

Die mitteldevonische Flora-Explosion

Michael Wachtler

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

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

Die mitteldevonische (Eifelium) Flora von Lindlar (Nordrhein-Westfalen, Deutschland) nimmt eine überragende Stellung in der Entwicklung der Pflanzenwelt ein. Zum ersten Mal erleben wir bäumchenförmige Protokoniferen wie *Calamophyton primaevum*, mit zweisamigen Brakteen, und spärlich angesiedelten Mikrosporangien auf zapfenähnlichen Gebilden ähnlich heutigen Tannen oder Kiefern. Dazu kommt *Eoconifera fuchsii* n. gen. n. sp., mit symmetrischer Zweiganordnung, sowie durch Mikroblättchen verhüllte Makrosporangien, die klare Tendenzen in Richtung der Araukarien zeigen. Dies trifft auch auf typisch araukaroide Mikrosporophylle zu. Eine weitere Gruppe von Protokoniferen, *Schweitzeria enigmatica* n. gen. n. sp. mit ausladenden Zweigen hatte sich entwickelt. Ihre vielsamigen Sporophylle, wie sie über den Perm und die Trias bei den Voltziaceen bekannt sind, finden sich heute bei *Cryptomeria*, bei *Sciadopitys* oder den Sequoien. Dazu gab es aufgrund ihrer Blattgestalt vermutlich erste Ginkgos (*Flabellophyllum divisum* n. gen. n. sp.). Zwei Familien aus der Krongruppe der Cycadeen dürften vorhanden gewesen sein: *Kraeuselia pohlii* n. gen. n. sp. mit zweisamigen, heutigen Zamiaceen entsprechendem Habitus, sowie die Cycas-Cycadee *Weylandia rhenana* mit einer Vielzahl beidseitig parallel an einer Achse entwickelten Samen. Sie alle zeichneten sich durch deutlich getrennte Samen- und Pollenorgane aus, wobei diese zapfenartige Formen erreichten. Die Entwicklung der Farne wurde mit *Protopteridium philippae* n. sp. eingeleitet, und gleichfalls jene der Schachtelhalme mit den Vorfahren der heutigen *Equisetum*-Linie (*Archaeoequisetites lindlarensis* n. gen. n. sp.), und *Archaeocalamites antiquus* n. sp. Die Bärlappgewächse (*Protolepidodendron leschii* n. sp., *Selaginellites devonianus* n. sp.) können mit später folgenden Gattungen verglichen werden. In der Flora von Lindlar erleben wir interessanterweise somit die Krongruppen vieler heutiger Pflanzenfamilien.

August 2022

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



Eine mitteldevonische Pflanzengesellschaft (Lindlar vor 390 Mio Jahren)

1. Ein Urahne der Abietaceae oder Pinoidea mit Pollen- und Samenzapfen (*Calamophyton primaevum*); 2. Ein Vorläufer der Lycopoden (*Protolepidodendron leschii*); 3. Ein Urahne der Farne (*Protopteridium philippae*); 4. Die Cycadeenvorläufer *Kraeuselia pohlii* (*Zamia*, zweisamig) mit einem Pollenzapfen, sowie 5. *Weylandia rhenana* (Cycas - mehrsamige Sporophylle) und 6. Ein Vorläufer der Araukarien (*Eoconifera fuchsii*).

Schon seit längerem bekannt aus dem Mitteldevon Deutschlands ist *Calamophyton primaevum*, eine Progymnosperme, wobei es notwendig ist, Abgrenzungen zwischen zwar ähnlichen, aber trotzdem verschiedenen Linien zu beachten.

Calamophyton primaevum

Die Erforschungsgeschichte dieser Pflanze ist spektakulär. Im Jahr 1914 beschrieb der schwedische Paläobotaniker Alfred Gabriel Nathorst (1850-1921) eine mitteldevonische Pflanze aus Westnorwegen mit dem Namen *Hyeniasphenophylloides*. Kräusel und Weyland veröffentlichten im Jahr 1926 eine Arbeit, in der sie sowohl die neue Art *Hyenias elegans* aus Kirberg im Rheinland einführten (1926, S. 126, Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II), als auch auf Seite 137 der gleichen Publikation *Calamophyton primaevum* der Wissenschaft zugänglich machten. Die Namensgebung basierte dabei auf vermutete Verwandtschaftsverhältnisse mit dem Schachtelhalmgewächs *Calamites*. Um die Verwirrung zu steigern, etablierten sie im Jahr 1929 in ihrer nächsten Arbeit (Beiträge zur Kenntnis der Devonflora III) eine weitere Gattung: *Duisbergia mirabilis*. Im Laufe der Zeit wurde von verschiedenen Autoren (Fairon-Demaret & Berry, 2000, Giesen & Berry, 2013), die Vermutung geäußert, dass alle drei Gattungen verschiedene Teile der gleichen Pflanze darstellten. In diesem Fall hätte der Name *Hyenias elegans* Vorrang. Da aber nicht eindeutig feststeht, ob jener von Nathorst (1914) verwendete Name aus den mitteldevonischen Hyenifjords wirklich mit den mitteleuropäischen Funden übereinstimmt, wird trotzdem *Calamophyton primaevum* (Kräusel & Weyland, 1926) als zielführend erachtet. Eine schon im Jahr 1925 von Hermann Weyland verfasste Schrift mit der Namensgebung *Calamophyton primaevum* dürfte aufgrund fehlender Beschreibungsvoraussetzungen nicht anerkannt werden.

Allerdings tastete man sich erst über die folgenden Jahrzehnte an das wahre Aussehen der Pflanze heran. Kräusel & Weyland, 1934 rekonstruierten *Duisbergia mirabilis* mit einem bottichförmigen Stamm und kaum Verzweigungen in der oberen Hälfte, Schweitzer (1990) verteidigte die beiden Gattungen *Hyenias* und *Calamophyton* als unterschiedlich, und erst Giesen & Berry, 2013 gelangen

anhand hervorragender Funde aus Lindlar eine konsequente Rekonstruktion der Pflanze sowie *Calamophyton primaevum* auf breiter Basis zu etablieren. Allerdings schafften sie es nicht, detailgetreue Kenntnisse über ihre fertilen Teile zu erhalten. Dies wohl deshalb, da diese in den zumeist grobsandigen Ablagerungen kaum einordenbar sind und feinschlammige Schichten selten zutage treten. Obwohl *Calamophyton* in vom Eifelium bis zum Givetium reichenden mitteldevonischen Sedimenten von Deutschland, Belgien, Norwegen, Böhmen, den Vereinigten Staaten bis nach Argentinien gefunden wurde, blieben selbst verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Pflanzen bislang ungeklärt. Eine genauere Beschreibung der fertilen Teile wird hier gegeben, zudem wird versucht, diese wichtige Protoconifera und ihre Rolle für die weitere Entwicklung der Nacktsamer zu erörtern.

Altersstellung

Mitteldevon, Mittleres Eifelium, Mühlenberg Formation

Systematische Stellung

Class: Progymnospermae

Ordnung: Protoconiferopsida

Genus: *Calamophyton* KRÄUSEL & WEYLAND, 1926

1926 *Calamophyton* pp. 137

***Calamophyton primaevum* KRÄUSEL & WEYLAND, 1926**

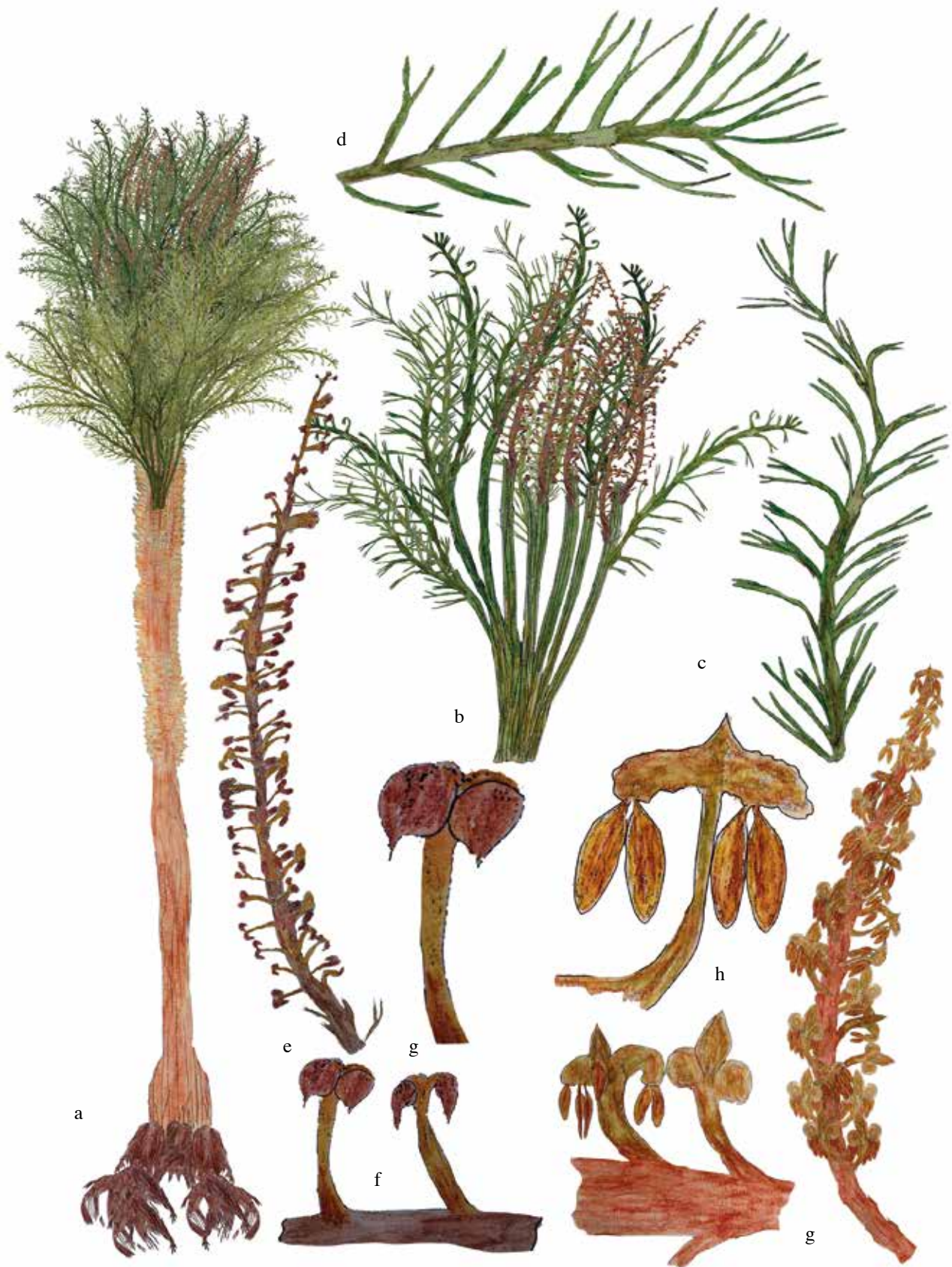
1926 *Calamophyton primaevum* pl. 10 Fig. 2-11, Pl. 11, Pl. 12 Fig. 1-3, Pl. 15 Fig. 2; Pl. fig. 23-29

1926 *Hyenias elegans* Pl. 9 Fig. 2 Textfig., 16a. Pl. 9 Fig. 3-4. Pl. 9 Fig. 6, Pl. 9 Fig. 8-9, Pl. 10 Fig. 1

2013 Giesen & Berry p. 670, Fig. 4 ab, p. 672 Fig. 6, a-h, p. 674, Fig. 7 a-h, p. 676, Fig. 9, p. 677, Fig. 10, p. 678, fig. 11 a-e, p. 680, fig. 13 a-h

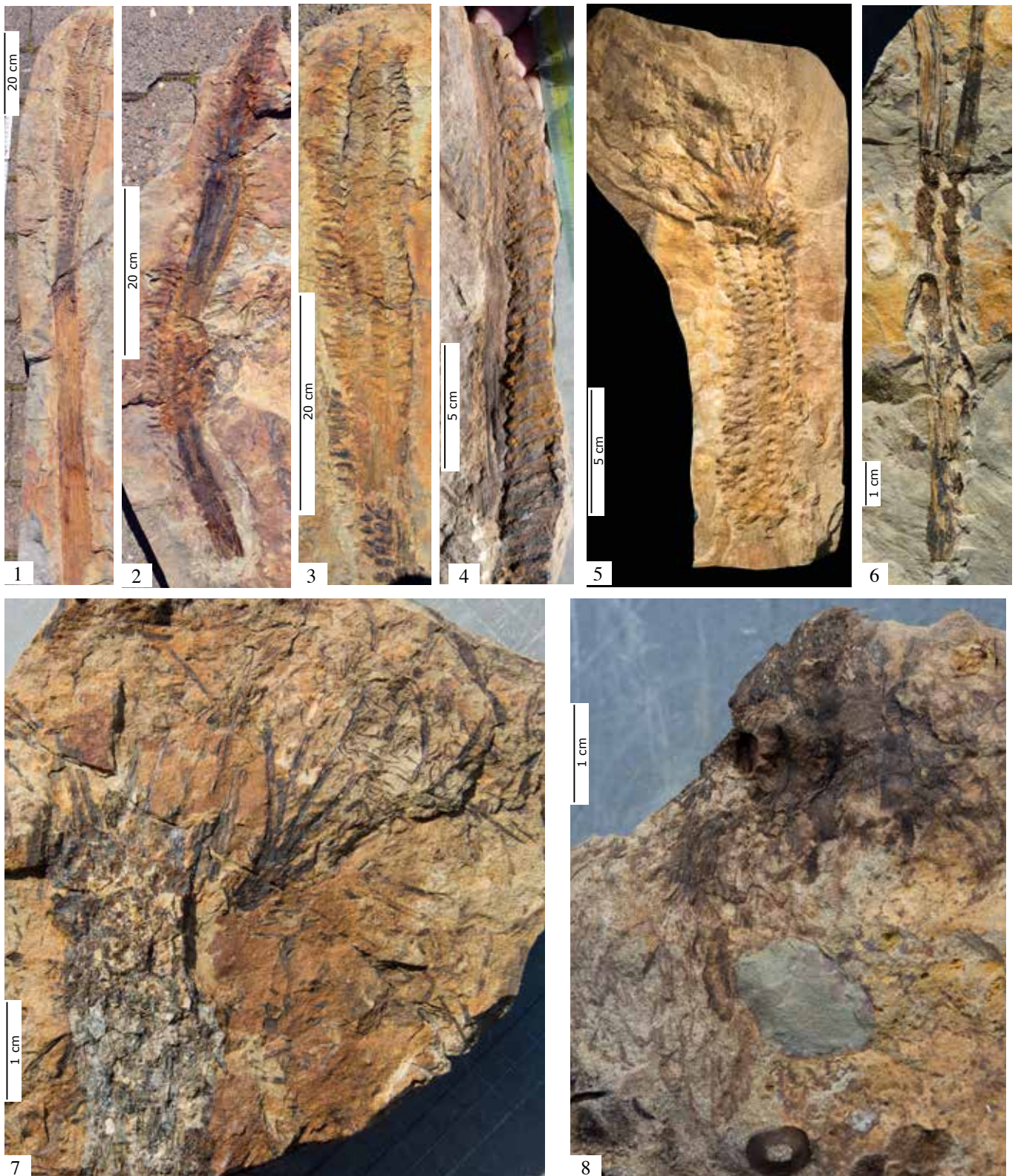
Beschreibung

Gesamtpflanze: Es dürfte sich um ein ungefähr 160 bis 200 Zentimeter groß werdendes Bäumchen mit schlankem Stamm gehandelt haben, wobei es an der Basis eine Breite von etwa 10 bis 15 Zentimeter und ab der Mitte ungefähr 5 bis 7 cm Durchmesser erreichte. Die Wurzeln bestanden aus dicht gedrängt sich verzweigenden kleinen Sei-



***Calamophyton primaevum*. Rekonstruktionen**

a. Gesamtpflanze weiblich (LIND 06, LIND 208, LIND 183, LIND 180, LIND 67); b. Zweigbüschel mit weiblichen Samenanlagen (LIND 123, LIND 03, LIND 23, LIND 48, LIND 30, LIND 35, LIND 32); c-d. Ästchen; e. Weiblicher Samenstand (LIND 01, LIND 225, LIND 185); f-g. Samenanlagen; g. Pollenzapfen (LIND 16); h. Detail der Mikrosporophylle

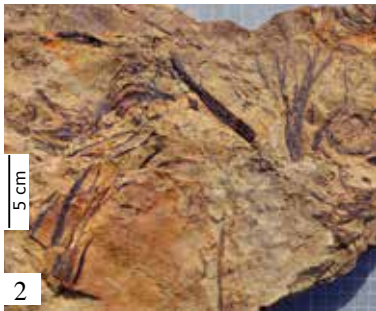


***Calamophyton primaevum*. Stämme und Wurzeln**

1. Stammteil, etwa 120 cm lang (LIND 06, Coll. Pohl); 2-3. Stammteile mit Abrissnarben der seitlichen Äste (Coll. Pohl, Gesamtlänge, etwa 60 cm); 4. Stammteil mit lateralen Astfortsätzen (LIND 208, Coll. Wachtler); 5. Apikaler Teil eines Stammes mit Blattnarben und Zweigschopf (LIND 183, Coll. Wachtler); 6. Juvenile Pflanze (LIND 64); 7. Apikaler Zweigschopf (LIND 180); 8. Wurzelanlage (LIND 67, Coll. Wachtler, Dolomythos)



1



2



3



4



5



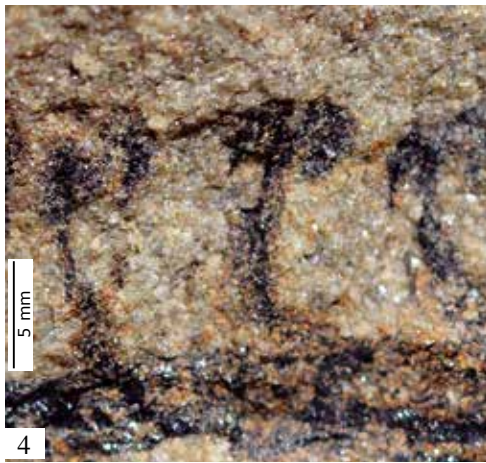
6



7

***Calamophyton primaevum*. Zweige**

1. Stammteil mit lateralen Astfortsätzen (LIND 03); 2. Isolierte Äste (LIND 23); 3. Ast mit Blattnadeln (LIND 48); 4-7. Typische Zweigstruktur von *Calamophyton primaevum* (LIND 30, LIND 123, LIND 35, LIND 32) Coll. Dolomythos



***Calamophyton primaevum*. Zweige und Blattnadeln, Makrosporangien**

1-4. Zweige, sowie Detail der Makrosporangien (LIND 01, Coll Pohl); 5-6. Detail einzelner Sporangien (LIND 225), Coll. Wachtler, Dolomythos



Übergangsform *Calamophyton primaevum* zu *Schweitzeria enigmatica*. Makrosporangien

1-4. "Samenzapfen" sowie Detail der zu zweit oder dritt aggregierten Makrosporangien (LIND 185); Zu dritt aggregierte Makrosporangien (LIND 33); 5. Makrosporangienanlage (LIND 121); Coll. Wachtler, Dolomythos



***Calamophyton primaevum*. Mikrosporangien**

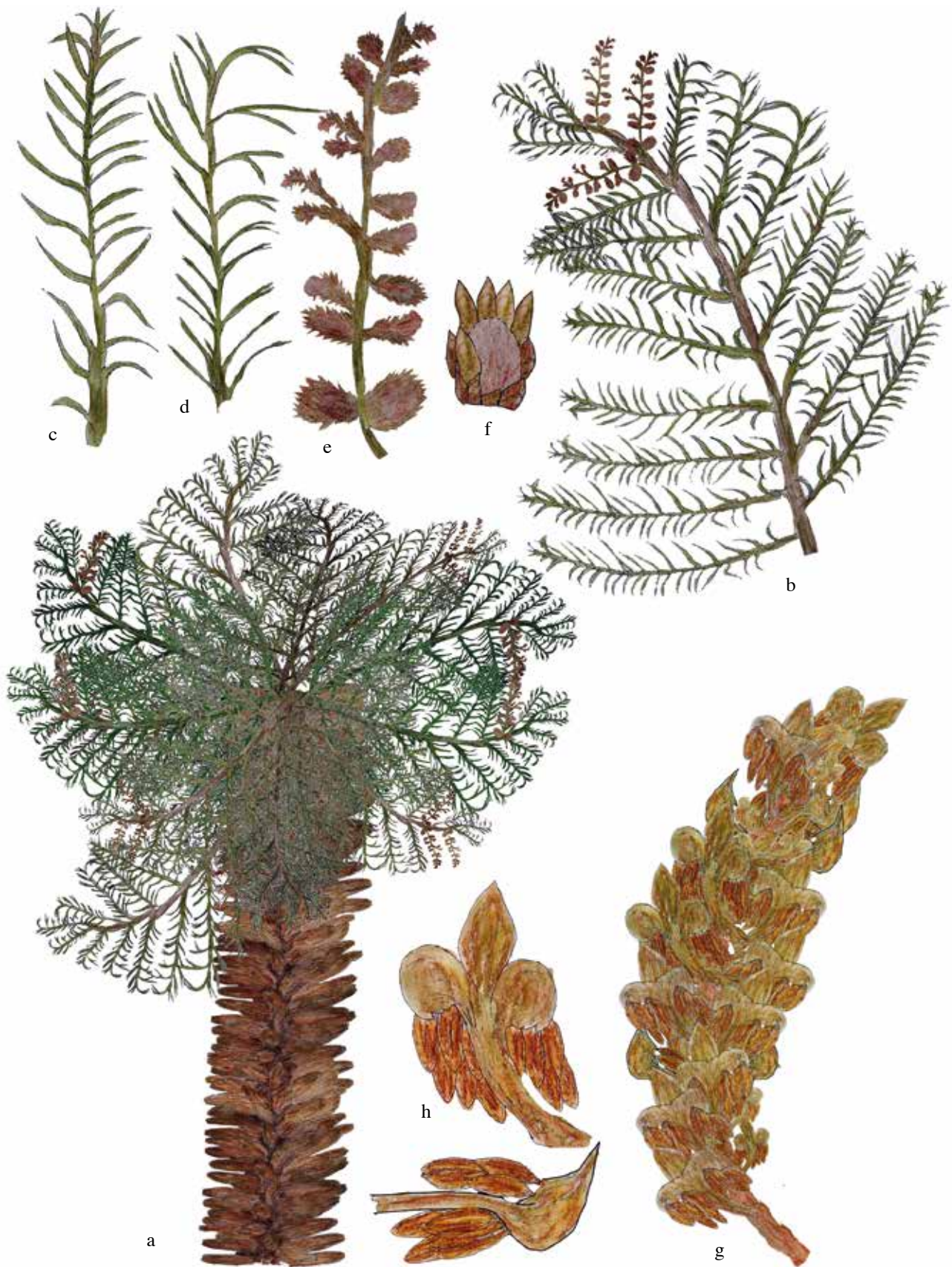
1-4. Zweig mit Mikrosporangien (LIND 16, Coll Pohl)

tenwurzeln, die sich nach unten und außen ausdehnten (LIND 67). Der unterste Teil des Stammes, verlief ohne Seitenverzweigungen, selbst Blattnarben sind dort keine festzustellen (LIND 06). Mit zunehmender Höhe finden sich erste Blattnarben, Relikte abgefallener Seitenäste, angeordnet in geometrischen Reihen. Sie bildeten tief in den Stamm reichende Stränge, mit teilweise 2 cm erreichende Tiefe (LIND 208). Der ganze Stamm ist im oberen Teil dicht damit bedeckt. Erst in der Stammkrone entspringen eine Vielzahl von, in alle Richtungen sich ausbreitenden Seitenästen. Sie zweigen von einer zentralen Rhachis ab (LIND 183, LIND 180).

Zweige: Die vielfingrig (von fünf bis zehn) von einer Hauptachse abzweigenden Seitenäste (LIND 30, LIND 123, LIND 35), gabeln sich manchmal nochmals dichotom (LIND 23, LIND 37).

Blätter: Sie waren nadelförmig, oder endeten apikal Y-förmig (LIND 10, LIND 127), und erreichten etwa 1 cm Länge.

Zapfen und Megasporangien: Die Makrosporophylle aggregierten sich zu loser Zapfenform. Sie bestanden aus einem etwa 0,5 cm langen, dünnen Braktee-Stielchen, welcher sich am oberen Ende verzweigte (LIND 01). Dort saßen hängend zumeist zwei Samen, manchmal auch nur einer oder auch drei.



***Eoconifera fuchsii*. Rekonstruktionen**

a. Gesamtpflanze; b. Zweig mit weiblichem Samenstand (Holotyp LIND 238), c-d. Seitenästchen basal und apikal mit gegabelten Blättern; e-f. Weiblicher Samenstand mit Detail einer Makrosporangie (LIND 238), LIND 31); g-h. Pollenzapfen mit Detail der Mikrosporangien (LIND 230)

Pollenzapfen und Mikrosporophylle: Sie bestanden aus einer losen Zapfenstruktur, ähnlich den weiblichen, mit einer entwickelten Braktee von welcher am unteren Ende, die Pollensäcke zu zweien gepaart hingen (LIND 16). Diese waren länglich und etwa 1 mm lang.

Bemerkungen

Während der äußere Aufbau von *Calamophyton primaevum* durch die Arbeit von Giesen & Berry, 2013 weitgehend bekannt wurde, erfordern deren fertile Teile weitergehende Ausführungen. Erst durch die Aufsammlungen von Manfred Fuchs in wenige Millimeter dicken, feinschlammigen Linsen konnte deren Struktur besser geklärt werden. Erstaunlicherweise muss es im Mittleren Devon schon Entwicklungen hin zu ein-, zwei- oder mehrsamigen Makrosporangien-Gruppierungen gegeben haben. Diese Evolutionslinie verlief zwar noch etwas chaotisch, da es auf denselben Sporangienständen durchaus zur Ausbildung von ein- zwei- und drei- oder mehrsamigen Makrosporangien kommen konnte, aber sie stellt trotzdem einen wichtigen Schritt zur Entwicklung vieler Koniferenvorfahren dar.

Anzunehmen ist, dass *Calamophyton primaevum* sich großteils durch paarige Samenanlagen auszeichnete, welche den Weg zu den heutigen Pinoidea oder auch den Abietaceae vorbereitete. Die Mikrosporangien waren doppelpaarig angeordnet, wobei jeweils zwei Paare Pollensäcke von einer mit der Hauptachse verbundenen Braktee herabhängten. Ein Trend in Richtung der spätkarbonischen-frühpermischen *Gomphostrobus*, *Wachtlerina* oder *Majonica*, dem ältesten bekannten und gesicherten *Abies*-Vorfahren, kann deshalb angenommen werden. Neben unterschiedlichen Zweigausbildungen - bei *Eoconifera* symmetrisch, bei *Calamophyton* schopfartig plagiotrop, bei *Schweitzeria enigmatica* weit ausladend, können deshalb auch die unterschiedlichen männlichen und weiblichen Zapfenstrukturen als Unterscheidungsmerkmal gelten.

Weitere Protoconifera

Im Mitteldevon muss es zur Ausbildung weiterer Progymnospermen gekommen sein. Diese Folgerungen können aus unterschiedlichen Samenanlagen, Pollenständen und Zweigausbildungen gezogen werden. Eine

davon zeichnete sich durch symmetrisch angeordnete Zweige aus. Im Zusammenhang gefundene lose Zapfenstrukturen mit nur einer Makrosporangie auf jeder Samenschuppe, sowie Pollenzapfen mit Mikrosporophyllen, welche durchaus schon mit den heutigen Araukarien verglichen werden können, ergänzen die Einordnung. Ausreichend gefundenes Material aus Lindlar erlaubte es eine neue Gattung aufzustellen.

Class: Progymnospermae

Ordnung: Protoconiferopsida

Genus: *Eoconifera* WACHTLER, 2022

Diagnose

Koniferen-Vorfahre mit symmetrisch angeordneten Zweigen und rudimentären Zapfenformen, welche von kleinen Mikroblättchen umhüllt einen einzigen Samen entwickelten.

Namensherkunft

Vom Griechischen "eos" für "früh". Der Beginn der Koniferen.

***Eoconifera fuchsii* WACHTLER, 2022**

Namensgebung

Benannt nach Manfred Fuchs, welcher mehr als 25 Jahre lang in Lindlar sammelte. Seine Funde finden sich hauptsächlich in den Sammlungen Burkhard Pohl, Großbieberau, Hessen, Deutschland und Michael Wachtler, Dolomythos-Museum, Innichen, Italien.

Holotyp

LIND 238 (Zweig mit Makrosporangien)

Paratype

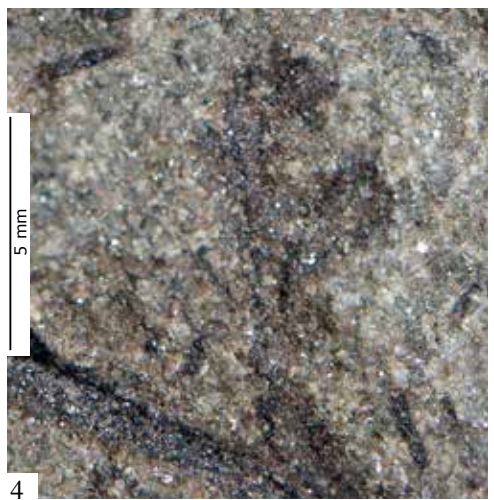
LIND 230 (Pollenzapfen)

Diagnose

Zweigausrichtung nach Art der Zimmertanne, weibliche Zapfen mit lose entwickelten Megasporangien, diese von winzigen Blättchen umhüllt. Mikrosporangien in loser Zapfenform bestehend aus vom Ende der Brakteen dorsiventral hängen Pollensäcken.

Beschreibung

Gesamtpflanze und Zweige: Äste mit gleichseitig symmetrischen Aufbau (Holotyp



***Eoconifera fuchsii*. Zweige und Zapfenstrukturen**

1. Ansammlung von Zweigen; 2. Detail eines Zweiges; 3. Fertiles Ästchen; 4. Detail einer Makrosporangie mit Hüllblättchen (Alle Holotyp LIND 238); 5. Detail von Makrosporangien mit Mikroblättchen welche die Samen ummanteln (LIND 31); Coll. Wachtler, Dolomythos



***Eoconifera fuchsii*. Zweige und Zapfenstrukturen**

1. Mehrere Pollenzapfen an einem Ast (LIND 230, Paratyp); 2-3. Detail von zwei Pollenzapfen; 4-5. Einzelne Mikrosporophylle; 6. Detail der Mikrosporangien (Alle Paratyp LIND 23); Coll. Wachtler, Dolomythos

LIND 238). Die Nadeln sind sichelförmig gekrümmt im unteren Bereich des Astes nadelförmig, in oberen Zweigbereichen gabeln sie sich apikal.

Weibliche Zapfen und Megasporangien:

Zapfen 3 bis 4 cm lang, mit spärlichen, lose stehenden Makrosporangien. Dieses einzeln oder manchmal auch paarweise entwickelt. Im unteren Bereich der Samenschuppe umhüllen Zwergblättchen die Samen (LIND 238, LIND 31). Einzelsamen rundlich, etwa 3-4 mm im Durchmesser.

Pollenzapfen und Mikrosporangien:

Männliche Organe von 3-5 cm Länge, 1,5 Breite, gruppiert um eine Hauptachse (LIND 230, Paratyp). Je Braktee hängen eine Mehrzahl (10-15) von Pollensäcken in Richtung zur Zapfenachse. Einzelne Pollenbeutel ca. 1 cm lang, 0,1 cm breit (LIND 230, Paratyp).

Bemerkungen

Wenn auch *Calamophyton primaevum* die am häufigsten vorkommende Progymnosperme von Lindlar darstellt und mit ihren schopfartig wuchernden Zweigen relativ leicht erkennbar ist, muss es trotzdem noch weitere aufgrund ihrer Merkmale den Protokoniferen zuzuordnende Bäumchen gegeben haben. Dies ist nachvollziehbar, gab es doch an der Karbon-Perm-Grenze schon eine Vielzahl voll ausgebildeter Nacktsamer wie die zwei heute noch vorkommenden Cycadeenstämme (*Cycas*, *Zamia*), die Ginkgos, aber auch verschiedene Koniferenvorläufer (Wachtler, 2021). Nicht unbeachtet soll bleiben, dass sich auf anderen damaligen Paläokontinenten, wie Angara weitere Gymnospermenfamilien entwickelten.

Eoconifera fuchsii kann von *Calamophyton* durch ihre symmetrisch angeordneten Äste, sowie Zapfenstände mit einer einzigen Makrosporangie, welche von winzigen Blättchen umhüllt wurde, unterschieden werden. Selbst die Mikrosporangien wiesen einen anderen Aufbau auf, bei *Calamophyton* zu meist zwei auf jeder Seite einer Braktee, bei *Eoconifera* eine Vielzahl vom Deckblatt einer Schuppe dorsiventral hängende. Diese baumartige Pflanze dürfte deshalb einen Vorläuferstatus in Richtung der Araukarien eingenommen haben. Große Teile der Blätter bestanden aus leicht sichelförmig gekrümmten Einzelnadeln, aber besonders im apikalen Bereich gabelten sich diese Y-förmig. Keine andere Pflanze im Mitteldevon weist

schon so weit in Richtung typischer Koniferen deutende Zweige auf wie *Eoconifera*. Vor allem die Pollenzapfen erreichten dabei einen hohen Entwicklungsstand und können mit jenen aus dem Perm verglichen werden.

Klasse: Progymnospermae

Ordnung: Protoconiferopsida

Anhand vorgefundener Äste und Stammstücke, aber auch sonst nicht einordenbarer Fruktifikationen dürfte sich in Lindlar noch eine weitere Protokonifere entwickelt haben. Diese soll nun näher beschrieben werden.

Genus: *Schweitzeria* WACHTLER, 2022

Diagnose

Protokonifere mit ausladenden Zweigen und teilweise dichotom gegabelten Nadeln

Namensherkunft

Benannt nach dem deutschen Apotheker und Paläobotaniker Hans-Joachim Schweitzer (1928-2007), der viele Devonfloren erforschte.

***Schweitzeria enigmatica* WACHTLER, 2022**

Namensherkunft

Vom lateinischen „*aenigmaticus*“, „rätselhaft“ oder auch „*schwierig zu lösen*“.

Holotyp

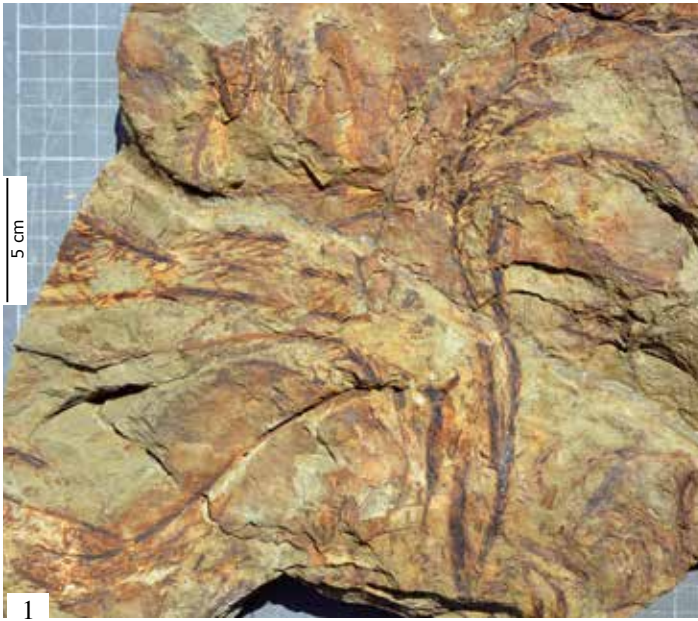
LIND 128 (Zweig mit Stammteil)

Diagnose

Eine Vielzahl vom apikalen Teil eines Stammes entspringende Zweige. Diese manchmal dichotomisierend. Nadeln zart, gegabelt bis ungegabelt.

Beschreibung

Gesamtpflanze und Zweige: Stamm übersät von Narben abgefallener Zweige (LIND 113), dieser selbst apikal einen Durchmesser von 6-8 cm erreichend (LIND 226). Aus der stumpf zulaufenden Baumkrone entspringen aufrecht bis seitlich, eine Vielzahl ausladender Seitenäste (Holotyp LIND 128, LIND 223). Die schlanken Zweige breiten sich ungleich lang aus und gabeln sich manchmal in eine zweite bis dritte Ordnung (LIND 127, LIND 128). Die Blätter sind nadelartig, zart und erreichen im besten Fall 1



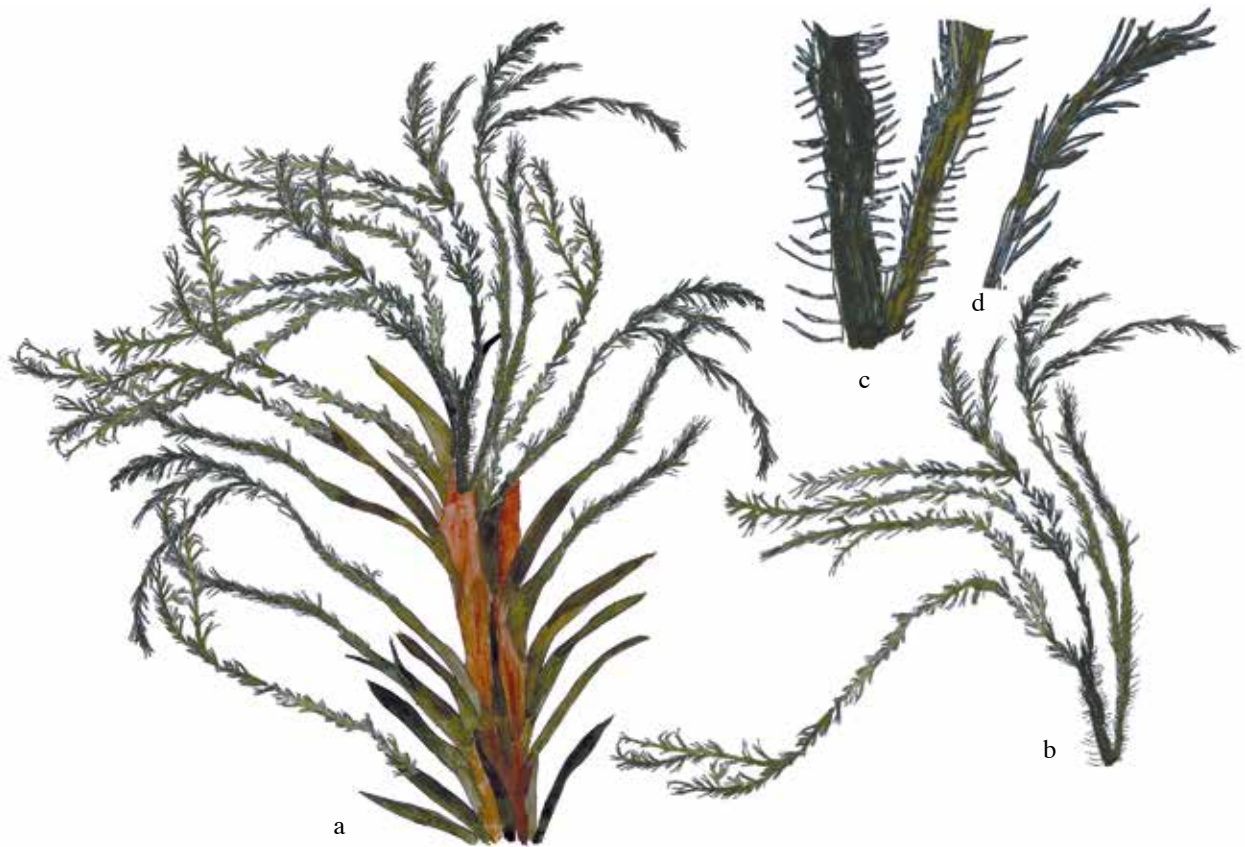
***Schweitzeria enigmatica*. Zweige und Blattnadeln**

1-2. Zweige (LIND 10, Coll. Pohl); 3. Vielfach verzweigte Äste (LIND 127); 4-5. Makrosporangienstand und Detail (LIND 74); Coll. Wachtler, Dolomythos); Gesammelt von Manfred Fuchs, BGS-Steinbruch, Lindlar



***Schweitzeria enigmatica*. Stämme und Zweige**

1-2. Apikaler Stammteil mit verzweigenden Ästen (Holotyp LIND 128); 3. Apikaler Stammteil (LIND 113); 4. Apikaler Teil mit Zweigschof (LIND 223); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos



***Schweitzeria enigmatica*. Rekonstruktion**

a. Oberer Teil der Pflanze (LIND 128 Holotyp), b. Zweig (LIND 10), c. Basaler Teil eines Zweiges, d, apikaler Teil

cm Länge, bei 0,1 cm Breite, wobei einige, aber nicht alle sich Y-förmig gabeln (LIND 10). Hauptzweige manchmal blattartig.

Fruchtifikationen: Nicht vollständig bekannt, aber LIND 74 scheint dieser Pflanze anzugehören. Es handelt sich um Makrosporophylle, die sich aus kurzen Nadeln entwickeln, und dreifach segmentierte Hochblätter bilden.

Bemerkungen

Kann die häufig vorkommende Protokonifere *Calamophyton primaevum* durch ihre einer zentralen Achse entspringenden und von dort fingerartig auf gleicher Höhe abzweigenden Ästchen, und auch *Eoconifera fuchsii* aufgrund seiner symmetrischen Zweiganordnung relativ zielsicher eingeordnet werden, so fällt *Schweitzeria enigmatica* durch ihre vom Hauptstamm abzweigenden und weit ausladenden pendelnden Äste auf. Die einzelnen Blattnadeln ähneln aufgrund ihrer Y-förmigen Gabelungen den vorher genannten, sind aber zarter. Insgesamt unterscheiden sich die aus Lindlar bekannten drei verschiedenen Gattungen von Protokoniferen nicht gravierend, und doch bilden sie Ausgangspunkt vieler heute bekannter Nadelbäume. Da schon an der Karbon-Perm-

Grenze einsamige Araukarienvorläufer (*Ortiseia*), zweisamige Abietaceen-Vorfahren (*Gomphostrobus*, *Wachtlerina*, *Majonica*), aber auch die Urahnen der Kiefern (*Férovalentinia*), sowie drei- bis mehrsamige Koniferen (*Voltzia*), voll entwickelt waren, müssen sich ihre Grundbaupläne in den 100 Millionen Jahren vom Mitteldevon bis zum späten Karbon ausgebildet haben. Die einzige Konifere mit noch erkennbaren devonischen Zügen scheint *Perneria thomsonii* aus Karbon-Perm Übergang zu sein, welche noch gegabelte Blätter im oberen und ungegabelte Nadeln im Unterteil entwickelte (Wachtler, 2021). Interessant bei *Schweitzeria* ist weiterhin, dass sie manchmal an Stelle der Zweige Blätter bildete, was auch als Verschmelzungslinie zu den Cycadeen aufgefasst werden kann. Warum es besonders im Oberkarbon inmitten von Bärlappbäumen (*Lepidodendron*, *Sigillaria*), *Calamites*-Schachtelhalmen und vielerlei Farnen eine relative Lücke innerhalb der Progymnospermen gab, dürfte wohl auf das damals vorherrschende tropische und regenreiche Klima zurückzuführen sein, welches die Urkoniferen, Gingkos und Urcycadeen in den Hintergrund drängte.



***Kraeuselia pohlii*. Makrosporangien**

1. Schildförmige Samenschuppe mit zwei Makrosporangien an jeder Unterseite (LIND 76, Paratyp); 2-3. Megasporophyll (LIND 76); Coll. Wachtler, Dolomythos

Protocycadeen

Neben den Proto-Koniferen muss es im Devon zur Erstentwicklung der Cycadeen gekommen sein. Voll ausgebildete Palmfarn-Vorläufer finden sich ab dem frühen Perm - aufgeteilt in die heute noch existierenden Großfamilien: Die vielsamigen Cycas-Cycadeen (im Perm *Macrotaeniopteris*, *Taeniopteris*) und die zweisamigen Zamia-Cycadeen (im Perm: *Nilssonia* und *Pseudocatenis*).

Als ursprünglichste Cycadee im frühen Perm kann *Wachtleropteris valentinii* gelten, welche durch ihre - ausgehend von einer zentralen Achse - ganzrandig und zungenförmig sich gabelnden Blätter auszeichnete. Diese dichotomisierende Gabelung der Blätter dürfte im Mitteldevon ihren Ausgangspunkt genommen haben, wobei angenommen werden kann, dass dies die primitivste Entwicklungsform darstellt. Man findet auch in Lindlar zungenförmige Blätter mit einer stark entwickelten Rhachis, welche - im Perm oder der Trias gefunden - sofort als Cycadeen-Vorfahren (*Taeniopteris*, *Wachtleropteris*) erkennbar wären. Selbst den permisch-triassischen ähnelnde Samenanlagen finden sich im Mitteldevon.

Interessanterweise finden wir in Lindlar eine weitere Progymnosperme mit schopfarti-

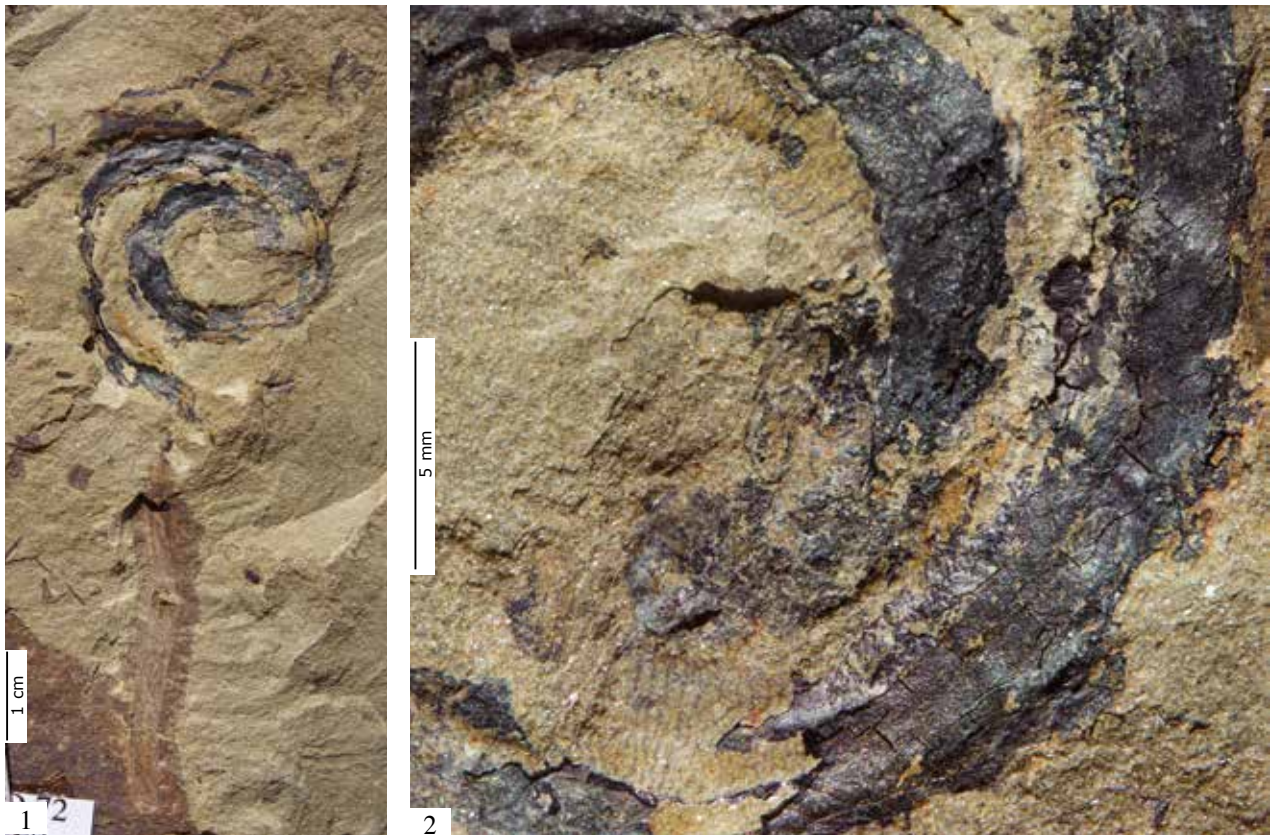
gen Fruchtständen welche sich durch eine Vielzahl von einer zentralen Rhachis auf einer Ebene beidseitig abzweigenden Samen auszeichnet und im Jahr 1974 von H. J. Schweitzer als *Weylandia rhenana* erstbeschrieben wurde. Wenn es hypothetisch erscheinen mag, weisen die dazu gehörigen, ganzrandigen, gabelnden Blätter im Unterbereich, sowie die apikale Aggregation vielsamiger Sporophyllstände in Richtung permischer Cycas-Cycadeen wie *Taeniopteris*. Anders stellt sich die Ausgangslage bei den zweisamigen Urcycadeen (*Zamia*-Linie) dar. Hier finden wir im Mitteldevon voll entwickelte Samenanlagen. Eine frühe Abspaltung im Devon muss deshalb bei den zwei großen Cycadeenfamilien vermutet werden. Denn trotz intensiver Forschungen lassen sich in der Folge und besonders ab dem Karbon-Perm-Übergang keine Abspaltungslinien zwischen den Cycas-Cycadeen und den Zamia-ceen mehr ausmachen.

Es sind nicht nur die Makrosporangien, welche im Mitteldevon einen hohen Entwicklungsgrad erreichten. Auch die bei allen Cycadeen relativ gleichförmigen Pollenanlagen dürften sich schon im Mitteldevon ausgeformt haben. Immer wieder finden sich in Lindlar Pollenorgane, welche weder den Farnvorfah-



***Kraeuselia pohlii*. Blätter und Makrosporangien**

1. Platte mit zungenförmigem Blättern und Makrosporangien; 2-3. Blätter mit ausgeprägter Rhachis; 4-5. Makrosporangie (alle LIND 242, Holotyp); Coll. Wachtler, Dolomythos); Gesammelt von Manfred Fuchs, BGS-Steinbruch, Lindlar



Kraeuselia pohlü* oder *Protopteridium philippae

1-2. Eingerolltes Cycadeen- oder Farnblatt (LIND 72); Coll. Wachtler, Dolomythos; BGS-Steinbruch, Lindlar

ren *Protopteridium* zugerechnet werden können, noch anderen Protogymnospermen, so dass die Vermutung plausibel erscheint, dass es sich um entwickelnde Mikrosporophylle der Palmfarne handeln könnte. In diesem Evolutionsmix muss die Grundlage zwischen Gymnospermen- und Farnverwandtschaften zu suchen sein. Da diese zweisamigen, zungenförmigen Blätter bisher kaum Aufmerksamkeit erregten, war es erforderlich eine neue Namensgattung einzuführen.

Klasse: Progymnospermae

Genus: *Kraeuselia* WACHTLER, 2022

Namensherkunft

Benannt nach dem deutschen Paläobotaniker Richard Kräusel (1890-1966). Zusammen mit Hermann Weyland erforschten sie die Devonflora des Rheinlandes.

Diagnose

Dichotom sich teilende zungenförmige Blätter, welche von einer starken Mittelrhachis durchzogen werden. Die Makrosporophylle,

sind durch herabhängende Samen gekennzeichnet. Pollenzapfen, bestehend aus mehreren Mikrosporophyllen, welche an ihrer Unterseite eine Ansammlung kleiner Mikrosporangien aufweisen.

***Kraeuselia pohlü* WACHTLER, 2022**

Namensherkunft

Den Sammler und Unterstützer wissenschaftlicher Forschung Burkhard Pohl aus Großbieberau ehrend.

Holotyp

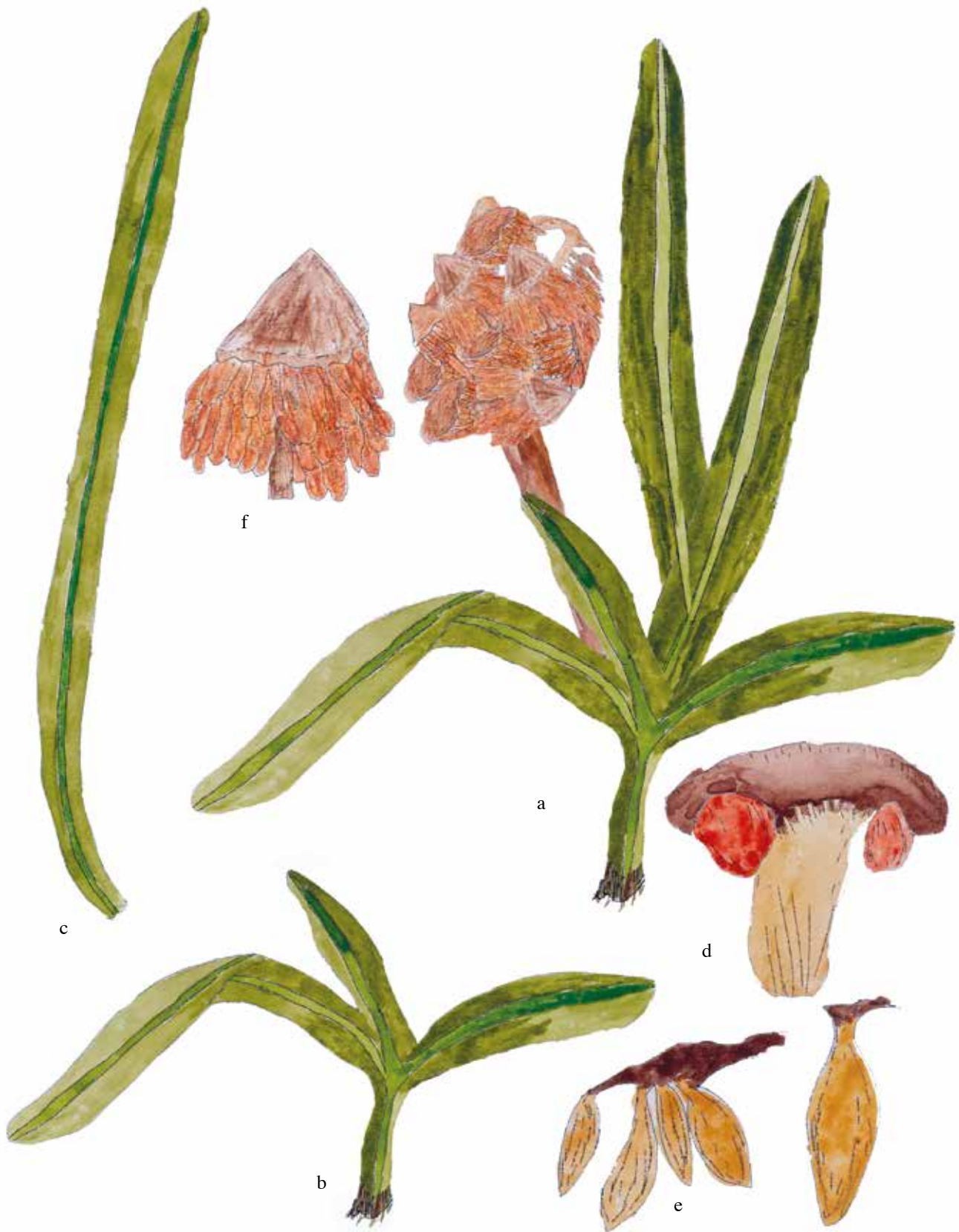
LIND 242 (Blätter und Megasporophylle)

Paratyp: LIND 75 Samenschuppe; LIND 76 Pollen-Organ

Beschreibung

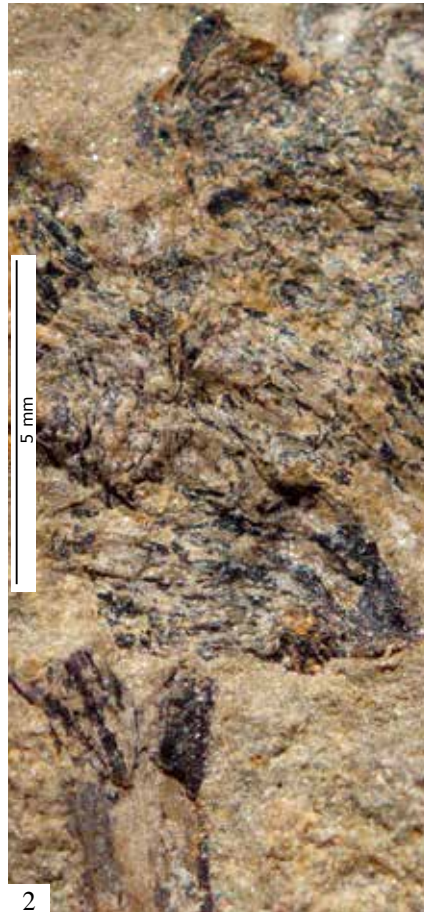
Gesamtpflanze: Zungenartige, apikal gerundete Blätter, mit ausgeprägter Mittelrippe, und kurzem Stiel. Sie sind bis zu 6 cm lang und 0,5 bis 0,8 cm breit (LIND 242 Holotyp).

Weibliche Fruktifikationen: Megasporophylle etwa 0,6 x 0,6 cm Größe erreichend (Paratyp LIND 76). Die Samenschuppen



***Kraeuselia pohlii*. Rekonstruktionen**

a. Gesamtpflanze mit männlichem Zapfen (LIND 75); b. Teil einer Pflanze (LIND 242), c. Einzelblatt (LIND 242); d. Megasporophyll (LIND 76); e. Einzelne Makrosporangien (LIND 242); f. Mikrosporophyll (LIND 75)



***Kraeuselia pohlii*. Mikrosporophylle**

1-2. Zapfenartig aggregierte Mikrosporophylle mit Detail der einzelnen Mikrosporangien (LIND 75 Paratyp); 3-4. Zapfen mit hängenden Mikrosporophyllen (LIND 239); 5. Aggregation von Mikrosporophyllen (LIND 66); Coll. Wachtler, Dolo-mythos

entwickeln einen konsistenten etwa 0.3 cm breiten Stiel und enden in einen abgerundeten, hammerartigen Kopf, welcher auf der Unterseite zwei etwa 0,1-0,3 cm lange elliptische Samen herausbildet.

Pollenorgane: Zapfenförmig, einem etwa 1,0 cm langen Stiel entspringend, welcher eine Ansammlung von Mikrosporophyllen entwickelt. Diese weisen eine Größe von 1,0 bis 2,0 cm auf. Die einzelnen Mikrosporophylle bestehen aus einer Vielzahl kleiner hängender Mikrosporangien. Am pyramidenförmigen Oberteil der Mikrosporophylle sind kleinste Härchen sichtbar (LIND 75 Paratyp, LIND 239, LIND 243, LIND 66).

Bemerkungen

Immer wieder finden sich in Lindlar gegabelte Blatteile mit einer sonst unüblichen starken Mittelrhachis. Darüber hinaus gibt es schildförmige Samenorgane und zapfenförmig vereinte Mikrosporophylle, welche anderen Pflanzen nicht zugeordnet werden können. Selbst Blätter in eingerollter Form, typisch für Farne und Cycadeen kommen vor. Kann auch bei diesen eine Nähe zum Farnvorläufer *Protopteridium philippae* in Erwägung gezogen werden, ist das Trennende genauso in Betracht zu ziehen. Da Lycophyten, Schachtelhalme, aber auch Protokoniferen und - aufgrund der Samenbildung - Farne auszuschließen sind, müssen andere Lösungen in Betracht gezogen werden. *Kraeuselia pohlii* weist in vielen Belangen verwandtschaftliche Beziehungen zu permo-triassischen Cycadeen-Vorläufern auf.

Dazu gehören gegabelte, zungenförmige Blätter wie wir sie bei der frühpermischen Gattung *Wachtleropteris valentinii* finden (Wachtler, 2021), aber auch schildförmige Megasporophylle mit zwei darunter verborgenen Samen. Die Aggregierung mehrerer Mikrosporophylle zu einem Zapfengebilde, typisch für alle früheren und heutigen Cycadeen dürfte sich schon im Mitteldevon entwickelt haben. Anders wäre der hohe Entwicklungsstand der Cycadeen im frühen Perm nicht zu erklären. Interessanterweise vollzog sich die Entwicklung der mehrsamigen Cycas-Vorfahren und der zweisamigen Zamiaceae (*Zamia*, *Encephalartos*, *Stangeria*, *Bowenia*) von Anfang an auf getrennten Wegen und damit wird verständlich, dass man über die folgenden mehr als 390 Millionen Jahre niemals Verbindungs- oder Abspaltungslinien fand.

Hier tritt dasselbe Paradoxon wie bei den Schachtelhalmen zutage. Obwohl die Familien *Equisetum* und *Calamites* äußerlich gleichförmig sind, müssen beide vollkommen verschiedene Evolutionslinien durchlaufen haben und verwandtschaftliche Berührungspunkte auf ein Minimum reduziert gewesen sein. Dies kann genauso von den Cycadeen behauptet werden. *Weylandia* als potentieller Vorfahre mehrsamiger Cycas-Vorfahren schlug genauso ab dem Mitteldevon eine eigene Entwicklungslinie ein wie *Kraeuselia* als potentieller Vorfahre der *Zamia*-Cycadeen, was bedeutet, dass beide großen Cycadeen-Familien untereinander so getrennt sind wie Farne und Koniferen. Deshalb ist es wichtig die Organstrukturen der enigmatischen *Weylandia rhenana* näher zu untersuchen.

Class: Progymnospermae

Weylandia rhenana SCHWEITZER 1974

1974 *Weylandia rhenana* SCHWEITZER, p. 5-8; Fig. 5-8

1990 *Weylandia rhenana* SCHWEITZER, p. 52 Fig. 61

Namensgebung

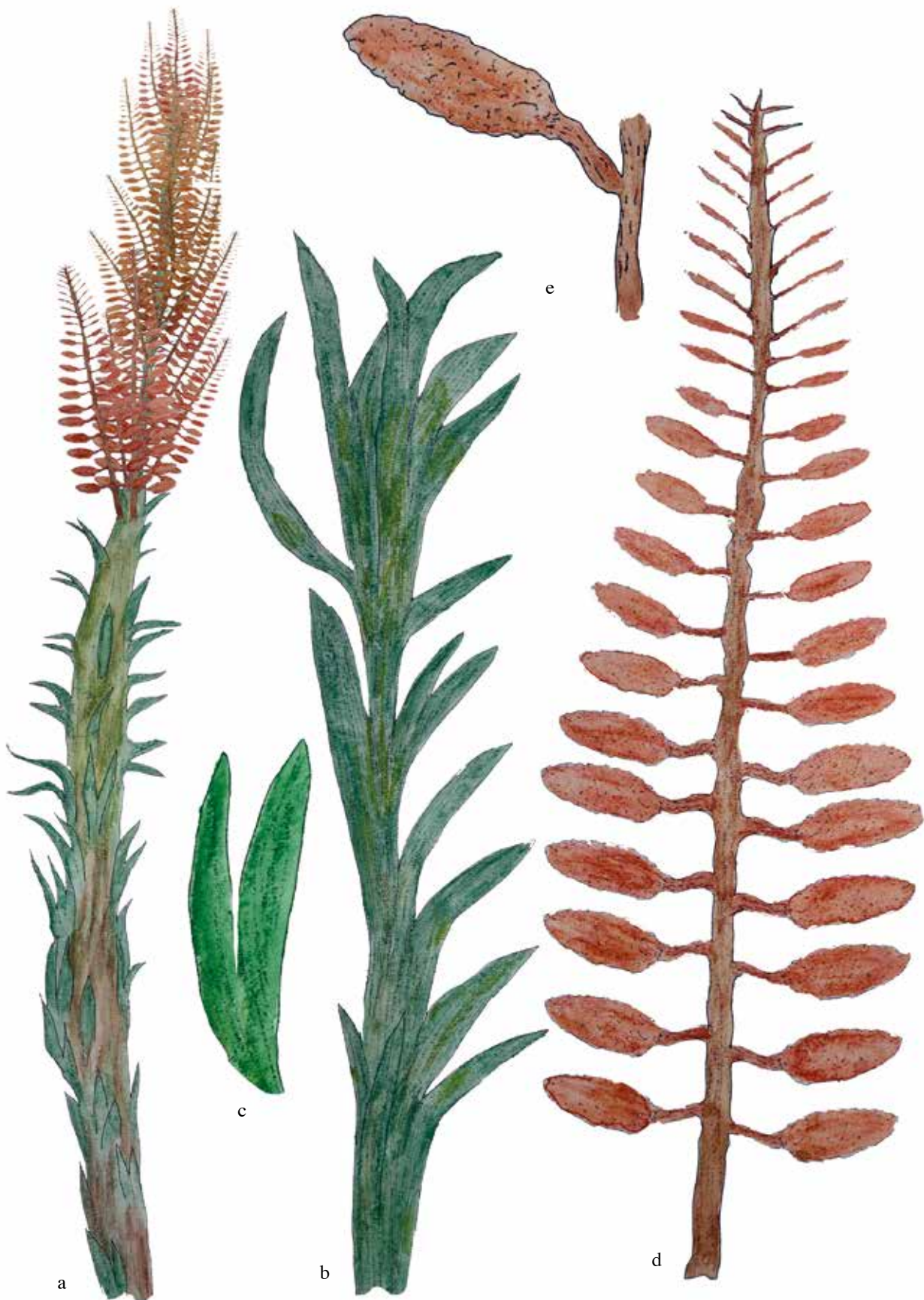
Weylandia wurde vom Apotheker Hans-Joachim Schweitzer nach dem deutschen Chemiker und Botaniker Hermann Gerhard Weyland (1888-1974) benannt, der zusammen mit Richard Kräusel (1890-1966) die devonischen Floren Deutschlands erforschte. Die Rheingegend waren Namensgeber für "*rhenana*".

Bemerkungen

H. J. Schweitzer charakterisierte die *Weylandia rhenana* wie folgt: „*Monopodiale, etwa 1 m hohe Pflanzen von Picea-ähnlichem Habitus. Der max. 3 cm breite Stamm wahrscheinlich aus einer pfahlförmigen Basis hervorgehend, im unteren Bereich locker mit schraubig angeordneten, zurückgebogenen (sterilen) Ästen, im oberen Bereich mit dicht aufeinander folgenden, ebenfalls schraubig angeordneten, aber kürzeren und geraden, fertilen Ästen bestanden. An diesen verzweigte oder unverzweigte Kurztriebe mit zahlreichen schmal-ellipsoidischen Sporangien entspringend.*“

Als Fundlokalität nannte er den Steinbruch Schifffahrt bei Lindlar innerhalb der Mühlenberg-Schichten (Mittel-Eifelium).

In der Artdiagnose führte Schweitzer weiter an: „*Der obere Bereich des Stammes ist*



***Weylandia rhenana*. Rekonstruktionen**

a. Gesamtpflanze mit Samen-Sporophyllstand (LIND 182); b. Juvenile Pflanze (LIND 154); c. Detail einer dichotomen Beblätterung (LIND 154); d. Weiblicher einzelner Sporophyllstand (LIND 125, LIND 182); e. Einzelnes Makrosporangium (LIND 182, LIND 203)

dagegen dicht mit schraubig angeordneten, unter sehr spitzen Winkeln (20 bis 30 Grad) abgehenden und geradlinig verlaufenden Ästen besetzt. Die unteren sind etwa 6 cm lang. Sie haben einen Durchmesser von ca. 0.6 cm. Nach oben werden die Äste immer kürzer und dünner, so daß die Pflanze in einer Spitze endet. An allen Ästen entspringen in sehr dichter, schraubiger Anordnung bis zu höchstens 2 cm lange Kurztriebe, die bei stärkeren Ästen verzweigt, bei schwächeren unverzweigt sind und zahlreiche, ca 5 mm lange ellipsoidische Sporangien tragen. Es sind so viele Sporangien vorhanden, daß die Äste geradezu von ihnen verhüllt werden.“

Im Großen und Ganzen kann die Diagnose als richtig anerkannt werden. Allerdings gibt es einige Unklarheiten: Die sterilen Blätter gabelten sich ab und zu, bei den fertilen sind keine Verzweigungen ersichtlich.

Die Blätter waren glattrandig, spitz zulau fend und konnten Längen von etwa 10 Zen timetern erreichen.

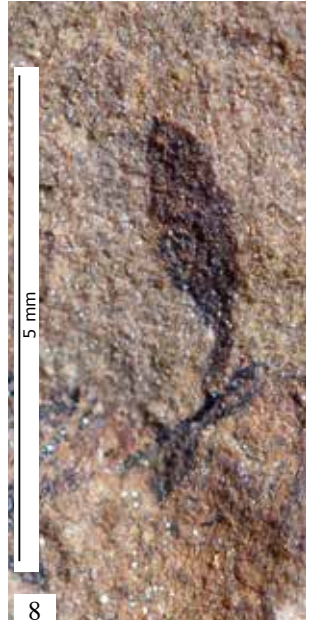
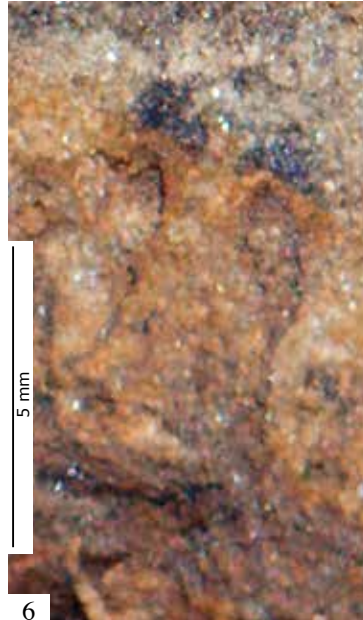
Der große Unterschied liegt allerdings im Aufbau der Megasporophylle. Die Megaspor angien siedelten sich parallel auf einer Ebe ne an beiden Seiten der fertilen Rhachis an und nicht umhüllend. Sie sassen auf einem kurzen Stielchen, waren lang gezogen ellip tisch und erreichten inklusive Stielchen (0.1 cm) etwa 0.5 cm Länge (LIND 182, LIND 130, LIND 203).

Die Frage die sich stellt, ist somit unter welche Großfamilie *Weylandia* eingereiht werden könnte. Naheliegend ist eine Ein ordnung unter die Progymnospermen. Die Blattgestalten der Protokoniferen *Calamo phyton*, *Schweitzeria* oder *Eoconifera* aber auch *Weylandia* unterschieden sich basal wenig, nur im oberen Bereich, finden wir bei *Weylandia* an Stelle der sterilen und fertilen Verzweigungen einen Schopf fertiler Makro sporophylle. Eine Einordnung unter die Pro tokoniferen ist deswegen unwahrscheinlich. Die einzelnen parallel an einer Achse anein andergereihten Samen sind auch untypisch für Koniferen, wohl aber für eine Pflanzenfa milie unter den Nacktsamern und zwar den *Cycas*-Cycadeen. So eigenartig es auch klin gen mag, könnte aufgrund des durch eine Vielzahl an Megasporophyllen gebildeten fertilen Schopfes eine zur Krongruppe dieser Palmfarne gehörende Klassifizierung nicht abwegig sein. Die im Perm und besonders in der Trias auftretenden *Taeniopteris*-Cy-



Detail der Blattverzweigungen von *Weylandia rhenana* (LIND 154)

cadeen zeichneten sich durch, einer zent ralen Achse entspringenden, zungenartige Blätter aus. Und auch die dazu gehörenden Fruchtstände ähnelten *Weylandia*. Erst ab der mittleren bis späten Trias entsprangen die Megasporophylle der *Taeniopteris*-Cy cas-Palmfarne einer Ebene, sodass, keine vereinigte Sporophyll-Schöpfe mehr gefun den werden, sondern einzelne Megasporo phylle bestehend aus einer Ansammlung von Samen, wie sie den heutigen *Cycas*-Palm farnen eigen sind. Ihre zungenförmige Blatt struktur - im Gegensatz zu den heute vor kommenden geteilten Wedeln - ist bis an die Trias-Jura-Grenze verfolgbar. So stellt *Wey landia* eine der interessantesten und dabei rätselhaftesten Pflanzen des Mitteldevon dar und kann als Krongruppe der *Cycas*-Cyca deen gelten.



***Weylandia rhenana*. Pflanze mit Megasporophyllen. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1. Fast gänzlich erhaltene Pflanze mit einem Schopf aus Megasporophyllen im oberen Bereich, Länge 70 cm, Stammbreite 5 cm (LIND 182); 2. Unterster Teil eines Stammes (LIND 130); 3. Blätter (LIND 154); 4. Teil eines Samenstragenden Schopfes (LIND 125); 5-6. Detail der Megasporophylle mit Vergrößerung von zwei Megasporangien (LIND 125); 7-8. Detail von weiteren Megasporangien (LIND 182, LIND 203); Coll. Wachtler, Dolomythos

Klasse: Progymnospermae

Gattung: *Flabellophyllum* WACHTLER, 2022

Namensherkunft

Vom Latein "flabellum" für "fächerförmig"

Diagnose

Mehrmals sich teilende, lang gezogene, schmale Blätter.

Flabellophyllum divisum WACHTLER, 2022

Namensherkunft

Vom Latein „dividere“, „geteilt“

Holotyp

LIND 202

Beschreibung

Beblätterung: Verschiedene tief eingeschnittene, mehrmals sich teilende Blätter, welche verschmelzen basal. Die einzelnen Blattnadeln erreichen eine Länge von 6 cm, bei einer Breite von 0.3 cm und enden in einen spitzen bis leicht gerundeten Apex (Holotyp LIND 202, LIND 195).

Bemerkungen

Flabellophyllum divisum findet sich in den Sedimenten von Lindlar relativ selten, sie ist aber wegen ihrer, den permisch-triassischen Ginkgo-Gewächsen ähnlichen Ausprägung interessant. Da bisher keine im Zusammenhang befindlichen Fruchtkörper gefunden wurden, ist eine genaue Einordnung, ob es sich wirklich um die Krongruppe der Ginkgos handelt, noch nicht bestätigt. Als Ginkgo-Vorläufer, hätte er eine erstaunlich hohe Entwicklung erreicht, weisen die permischen - aufgrund ihrer in Verbindung gefundenen Samenbeeren relativ sicher als Ginkgo einordenbaren Funde (*Ginkgoites pohlii*, Wachtler, 2021) aber auch die spätpermischen (*Ginkgoites gasseri*, *Baiera digitata*, Wachtler, 2021) - teilweise archaischere Ausbildungen auf. *Flabellophyllum divisum* zeigt mehr Ähnlichkeit mit der spätkarbonischen *Baiera perneri*, wobei allerdings diese aufgrund fehlender im Zusammenhang gefundener Fruchtstände nicht sicher eingeordnet werden kann.

Allerdings könnten die immer wieder in Lindlar aufgefundenen, an einem Stielchen



Flabellophyllum divisum. Vermutlicher Ginkgo-Vorfahre. Rekonstruktion

hängenden Einzelsamen *Flabellophyllum divisum* anzugehören, wobei es sich dann durchaus um einen ersten Ginkgo-Ahnen handeln könnte. So bleibt zu hoffen, dass weitere Funde Licht in diese interessanten Blattgestalten bringen, um eine eindeutige Klassifizierung zu ermöglichen.

Klasse Pterophyta

Genus: *Protopteridium* (KREJČÍ, 1880)

1880 *Protopteridium hostinense* Krejčí, p. 203

1881 *Hostinella hostinensis* STUR pp. 352-361 Taf III, Fig. 1, 2; Taf. IV, Fig. 1-8.

1904 POTONIE & BERNARD, FI. Dev. de l'étage H de BARRANDE, S. 14, Fig. 11-41.

1923 *Hostinella hostinensis* Kräusel & Weyland, pp. 158-171, - Taf. 6, .Fig. Taf. 7, Fig. 1-3; Taf. 8, Fig. 1-5; Taf. 9, Fig. 1-13.

Historischer Werdegang

Der Gattungsname *Protopterium* (*hostinense*) wurde im Jahre 1880 vom tschechischen Geologen Jan Krejčí für einen mittel-obervonischen (Givetium) „Farrenwedelzweig“



***Flabellophyllum divisum*. Pflanze und Blätter. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-2. Blattschopf (LIND 202, Holotyp); 3. Verschiedene Blätter (LIND 195); 4. Zusammen aggregierte Blätter (LIND 206); Coll. Wachtler, Dolomythos

(Farnwedel) verwendet "mit schlangenförmig leicht gekrümmtem Stengel und einseitigen Ästchen, auf denen die Fiederblättchen einseitig gegen oben gekehrt und wie an jungen Farrenstrieben halb eingerollt sind. ...Man erkennt an den Seitenästchen ovale Fiederblättchen mit einem starken Mittel-nerv, wodurch sie eben den Pecopterisblättchen ähneln (Krejčí, 1880, p. 203).

Stur (1881) änderte dann den Namen in *Hostinella hostinensis*, bildete die Pflanze ausführlich ab und ordnete sie unter die Algen ein („eine sehr ansehnliche Alge, mit einem circa 20 ctm. hohen Stamme, langen, oberwärts sympodial-dichotomisch verzweigten Ästen, mit dichotomisch verzweigten sterilen, und dichotomisch-fiedertheiligen fertilen Zweigen und Zweigchen.“)

Es wurde zwar versucht, den Gattungsnamen *Protopterium* (*hostinense*) als nicht gültig zu diskreditieren und in Richtung *Rellimia* zu verschieben (Bonamo, 1977), letztlich kann aber davon ausgegangen werden, dass *Protopterium* heute noch Vorrang vor allen später folgenden hat (Matten & Schweitzer, 1982).

Im Jahr 1923 waren es dann Kräusel & Weyland, welche für eine Art den Namen *Hostinella hostinensis* aus den Honseler Formation des Harthberges (Unterstes Givetium) verwendeten (Hartkopf-Fröder & Weber, 2016). Sie betrachteten *Protopterium* (*hostinense*) als "still entirely obscure object", „also ein noch völlig obskures Objekt" welches Psilophyton und nicht den Farnvorläufern nahestehen sollte.

Spätere Forschungen, vor allem aus dem Oberdevon, bestätigten immer mehr, dass *Protopterium*, zwar - ausgezeichnet durch rudimentäre spärliche Blattverzweigungen und nach oben gerichtete gewölbte Sporenstände -, am Ursprung der gerade noch einordenbaren und erkennbaren Farnvorläufer stehen muss. Im Oberdevon wurde die Gattung dann zu *Rhacophyton* (Crépin, 1875), was aufgrund der mittlerweile eingetretenen größeren Veränderungen im Aufbau der Pflanze gerechtfertigt erscheint, wobei viele Wesenszüge, wie eine beginnende Fiederbildung effektiv noch mehr in Richtung der Farnvorfahren hinweist. Aufgrund ihrer Vielfalt schon im Devon kann *Protopterium-Rhacophyton* als Ausgangspunkt für viele Farnfamilien, besonders im Karbon gelten.

***Protopteridium philippae* n. sp. WACHTLER, 2022**

Namensgebung

Nach der deutschen Alice Philipp, welche bevorzugt Pflanzenfossilien sammelte und sie großzügig der Wissenschaft zur Verfügung stellte.

Holotyp

LIND 240. Platte mit sterilen und fertilen Teilen. Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum, Innichen.

Diagnose

Niedrig wachsende Pflanze bestehend aus einer Hauptachse, aus welcher rudimentäre Blätter/Nadeln abzweigen. Sie variieren von monopodial bis dichotom. Von der Zentralrhachis oder Seitenästen abzweigende fertile Aggregate bestehen aus einer aufrecht bis waagrecht wachsenden gekrümmten Struktur auf deren Unterseite dicht besetzt oder in Abständen Sporangien/Sori hängen. Diese üblicherweise zu Cluster aggregiert.

Beschreibung:

Sterile Wedel: Hauptrhachis aufrecht, ca. 20-30 cm lang (Holotyp (LIND 240 = 22 cm), wobei nur spärlich Sekundärachsen abzweigen. Hauptstammumfang nicht dicker als 0,3 cm. Wurzeln kurz (erhaltener Teil des Keimlings LIND 213 = 1 cm). Beblätterung (oder Enationen) monopodial (LIND 106), oder sich gabelnd (LIND 246, LIND 95), manchmal auch tridaktylisch (LIND 95), besonders im oberen Bereich. Seitliche Blätter etwa 1 cm lang, im oberen Viertel dichotomisierend.

Fertile Wedel: Fruchtbare Aggregate ca. 1,5 cm lang, beginnend mit einem kurzen sterilen Stiel (Holotyp LIND 240), der sich nach oben in Richtung Hauptachse krümmt. Manchmal, aber nicht immer, bilden sie ein dichtes System dreidimensionaler Verzweigungen. Das Oberteil eines jeden einzelnen Wedelchen ist glatt, am Unterteil entspringen 5 bis 8 Abzweigungen, von denen jeweils in dichten Büscheln die eiförmig bis länglichen Sporangien hängen (LIND 240, LIND 111, LIND 115, LIND 197, LIND 119, LIND 186, LIND 114, LIND 79, LIND 106, LIND 82). Einzelne Sporangien erreichen eine Länge von nicht mehr als 0,4 cm und eine Breite von 0,1 cm, wobei diese manch-



***Protopteridium philippae*. Rekonstruktionen**

a. Pflanze mit Wurzelbereich (LIND 213); b. Modellhaft ausgeprägte Seitentriebe (LIND 246), c-d. Verschiedene Seitentriebe und primitive Wedel (LIND 95, LIND 158, LIND 157); e. Wedel mit Sporangien (LIND 240, Holotyp); f. Aggregation von Sporophyllen (*Osmunda*-Habitus) (LIND 200); g. Detail der Sporenansammlungen ((LIND 186, LIND 114, LIND 79, LIND 106, LIND 82); h. Detail der Sporen (LIND 111, LIND 115)

Der erste Werdegang der Farngewächse



Beblätterung der Farne: Entwicklung vom Mitteldevon bis zum Oberdevon

1. *Protopteridium philippae* (Lindlar, Mittleres Eifelium, (Frühes Mitteldevon) Mühlenberg Formation); 2. *Protopteridium hostinense* (*Hostinella*) (Aus Käusel & Weyland, 1923; Gräfrath, Unterstes Givetium, (Spätes Mitteldevon), Hon-seler Schichten); 3. *Rhacophyton condrusorum*, Fammenium (Oberdevon), Walheim-Aachen, Condros-Sandstein). Aus Schultka 1978

mal in einer distalen zarten Spitze enden. Die einzelnen Sporophyllstände (Sori?) verbinden sich gewöhnlich in vier Cluster, die zu einer weiteren Agglomeration von etwa 16 Sporangien zusammengefasst sind. Insgesamt kann somit ein einziges fertiles Wedelchen etwa hundert oder mehr einzelne Sporangien enthalten (LIND 111). Die einzelnen Sporangien sind homospor.

Bemerkungen

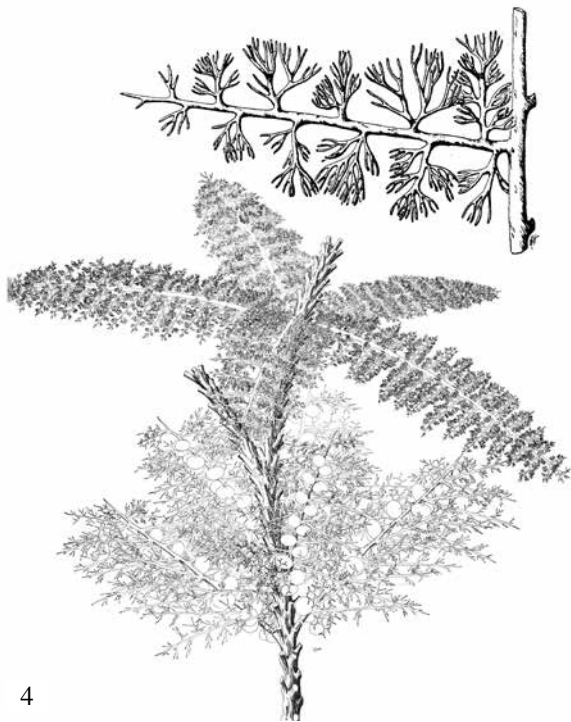
Protopterium philippae gehört im Steinbruch Lindlar zu den häufigsten Flora-Elementen, wenn auch einigermaßen komplette Pflanzen äußerst selten sind. Zumeist finden sich nur Zentimeter lange sterile Äste oder die charakteristischen halbrund geformten Sporophyll-Wedel. Die niedrig wachsende Pflanze erreichte wohl um die 30-50 cm Größe.

Es dürfte sich bei *Protopterium philippae* um die gerade noch erkennbare Krongruppe der Farne handeln, denn die etwaigen Vorläufer in Richtung Unterdevon sind so archaisch, dass zielführende Ableitungen kaum möglich sind. Dagegen erkennt man aus den

nächsten Entwicklungen - bis zum Oberdevon - vor allem im vermutlichen Nachfolger *Rhacophyton* schon deutliche Hinweise auf ausgeprägte Fiederchen und Wedel heutiger Farne. Allerdings ist der Bauplan der Sporophylle im Mitteldevon von Lindlar so unterschiedlich, dass man genauso gut mehrere verschiedene *Protopteridium*-Arten hätte beschreiben können. Zwar sind die Unterschiede mit dem zwischen 5 und 10 Millionen Jahre jüngeren *Protopteridium hostinense*, dem Givetium angehörend nicht groß, aber der noch primitivere Charakter sowohl der fertilen Wedel als auch der Beblätterung von *Protopterium philippae* aus dem Eifelium ist augenscheinlich.

Es war ein Glücksfall von Jan Krejčí (1880), eine Zuordnung zu den Pteridophyta zu vermuten und mit dem Namen „*Proto*“ (für ursprünglich) und „*pteridium*“ (für Farn), also „*ursprünglicher Farn*“, wie selten anderswo bei einer paläobotanischen Nomenklatur einzuordnen.

Zwar wurde versucht diesen Namen zu diskreditieren, so von Stur (1881) als *Hostinel-*



4

4. *Rhacophyton ceratangium*, Hampshire Formation, Fammenium, Oberdevon. Aus: Andrews & Phillips

la hostinensis aber auch von Kräusel & Weyland, 1923 als *Hostimella hostimensis*, oder *Milleria thomsonii* (Lang 1926, ohne Gültigkeit, da einer heutigen Asteraceae vorbehalten), oder von Bonamo (1977) als *Rellimia thomsonii* für ähnliche Pflanzenteile aus dem Givetium von New York (Gilboa), aber insgesamt kann die Theorie des gewöhnlich bedachten Devonpflanzenforschers H. J. Schweitzer unterstützt werden (Matten & Schweitzer, 1982), dass trotz einiger inhaltlicher Mängel, - aber für diese Zeit verständlich -, der von Jan Krejčí (1880) gewählte Name, besonders in Hinblick auf die Abbildungen der Erstbeschreibungsexemplare Krejčí's von Stur (1881) Bestand hat.

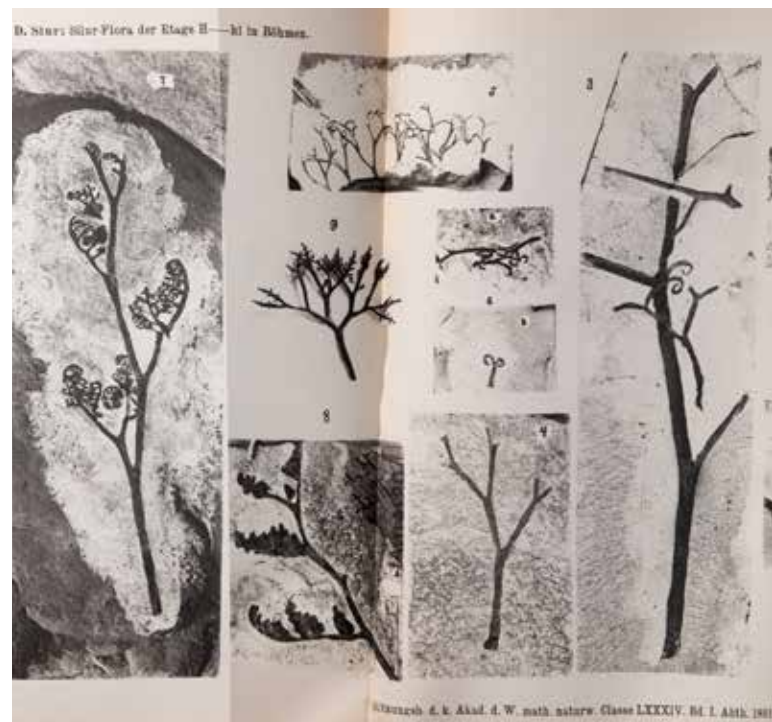
Nur ältere Namen zu diskreditieren, damit sich später geborene Autoren mit neuen Namen schmücken, ist aus Respekt vor zur damaligen Zeit unter vielen Schwierigkeiten kämpfenden Forschern nicht gerechtfertigt. Akzeptiert werden kann allerdings der Name *Rhacophyton* für oberdevonische - *Protopterium* ähnliche Farne -, da der Entwicklungssprung über 30 Millionen Jahre Zeitdifferenz dies zulässt.

Es erscheint eigenartig, dass aus einer einfach y-förmig dichotomen *Protopterium*-Blattnadel, durch weitere Gabelungen in-

nerhalb von etwa 30 Millionen Jahren über *Rhacophyton* das typische Fiederblatt der Farne entstehen sollte, was als hervorragendes Beispiel kaum für möglich gehaltener Evolutionslinien gelten kann.

Rund um diese Blattadern bildete sich in der Folge das typische Gewebe (Epidermis) und somit die klassische Fiedergestalt heutiger Farne. Interessant ist der hohe Entwicklungsstand der Sporophylle schon im Unteren Mitteldevon. Im Prinzip lassen sich aus diesem Grundbauplan viele nächst folgende Farnfamilien ableiten. Dazu gehören die Osmundaceen mit ihren getrennten Trophophyll- und Sporophyllwedeln (Holotyp LIND 240 ist ein gutes Beispiel dazu), aber genauso die *Cyathea* oder *Dicksonia*-Vorläufer (LIND 249), welche alle im Karbon eine weltweite Verbreitung erreichten. Auf die Ähnlichkeit mit *Pecopteris* (*Cyatheites*) wies schon Stur (1881) hin.

Es scheint sich bei *Protopterium* und später bei *Rhacophyton* um einen echten Kosmopoliten gehandelt haben, der neben Europa (*Protopterium philippae*, *Protopterium hosti-*



1881 bildete D. Stur (Taf. IV) verschiedene von J. Krejčí im Jahr 1880 als *Protopteridium hostinense* beschriebene Pflanzen ab und benennt sie mit *Hostinella hostinensis*, wobei er diese Pflanzen fossilen Algen zuordnet. Darunter befindet sich auch das unter Nr. 8 von Krejčí beschriebene Exemplar. Naheliegender ist, dass deshalb der gültige Name *Protopteridium hostinense* KREJČÍ, 1880 erhalten bleibt.



1



2



3



4



5



6



7

***Protopteridium philippae*. Sterile Wedel, Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1. Pflanze mit Wurzeln - Sämling (LIND 213), 2-3. Wedel mit primitiven Blattabzweigungen (LIND 158, LIND 157); 4-5. Detail von zwei bis dreimal sich teilenden Blättern (LIND 246); 6-7. Wedel mit zwei bis dreimal dichotomen Blättern (LIND 95); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos, Gesammelt von Manfred Fuchs und Alice Philipp im BGS-Steinbruch, Lindlar



***Protopteridium philippae*. Sterile und fertile Wedel, Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1. Wedel mit juvenilen Blättern (LIND 153), 2-3. Wedel (LIND 159); 4. Schöner Wedel mit sterilen und fertilen Bereichen (LIND 249); 5. Wedel mit fertilen Teilen (LIND 106); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos); Gesammelt von Manfred Fuchs und Alice Philipp im BGS-Steinbruch, Lindlar



1



2



4



3



5

***Protopteridium philippae*. Fertile und sterile Wedel. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-3. Steriler und fertiler Wedel. Detail der Sporophylle (Holotyp LIND 240); 4-5. Gegenplatte des Holotyps mit Detail der reifen Sporangien Alle Coll. Wachtler, Dolomythos); Gesammelt von Manfred Fuchs und Alice Philipp im BGS-Steinbruch, Lindlar



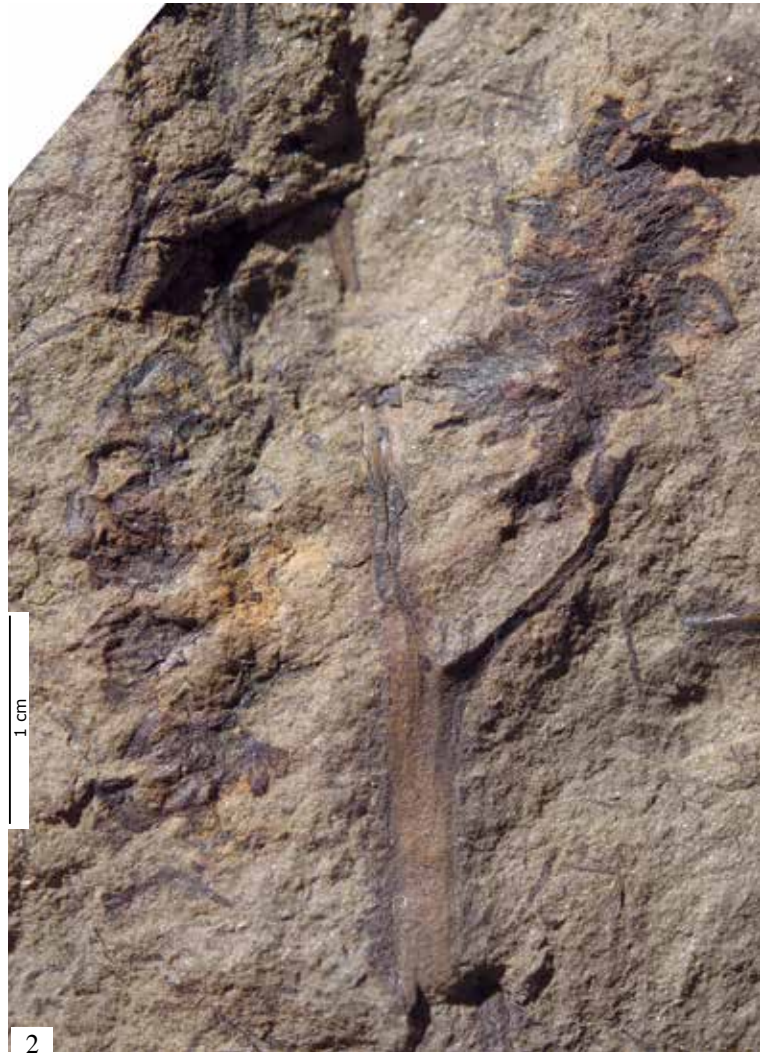
***Protopteridium philippae*. Fruktifikationen. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-5. Detail der Sporophylle (LIND 186, LIND 114, LIND 79, LIND 106, LIND 82); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos);
Gesammelt von Manfred Fuchs und Alice Philipp im BGS-Steinbruch, Lindlar



***Protopteridium philippae*. Fruktifikationen. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-2. Schopf von Sporophyllen und Detail (LIND 111), 3-4. Aggregation einzelner Sporangien (LIND 115, LIND 197) 5. Fertiler Wedel mit einem abgetrennten Sporangium auf der rechten Seite LIND 119); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos); Gesammelt von Manfred Fuchs und Alice Philipp im BGS-Steinbruch, Lindlar



***Protopteridium philippae*. Fruktifikationen. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-5. Ansammlung von Sporangien (LIND 107, LIND 248, LIND 120, LIND 80, LIND 115); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos); Gesammelt von Manfred Fuchs und Alice Philipp im BGS-Steinbruch, Lindlar



Protopteridium philippae.

Anordnung von Sporophyllen in Richtung der Osmundaceae (LIND 200).

nensis), sich auch in Nordamerika (*Protopterium thomsonii*) bis hin nach Sibirien und Marokko ausbreiten konnte (Gerriene et. al, 2010). Dies gilt genauso für *Rhacophyton* aus dem Oberdevon wie *Rhacophyton condrusorum* (Crepin, 1875, Schultka, 1978) aus Europa oder *Rhacophyton ceratantium* aus Virginia, Nordamerika, (Andrews & Phillips, 1968).

Allerdings bringen die verschiedentlich getätigten Einordnungen von *Protopterium* oder *Rhacophyton* als Aneurophytales, Zygopteridales, Coenopteridales oder Trimerophytophyta (Taylor et. al. 2009) kaum einen Erkenntnisgewinn, da sie keine Lösungen aufzeigen, in welche evolutive Richtung *Protopterium* sich hinbewegte.

Eine weitere Frage ist, zu welchen anderen mitteldevonischen Flora-Elementen sich am ehesten Verwandtschaftsverhältnisse eröffnen. Am wenigsten noch mit den Lycophyta (*Protolpidodendron*, *Selaginellites*), welche sich schon damals von den anderen Familien abgesondert hatten. Vergleicht man die männlichen Sporophyllstände der Progymnospermen wie *Calamophyton primaevum*, *Eoconifera fuchsii* aber auch vermuteter Cycadeen-Vorfahren (*Weylandia rhenana*, *Kraeuselia pohlii*), kommt man nicht umhin Ähnlichkeiten festzustellen. Das gleiche gilt für aufgefundene, eingerollte Wedel, wel-

che entweder zu den Palmfarnen oder den Farnen gestellt werden müssen. Und selbst mit den *Equisetum*-Schachtelhalmvorfahren (*Archaeoequisetites lindlarensis*) öffnen sich verwandtschaftliche Beziehungen. Einige Funde aus Lindlar zeigen aggregierte Sporophyllstände mit an der Unterseite eines schildartigen Sporangienträgers vereinte Sporenbehälter (LIND 17).

Wenn wir im Mitteldevon wahrscheinlich zur Krongruppe vielen Pflanzenfamilien gelangen, bleibt die Frage, durch welche Umstände einige zu Samenträgern, also sich daraus die Gymnospermen entwickelten und andere - wie die Farne oder Schachtelhalme - mit der Ausbildung von homosporen Sporophyllen ihr Auslangen fanden. Hier scheint eher der Mittelweg zielführend sein: Finden wir an einem Ende der Evolutionsskala homospore *Protopterium*-Farne, dann folgen heterospore Bärlappe *Protolpidodendron*, *Selaginellites*, also mit Megasporen und Mikrosporen innerhalb der gleichen Zapfenausbildung und am Ende die Gymnospermen mit unterschiedlichen Megasporen (Samen) und Mikrosporen (Pollensäcken) auf der gleichen oder unterschiedlichen Pflanzen. Dies alles vollzog sich im Mitteldevon innerhalb einer erstaunlich kurzen Zeitspanne und bestimmte die gesamte Flora bis in die Jetztzeit.

Schachtelhalmgewächse

Division Sphenophyta
Familie Calamitaceae UNGER, 1840

Genus *Archaeocalamites* STUR, 1875

***Archaeocalamites antiquus* sp. nov. WACHTLER 2022**

Namensgebung

„*Antiquus*“, Latein für „alt“. Stammvater der Calamiten.

Holotyp

LIND 201, Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum, Innichen.

Diagnose

Den Calamiten ähnliche Stämme mit geradlinig - auch über die Internodien - verlaufenden Längsrillen. Sporophyllstände lang gezogen und schlank, bestehend aus einer abwechselnden Folge von Manschetten. Sporangien basal dort sitzend, umhüllt von nadelförmigen Brakteen.

Beschreibung

Pflanze: Stämme mit charakteristischen horizontalen Rippen oder Furchen, unterbrochen von wieder kehrenden Knoten. Diese geradlinig durchlaufend (Holotyp LIND 201, LIND 153). An den Nodien entspringen seitlich in die Höhe laufende Seitenäste.

Fertile Organe: Strobili schlank, ungefähr 5–6 cm lang und 2–3 mm breit. Sie bestehen aus einer Mehrzahl an auf gleicher Höhe entspringenden nadelförmigen sterilen Brakteen, welche sich manchmal in der oberen Hälfte gabeln. Die Sporangien entspringen adaxial im basalen Teil und werden von den Brakteen umhüllt.

Genus *Archaeoequisetites* nov. gen. n. sp. WACHTLER 2022

Namensgebung

Vom Griechischen „*archaios*“ was für „alt“ steht. Zudem ein Hinweis auf die Schachtelhalmlinie *Equisetites*/heutiges *Equisetum*.

Diagnose

Schachtelhalm mit lang gezogenen Furchen, immer wieder unterbrochen von Internodien. Strobili bestehend aus zapfenförmigen

Sporophyllständen welche unter einer schildförmigen Braktee zur Achse hängende Sporophylle tragen.

***Archaeoequisetites lindlarensis* n. sp. WACHTLER 2022**

Namensgebung

Vom Fundort Lindlar, BGS Vitar Steinbruch, GPS: N 051°01.740, E 007°22.420, Nordrhein-Westfalen.

Holotyp

LIND 514, Coll. Burkhard Pohl, Großbieberau.

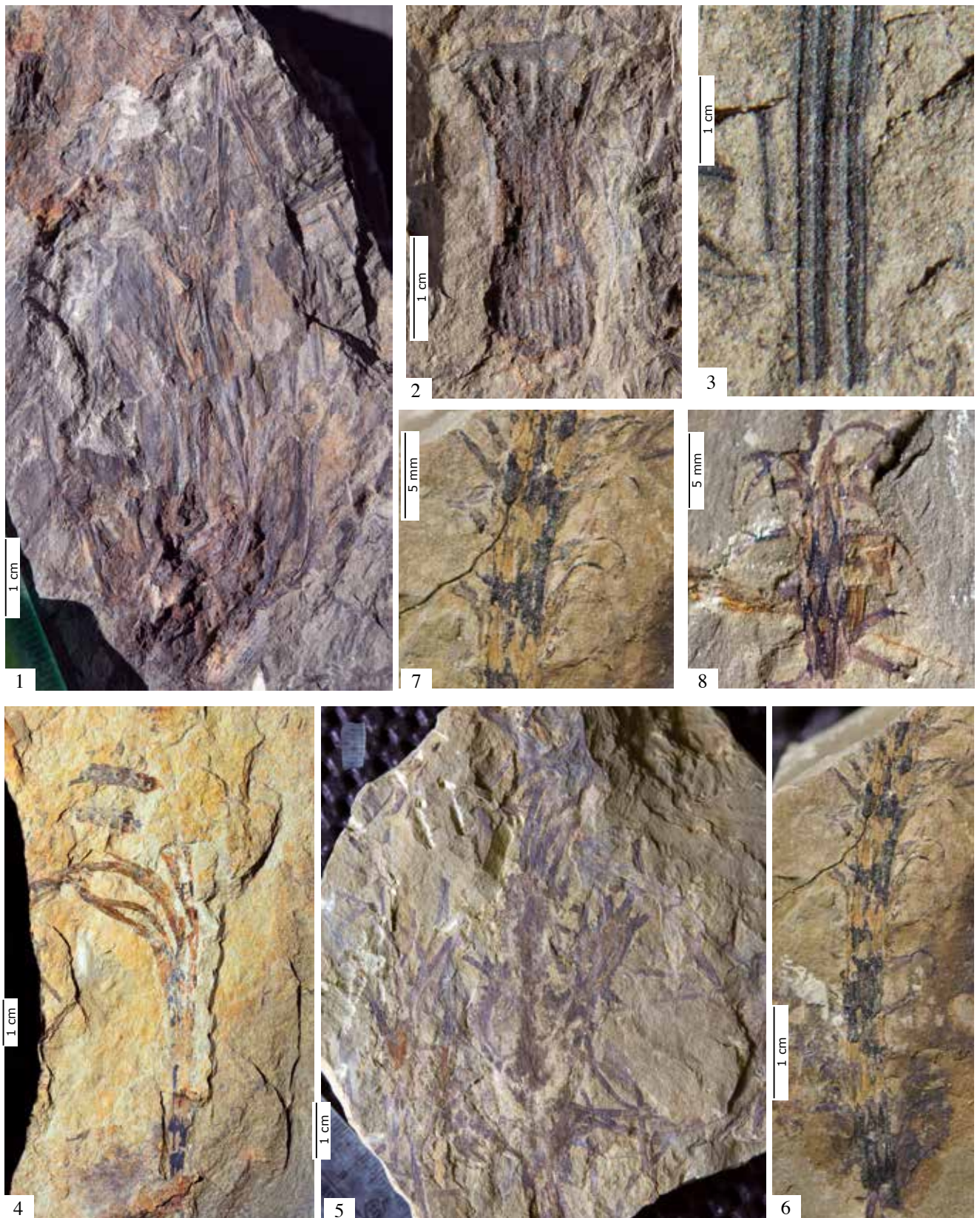
Beschreibung

Pflanze: Hauptachsen immer wieder unterbrochen von Internodien. Diesen entspringen zarte, nur 0.2 cm dicke aber bis zu 10-15 cm lange Sekundärästchen, welche zusammengesetzte Quirle bilden (LIND 11).

Fertile Organe: Zapfenförmige Sporophyllstände bestehend aus einer Ansammlung von rundlichen Deckschilden, von denen auf der unteren Seite eine Vielzahl länglicher ungefähr 0.5 cm langer Sporensäcke hängen (Holotyp LIND 514).

Bemerkungen

Aufgrund der Erkenntnisse von Lindlar kann man die Herkunft der Sphenophyta bis in den Mitteldevon zurückdatieren. Interessanterweise bildeten sich in dieser Zeit die beiden Hauptlinien heraus: Die Calamitales und die Equisetales (Wachtler, 2016). Im späten Devon treffen wir auf *Pseudobornia ursina* (Nathorst, 1902, gesammelt von Johan Gunnar Andersson in den 1890er Jahren auf der Bäreninsel). Hans-Joachim Schweitzer, 1967, interpretierte die Fossilien als zugehörig zu einem großen, 15-20 m hohen Baum wobei hier scheinbare Zusammenhänge mit den Schachtelhalmen, insbesondere mit den Calamitaceen, herausgearbeitet wurden. Vom Unteren bis zum Mittleren Karbon (Tournaisium bis Viséum) finden wir genauso voll entwickelte Calamitaceen (*Archaeocalamites*) mit ihren charakteristischen, lang gestreckten Fruchtständen. Sie bestanden aus einer Vielzahl auf gleicher Ebene entspringenden Brakteen, welche die Sporangien eng umschlossen. Charakteristisch waren ihre durchgehend durch die Knoten



***Archaeocalamites antiquus*. Stammteile. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-2. Apikaler Teil einer Pflanze mit teilweise gegabelten Seitenästen (Holotyp LIND 201, Coll. Dolomythos); 3. Stammteil (LIND 153), 4-5. Stamm mit gegabelten Seitenästen (LIND 14, LIND 501, Coll. Pohl) 6-8. Strobilo mit teilweise dichotomen Brakteen (LIND 504, LIND 503)



***Archaeoequisetites lindlarensis*. Sporophyllstände und Stämme. Mitteldevon**

1-2. Detail einer Sporangiphore mit seitlich hängenden Sporenbehältern (Holotyp LIND 514); 3-4. Verschiedene Stämme mit Internodien und seitlich abzweigenden Ästchen (LIND 11) Coll. Pohl, Grossbieberau

verlaufenden Längsrillen, wobei um diese Zeit erstmals auch durch die Gabelung des Leitbündels etwas versetzte Rippen auftreten (*Mesocalamites*).

Vor allem im späten Karbon verbreiteten sich die Calamitaceae in vielen oft zeitgleichen Variationen wie *Calamites multiramis*, *Calamites equisetiformis*, *Calamites incisum*, *Calamites gigas* und viele andere mehr. Einige Arten der verwandten Gattung *Neocalamites* schafften ein Überleben bis in den späten Perm, um während der Perm-Trias-Katastrophe auszusterben (Wachtler, 2019). Die oberpermische *Neocalamites benckeeae* aus den italienischen Alpen gilt bislang als letzter Vertreter der Calamitaceae. Auch im frühen Perm des Angara-Kontinentes, heute Teil der Ural-Region und von Sibirien waren die *Calamites*-Schachtelhalme weit verbreitet (*Paracalamites decoratus*, *Paracalamites striatus*) (Perner & Wachtler, 2020), genauso wie auf der amerikanischen Landmasse (*Calamites kinneyana*, Wachtler, 2017). Ihre typischen Sporophyllstände machen sie leicht von jenen der Equisetales, aber auch aller anderen Pflanzenfamilien unterscheidbar. Es handelte sich somit um einen Kosmopoliten, wobei ungeklärt ist, ob er im Devon zeitgleich an mehreren auch weit entfernten Landmassen entstand, oder sich durch Migration ausbreitete.

Die erste Entwicklung der Calamitaceae muss daher zwischen Unter- bis Mitteldevon erfolgt sein, sodass *Archaeocalamites antiquus* als erste - gerade noch erkennbare Calamitaceae - angesehen werden kann. Interessanterweise weisen ihre Strobili und die Sporangien umkrallenden Brakteen mehr verwandtschaftliche Beziehungen zu den Bärlappgewächsen (*Protolepidodendron*) als zur anderen heute überlebenden Schachtelhalmgruppe, die Equisetales auf.

Der Werdegang der *Equisetum*-Schachtelhalme lief ähnlich. Auf einen frühen Ursprung im Mitteldevon mit *Archaeoequisetites lindlarensis*, blieben sie über den gesamten Karbon im Schatten der weiter verbreiteten *Calamites*-Gewächse, um an der Karbon-Perm-Grenze (Moskovium-Kasimovium) mit *Equisetites hemingwayi*, wie mit anderen frühpermischen Arten wie *Equisetites geraschi* (Perner & Wachtler, 2015), *Equisetites vaujolyi* oder der spätpermischen *Equisetites siberi* (Wachtler, 2015) parallel mit den Calamitaceae vertreten zu sein. Einige von ihnen erreichten Sprossdurchmesser von etwa

10 cm und wurden bis zu 2-3 Meter hoch. Selbst auf dem russischen Angara-Kontinent waren die Equisetaceae mit *Equisetina magnivaginata* verbreitet.

Die Blütezeit der Equisetales erfolgte im Mesozoikum mit der frühmitteltriassischen *Equisetites mougeotii*, gefolgt von *Equisetites arenaceus* in der mittleren Trias. Sie waren auf der europäischen Landmasse weit verbreitet, und entwickelten beeindruckende Stämme mit teilweise 20 cm Durchmesser. Zapfenartige Sporophyllstände wurden auf der Hauptachse oder auf sekundären Seitenästen in Ansammlungen von vielen Strobili entwickelt.

Allerdings finden sich Sporophyllstände der Equisetales im Gegensatz zu den Calamitales in den Sedimenten höchst selten. Nur in Ilsfeld, einer mitteltriassischen deutschen Fundstätte kommen sie häufig vor, was vermuten lässt, dass sie gleich den heutigen sich nur in einer kurzen Zeitspanne im Frühjahr ausbildeten, um dann zu zerfallen.

Archaeoequisetites lindlarensis kann somit zur Krongruppe der Equisetales gezählt werden. In dieser Zeit verschwimmen selbst die Unterschiede zwischen den Progymnospermen (Protokoniferen, Urcycadeen) als auch der Farne (*Protopteridium*), wie auch von *Archaeoequisetites*, besonders bei ihren mikrosporangiaten Ausprägungen. Allerdings erreichten die Nacktsamer schon in dieser Zeit jene Evolutionshöhe, welche zur Samenbildung führte, während die Farne und Schachtelhalme diese umgingen, um trotzdem erfolgreich zu bleiben.

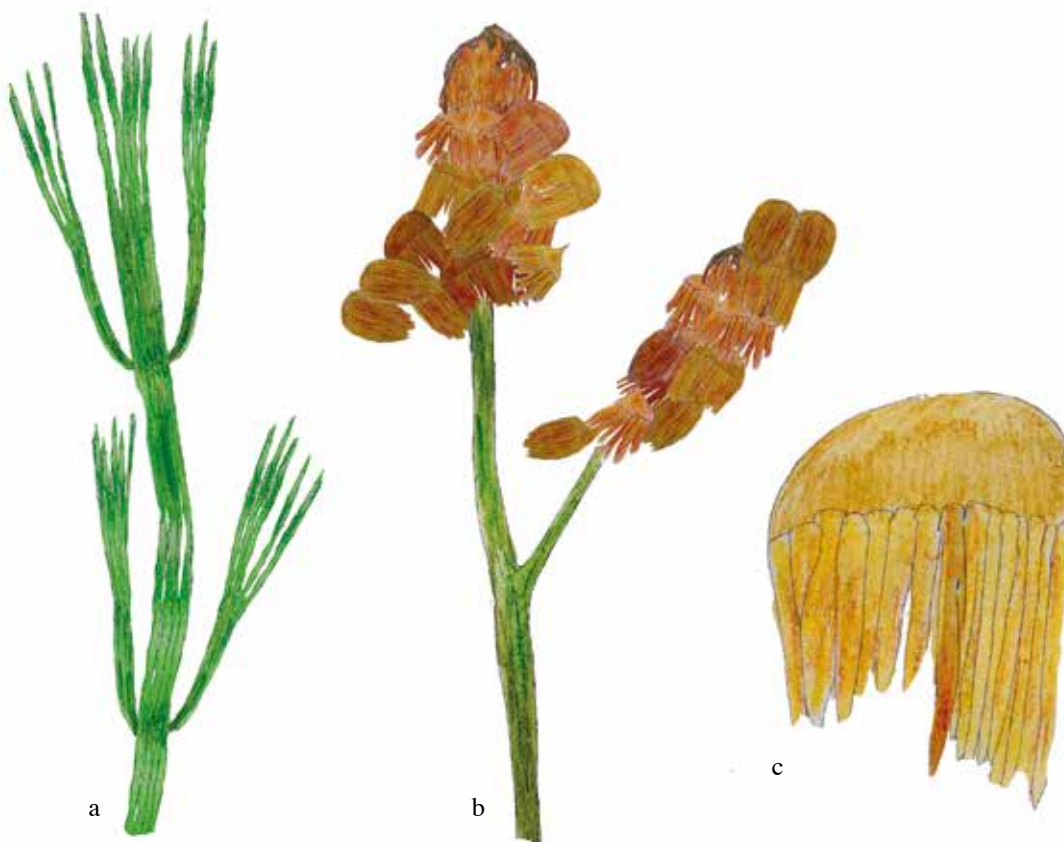
Die Calamitaceae, wobei der Hinweis auf „Schachtelhalm“ gewagt ist, dürften sich in enger Verbindung mit den Bärlappgewächsen entwickelt haben, aber bei einer monosporangiaten Ausbildung blieben, genauso wie die *Lyopodium*-Gewächse, während ander Bärlappe heterospor wurden oder sogar wie bei den Sigillarien fast zur Samenbildung kamen.

All dies kann als Hinweis betrachtet werden, dass die Calamitaceae und Equisetaceae von Anfang an getrennte Wege einschlugen und selbst im Mitteldevon kaum verwandtschaftliche Beziehungen aufwiesen. Sowohl *Archaeoequisetites* als auch *Archaeocalamites* war eigen, dass ihre Stängel in der Anfangsphase aus einer Ansammlung von sich verbindenden Einzelästen bestanden, welche dergestalt eine verstärkte Hauptachse bildeten.



***Archaeocalamites antiquus* . Rekonstruktion**

a-b. Stammteil (LIND 201, Holotyp, LIND 153, LIND 14); c-d. Sporophyllähren mit Sporangien (LIND 504, LIND 503)



***Archaeoequisetites lindlarensis* . Rekonstruktion**

a. Stammteil (LIND 11); b. Sporophyllstand (LIND 514, Holotyp); d. Detail eines Sporenbehälters (LIND 514)

Bärlappgewächse aus dem Mitteldevon

Zumindest zwei verschiedene Lycophyten können in Lindlar unterschieden werden: *Protolepidodendron* und *Selaginellites*. Komplexer ist dagegen der Weg ihrer Nomenklatur. *Protolepidodendron scharyanum* wurde erstmals vom tschechischen Geologen Jan Krejčí, zuerst im Jahre 1879 sowie 1880 aus Mittelböhmen (Lokalität Hostin bei Srbsko) beschrieben, und zwar aufgrund eines vermeintlichen Vorläuferstatus der im Karbon ihre Blüte erreichenden Lepidodendrales. Benannt wurde sie nach dem Brauereimeister,

Jan Michael Schary (1824-1881) aus Smichov, einem großen Fossiliensammler. Krejčí (1879) hob das Hauptmerkmal der Pflanze wie folgt hervor: „Der Zweig ist mit feinen, am Ende theilweise zerschlitzten, länglich lanzettförmigen Blättchen bedeckt“.

Schon ein Jahr später änderte Dionýs Štúr (1881) den Namen in *Chauvinia scharyana*, obschon der Name von einer rezenten Algengattung besetzt war. Er bildete auch das Hauptexemplar von Krejčí erstmals ab (Taf. 1, Abb. 1). Beide betrachteten diese Pflanze als dem älteren Silur angehörend.

Zwar gab es Versuche (Yurina & Orlova, 2008) diesen Namen zu diskreditieren, aber die von Krejčí angeführte Beschreibung dürfte ausreichend sein und Bestand haben.

Der deutsche Paläobotaniker Potonié sowie Bernard Renault (1904) setzten wieder den ursprünglichen Namen *Protolepidodendron* ein, jedoch ohne weiteren Beschreibungsdiagnosen. Dies tat dann Walter Gothan (1921) nach dem Tod von Henry Potonié (1857-1913) in seinem Namen

und mit folgender Einordnung: „Es sind einfache oder gegabelte kleine Zweige mit lepidodendroider Skulptur, aber anscheinend ohne besondere Blattnarben und Närbchen; an ihnen sassen kleine Blättchen an, die bei einer Art an der Spitze gegabelt waren“.

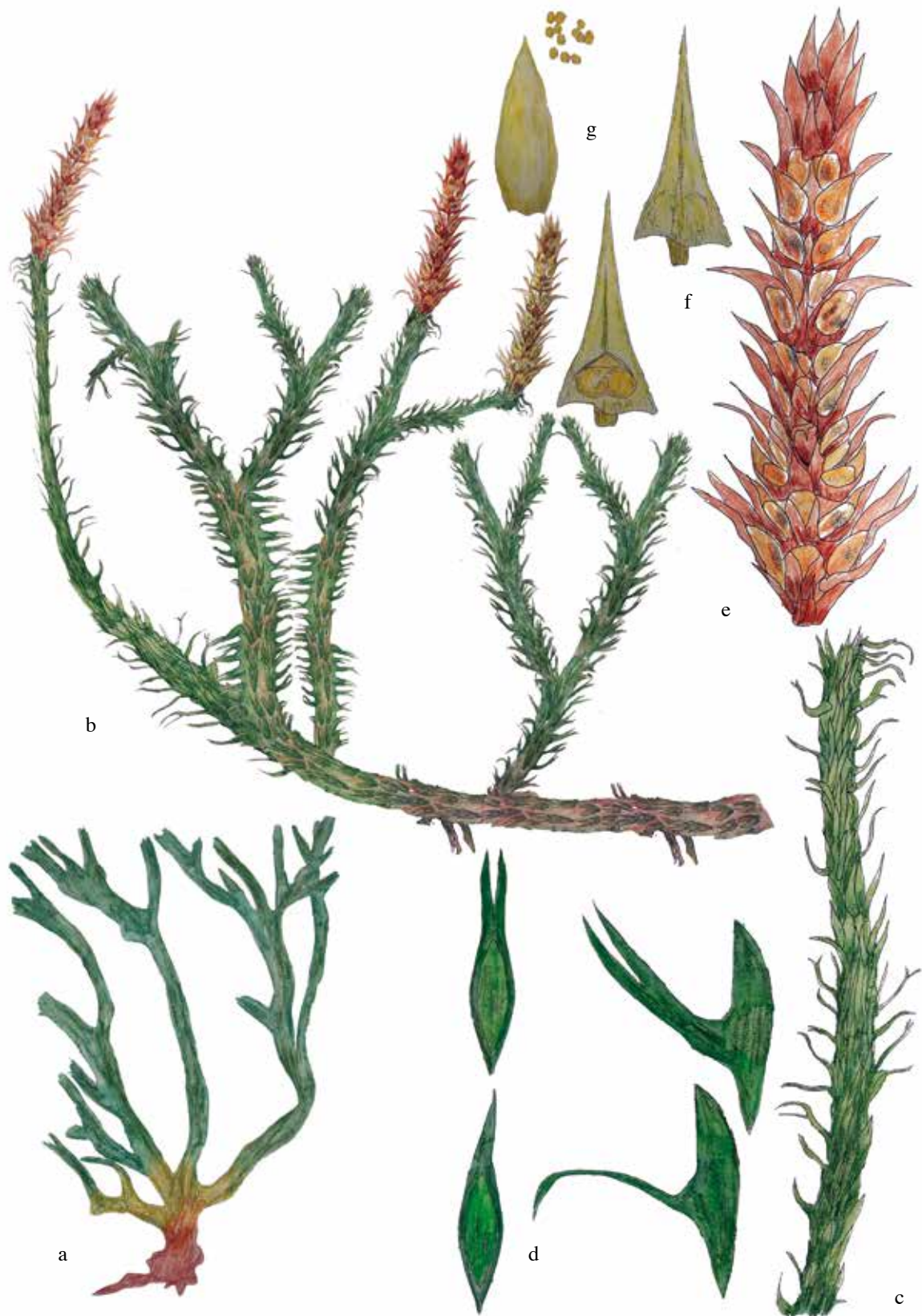
Bei allen Autoren werden somit die Charakteristiken dieses Bärlappgewächses hervorgehoben: Es trug sowohl gegabelte als auch ungegabelte Blätter. Im Jahr 1932 beschrieben Kräusel und Weyland eine weitere Form - *Protolepidodendron wahnbachense* - aus dem deutschen Wahnbachtal. Es handelte sich dabei um unterdevonische Ablagerungen aus dem Emsium, während die böhmische *Protolepidodendron scharyanum* dem mittel-oberdevonischen Givetium angehörten. In der Folge wurde *Protolepidodendron wahnbachense* aufgrund seiner Mehrfachverzweigungen der einzelnen fertilen Blattbrakteen in *Estinnophyton wahnbachense* (Fairon-Demaret, 1979) umgeändert, oder ein weiterer Gattungsname - *Leclercqia* Banks, Bonamo, et Grierson (1972) eingeführt. Der tiefere Sinn dieser Neuklassifizierungen ist nicht ergründbar oder höchstens auf menschliche Eitelkeiten zurückzuführen, da es über den 20 Millionen Jahre andauernde Entwicklungsweg vom Unter- bis Mitteldevon auf Gattungsebene kaum nennenswerte Abweichungen gab.

Eine Frage, welche sich besonders in der zum Mittel-Eifelium gehörenden Mühlenberg Formation des BGS Steinbruchs von Lindlar auftut, ist, zu welcher Art dann die vorgefundenen Bärlappgewächse gehören. Sie wurden manchmal als *Protolepidodendron scharyanum* beschrieben (Schweitzer, 1990), trotzdem sprechen einige Charakteristiken dafür, dass sie von jenen aus dem Givetium stammenden abweichen, und noch mehr vom älteren *Protolepidodendron wahnbachense*.

Am zielführendsten scheint deshalb die Wahl eines neuen Artnamen für dieses - sich in einer Mittelstellung befindliche - Bärlappgewächs zu sein: *Protolepidodendron leschii*. Dies gilt auch für die zweite Gattung. Ihre Ähnlichkeiten zu heutigen Moosfarren lässt es glaubhaft erscheinen, sie als *Selaginellites devonianus* einzuordnen, womit es sich hier um den ältesten Vorfahren dieser Gattung handelt, welcher dann ab dem Karbon und vor allem in der Trias eine weite Verbreitung fand.



Protolepidodendron scharyanum aus der böhmischen Lokalität Hostin aus der Sammlung Krejčí. Ihm fielen die gegabelten Blättchen auf. Sie sind untypisch für heutige Lycophyten oder auch der karbonischen Gattung *Lepidodendron*.



***Protolpidodendron leschii*. Rekonstruktion**

a. Wurzel und basaler Teil (LIND 241); b. Zweig mit Sporophyllähren (LIND 88, Holotyp); c-d. Isolierter Zweig mit zwei Arten von Beblätterung: dichotom und nadelförmig LIND 71, LIND 219, LIND 230, LIND 216); e. Sporophyllähre (LIND 88, Holotyp); f. Sporophyll Außen- und Innenseite (LIND 146, LIND 119); g. Mikrosporangien (LIND 69)

Protolepidodendron leschii

Klasse Lycopodiopsida

Ordnung Bärlappartige (Lycopodiales)

Familie: Bärlappgewächse (Lycopodiaceae)

Gattung: *Protolepidodendron* (KREJČÍ, 1880)

1879 *Protolepidodendron scharyanum* KREJČÍ

1881 *Chauvinia scharyana* STUR p. 333, Taf. 1, Fig. 1-2 nom. illeg., Art. 52.1

1921 *Protolepidodendron scharyanum*, GOTHAN EX PONTIÉ

1932 *Protolepidodendron wahnbachense*, KRÄUSEL & WEYLAND

Protolepidodendron leschii n. sp. WACHTLER, 2022

Holotyp

LIND 88 (Zweig mit Sporophyllstand), Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum, Innichen

Namensherkunft

Benannt nach dem deutschen Astrophysiker, Naturphilosoph, Wissenschaftsjournalist, Fernsehmoderator und Hörbuchsprecher Harald Lesch, Professor für Physik an der Ludwig-Maximilians-Universität München und Lehrbeauftragter für Naturphilosophie an der Hochschule für Philosophie München.

Diagnose

Krautiges Bärlappgewächs mit ungeteilten bis sich gabelnden Blattnadeln. Strobili endständig und ährenförmig, mit länglichen Brakteen, Sporangien basal an der Oberseite angesiedelt.

Beschreibung

Pflanze: Strauchige, niedrig wüchsige Pflanze (LIND 241), wahrscheinlich nicht größer als 50 cm werdend, mit weit verzweigten, aufrechten bis kriechenden Stämmchen (LIND 216). Die einzelnen Blattnadeln umhüllen in lockeren Abständen die Zweige, können aber auch nach der Reife abgeworfen werden. Sie besitzen einen einzigen, unverzweigten, kaum erkennbaren Gefäßstrang (LIND 02) und sind in der Regel nicht länger als 1 cm lang. Sie gabeln sich apikal (LIND 217), obwohl auch ungeteilte Blattnadeln (LIND 207) anzutreffen sind.

Strobili: Der ährenartige Sporophyllstand ist in der Regel nicht länger als 5 cm (Holotyp 88) und befindet sich am Ende der aufrechten Stämmchen. Die Brakteen sind ungeteilt und werden bis zu 1-2 cm lang, wobei sich zwei Sporangien auf der Oberseite des Blattgrundes befinden (LIND 146, LIND 119, LIND 69) und durch ein dünnes, umhüllendes Velum geschützt sind. Sporangien wahrscheinlich homospor (LIND 69).

Bemerkungen

Protolepidodendron leschii gehört zu den häufigsten Pflanzen im Lindlarer BGS-Steinbruch und ist aufgrund seines strauchigen Charakters mit seinen gegabelten bis ungegabelten Blattnadeln relativ leicht einzuordnen. 1974 beschrieb Schweitzer als neue Art *Lycopodites lindlarensis*, welche jedoch wahrscheinlich nur reife, geöffnete Sporophyllstände von *Protolepidodendron leschii* darstellt (siehe LIND 146). Überhaupt ist die Gattung *Lycopodites* - erstmals von Brongniart 1822 für karbonische, niedrigwüchsige Bärlappe beschrieben - schwierig zu deuten, da sie vom Devon bis ins Eozän reicht, und somit einen Bottich undefinierbarer Lycopoden beinhaltet.

Ein weiterer ähnlicher Lycophyt *Protolepidodendron wahnbachense* (Kräusel & Weyland, 1932) gehört der unterdevonischen Wahnbach-Formation (Siegenium-Pragium) (Hartkopf-Fröder & Weber, 2016) an. Er zeichnet sich jedoch durch primitivere, apikal, doppelt gabelnde, sterile und vor allem fertile Blätter aus, welche deutliche Unterschiede zu *Protolepidodendron leschii* aufweisen. Auch die Sporangien scheinen einen unterschiedlichen Charakter zu haben. Der Gattungsname wurde später in *Estinnophyton wahnbachense* (Fairon-Demaret, 1979) geändert. Weiters wurde 1972 die Bezeichnung *Leclercqia (complexa)* (Banks, Bonamo et Grierson) eingeführt und zwar für ähnliche fertile und sterile mehrfach gegabelte Blattnadeln. Sie wurden von der Westflanke des nordamerikanischen Brown Mountains (Gilboa, N. Y.) beschrieben und sind auf das Mittlere Givetium beschränkt. Wahrscheinlich könnte dieser Bärlapp besser als *Protolepidodendron complexa* klassifiziert werden. Dem Mittleren Oberdevon gehört auch das von Krejčí (1879) erstbeschriebene böhmische *Protolepidodendron scharyanum*. Es ähnelt in einigen Belangen *Protolepidodendron leschii* weist jedoch eine höhere Entwicklungsstu-



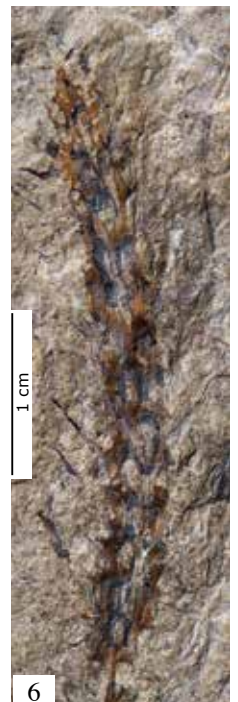
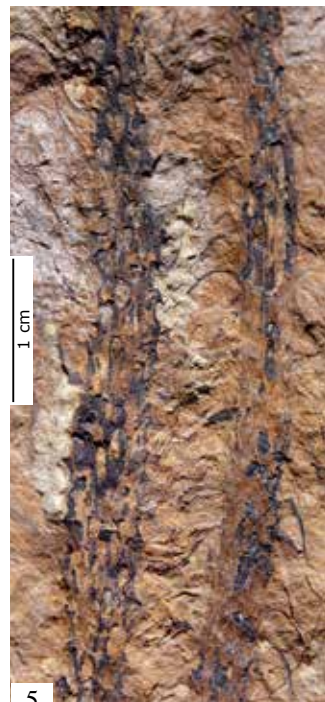
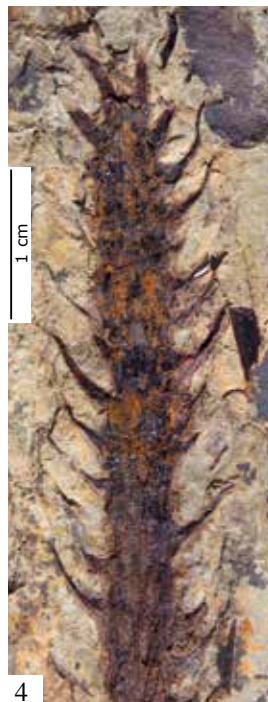
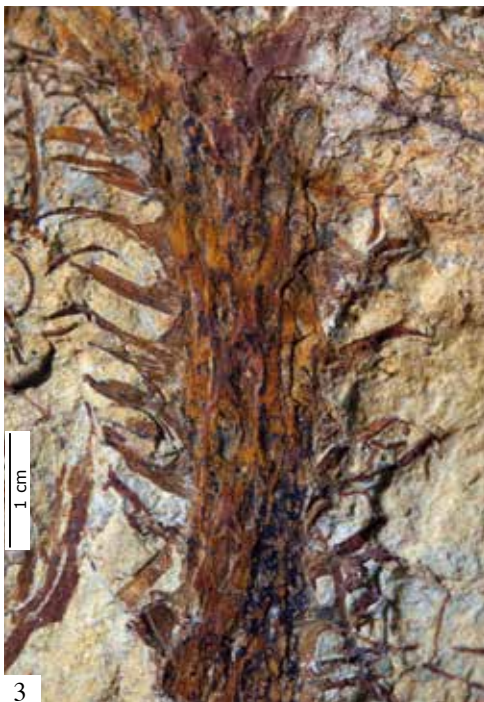
***Protolpidodendron leschii*. Fertile und sterile Teile. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1.-5. Zweig mit Sporophyllstand im oberen Bereich. Details der Brakteen und der teilweise dichotomen Blätter (Holotyp LIND 88); 6. Zweig ungegabelten Blattnadeln (LIND 205); 7-8. Zweig mit gegabelten Blättern (LIND 217, LIND 97); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos



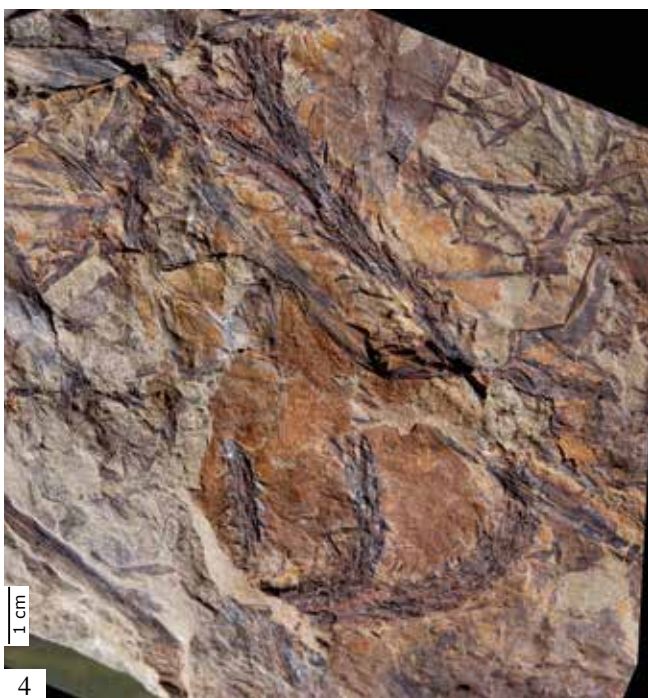
***Protolpidodendron leschii*. Fertile und sterile Teile. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1-2. Reifer Strobilo mit einem abgeworfenen Sporophyll und Detail (LIND 146); 3. Sporophyll mit zwei Sporangien (LIND 119); 4.-5. Sporophyll mit herausgepressten Sporen (LIND 69); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos



***Protolepidodendron leschii*. Zweige. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1.-6. Verschiedene Zweige mit teilweise ungegabelten und gegabelten Blattnadeln (LIND 02, Coll. Pohl; (LIND 71, LIND 219, LIND 230; Coll. Wachtler, Dolomythos



***Protolepidodendron leschii*. Zweige. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1.-3. Unterer Teil einer Pflanze mit Wurzeln, welche teilweise Steinchen ummanteln (LIND 241); 4. Apikaler Teil eines Zweiges (LIND 216); 5.-6 Zweige (LIND 219, LIND 220); Alle Coll. Wachtler, Dolomythos

fe auf. Allerdings gibt es Unklarheiten, da sowohl Krejčí (1879) und noch mehr Štúr (1881) keine fertilen Organe abbildeten. Wenn aber die auf Tafel 1. von Štúr (1881) neben *Protolapidodendron scharyanum* (Fig. 1) folgenden Bilder 2 bis 10 und als *Lessoria bohémica* und *Fucus nováki* beschriebenen Arten zur gleichen Pflanze gehören, was durchaus plausibel erscheint, dann könnte es sich durchaus um ein Übergangsstadium zwischen *Protolapidodendron* und *Lapidodendron* handeln. Echte Lapidodendrales finden wir beginnend mit dem Unterkarbon. Damit können wir einen durchaus nachvollziehbaren Evolutionstrend, der ausgehend von mehrmaliger Teilung steriler und fruchtbarer Blätter beim unterdevonischen *Protolapidodendron wahnbachense*, über die sowohl dichotome als auch ungegabelte Beblätterung entwickelnde mitteldevonische *Protolapidodendron leschii* und *Protolapidodendron scharyanum*, bis hin zu den sich nicht mehr teilenden Blattnadeln im Karbon oder den ungegabelten Blättern heutiger Lycopodiales verfolgen.

Die Frage, ob *Protolapidodendron* nur eine Art von Sporangien, wie die heutigen Lycopodium-Bärlappe, oder heterospor wie heute *Selaginella* oder auch die Sigillarias im Karbon (Wachtler 2022) war, also sowohl Mega- und Mikrosporangien entwickelte müsste eher mit homospor beantwortet werden. Das einzige geöffnete Exemplar von Lindlar (LIND 69) zeigt eine Fülle herausgepresster relativ großer Mikrosporangien. Selbst von den Lapidodendrales aus dem Karbon gibt es keine klaren Hinweise auf eine heterospore Ausrichtung. Eine weitere Frage ist, ob *Protolapidodendron* mehr Grundzüge von *Lapidodendron* aufweist oder näher mit der heutigen Gattung *Lycopodium* verwandt ist. Die Niedrigwüchsigkeit spricht eindeutig für *Lycopodium*, die basal abfallenden Blätter für *Lapidodendron*. Wahrscheinlich handelt es sich um die basalste Entwicklungsstufe beider Familien aus denen sich sowohl die *Lapidodendron*-Riesenbäume, als auch die unscheinbaren Lycopodiumarten der Jetztzeit entwickeln konnten. Welche Mittelstellung die in der Trias vorkommende mittelwüchsige *Lycopia* einnahm muss auch erst geklärt werden. *Protolapidodendron* zeigt sonst auch kaum verwandtschaftliche Beziehungen zu den anderen Pflanzen von Lindlar, sodass angenommen werden kann, dass sie schon ab dem Unterdevon eigene Wege einschlug.

Gattung: *Selaginellites* ZEILLER, 1906

Taxonomische Anmerkungen

René Zeiller führte 1906 die Gattung *Selaginellites* für fossile heterospore Bärlappe ein, die den heutigen Selaginellas ähneln.

Selaginellites devonianus sp. nov. WACHTLER 2022

Holotyp

LIND 131 (Komplette Pflanze mit Sporophylle), Coll. Wachtler, Dolomythos-Museum, In-nichen.

Namensgebung

Nach dem Zeitalter, dem Devon (Unterer Mitteldevon, Eifelium)

Diagnose

Niedrig wachsendes Bärlappgewächs mit ausladenden Ästen, welche sich mehrmals gabelten. Basaler Stamm teilweise nackt, im oberen Bereich dicht übersät von winzigen Blattnadeln, welche sich manchmal dichotom gabeln. Kleine Sporophyllstände mit heterosporen Sporangien.

Beschreibung

Pflanze: Zweige ausladend buschartig, mehrmals abzweigend und auseinanderlaufend (Holotyp 131). Wahrscheinlich bis zu 30 cm Länge erreichend. Von einer Hauptachse zweigen mehrere Seitenäste ab, welche sich dichotom regelmäßig bis unregelmäßig gabeln. Im unteren Bereich ist die Pflanze von kleinen Blatternarben abgefallener Schuppenblätter bedeckt (LIND 192).

Blätter: Blattnadeln winzig, unter einem Millimeter lang, manchmal dicht beieinander stehend und eng die Achsen umschlingend. Im apikalen Bereich gabeln sie sich hin und wieder.

Fertile Teile: Die Strobili entwickeln sich am Ende steriler Triebe. Sie sind länglich und erreichen eine Länge von 2-3 cm (Holotype 131), bei einer Breite von nur 0,2 cm. Die kleinen Mega- und Mikrosporangien enden in einer länglichen Spitze. Sie fielen bei der Reife ab.

Bemerkungen

Aufgrund ihrer Unscheinbarkeit ist *Selaginellites devonianus* schwieriger zu erkennen als das andere, in Lindlar weit verbreitete Bär-



***Selaginellites devonianus*. Zweige und Fruktifikationen. Mitteldevon, Mittleres Eifelium**

1.-3. Platte mit verschiedenen *Selaginellites devonianus* (Holotyp LIND 131); 4. Sporophyllstände mit abgeworfenen Brakteen (Holotyp LIND 131); 5. Zweig (LIND 192) Alle Coll. Wachtler, Dolomythos



***Selaginellites devonianus*. Rekonstruktion**

a. Gesamtpflanze mit sterilen und fertilen Teilen (LIND 131, Holotyp); b. Basaler Zweig mit gegabelten Blättchen (LIND 131); c. Zweig mit nicht gegabelten Blättchen (LIND 131); d. Zwei Sporophyllähren (LIND 131); e. Mikrosporophyll (LIND 131); f. Makrosporophyll, Innen- und Lateralansicht (LIND 131)

lappgewächs *Protolepidodendron leschii*. Nur ganze Pflanzen und Zweige lassen sich einigermaßen gut klassifizieren. Deswegen kann es als Glückstreffer gelten, dass zumindest eine Platte mit einigen fast vollständigen Exemplaren (LIND 131) geborgen werden konnte, welche alle Merkmale, sowohl der später im Perm-Trias vorkommenden *Selaginellites*-Arten, als auch der heutigen *Selaginellas* aufweist.

Reichen nunmehr die Fossilienfunde der Selaginellaceae bis in den Devon zurück, waren sie ab dem frühen bis mittleren Karbon (Viséan) weit verbreitet. Sie wurden verschiedenen Arten zugeordnet wie *Selaginellites fraipontii*, *Selaginellites denticulata*, *Selaginellites leptostachys*, *Selaginellites macrophylla*, *Selaginellites primaeva* (Thomas, 1997), *Selaginellites zeilleri* (Halle, 1907) und *Selaginellites suissei* (Zeiller, 1906).

Besonders die oberkarbonische *Selaginelliten gutbieri*, mit verzweigten Stämmchen, die winzige Blätter trug, war in den Steinkohle-Floren häufig. Überraschenderweise existierten zu dieser Zeit schon isophylle und anisophylle Arten (mit zwei unterschiedlichen Blättern) nebeneinander. Vor allem in der Trias besetzten sie viele Nischen, von tropischen Gebieten wie den frühmitteltriassischen Dolomiten (*Selaginellites leonardii*) bis zur Zeit des Raibl-Kataklysmus in der späten Trias (Karn) mit *Selaginellites perneri* (Wachtler, 2016, Wachtler, 2021). Besonders durch diese massenhaft in der Raibl-Formation hauptsächlich in den Lienzer Dolomiten auftretende Pflanze erhielten wir einen guten Einblick über das Wachstum, ihre Struktur sowie ihre fertilen Organe (Wachtler, 2021). Die winzig kleinen fertilen und sterilen Blättchen ergeben das Aussehen einer nackten Pflanze und nur in den seltensten Fällen sind die Mikroblättchen so weit abstechend, dass wir ein gutes Gesamtbild über ihre Ausprägung erhalten.

Manchmal finden sich - besonders bei *Selaginellites perneri* - Teppiche abgefallener Sporophylle und dies kann auch für *Selaginellites devonianus* gelten, wo an manchen Stellen des Holotyps LIND 131 diese typischen isolierten Sporophylle gut zu erkennen sind.

Obwohl fossile Selaginellas schon lange bekannt sind, wurden ihre Überreste aufgrund ihrer Unscheinbarkeit und Fragilität selten bemerkt oder gesammelt.

Heutige Selaginellaceae gehören zu einer weit verbreiteten Familie von krautigen Lycopoden, die an unterschiedliche Klimabedingungen und Bodentypen angepasst sind und der heute etwa 750 Unterarten angehören (Wachtler, 2011). Sie sind von den ebenfalls krautigen *Lycopodium*-Bärlappgewächsen durch ihre heterosporen Sporangienstände, also mit unterschiedlichen Mikro- und Megasporophyllen auf der gleichen Pflanze im Gegensatz zum homosporen *Lycopodium* zu unterscheiden. Meist erzeugen sie nur kleinste kaum wahrnehmbare Blätter, bis hin zu nackten Zweigen, ein Merkmal, das auch bei *Selaginellites devonianus* zu beobachten ist. Es könnte sogar sein, dass *Moselophyton hefteri* (Schaarschmidt, 1974) aus dem Unterdevon (höchstes Unter-Emsium) in der Olkenbacher Mulde (SE-Eifel, Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland), welches dort sporadisch vorkommt, sogar einen Vorläuferstatus zu den *Selaginellites*-Pflanzen einnimmt. Es scheint als habe sich diese Pflanzengattung seit ihrem ersten Auftreten im frühen Devon bis heute über fast 400 Millionen Jahre kaum verändert.

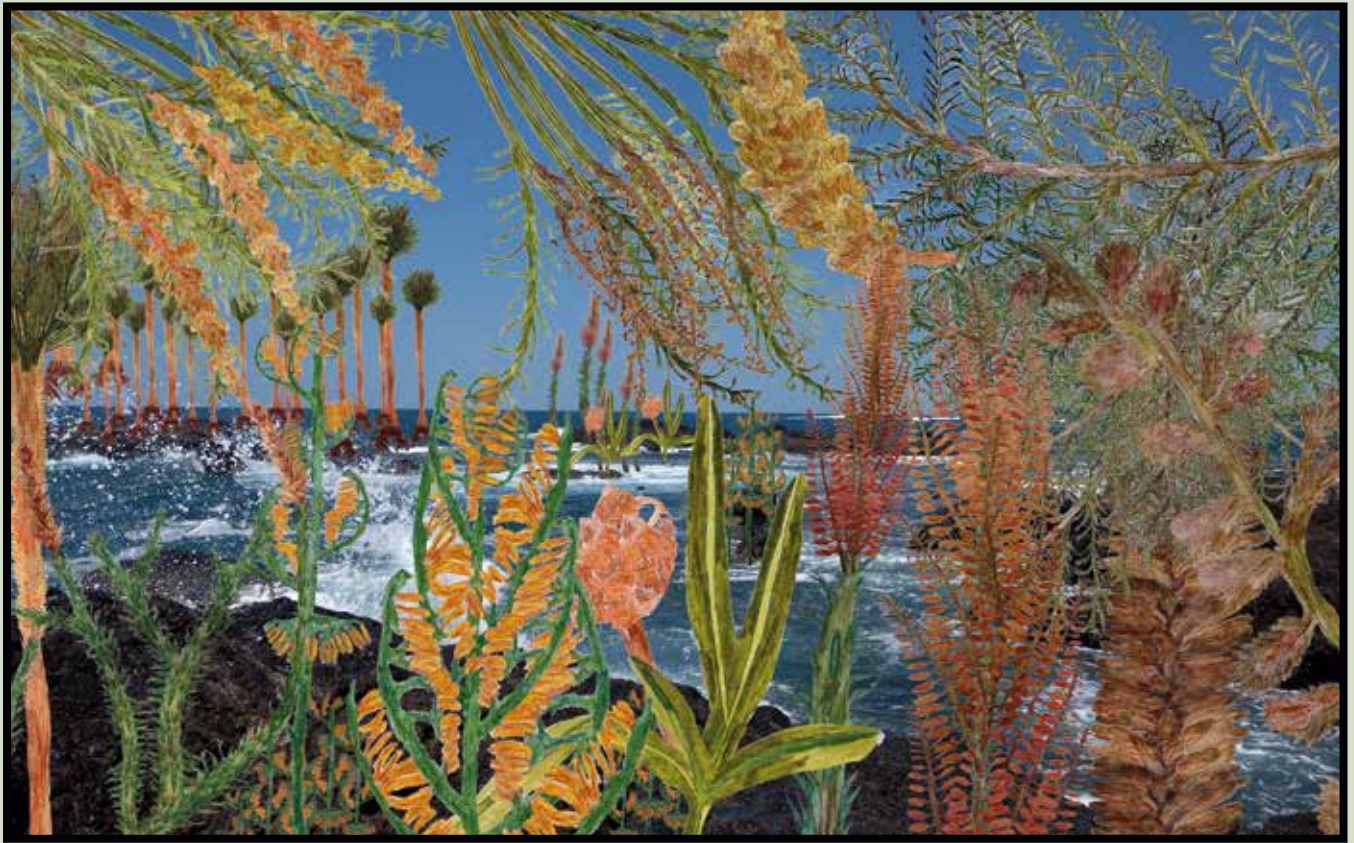
Ungeklärt bleibt aufgrund der Funde von Lindlar die Evolution einer weiteren Großgruppe von Bärlappgewächsen und zwar der im Karbon so dominanten Sigillarien. Ihre charakteristischen großen Sporangien müssten eigentlich leicht erkennbar sein, aber wahrscheinlich muss ihre Entstehung irgendwo anders erfolgt sein.

Literatur

- Andrews, H.N., Philipps, T. L., 1968. Rhacophyton from the Upper Devonian of West Virginia. Journal of the Linnean Society of London, (Botany) Vol. 61 # 384 P. 37- 64
- Banks, H. P., Bonamo, P. M., Grierson J. D., 1972. *Lecercqia complexa* gen. et sp. nov., a new lycopod from the late Middle Devonian of eastern New York. Review of Palaeobotany and Palynology 14: 19-40
- Barrande, J. 1868 Système silurien du Centre de la Bohême. Prag, Paris 1852-1881, 21 Bände
- Bonamo, P. M. 1977. Rellimia thomsonii (Progymnospermopsida) from the Middle Devonian of New York State. American Journal of Botany, 64, 1272-1285.
- Brongniart A., 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sédiment supérieur en particulier. Soc. Philom., Bull., pp. 25-28 et Mémoires Du Muséum d'Histoire Naturelle 8: 203-240
- Crépin F 1874-1875 Quelques plantes fossiles de l'étage des psammites du Condroz. Extr Bull Acad R Belg 38:1-14.

- Fairon-Demaret, M., 1979. *Estinnophyton wahnba-chense* (Kräusel et Weyland) comb. nov., une plante remarquable du Siegenien d'Allemagne. Rev. Palaeobot. Palynol., 28: 145--160
- Fairon-Demaret, M., Berry, C. M., 2000. A Reconsideration of *Hyenias elegans* Kräusel et Weyland and *Hyenias complexa* Leclercq: Two Middle Devonian Cladoxylopsids from Western Europe, International Journal of Plant Sciences, Vol. 161, No. 3, pp. 473-494, The University of Chicago Press
- Gerrienne P, B Meyer-Berthaud, H Lardeux, S Régnauld 2010. First record of Rellimia Leclercq & Bonamo (Aneurophytales) from Gondwana, with comments on the earliest lignophytes, Geological Society, London, Special Publications 2010, v.339; p81-92. doi: 10.1144/SP339.8
- Giesen, P., Berry, C. M., 2013. Reconstruction and growth of the early tree *Calamophyton* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida) 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.
- Halle, T.G., 1907. Einige krautartige Lycopodiaceen paläozoischen und mesozoischen Alters. K. Sven. Vetensk. Akad. Arsb. 7, 1–17.
- Hartkopf-Fröder C., Weber, H. M., 2016. From Emsian coastal to Famennian marine environments: palaeogeographic evolution and biofacies in the Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline area (Rhenish Massif, Germany). Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie 108, 46–75
- 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 Protolapidodendron Krejci. — Senckenbergiana, 22: 6—16; Frankfurt a.M.
- Kräusel, R., Weyland, H., 1960. Drei neue Pflanzen aus dem Devon. — Palaeontographica, B107: 65-82. Krejčí J., 1879. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. Vorgetragen am 4. April 1879, Sitzungsber. der k. böhm. Gesellsch. d. Wiss. (Proto-Lepidodendron Scharyanum Kr. Prot).
- Krejci, J., 1880. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. K. Böhm. Ges. Wiss., Prag Sitzungsber. 1879 p. 201-204
- Krejci, J., 1881. Über ein neues Vorkommen von Landpflanzen und Fucoiden in der böhm. Silurformation. K. Böhm. Ges. Wiss., Prag Sitzungsber. 1881 p. 68-69
- Lang, W. H. 1926. Contributions to the study of the Old Red Sandstone flora of Scotland. III. On Hostimella (Ptilophyton) thomsonii, and its inclusion in a new ge
- Leclercq, S., 1951. Étude morphologique et anatomique d'une fougère du Dévonien supérieur, le Rhacophyton zygopteroides nov. sp. Ann. Soc. Géol. Belg., Mém., Coll. in-4o, 9 : 62 pp.
- Leclercq, S., P. M. Bonamo. 1971. A study of the fructification of Milleria (Protopteridium) thomsonii Lang from the Middle Devonian of Belgium. Palaeontographica 136 B: 83-114.
- Leclercq, S., P. M. Bonamo, 1973. Rellimia thomsonii, a new name for Milleria (Protopteridium) thomsonii Lang 1926 Emend. Leclercq and Bonamo 1971. Taxon 22: 435-437
- Matten, L., Schweitzer H. J., 1982. On the Correct Name for Protopteridium (Rellimia) thomsonii (Fossil) International Association for Plant Taxonomy (IAPT) Vol. 31, No. 2 (May, 1982), pp. 322-326
- Nathorst, A G. 1902. Zur oberdevonischen Flora der Bären Insel. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 36(3). 60pp
- Nathorst AG 1914. Zur Devonflora des westlichen Norwegens. Bergen Mus Aarbok Naturvitensk Rekke 1914, 1915:1–34
- Perner T., Wachtler M., 2020. Horsetails from Early Permian Fore-Urals p. 219-238; In Wachtler M., Perner, T. (eds.), in: The Origin and Evolution of Angiosperms - Early Permian Flowering plants. ISBN 978- 88-944100-4-4
- Perner T., Wachtler M., 2015. A new Equisetites from the Carboniferous-Permian (Kasimovian/Gzhelian) Niederhausen Flora (Rheinland-Pfalz, Germany); in Wachtler M., Perner T., 2015. Fossil Permian plants from Europe and their evolution. Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites. Published by Dolomites Museum, Innichen, South Tyrol, Italy; Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA), ISBN 978-88-908815-4-1; pp. 5-8
- Potonié, H., Bernard, Ch., 1904. Flore dévonienne de l'étage H de Barrande. Suite de l'ouvrage: Système silurien du centre de la Bohême par Joachim Barrande. Leipzig, 68 pp.
- Potonié H., 1921 Lehrbuch der Paläobotanik: Zweite Auflage, umgearbeitet von W. Gothan (Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin
- Schaarschmidt, F., 1974. *Mosellophyton hefteri*, n.g. n. sp. (?Psilophyta), ein sukkulenter Halophyt aus dem Unterdevon von Alken an der Mosel. Paläont.Zeit. 48, 188–204
- Schweitzer, H.-J., 1966. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 1. Lycopodiinae – Palaeontographica, B118: 93-112
- Schweitzer, H.-J., 1967. Die Oberdevon Flora der Bäreninsel: 1. Pseudobornia ursina Nathorst, Palaeontogr. Abt. B, 1967, vol. 120, nos. 1–4, pp. 116
- Schweitzer, H.-J., 1972. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 3. Filicinae – *Hyenias 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
- Schultka, S. 1978. Beiträge zur Anatomie von *Rhacophyton condrusorum* Crépin, *Argumenta Palaeobotanica*, 5: 11-22; Münster
- Stur, D. 1881. Die Silur-Flora der Etage H-h1 in Böhmen. 330-391 Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse LXXXIV. Band, 1. Abth. Wien
- Taylor T., Taylor, E., Krings, M., 2009 *The Biology and Evolution of Fossil Plants*, Edition: 2nd, Publisher: Academic Press / Elsevier ISBN: 978-0-12-373972-8
- Thomas, B.A., 1997. Upper Carboniferous herbaceous lycopsids. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 95, 129–153
- Wachtler, M., (12/2011): Lycophyta from the Early-Middle Triassic (Anisian) Piz da Peres (Dolomites - Northern Italy), Dolomythos, Innichen. p. 165 - 211 in: *The Genesis Of Plants. Preliminary researches about the Early-Middle Triassic, Dolomythos, Innichen*
- Wachtler M., 2013. Protoconiferophyta from the Carboniferous-Permian (Kasimovian/Gzhelian) Niederhausen Flora (Rheinland-Pfalz, Germany), pp. 48-60, Editors: Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA), ISBN 978-88-908815-1-0, Innichen, Italy
- Wachtler M., 2015. Two new species of sphenophyta from the Wuchiapingian (Lopingian, Permian) of the Dolomites, Northern Italy; in Wachtler M., Perner T., 2015. *Fossil Permian plants from Europe and their evolution. Rotliegend and Zechstein-Floras from Germany and the Dolomites*. Published by Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy; Oregon Institute of Geological Research, Portland, OR, (USA), ISBN 978-88-908815-4-1; pp. 123-131
- Wachtler M., 2016. A strange rising of the lycophyta in the European Triassic. In: Wachtler M., Perner T., *Fossil Triassic Plants from Europe and their Evolution*, Volume 2: Lycopods, horsetails, ferns, Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, p. 3-16
- Wachtler M., 2016. The development of horsetails in the Mesozoic. In: Wachtler M., Perner T., *Fossil Triassic Plants from Europe and their Evolution*, Volume 2: Lycopods, horsetails, ferns, Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy, p. 3-16
- Wachtler M., 2017. The evolution of horsetails from Permian Angara-Land till Euramerica; In Wachtler M., Perner, T. (eds.). *Early Permian Origin and Evolution of Angiosperms - The Flowering of Angara-Land*; ISBN 978-88-908815-9-6
- Wachtler M. 2021. The Early Permian (Kungurian) Floras of the Dolomites; p. 125-136; in: Wachtler M., Wachtler N. (eds.): *Permian Fossil Floras and Faunas from the Dolomites*, ISBN 978-88-944100-6-8
- Wachtler M. 2021. Upper Permian floras of the Dolomites; p. 165-240; in: Wachtler M., Wachtler N. (eds.): *Permian Fossil Floras and Faunas from the Dolomites*, ISBN 978-88-944100-6-8
- Wachtler M., 2021. The Clubmosses in the Carnian Raibl beds; p. 63-74; Wachtler M., Wachtler N. (eds.): *The Upper Triassic Raibl Cataclysm and its impact on the plant world*. ISBN 978-88-944100-5-1
- Weyland, H., 1925. Die Flora des Elberfelder Mitteldevons in ihrer Bedeutung für die Kenntnis der gesamten Devonflora. — *Jahresber. Naturwiss. Verein. Elberfeld* 15: 33–49; Elberfeld
- Yurina, A.I., Karpova, E.Y. & Raskatova, M.G. 2009. Palaeobotanic and Lithologic Characteristics of Middle Devonian Sediments in the Hlubočepy Section (Czech Republic). *Moscow University Geology Bulletin* 64(5), 281–288. DOI: 10.3103/S0145875209050020
- Yurina, A.I., Orlova, O. A. 2008. A Lycopod *Protolopodendron scharianum* Krejčí (1880) ex Kräusel et Weyland, 1929 from the Collection of the National Museum at Prague: Holotype, Problem of Authorship, in current Problems of Paleofloristics, Paleophytogeography, and Phytostatigraphy: Abstracts of International Paleobotanical Conference, Moscow, May 17–18, 2005 (GEOS, Moscow, 2005), pp. 50–52 [in Russian]
- Zeiller, R., 1906. Bassin houiller et permien de Blanzey et du Creusot. Flore fossile. Études des gîtes minéraux de la France, Atlas. Imprimerie Nationale, Paris. 261 pp.



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 archaischen 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 mitteldevonische Flora-Explosion, S. 17-72. Dolomythos-Museum, 39038 Innichen, (BZ) Italy

