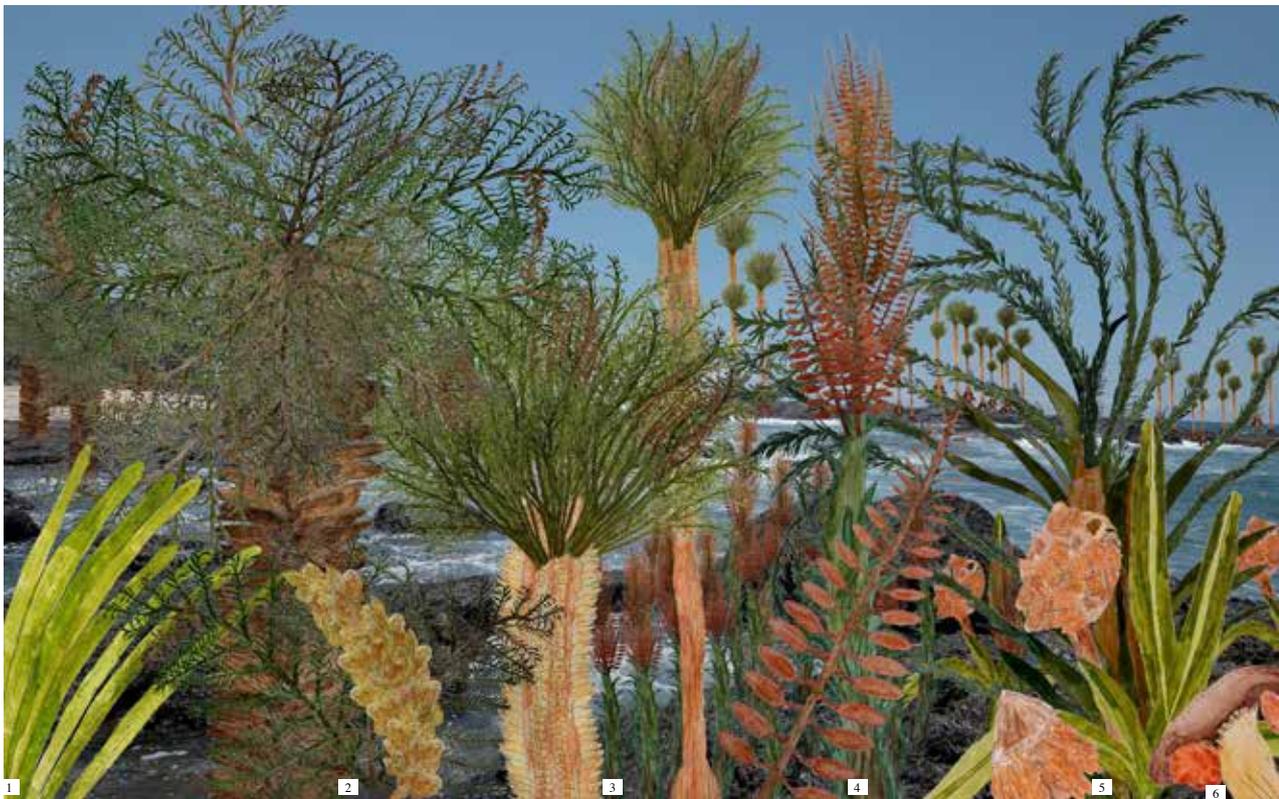
P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy; E-mail: michael@wachtler.com

Mitarbeit: Nicolas Wachtler; E-mail: nicolas@wachtler.com

Eine grundlegende Frage der Paläobotanik besteht darin, Theorien über den Ursprung und die Entwicklung der Krongruppen der verschiedenen Pflanzen zu finden. Im Karbon finden wir heute noch vorkommende Farnfamilien, Bärlappe und Schachtelhalme, ab dem Karbon-Perm-Übergang voll entwickelte und bis in die heutige Zeit verfolgbare Nacktsamer. Erstaunlicherweise erreichten sie schon vor mehr als 300 Millionen Jahren hoch stehende Ausbildungen, welche es plausibel erscheinen lassen, dass ihre gemeinsamen Abspaltungslinien im Devon zu suchen sind. Tatsächlich formte sich im Mitteldevon mit *Eoconifera fuchsii* eine Konifere mit symmetrischer Zweiganordnung, durch Mikroblättchen verhüllte Makrosporangien, sowie Pollenzapfen die klare Tendenzen in Richtung der Araukarien zeigen. Eine nächste Linie mit Nadelbaumcharakter (*Calamophyton primaevum*) und zapfenartigen Pollenorganen mit spärlich angesiedelten Mikrosporangien zeigt in Richtung zweisamiger Nadelbäume, wie sie heute für die Abietaceae oder Pinoideae typisch sind. Eine weitere Gruppe von Protokoniferen, *Schweitzeria enigmatica* mit ausladenden Zweigen und dreisamigen Schuppen entstand, als vermuteter Vorläufer der Gattungen *Cryptomeria*, *Sciadopitys* oder den Sequoien. Ginkgos (*Flabellophyllum divisium*), dürften sich genauso zeitgleich entwickelt haben, als auch die Krongruppen der Cycadeen: *Kraeuselia pohlii* mit zweisamigen heutigen Zamiaceen entsprechendem Habitus, sowie die *Cycas*-Cycadee *Weylandia rhenana* mit einer Vielzahl beidseitig parallel an einer Achse entwickelten Samen. All diese Protogymnospermen, so schwer sie einzuordnen sind, zeigen den wichtigsten Schritt zur Nacktsamerentwicklung auf. Dazu gab es archaische Vorläufer der Farne (*Protopteridium philippae*), der Bärlappgewächse (*Protolopododendron leschii*, *Selaginellites devonianus*) und Schachtelhalmvorfahren: Eine zur heutigen *Equisetum*-Linie (*Archaeoequisetites lindlarensis*) führende, sowie Bärlapp-Schachtelhalme (*Archaeocalamites antiquus*). Weiter zurück in den Unterdevon verschwimmen die Grenzen, dass Hinweise auf heute bestehende Pflanzenfamilien kaum möglich sind.

August 2022

Schlagworte: Mitteldevon, Eifelium, Calamophyton, Weylandia, Protolopododendron, Protopteridium, Protokoniferen



Eine mitteldevonische Gymnospermengemeinschaft (Lindlar vor 390 Mio Jahren)

1. Ein erster Ginkgovorfahre (*Flabellophyllum divisium*); 2. Ein Vorläufer der Araukarien, (*Eoconifera fuchsii*). 3. *Calamophyton primaevum*, ein Urahne der zweisamigen Koniferen; 4. Die Cycadeenvorfahre *Weylandia rhenana* (*Cycas* - mehrsamige Sporophylle) und 5. *Kraeuselia pohlii* (*Zamia*, zweisamige) mit einem Pollenzapfen. Im Hintergrund *Schweitzeria enigmatica*, ein Urahne mehrsamiger Koniferen

Die mitteldevonische Flora-Explosion

1

Die Evolution der Pflanzenwelt im Anfangsstadium zog seit langem die Forscher in den Bann, vermutete man doch, dass sich ab dem Devon ihre Ursprünge und Stammeslinien erkennen ließen. Während es allerdings im Unterdevon noch schwierig ist, überzeugende Hinweise auf spätere Familien abzuleiten, prägte sich ab dem Mitteldevon die Flora so weit aus, dass einigermaßen gefestigte Einordnungen unter heutige Stämme wie die Farne, Bärlappe, Schachtelhalme und Gymnospermen (Koniferen, Ginkgos, Cycadeen) möglich sind. Eine Fundstelle spielt dabei eine besondere Rolle: die Steinbrüche von Lindlar (Nordrhein-Westfalen, Deutschland).

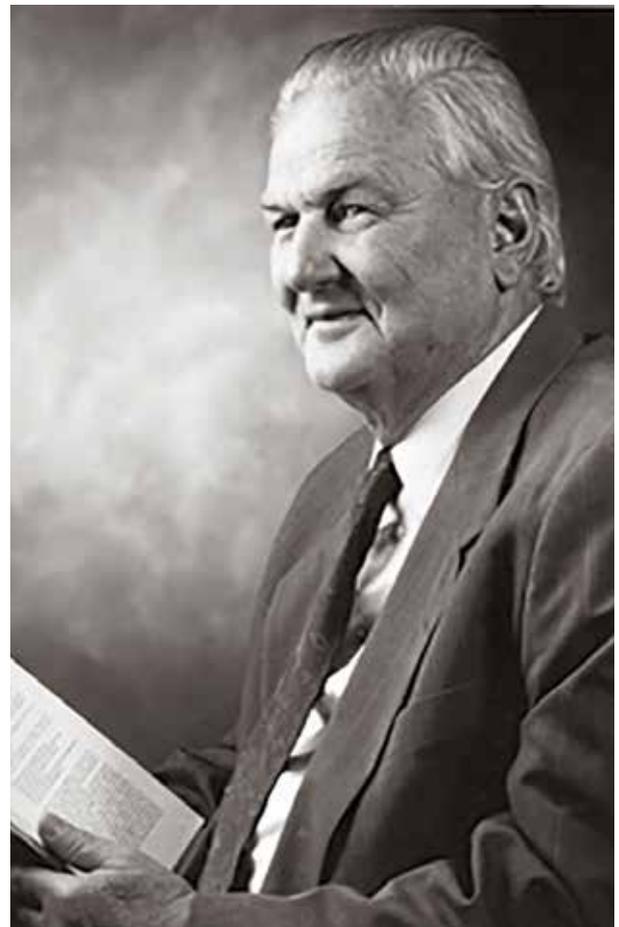
Über Jahrzehnte versuchten Forscher die dortige Flora aufzuarbeiten. Besonders interessant sind dort neben kleinwüchsigen Pflanzen, auch die ersten bekannten baumartigen Gewächse. Allerdings gestaltete sich deren Einordnung nur anhand vorgefundener Zweige oder Stämme als schwierig, während gut erhaltene fertile Teile selten gefunden und dann unansehnlich und deswegen kaum aussagekräftig waren. Erst durch die Jahrzehnte langen Aufsammlungen von Manfred Fuchs, dem es immer wieder gelang, dünne Linsen abzubauen, welche sich durch extrem gute Erhaltungsbedingungen, selbst kleiner Sporangien auszeichneten, konnten die einzelnen Pflanzenteile besser zu einem Gesamtbild verwoben werden. Er überließ dieses Material vor allem den Sammlungen Burkhard Pohl (Großbieberau, Deutschland und Michael Wachtler (Dolomythos-Museum, Innichen, Italien).

Dabei zeigte sich, dass es im Mitteldevon innerhalb kürzester Zeit zu einer extremen Verselbstständigung vieler Flora-Elemente gekommen sein muss. Zeigen doch viele der Mikro- oder Makrosporangien zwar untereinander Ähnlichkeiten, es lassen sich aber viele der heutigen Pflanzenfamilien wie die Gymnospermen, Pteridophyta, Equisetophyta oder Lycopphyta zumindest andeutungsweise ableiten. Die Evolution der Flora muss von Beginn an - nicht nur wesentlich rascher abgelaufen sein - als bisher angenommen, es ergeben sich darüber hinaus einige nicht für möglich gehaltene Querverbindungen. Mögen auch einige der in dieser Publikation vorgestellten Zusammenhänge ausbaufähig sein, bilden sie trotzdem eine Diskussionsgrundlage.

Historischer Überblick

Erste epochale Werke über die Mitteldevon-Floren Deutschlands erschienen zwischen den Jahren 1923 und 1934 aus den Federn der deutschen Paläobotaniker Richard Kräusel und Hermann Weyland (1923, 1925, 1926, 1929, 1932, 1933) in denen sie später so wichtig werdende Pflanzen wie *Calamophyton primaevum* (1925), *Rhacophyton gracilis*, *Thursophyton elberfeldense* (1926) erstbeschrieben.

Nach einem Niedergang der Forschungen im Umfeld des Zweiten Weltkrieges war es vor allem dem deutschen Paläobotaniker Hans-Joachim Schweitzer zu verdanken, welcher nicht nur durch seine Publikationen (1966, 1972, 1973, 1974, 2009) diese Floren weltweit bekannt machte, sondern mit hervorragenden Zeichnungen ein allgemeines In-



Der deutsche Apotheker und Paläobotaniker Hans-Joachim Schweitzer (1928-2007 in Bonn). Er studierte die Devonfloren Deutschlands, nahm aber auch an paläobotanischen Expeditionen nach Svalbard, Jan Mayen, der Bäreninsel, sowie Iran und Afghanistan teil.



Der böhmische Geologe, Mineraloge, Kartograph und Politiker Jan (Johann) Krejčí. Er veröffentlichte relativ unbekannt gebliebene Werke über mitteldevonische Pflanzen aus Böhmen. Foto um 1880

teresse auf die Pflanzenentwicklungen im Devon lenkte. Er erforschte auch als erster den Otto Schiffarth Steinbruch in Lindlar systematisch. Fast das gesamte Fundmaterial wurde dort aus der Mühlenberg-Formation (Mittleres Eifelium, Unteres Mitteldevon) innerhalb einer nur 3 m x 4 m großen und etwa 0.6 m dicken Steinlinse geborgen. Aus diesem Steinbruch beschrieb Schweitzer (1974) *Weylandia rhenana*, ein für ihn enigmatisches Gewächs, sowie *Lycopodites lindlarensis* (1974), wahrscheinlich den Sporangienstand eines Bärlappgewächses darstellend.

Ein nächster Meilenstein erfolgte durch Peter Giesen, der im Jahr 2008 an einem nahe gelegenen Abbau (BGS-Vitar-Steinbruch, (GPS: N 051°01.740, E 007°22.420), zur Gänze erhaltene Stämme von *Calamophyton primaevum* barg. In einer herausragenden Publikation gelang es, drei bisher als verschiedene Gattungen eingeordnete Pflanzenteile (*Calamophyton primaevum*, *Duisbergia mirabilis*, *Hyenia elegans*) als zu einer einzigen Pflanze gehörend zu vereinen (Giesen & Berry, 2013), sowie den Aufbau, des et-

wa 2 Meter Höhe erreichenden Bäumchens grafisch darzustellen.

Übersehen wurden oft die Beiträge (1879, 1880, 1881) des Prager Paläontologen Jan (Johann) Krejčí (1825–1887), welcher aus den böhmischen Lokalitäten Hostin, Hlubočep und Srbsko (heute Hostim, Hlubočepy und Srbsk (Beroun-Bezirk) vermeintlich dem Silur angehörende Pflanzen wie *Protopterium hostinense*, *Sporochnus*, oder *Protol epidodendon scharyanum* beschrieb. Heute wissen wir, dass sie dem mitteldevonischen Givetium angehörten, also etwas jünger als jene von Lindlar waren. Einige der von Krejčí beschriebenen Pflanzen weisen schon aufgrund des relativ geringen Altersunterschiedes Ähnlichkeiten mit jenen aus Lindlar auf, wenn auch Unterschiede erkennbar sind.

Trotzdem setzte ein Kampf um die Nomenklatur ein, denn der slowakische Paläontologe Dionýs Štúr (Dionys Stur, 1827-1893) änderte schon ein Jahr später (1881) viele der Namen, so *Protol epidodendon scharyanum* in *Chauvinia scharyana*, oder *Protopterium hostinense* in *Hostinella hostinensis*. Über die Jahrzehnte wurden weitere Versuche gestartet, ältere Namen zu diskreditieren, doch genauere Analysen zeigen (Matten & Schweitzer, 1982), dass jene von Jan Krejčí eingeführten Klassifizierungen Bestand haben dürften. Zwar gibt es immer wieder Bestrebungen später geborener Autoren, sich mit neu eingeführten Bezeichnungen Ruhm zu verschaffen oder befreundete Paläontologen zu benennen, aber aus Respekt vor den unter wesentlichen schwierigeren Bedingungen stattfindenden geistigen Leistungen der Altvorderen sollte man Bedachtsamkeit walten lassen.

Geologische Einteilung

Das als "ältester Wald der Welt" bezeichnete Lindlar (Giesen & Berry, 2013) lässt zum ersten Mal die Evolution vieler heutiger Stammeslinien erkennen. Die Mühlenberg-Formation (Mitteldevon (Eifelium, vor ca. 390 Mio. Jahren) zeichnet sich durch graue bis bräunlich-gelbe, leicht kalkige, feinkörnige Sandsteine aus. Wellenrippel, sowie weitere Indikatoren periodisch eintretender Sturmereignisse finden sich immer wieder (Giesen & Berry, 2013). Sporadisch wurden dabei ganze Bäume, von der Krone bis zu den Wurzeln begraben, und zwar mit gro-



Der BGS-Vitar-Steinbruch bei Lindlar. Verschiedene Horizonte bestehend aus gelbbrauner, bräunlich grauer, bis hin zu rötlicher oder grünlicher Grauwacke zeichnen ihn aus.



Manfred Fuchs beim Herausarbeiten der Pflanzen. Besonders fundträchtig sind dünne schmale Linsen in grünlicher Grauwacke, wo der Erhaltungszustand am Besten ist.

Bei Wahrscheinlichkeit nicht weit von ihrer ursprünglichen Wuchsposition entfernt. Die besten und am detailreichsten fossilisierten Pflanzen, insbesondere ihrer Fruktifikationen, finden sich in dünnen, meist nur 1-2 cm dicken schlammigen Linsen.

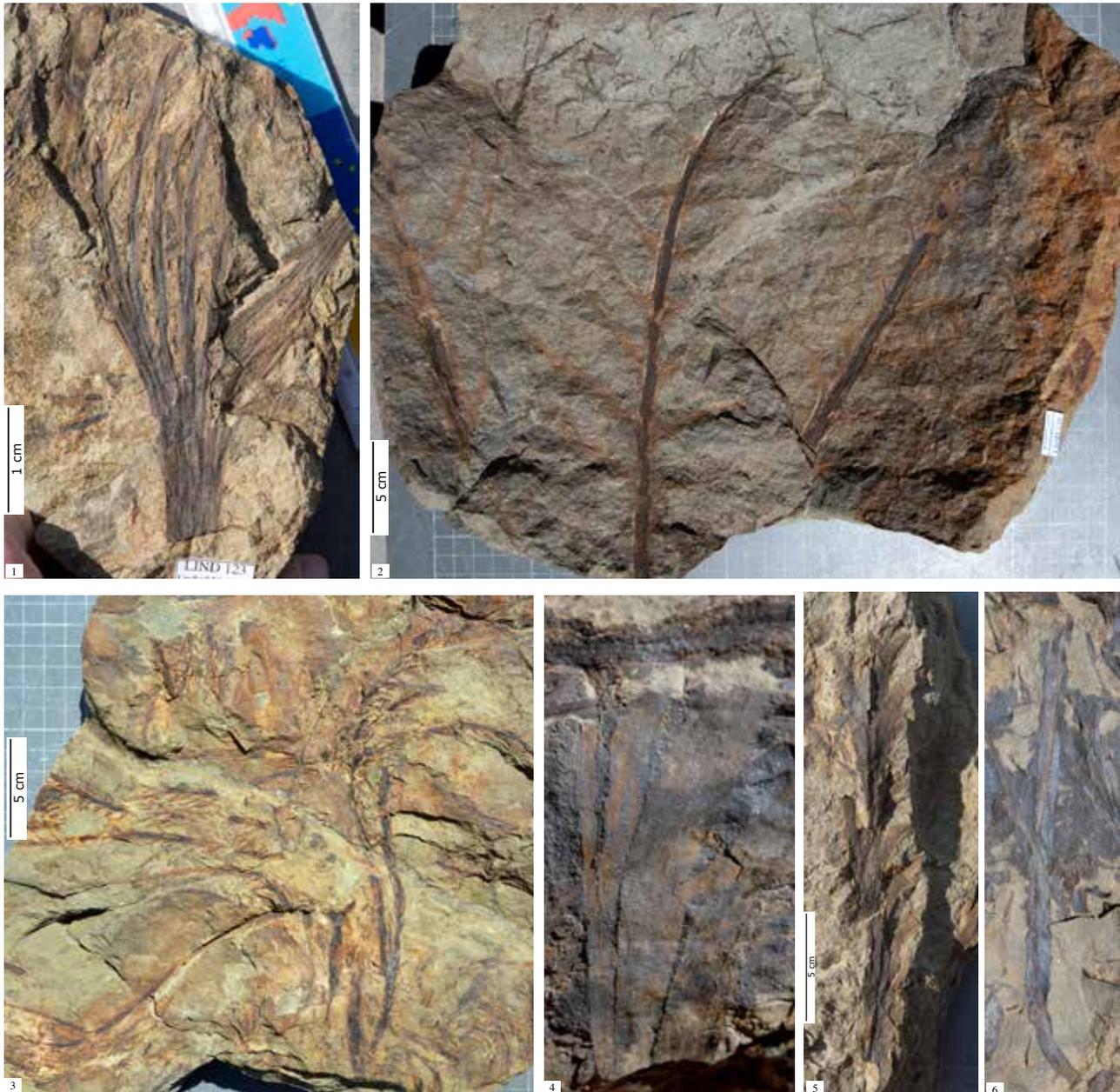
Einen Nachteil allerdings bildete, dass diese Sedimente relativ grobkörnig waren und die kleinsten Details der Fruktifikationen nur selten in genügender Qualität erhalten blieben. Manchmal sind die Sandsteine reich an See-Ililienresten, während andere Wirbellose wie Trilobiten (*Asteropyge punctata*) oder Brachiopoden, sowie Vertebraten wie Placodermata und Acanthodes selten sind (Hartkopf-Fröder & Weber, 2016).

Einige kleinbaumartige Pflanzen aus der Gruppe der Progymnospermen - vor allem *Calamophyton*, *Eoconifera*, sowie *Schweitzeria* dürften schon Größen von bis zu zwei Meter erreicht haben. Neben diesen höher wüchsigen Nacktsamer-Vorfahren, entwickelten sich auch niedriger wachsende, wie Cycadeenvorläufer, aber auch Bärlappgewächse, Schachtelhalme und Farne.

Eine Flora-Explosion im Mitteldevon

Entgegen der Lehrmeinung, dürfte die Abspaltung der unterschiedlichen Gymnospermen (Koniferen, Ginkgos und Cycadeen), genauso wie jene der unterschiedlichen Bärlappe (Lepidodendronales, Selaginellaceae),

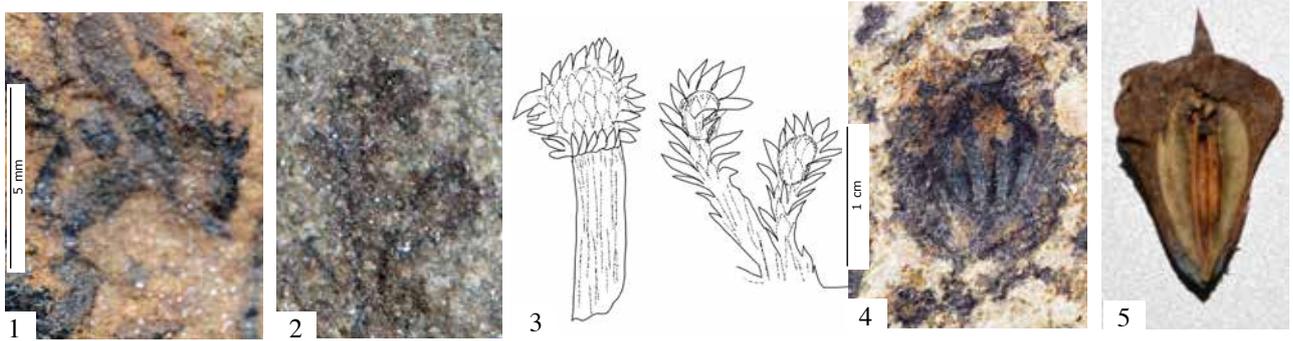
Die Vielfalt der Progymnospermen im Mitteldevon



Was wir über die Blatt- und Zweigbildung der Progymnospermen im Mitteldevon wissen

Wenn wir nicht immer gesicherte Kenntnis haben, welche Makro- oder Mikrosporangien den einzelnen Zweigen zuzuordnen sind, lassen sich die Blattgestalten voneinander unterscheiden. 1. *Calamophyton primaevum* (LIND 123): Es dürfte sich um eine Vorfahrenlinie der Abietaceen und Pinoidea handeln; 2. *Eoconifera fuchsii* (LIND 238). Diese symmetrische Zweiggestalt müsste aufgrund der Strobili in einem Zusammenhang zu den Araukarien stehen; 3. Ausladenden Äste dieser Art dürften eine weitere Konifere darstellen (*Schweitzeria engimatica* (LIND 10); 4. Hin und wieder finden sich fächerartig gegabelte Blätter (*Flabellophyllum divisium*, LIND 195). Sie könnten den Urahnen der Ginkgos bilden; 5. Zungenförmige Wedel in Verbindung mit vielsamigen auf beiden Seite einer Spreite entspringenden Samen *Weylandia rhenana* (LIND 154) könnten in Richtung der *Cycas*-Vorläufer hinweisen. Andere wiederum mit nur zwei Megasporangien pro Samenschuppe könnten Vorläufer der *Zamia*-Cycadeen bilden (*Kraeuselia pohlii*, LIND 242)

Die Entwicklung der Koniferenzapfen vom Mitteldevon bis in die Jetztzeit Die Evolution der Araukarien

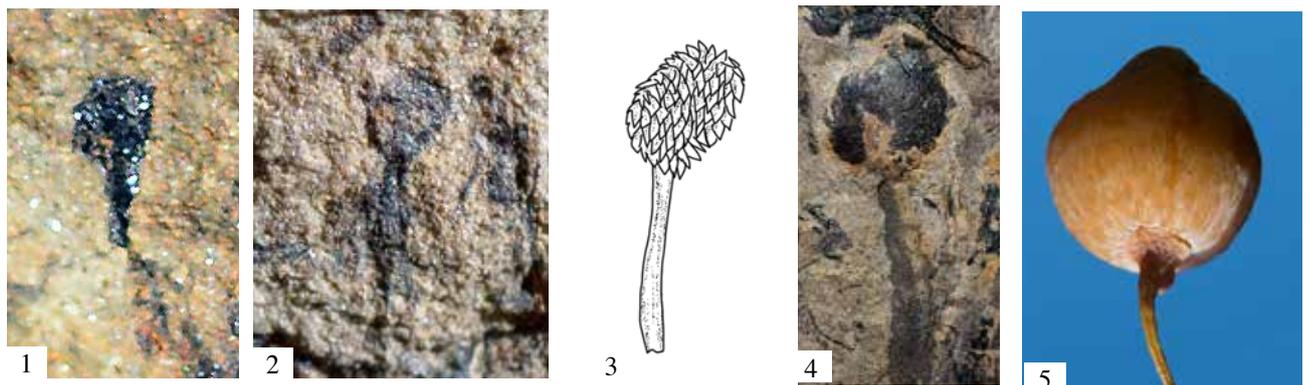


Samenzapfen: 1-3. Im mittleren Devon entwickelten sich von kleinsten Blättern umhüllte Megasporangien (*Eoconifera fuchsii*, LIND 31, LIND 238). 4. Die ersten abgesicherten Araukarien (*Ortiseia*) finden wir vom frühen Perm an (*Ortiseia leonardii*, CUEC 11, später Perm); 5. Heutiger Araukariensame (*Araucaria columnaris*).



Pollenzapfen: 1-3. Im mittleren Devon entwickelten sich Mikrosporophylle mit einer Vielzahl an hängenden Pollenbeuteln (*Eoconifera fuchsii*, LIND 230); 4. Die ersten abgesicherten Araukarien (*Ortiseia*) trugen heutigen Araukarien ähnliche Pollenzapfen und Mikrosporophylle (CUEC 93, PAS 219, *Ortiseia zanettii* später Perm); 5. Heutiger männlicher Zapfen (*Araucaria araucana*).

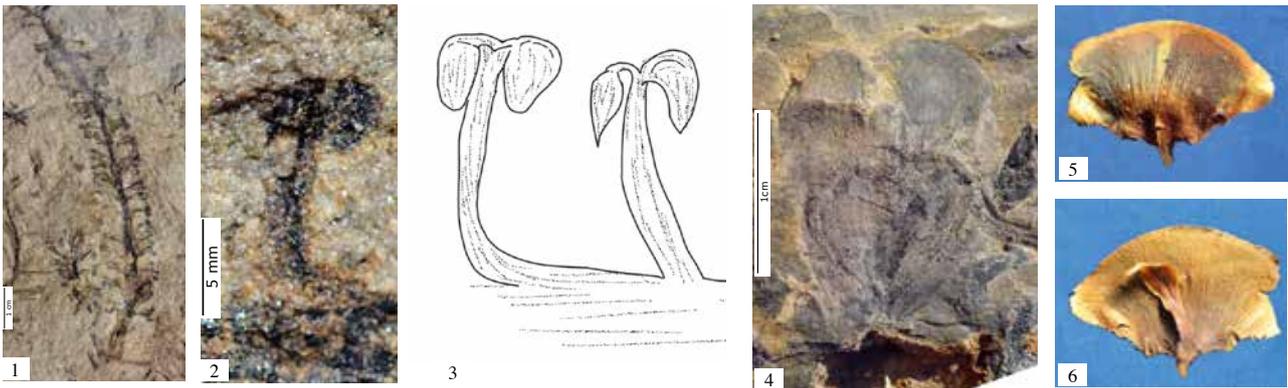
Die Entwicklung der Gymnospermen vom Mitteldevon bis in die Jetztzeit Die Evolution des Ginkgo



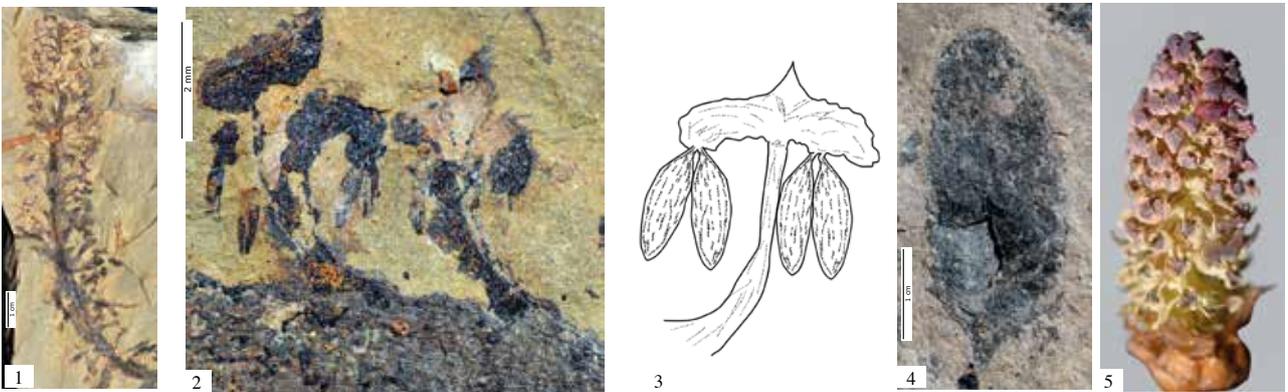
Samenanlagen: 1-3. Schon im mittleren Devon gab es einsamige Megasporangien (*Flabellophyllum divisium*, LIND 03, LIND 225). Feinste Blatthärchen umhüllten die Samen; 4. Die ersten abgesicherten Ginkgos entwickelten sich im Perm (MON 282, *Ginkgoites gasseri*, mittlerer später Perm); 5. Heutiger Ginkgosame.

Dies bedeutet, dass viele Gymnospermen ab dem Mitteldevon ihre eigenen Wege gingen und von da an, kaum evolutive Veränderungen stattfanden.

Die Entwicklung der Koniferenzapfen vom Mitteldevon bis in die Jetztzeit Die Evolution der Abietaceae oder Pinoidea

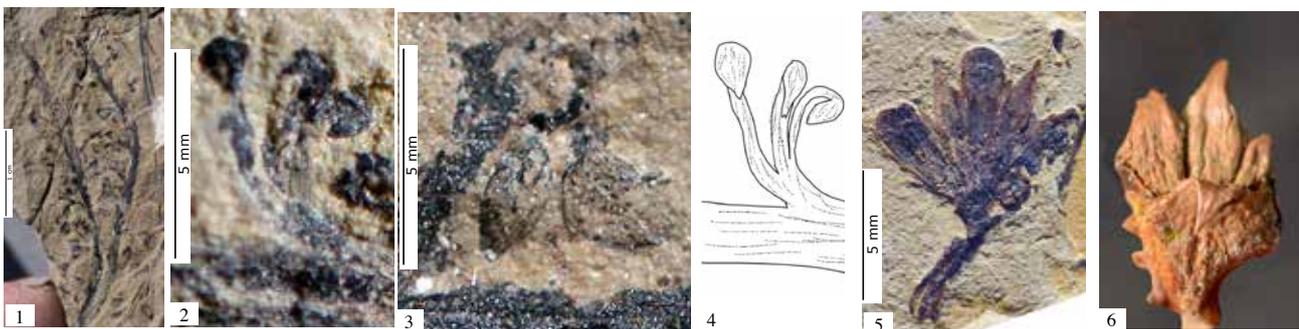


Samenzapfen: 1-3. Im mittleren Devon bildeten sie Samenschuppen mit zwei Megasporangien (*Calamophyton primaevum*, LIND 01). 4. Die ersten abgesicherten Abietaceae entwickelten sich am Übergang Karbon-Perm (COL 143, *Majonica suessi*) früher Perm; 5. Heutige Samenschuppen einer Tanne (*Abies alba*).



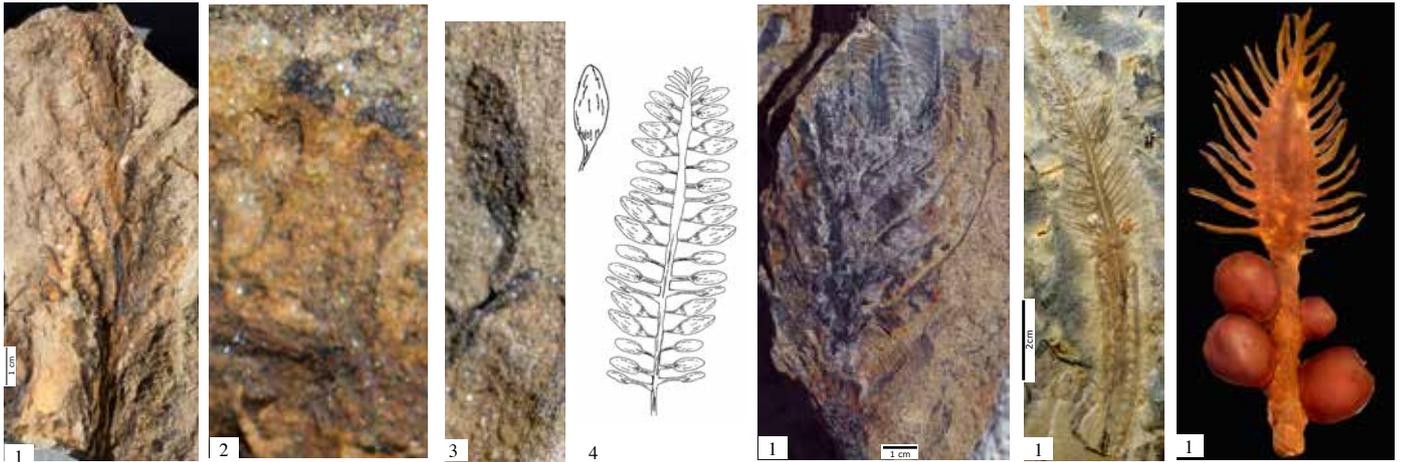
Pollenzapfen: 1-3. Im mittleren Devon entwickelten sich Mikrosporophylle mit bloß zwei an jeder Seite einer Braktee hängenden Pollensäcke (*Calamophyton primaevum*, LIND 16); 4. Ab dem Perm bildete sich ihre heutige Form heraus (MON 301, *Majonica lyellae* später Perm); 5. Pollenzapfen einer Tanne (*Abies alba*).

Die Evolution der mehrsamigen Koniferen

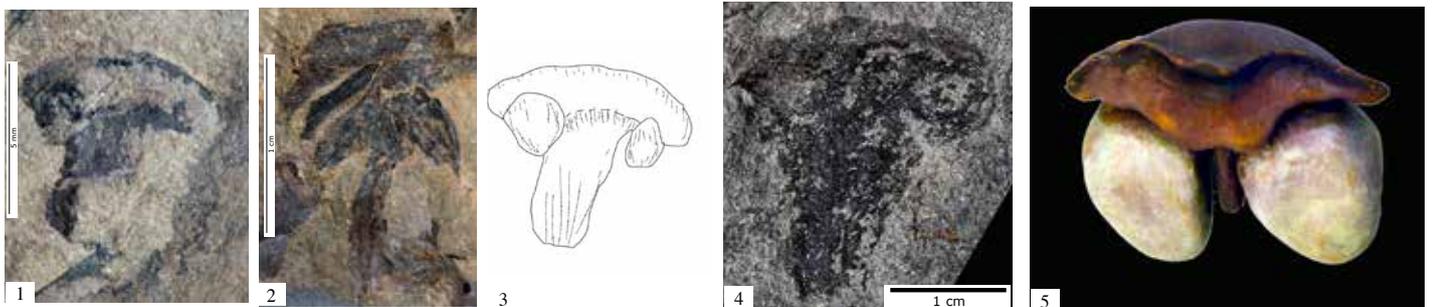


Samenanlagen: 1-4. Im Mitteldevon von Lindlar finden sich mehrsamige Megasporangien pro Samenschuppe (*Schweitzeria enigmatica*, LIND 185). Wenn auch ihre Entwicklung noch nicht voll ausgereift war, weisen ihre Grundzüge in die Gruppe der drei- (5. *Voltzia niederhauseni*, PER 163 Karbon-Perm) bis viele Samen pro Schuppe tragenden Koniferen, wie sie heute noch bei *Cryptomeria* (6), *Sciadopitys*, *Cunninghamia* oder den Sequoien zu finden sind.

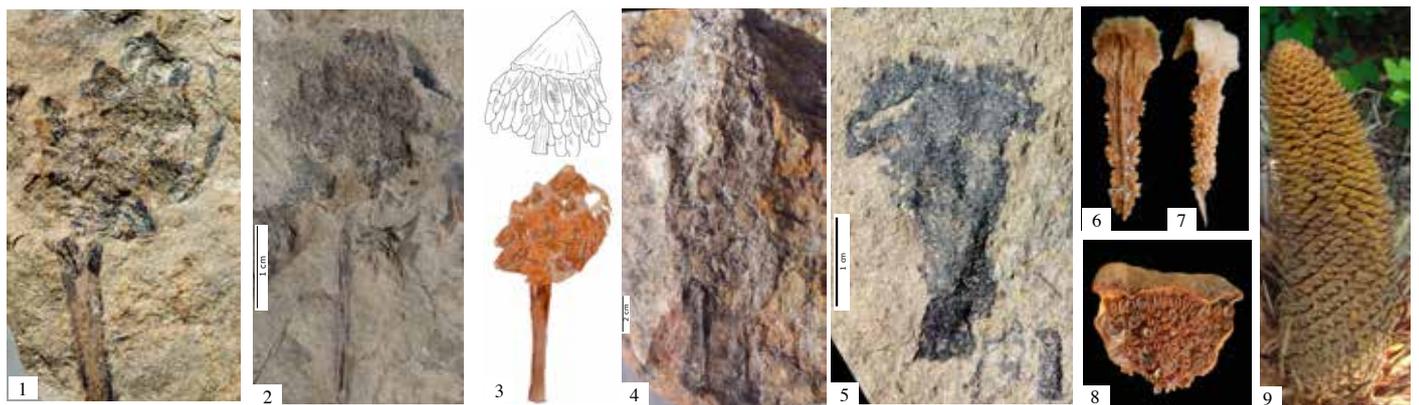
Die Evolution der Cycadeen vom Mitteldevon bis in die Jetztzeit



Cycas-Cycadeen. Samenanlagen: 1-4. Ab dem Mitteldevon finden sich an beiden Seiten einer Spreite aneinandergereihte Samenanlagen (*Weylandia rhenana*, LIND 125, LIND 203). Ab dem Perm und über die Trias finden sich ähnliche Samenanlagen, welche zu Cycas-Ahnen gezählt werden (*Taeniopteris*, *Macrotaeniopteris* KÜH 150, ILS 314). Sie alle dürften die Vorläufer der mehrsamigen Cycas-Cycadeen (*Cycas revoluta*) darstellen.



Zamia-Cycadeen. Samenanlagen: 1-3. Ab dem Mitteldevon finden sich zweisamige Sporophyllstände (*Kraeuselia pohlii*, LIND 76). Sie waren ab dem Perm und über die Trias (4. *Nilssonia*, *Pseudoctenis* KÜH 1424) verbreitet und dürften *Zamia*-Vorläufer (5. *Macrozamia miquelii*) darstellen.



Proto-Cycadeen. Pollenzapfen: 1-3. Ab dem Mitteldevon finden sich primitive Pollenstände aggregiert aus Mikrosporophyllen (*Weylandia rhenana*, *Kraeuselia pohlii*, LIND 75, LIND 243). Sie finden sich über den Perm (4) (PAS 536) und die Trias (5) (PIZF 79) (*Taeniopteris*, *Nilssonia*, *Pseudoctenis*) und ähneln heutigen Cycadeen-Mikrosporophyllen (6-7. *Cycas revoluta*, 8. *Stangeria eriopus*, 9. *Cycas thouarsii*-Pollenzapfen).

Die Evolution der Cycadeen



1-2. Ab dem Mitteldevon finden sich zwei vollkommen unterschiedlichen Urcycadeen. 1-2. Die erste (*Weylandia rhenana*, LIND 182) entwickelte schopfartige vielsamige Fruktifikationen, die zweite 3. *Kraeuselia pohlii* (LIND 242) zwei Samen auf jedem Megasporophyll. Beide stellen somit seit dem Mitteldevon getrennte Familien dar. Ihnen war eigen, dass es sich im Gegensatz zu den heutigen um höher wüchsige Pflanzen mit zungenförmigen, gegabelten Blättern handelte. Diesen Charakter behielten sie zumindest bis in den Perm bei (4-5. *Wachtleropteris valentinii*, Früher Perm). Heute dagegen zeichnen sie sich durch auf gleicher Ebene entwickelnde Wedel aus.

als auch der Farne und Schachtelhalme schon im Devon ihren Ausgang genommen haben. Dies trifft auf einen anderen, nördlich gelegenen Urkontinent, Angara - das heutige Uralgebiet mit Sibirien - selbst für die Bedecktsamer zu. Über die folgenden fast 400 Millionen Jahren erfolgten zwar noch Aufsplitterungen und Verfeinerungen, die Grundstrukturen selbst entwickelten sich aber in einer äußerst kurzen Zeit.

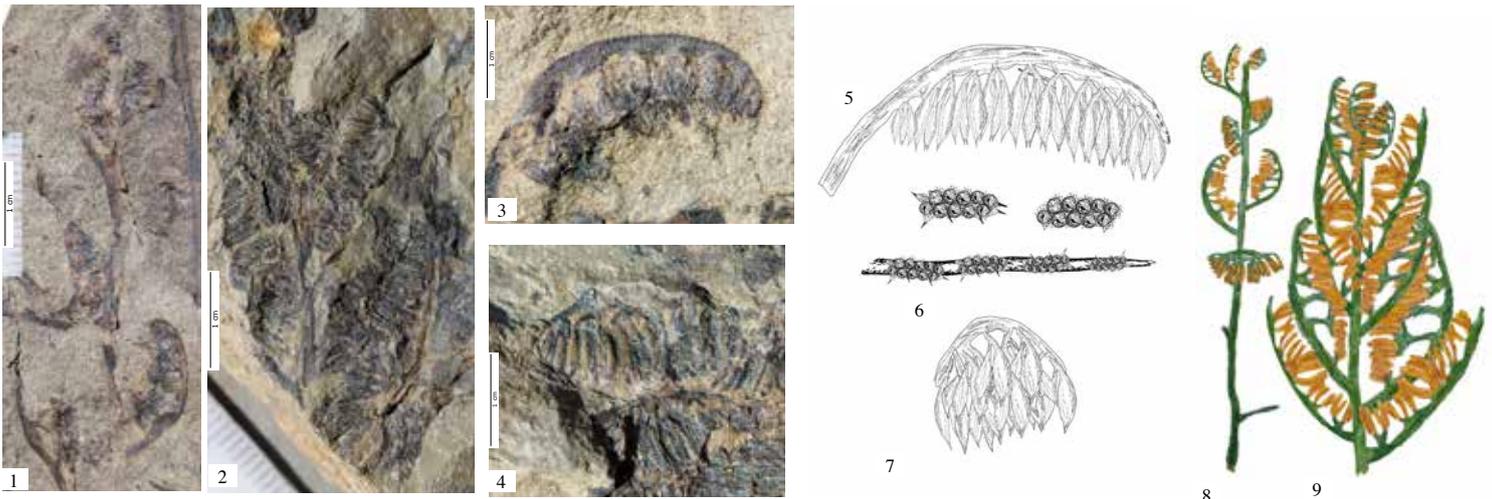
Ab dem Mitteldevon dürfte es zu einer Flora-Explosion wie nie mehr später in der Erdgeschichte gekommen sein. Innerhalb kürzester Zeit diversifizierten selbst Untergruppen wie bei den Koniferen (Araukarien, Abietaceen, aber auch die mehrsamigen Nadelbäume) sowie die Cycadeen. Genauso lässt sich dies bei diversen Farnfamilien wie den Osmundaceen, Cyatheaceen und anderen Gattungen verfolgen. Gewisse, wie die Gymnospermen wurden zu Samenträgern, andere wiederum wie die Farne, Schachtelhalme, teilweise die Bärlappe fanden mit nur einer Art von Sporen ihr Auslangen. Die Entwicklung eines Megasporangiums/Samens dürfte mehrmals unabhängig voneinander erfolgt sein, und zwar bei einigen Bärlapps (*Sigillaria*, *Selaginella*), den Gymnospermen und den Bedecktsamern.

Unterschiedliche männliche und weibliche Zapfen bei den Koniferenvorläufern:

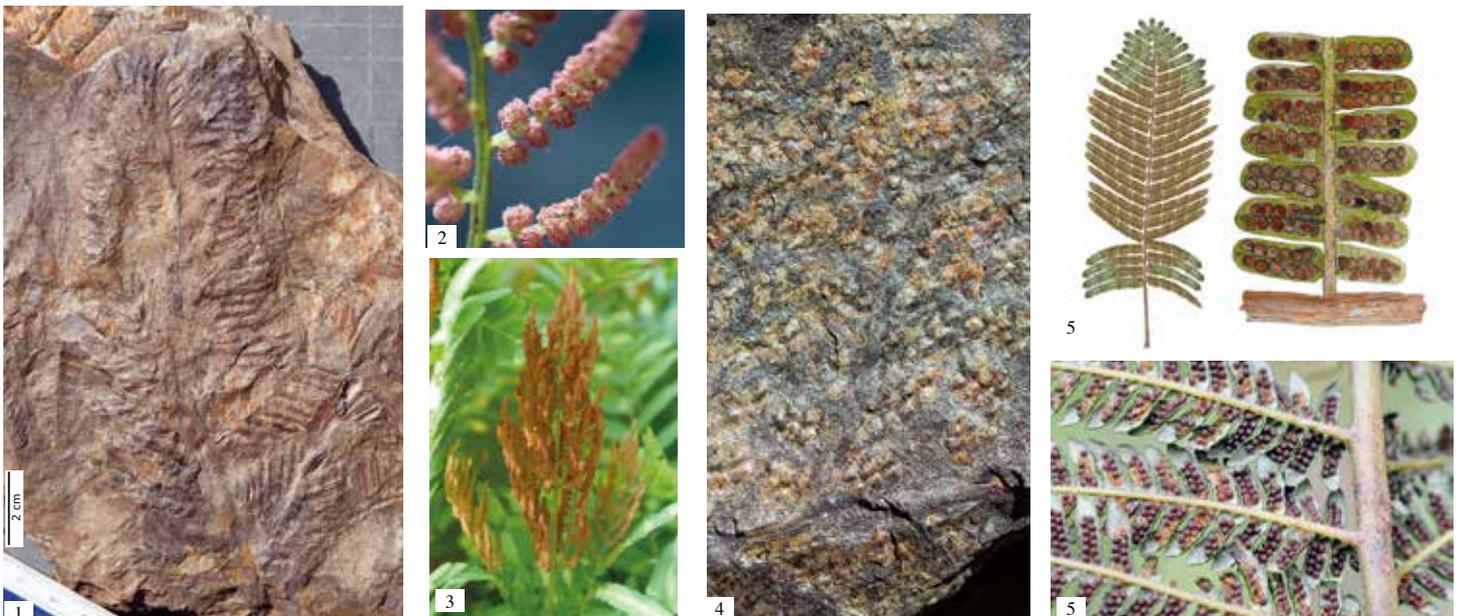
Aufgrund vorgefundener Zweige, männlicher und weiblicher Zapfen sowie unterschiedlicher Mikro- und Makrosporangien müssen sich im Mitteldevon zumindest zwei bis drei verschiedene Protokoniferen entwickelt haben. Rudimentäre Zapfen mit einsamigen Samenschuppen (*Eoconifera fuchsii*), Zapfen mit vielfach hängenden Mikrosporangien, welche verwandtschaftliche Beziehungen mit der permischen Konifere *Ortiseia*, als Vorfahre der Araukarien hinweisen, fanden sich.

Darüber hinaus kommen zweisamige Samenschuppen (*Calamophyton primaevum*), wie wir sie von den Pinoidea oder den Abietaceae kennen, vor. Die Pollenzapfen zeichneten sich durch einige wenige, auch nur zwei Mikrosporangien umfassende Sporophylle aus. Sie dürften einen Vorläuferstatus der permischen Gattungen *Gomphostrobus*, *Wachtlerina* und *Majonica* als Vorläufer der Tannen inne gehabt haben. Es muss noch eine dritte Gattung mit unterschiedlicher Zweiganordnung in Lindlar gegeben haben (*Schweitzeria enigmatica*) deren Einordnung noch nicht zufriedenstellend gelöst ist. Es dürfte sich um einen Vorläufer der im Perm und der Trias weit verbreiteten Votziales gehandelt haben, welche vermutlich in Richtung mehr-

Die Evolution der Farne



Farn-Sporophyllstände im Mitteldevon: In dieser Zeit tauchen erste gerade noch als Farnvorläufer erkennbare Pflanzen auf (*Protopteridium philippae*, LIND 240, LIND 111). Sie sind untereinander zwar ähnlich, trotzdem lassen sich Unterschiede feststellen. Einige dürften sich in Richtung heute vorkommender häufiger Farne, wie z. B. die Baumfarne oder der Marattiales entwickelt haben (1, 5, 6, 8), andere kann man als Vorläufer der Osmunda-Farne betrachten (2, 4, 7, 9).



Farn-Sporophyllstände im Oberkarbon: In dieser Zeit sind einzelne Farnfamilien deutlich ausgeprägt: *Osmundites polymorphus* (1, KRON 198) wobei Ähnlichkeiten zu heutigen erkannt werden können (*Osmunda regalis* 2-3) oder *Cyatheetes alpinus* (4-5, KOEN 273), und die heutige *Cyathea melleri*. Gewisse Grundstrukturen aus dem Devon sind immer noch erkennbar.

samiger Koniferen wie *Cryptomeria*, *Sciadopitys* oder gewisse Zypressen führten. Dass eine Entwicklung in ein- zwei- oder mehrere Samen tragende Schuppen noch nicht abgeschlossen war, belegen variable Zapfenstrukturen.

Erste Cycadeen: Wenn auch mit Zweifeln behaftet, müssen sich die Grundzüge beider heute dominierenden Cycadeen-Familien in einem Anfangsstadium befunden haben. Sa-

menschuppen, sowie Blatteile von *Kraeuselia pohlii* weisen in Richtung der zweisamigen Zamiaaceen (*Stangeria*, *Bowenia*, *Encephalartos*, *Zamia*) und zeigen Ähnlichkeiten mit dem eindeutig als Urpalmfarn zu charakterisierenden frühpermischen *Wachtleropteris*, während die enigmatische *Weylandia rhenana* parallel an beiden Seiten einer sterilen Achse eine Vielzahl von Samen ausbildete. Der apikale Fruchtschopf bestehend aus ei-

Die Evolution der Equisetum-Schachtelhalme



Schachtelalm-Sporophyllstände im Mitteldevon: Aggregierte Strobili, aber auch Stammteile von Lindlar dürften eine Frühentwicklung der *Equisetum*-Schachtelhalmlinie (1,2,3,4,5) darstellen (*Archaeoequisetites lindlarensis*, LIND 17).



Schachtelalm-Sporophyllstände im in der Trias: Die Sporangioophoren von *Archaeoequisetites lindlarensis* weisen Ähnlichkeiten mit *Equisetites (arenaceus)* aus der Trias auf (1, 2, 3). Auch die heutigen *Equisetum*-Schachtelhalme, lassen noch Grundzüge aus dem Devon erkennen (*Equisetum arvense*, 4, 5, 6)

ner Vielzahl von Megasporophyllen ähnelte den permo-triassischen *Taeniopteris*- oder *Makrotaeniopteris*-Cycadeen oder der heutigen Gattung *Cycas*.

Ginkgovorfahren: Es muss im Mitteldevon schon zur Erstentwicklung der Ginkgos gekommen sein. Geteilte, verlängerte Blätter (*Flabellophyllum divisium*) weisen darauf hin. Einsamige Beeren an einem kurzen Stängel, nicht selten in Lindlar vorgefunden, könnten dazu gehören.

Vorläufer der Farne: Besonders bei den Farnen lässt sich anhand der Funde von Lindlar gut beobachten wie sich aus dichotomen Blattfortsätzen (*Protopteridium philippae*) im Laufe des Oberdevon (*Rhacophyton*) die Fiederchen entwickelten. Höher entwickelt waren von Anfang an die Sporangienstände, wobei es schon im Mitteldevon von Lindlar Hinweise aufgrund aggregierter Sporophyllstände in Richtung der Osmundaceen, aber auch loser Anordnungen in Richtung der Baumfarne oder anderer Farnfamilien gibt.

Vorläufer der Schachtelhalme: Da es über den gesamten Karbon-Perm nicht gelang die beiden unterschiedlichen - so genannten - Schachtelhalmgattungen *Equisetites* und *Calamites* in Verwandtschaftsverhältnisse oder Abzweigungslinien zu bringen, müssen diese wohl schon ab dem Mitteldevon getrennte Wege eingeschlagen haben. Dies bedeutet, dass die Gerüststruktur bestehend aus zusammengewachsenen Einzelästen, welche sich teleskopartig in die Höhe rankten zweimal unabhängig voneinander erfunden wurde. Hinweise über vollkommen getrennte Linien gibt es aufgrund der Strobili von *Archaeoequisetites lindlarensis* mit seinen zu mehreren an der Unterseite eines Sporangienträgers sitzenden Sporenbehälter, sowie bei *Archaeocalamites antiquus*, welcher Grundzüge der später im Karbon so dominierenden Calamiten aufwies. *Archaeocalamites* scheint nähere verwandtschaftliche Beziehungen mit den Bärlappgewächsen wie *Protolepidodendron* zu haben, während *Archaeoequisetites* in eine Nähe mit den Farnvorläufern (*Protopteridium*) oder den Progymnospermen zu rücken ist.

Vorläufer der Bärlappgewächse: Anders muss sich die Entwicklung der Lycopoden vollzogen haben. Die Sporenbehälter sitzen in den Achseln endständiger Ähren, was bei den in Lindlar vorkommenden zwei Bärlappgewächsen *Protolepidodendron leschii* und

Selaginellites devonianus nachweisbar ist. Im Mitteldevon handelte es sich noch um kleine, kriechende Pflanzen, welche sich im Laufe des Karbon zumindest bei *Lepidodendron* zu Riesenbäumen entwickelten. Die Frage warum gewisse Bärlappgewächse wie *Selaginellites* von Anfang an heterospore Fruktifikationen bildeten, während *Protolepidodendron* homospor, also mit nur einer Art von Sporen ihr Auslangen fand, müsste weiter studiert werden.

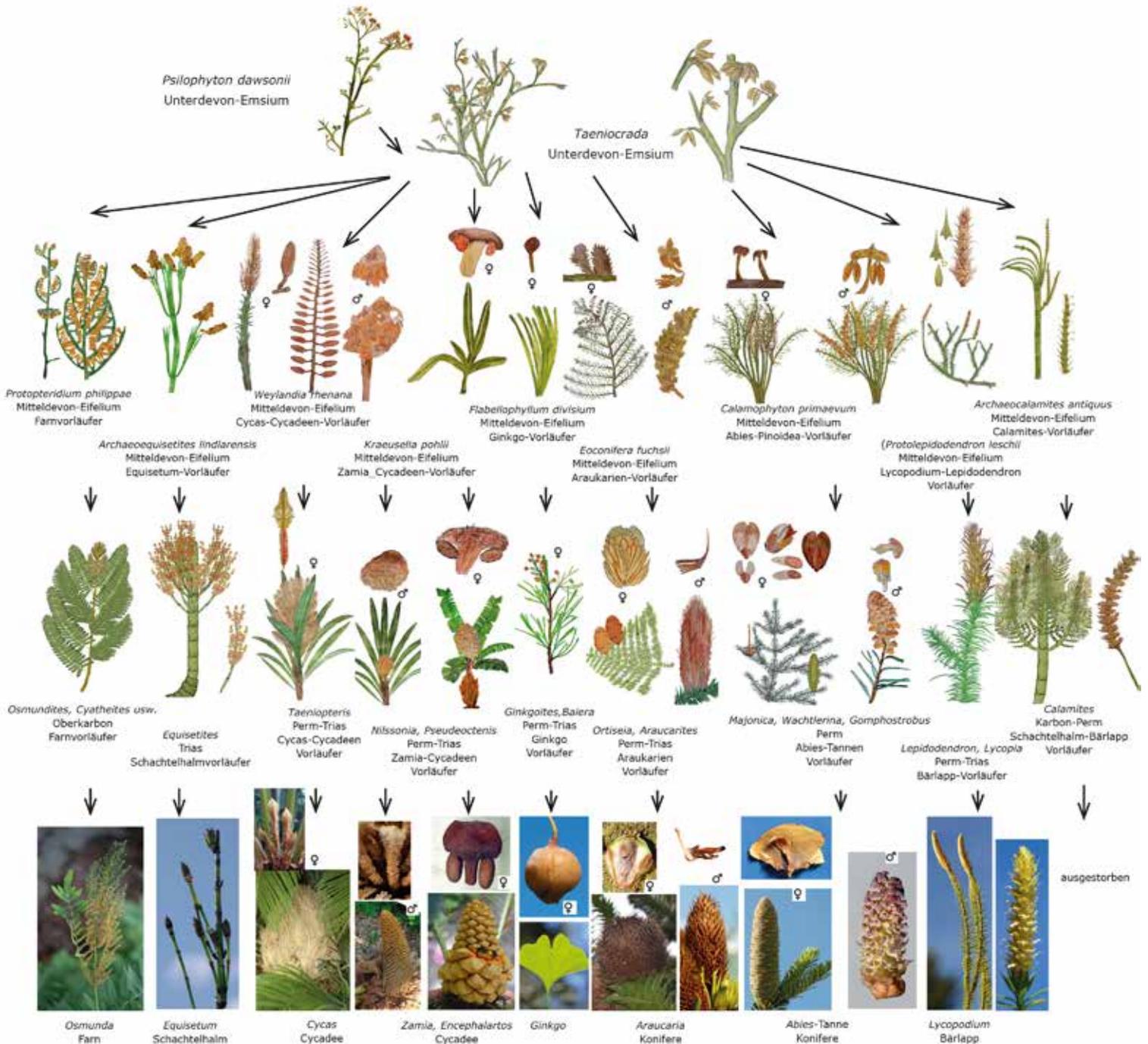
Nicht geklärt ist im Devon von Lindlar die Rolle und Entwicklung der im Karbon so weit verbreiteten Sigillarien, mit ihren fast an die Samenanlagen der Gymnospermen heranreichenden Evolutionshöhe oder die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Lycopoden und anderen Pflanzenfamilien.

Eventuelle verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Großfamilien: Öfters wurden Vermutungen geäußert, dass von einem Urahn der mehrsamigen Cycas-Cycadeen durch eine Reduktion die anderen heutigen zweisamigen Gattungen (*Zamia*, *Encephalartos* usw.) sich abspalteten, oder dass die Araukarien-Koniferen die ursprünglichste Nadelbaumgattung darstellte. Oder dass die Marattiales die primitivste Farn-gattung darstellten. Nachdem sich herausstellte, dass es an der Karbon-Perm-Grenze voll entwickelte Araukarien (*Ortiseia*), Abietaceen (*Gomphostrobus*, *Wachtlerina*, *Majonica*), mehrsamige Koniferen (*Voltzia*) und es auf dem Angara-Paläokontinent (heute Ural und Sibirien) gleichzeitig neben den ursprünglichsten Angiospermen weitere Urkoniferenlinien gab (*Kungurodendron*, wohl ein Vorfahre der Fichtengewächse oder *Taxodiella*-Zypressen), und darüber hinaus voll entwickelte Ginkgos und Cycadeen existierten, müssen andere Erklärungen für die erste Entwicklung und Abspaltung dieser Pflanzen gefunden werden. Dies gilt genauso für die Schachtelhalmgattungen *Calamites* und *Equisetites* mit deren vollkommen verschiedenen Sporangienstände.

Im Grunde bleibt keine andere Erklärung, als dass sich alle heute existierenden Pflanzenfamilien inklusive der Bedecktsamer zwischen dem Devon und Karbon entwickelten oder noch augenscheinlicher schon im Devon sich die Krongruppen der gesamten Flora herausbildeten. Damit werden alle Versuche von späteren Abspaltungslinien hinfällig und es bleibt nur die Fragestellung von Seitenlinien oder einiger Aufspaltungen im Pflanzenreich.

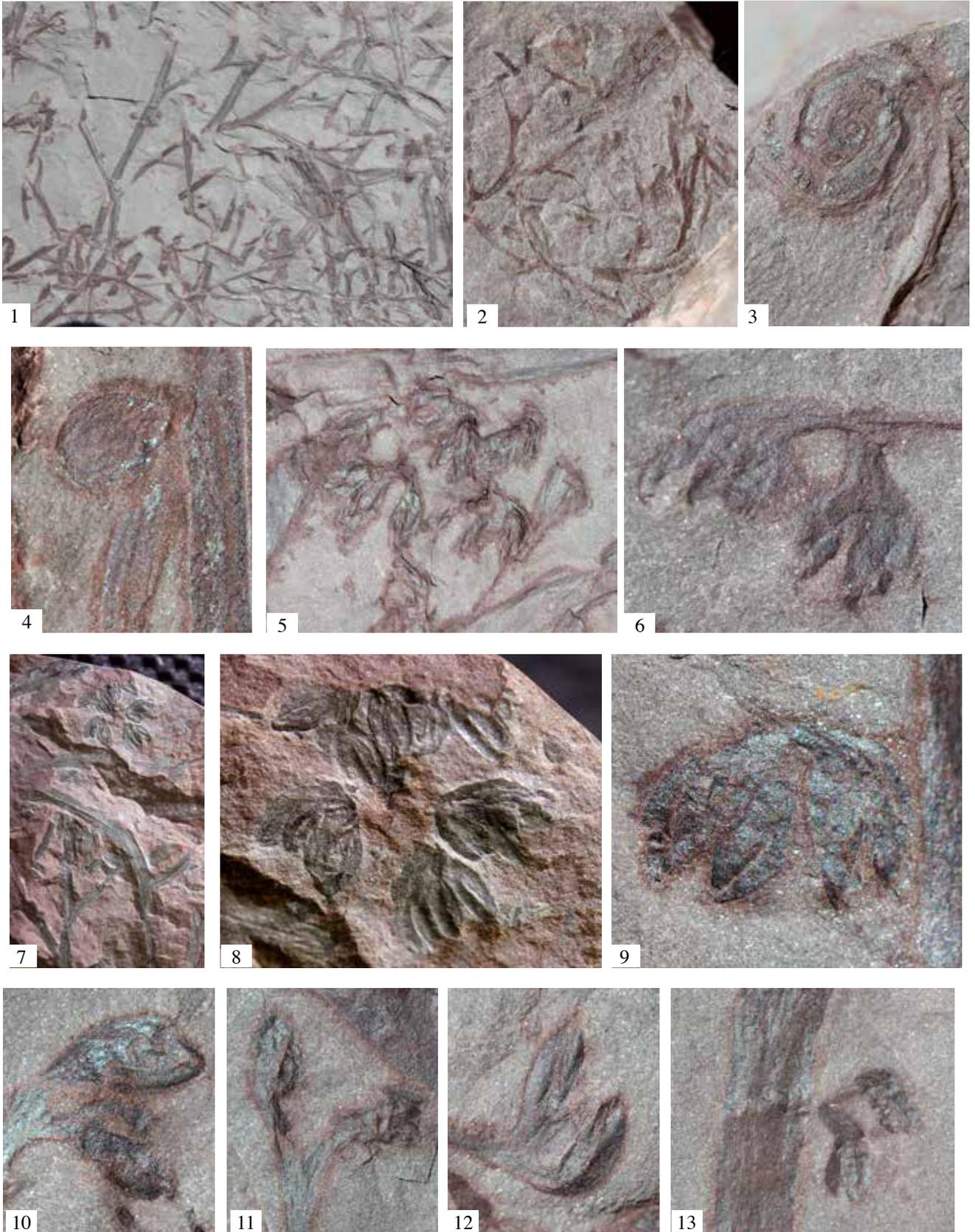
Die mitteldevonische Flora-Explosion

Im Mitteldevon kam es zur plötzlichen Ausbildung sowohl der Gymnospermen mit ihren vielfältigen Samenanlagen wie die Koniferen, Cycadeen und Ginkgos, als auch der Farnfamilien, der Schachtelhalme, Bärlappe, sowie der Bärlapp-Schachtelhalme (*Calamites*). In den folgenden 390 Millionen Jahren gab es nur mehr unwesentliche Veränderungen.



Die Evolution der Pflanzen ab dem Devon

Ist es im Unterdevon (Emsium, vor etwa 400 Mio Jahren) mit Pflanzen wie *Psilophyton* oder *Taenioocrada* noch nicht möglich, Hinweise zu finden, welche heutigen Familien sich ableiten ließen, kann man ab dem Mitteldevon (Eifelium, vor 390 Mio. J.) schon klar heutige Pflanzenfamilien, sowohl der Samen tragenden, homosporen oder jene mit Baumcharakter erkennen.



Die Pflanzenentwicklung im Unterdevon. In der Klerf-Formation (Unterdevon, höchstes Unter-Emsium, vor mehr als 400 Mio Jahren) der Olkenbacher Mulde (SE-Eifel, Rheinland- Pfalz, SW-Deutschland) finden sich Pflanzen, welche für gewöhnlich als *Taeniochrada longisporangiata* eingeordnet werden. Sie weisen primitive Verzweigungen auf (1). Allerdings müssen damals schon die Bärlappgewächse eigene Wege gegangen sein (2). Es finden sich schon eingerollte Blätter (3), und verschiedene Sporophyllarten (4-13), sodass sie unter mehrere Arten oder Gattungen einzuordnen wären (Sammlung Dolomythos, Sammlung Pohl, Gesammelt von Manfred Fuchs).

Die schnelle Diversifizierung der Farne im Mitteldevon



Zwar wurden alle Protofarne als *Protopteridium philippae* eingeordnet. Sie zeigen aber schon leichte Abwandlungen. Eine Ausprägung entwickelte schon flächige Wedel (LIND 249, LIND 106), eine andere schlanke (LIND 240), eine dritte näherte sich den Osmundaceen (LIND 111). Die Unterschiede reichen aber noch nicht aus, um daraus drei Arten zu machen, sondern man sollte sie als Krongruppe einer später stattfindenden Vielfalt betrachten.

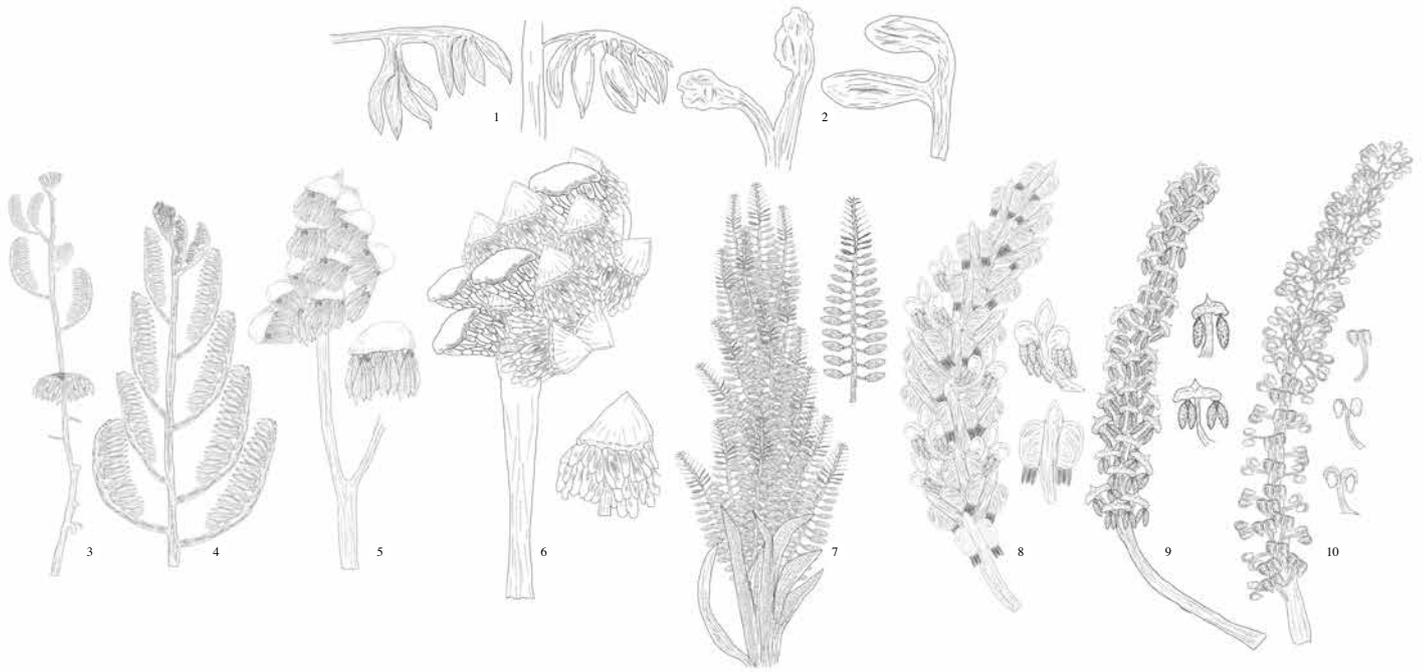
Die mitteldevonische Bärlapp-Vielfalt



Eine mitteldevonische Bärlappgemeinschaft (Lindlar vor 390 Mio Jahren)

Links der Bärlappschachtelhalm (*Archaeocalamites antiquus*; **Mitte** der Lycopode *Selaginellites devonianus*; **Rechts** der Bärlapp *Protolepidodendron leschii*;

Eine eigenartige Pflanzenentwicklung vom Unterdevon zum Mitteldevon



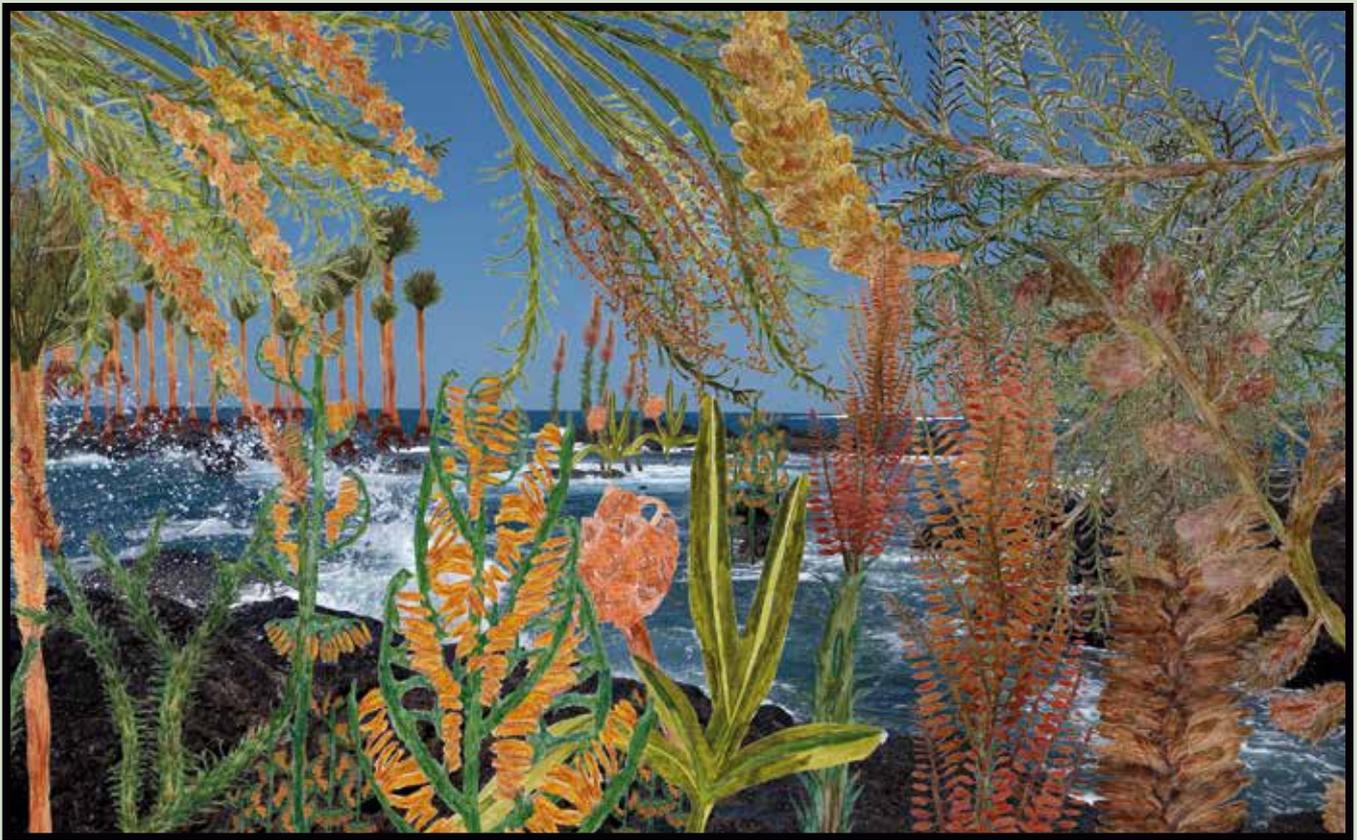
Im Unterdevon, vor mehr als 400 Mio Jahren, gab es rudimentäre Mikrosporangien (1), sowie Versuche Makrosporangien zu bilden (2). Sie wurden unter dem Gattungsnamen *Taenioocrada* zusammengefasst. Innerhalb eines kurzen Zeitraumes von zehn Millionen Jahren erfolgte in Richtung Mitteldevon eine komplette Veränderung der Vegetation. In vielen Abwandlungen entstanden mit einer Art von Sporen auskommende Farnvorläufer wie *Protopteridium philippae* (3-4), Schachtelhalme (5. *Archaeoquisetites lindlarensis*), aber auch Samenpflanzen wie Cycadeen-Vorfahren (*Weylandia rhenana*, 6. männlich, 7. weiblich), auch erste Koniferen 8. Pollenzapfe, *Eoconifera fuchsii*, Araukarienvorfahre, *Calamophyton primaevum*, Abietaceae oder Pinoidea-Vorfahre, 9. Pollenzapfe, 10. Samenzapfe. Nicht im Bild sind erste Ginkgos, sowie Lycopoden. Die Mikro-Megasporangien-Entwicklung dürfte unabhängig auch noch bei den Bärlapp-Gewächsen sowie den Bedecktsamern entstanden sein.

Literatur

- Giesen, P., Berry, C. M., 2013. Reconstruction and growth of the early tree *Calamophyton* (Pseudosporochnales, Cladoxyllopsida) based on exceptionally complete specimens from Lindlar, Germany (Mid-Devonian): organic connection of *Calamophyton* branches and *Duisbergia* trunks. – International Journal of Plant Sciences, 174: 665-686
- Krejčí J., 1879. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. Vorgetragen am 4. April 1879, Sitzungsberichte der k. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften (*Proto-Lepidodendron Scharyanum* Kr. Prot)
- Krejčí, J., 1880. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. K. Böhm. Ges. Wiss., Prag Sitzungsber. 1879 p. 201-204
- Krejčí, J., 1881. Über ein neues Vorkommen von Landpflanzen und Fucoïden in der böhm. Silurformation. K. Bohm. Ges. Wiss., Prag Sitzungsber. 1881 p. 68-69
- Kräusel, R., Weyland, H., 1923. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. – Senckenbergiana, 5: 154–184; Frankfurt a. M.
- Kräusel, R., Weyland, H., 1926. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, 40, Frankfurt a. M. 115-155
- Kräusel, R., Weyland, H., 1929. Beiträge zur Devonflora III.— Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.,41:315–360; Frankfurt a. M.
- Kräusel, R., Weyland, H., 1932. Pflanzenreste aus dem Devon II. – Senckenbergiana,14:185–190;Frankfurt a. M.
- Kräusel, R., Weyland, H., 1934. Pflanzenreste aus dem Devon VI, VII., Senckenbergiana,16:161–175; Frankfurt a. M.
- Kräusel, R., Weyland, H., 1938. Neue Pflanzenfunde im Mitteldevon von Elberfeld. Palaeontographica Abt.

B,83:171–195;Stuttgart

- Kräusel, R., Weyland, H., 1940. Die Gattung *Protoplepidodendron* Krejčí, Senckenbergiana, 22: 6–16; Frankfurt a. M.
- Kräusel, R., Weyland, H., 1960. Drei neue Pflanzen aus dem Devon. Palaeontographica, B107: 65-82
- Schweitzer, H.-J., 1966. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 1. Lycopodiinae. – Palaeontographica, B118: 93-112
- Schweitzer, H.-J., 1972. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 3. Filicinae – *Hyenia elegans* Kräusel & Weyland. – Palaeontographica, B137: 154- 175.
- Schweitzer, H.-J., 1973. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 4. Filicinae – *Calamophyton primaevum* Kräusel & Weyland. – Palaeontographica, B140: 117-150
- Schweitzer, H.-J., 1974. Zur mitteldevonischen Flora von Lindlar (Rheinland). – Bonner paläobotanische Mitteilungen, 1: 1-9
- Schweitzer, H.-J.,. 1983. Die Unterdevonflora des Rheinlandes 1. Teil. – Palaeontographica, B189: 1- 138
- Schweitzer, H.-J., 1990 Pflanzen erobern das Land. Kleine Senckenberg-Reihe Nr. 18, ISBN 10: 3924500592
- Schweitzer, H.-J., 2009. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 5. Gesamtübersicht.. Palaeontographica, B281: 111-141
- Stur, D. 1881. Die Silur-Flora der Etage H-h in Böhmen. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, LXXXIV. Band, 1. Verlag A. Hölder, Wien



Die mitteldevonische Flora-Explosion

Michael Wachtler und Nicolas Wachtler

Eine grundlegende Frage der Paläobotanik besteht darin, Theorien über den Ursprung und die Entwicklung der Krongruppen der verschiedenen Pflanzen zu finden. Im Karbon finden wir heute noch vorkommende Farnfamilien, Bärlappe und Schachtelhalme, ab dem Karbon-Perm-Übergang voll entwickelte und bis in die heutige Zeit verfolgbare Nacktsamer. Erstaunlicherweise erreichten sie schon vor mehr als 300 Millionen Jahren hoch stehende Ausbildungen, welche es plausibel erscheinen lassen, dass ihre gemeinsamen Abspaltungslinien im Devon zu suchen sind. Tatsächlich ereignete sich im Mitteldevon eine Flora-Explosion wie nie mehr sonst in der Erdgeschichte. Innerhalb einer kurzen Zeitspanne bildeten sich alle Nacktsamer wie Koniferen, Ginkgos oder Cycadeen heraus. Dazu gab es noch die archaische Vorläufer der Farne, der Bärlappgewächse, sowie Schachtelhalmvorfahren: Weiter zurück in den Unterdevon verschwimmen die Grenzen, dass Hinweise auf heute bestehende Pflanzenfamilien kaum möglich sind.

Mit 300 Fotos und Zeichnungen. 49.00 Euro, 72 Seiten

www.dolomythos.com mail: info@dolomythos.com

Herausgeber: Dolomythos-Museum, 39038 Innichen, P. P. Rainerstr. 11 (BZ) Südtirol, Italien
Registrierung 36542 vom 24/04/2021. Verantwortlicher Redakteur: Michael Wachtler. Druck: Dialog GmbH Brixen (BZ) ISSN 3654-2404. August 2022

Wachtler, M. 2022. Die Ursprünge der höheren Pflanzen. In: Die mitteldevonische Flora-Explosion, S. 1-16. Dolomythos-Museum, 39038 Innichen, (BZ) Italy

