

Komplexe Landpflanzen überraschend früh

Frühe Landpflanzen mit komplexen Merkmalen sind in deutlich älteren Schichten gefunden worden als vergleichbare bisher bekannte Pflanzengattungen. Sie sind komplexer als die primitivsten bekannten Land-Gefäßpflanzen.

Über „morphologisch komplexe“ Fossilien früher Landpflanzen aus dem Obersilur der Insel Bathurst in Kanada berichten KOTYK et al. (2002). Die Funde sind bedeutsam, weil es sich hauptsächlich um Arten handelt, die bisher erst aus dem Unterdevon bekannt waren und evolutionär als deutlich „fortschrittlicher“ eingeschätzt werden als die einfachsten bekannten fossilen Landpflanzen. Das heißt: Sehr früh in der Fossildokumentation eindeutiger Landpflanzen treten bereits verschiedene abgeleitete („höherentwickelte“) Formen auf. (Zur Stratigraphie vgl. Abb. 1.)

Die ersten Land-Gefäßpflanzen – früher als „Psilophyten“ (= „kahle Pflanzen“) bezeichnet – wurden seit der Revision der Klassifikation durch BANKS (1975) in drei Gruppen unterteilt, die alle blattlos sind: Rhyniophyten, Zosterophyllophyten und Trimerophyten (siehe Kasten). (Die Grenzen zwischen diesen Gruppen sind durch zahlreiche

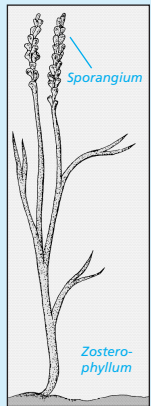
mittlerweile entdeckte Mosaikformen inzwischen teilweise etwas verwischt; vgl. BANKS 1992; KENRICK & CRANE 1997.) Dabei gelten die am einfachsten gebauten Rhyniophyten als die ursprünglichsten Formen, während die anderen beiden Gruppen als höherentwickelt eingestuft werden. Bislang waren diese Pflanzen erst ab dem Unterdevon fossil bekannt – mit Ausnahme von meist sehr bruchstückhaft erhaltenen Fossilien, die in die Nähe der Rhyniophyten gestellt werden und wegen unsicherer systematischer Stellung und unbekannter anatomischer Verhältnisse von manchen Autoren als Rhyniophytoiden zusammengefasst werden. Rhyniophytoiden sind bereits ab dem mittleren Silur fossil dokumentiert. Darüber hinaus gehören zu den frühesten Landpflanzen aber auch mit Mikrophyllen (schmalen Blättchen) ausgestattete Formen, die zu den Bärlapppflanzen gerechnet werden (vgl. Abb. 3).

Die Funde, über die nun KOTYK et al. (2002) berichten, gehören hauptsächlich den Zosterophyllophyten (vgl. Kasten) an, und unter diesen sind auch komplexere Formen vertreten. Die Autoren beschreiben Arten aus den Gattungen *Zosterophyllum*, *Bathurstia* und *Distichophyton* mit ausgeprägt ährenförmigem Sporangienstand – ein Merkmal, das als evolutionär abgeleitet eingestuft wird (Sporangien = Sporenbehälter; vgl. Abbildungen im Kasten). Neu beschrieben wird die Gattung *Macivera*, welche die Autoren ebenfalls zu den Zosterophyllophyten stellen – eigentlich handelt es sich um eine Mosaikform aus rhyniophytischen und zosterophyllophytischen Merkmalen (siehe Abb. 1 und dortigen Bildtext). Nur eine fragmentarisch erhaltene Art kann den Rhyniophytoiden zugeordnet werden.

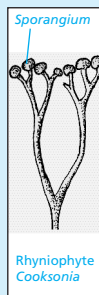
KOTYK et al. (2002, 1004) halten die Flora der Bathurst-Insel für die derzeit bestdokumentierte Flora von silurischen Landpflanzen mit erheblicher Vielfalt und Komplexität im Bau der Pflanzen. Das frühe Auftreten läßt für die Autoren folgende Fragen aufkommen: Ist die gruppenweise oder sitzende Anordnung der Sporangien primitiv bei den Zosterophyllophyten? (Bislang wurde dies verneint.) Bieten diese Merkmale einen Selektionsvorteil? Können diese Merkmale in einem Zusammenhang mit biotischen oder abiotischen Faktoren gesehen werden? Das Gruppieren von Sporangien könnte einen gewissen Schutz vor Austrocknung bieten, doch stehen funktionelle Betrachtungen auf unsicherem Boden.

Die „Psilophyten“-Gruppen

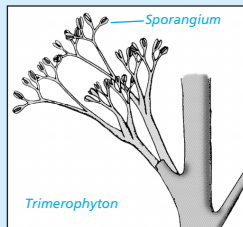
Rhyniophyten: Blattlos und ohne Auswüchse; Luftsprosse meist gabelig verzweigt; Sporangien meist endständig und einzeln, rundlich bis länglich; Sproß mit dünnem zentralem Xylem (Protostele), wobei das Protoxylem (die ersten sich bildenden Leitgefäße) sich in der Mitte befindet.



Zosterophyllophyten: Blattlos; gabelig oder pseudomonopodial verzweigt (d. h. mit scheinbarer Hauptachse); Sporangien nierenförmig bis rundlich, seitenständig, oft in Ähren, Öffnungsmechanismus (zum Entlassen der Sporen) mit Querspalt; Xylem groß, elliptisch oder rund, Protoxylem am Rand.



Trimerophyten: Blattlos; Stengel meist mit Hauptachse (pseudomonopodial), mit spiralgig angeordneten und gabelig abgehenden Zweigen; Seitenzweige gabelig oder dreiteilig verzweigt; fertile Zweige (vielfach verzweigt) enden in zahlreichen paarigen, spindelförmig-elliptischen Sporangien; fertile und sterile Regionen sind deutlich unterschieden; Sporangien öffnen sich der Länge nach; die Stengel sind glatt oder stachelig; das Xylem ist groß und rund, elliptisch oder fast viereckig, das Protoxylem befindet sich in der Mitte.



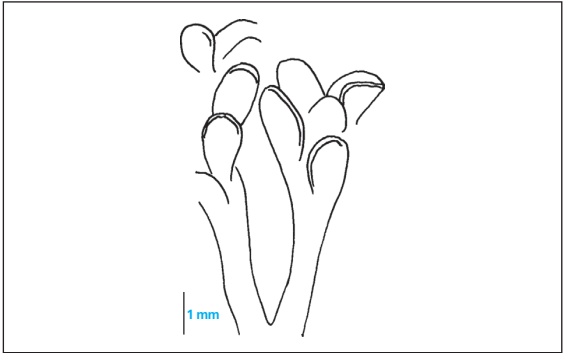


Abb 1: *Macivera gracilis*, von KOTYK et al. zu den Zosterophyllophyten gestellt, ist aber als Mosaikform zu betrachten. Die Pflanze besaß nackte, dünne, gabelig verzweigte Stengel. Da die Sporangien in kleinen Gruppen am Ende der Achse (wenn auch nicht in Reihen) angeordnet und direkt am Stengel sitzend waren, stellen KOTYK et al. (2002) sie zu den Zosterophyllophyten (s. Kasten). Dazu paßt auch der für diese Gruppe typische spezialisierte Querspalt der Sporangienöffnung. Allerdings waren die Sporangien länglich, waren wahrscheinlich noch unreif (denn die darin enthaltenen Sporen waren noch nicht ausgereift), und der Sporangienstand daher im ausgereiften Zustand vermutlich lockerer. Diese Merkmale sind typisch für Rhyniophyten. Es handelte sich also um eine Mosaikform. (Nach KOTYK et al. 2002)

Nur zwei andere silurische Fundorte mit Pflanzen vergleichbarer Komplexität waren bisher beschrieben: Die *Baragwanathia*-Flora Australiens (Obersilur) und die rätselhafte Gattung *Pinnatiramosus* aus dem Untersilur Chinas. *Baragwanathia* (Abb. 3) wird zu den Bärlappgewächsen gestellt, die unter den frühesten Landpflanzen wegen ihrer Mikrophylle und stengelständigen Sporangien als relativ hochentwickelt gelten. Die Datierung der *Baragwanathia*-Flora ist allerdings seit langem umstritten, ohne daß eine endgültige Lösung gefunden wurde. Manche Autoren datieren sie ins Unterdevon. Die silurische Datierung erfolgt aufgrund von Leitfossilien. (Einstufungen mit Leitfossilien gelten aber sonst allgemein als sehr zuverlässig, und man fragt sich, ob das hier nicht deshalb zum Teil angezweifelt wird, weil die „Entwicklungshöhe“ dieser Pflanzen evolutionär „unpassend“ ist.)

Die Natur der untersilurischen (!) Gattung *Pinnatiramosus* ist umstritten, weil nicht ganz klar ist, ob es sich überhaupt um eine Landpflanze handelt. CAI et al. (1996) haben allerdings starke Indizien für diese Interpretation vorgelegt.

Schlusfolgerungen. Mit den neuen Funden ist in mehrerer Hinsicht eine neue Lage in der Beurteilung evolutionärer Vorstellungen über das Auftreten der ersten Landpflanzen eingetreten:

- Das frühe fossile Auftreten der *Baragwanathia*-Flora erscheint nicht mehr so ungewöhnlich, wie KOTYK et al. (2002, 1012) bemerken. Vielleicht wird das den Streit um die Datierung dieser Flora uninteressant werden lassen.
- Das Auftreten der Zosterophyllophyten verlagert sich deutlich „nach unten“ und ist noch mar-

fertil: fruchtbar.
Mikrophylle: kleine, meist ungegliederte, schmale Blätter.
Protoxylem: die ersten, noch dünnen wasserleitenden Gefäße, die im Stengel gebildet werden.
Sporangien: Sporenbehälter, im Umriß meist rundlich, elliptisch oder nierenförmig. Sporen sind einzellige, ungeschlechtliche Fortpflanzungskörper.
Xylem: Gefäß- oder Holzteil, was-serleitender Teil des Leitbündels.

kanter als zuvor. Denn die von KOTYK et al. (2002) beschriebene Bathurst-Flora weist eine beachtliche Vielfalt auf und einige der dort beschriebenen Zosterophyllophyten gehören zu abgeleiteten Formen.

- Das Vorherrschen von Zosterophyllophyten paßt nicht zu bisherigen Vorstellungen, wonach deren ährige Sporangienstände als abgeleitete Merkmale gelten. Für KOTYK et al. (2002, 1012) stellt sich daher die Frage, ob dieses Merkmal als primitiv gelten muß. Dies stünde dann in direktem Widerspruch zur altherwürdigen Telomtheorie, wonach ährige Sporangienstände durch allmähliches Zusammenrücken einzelner fertiler sog. Telome (Ursprosse) entstanden sein sollen.

- Zwar sind deutlich einfacher gebaute (aber nur sehr unvollständig überlieferte) Rhyniophytoiden nach wie vor teilweise älter als die Bathurst-Flora; dennoch tauchen mit den neuen Funden vergleichsweise komplexe Pflanzen erstaunlich früh und in beachtlicher Vielfalt auf.

- Da einige Merkmale der Bathurst-Flora wie der spezialisierte Öffnungsmechanismus der Sporangien von *Macivera* als fortschrittlich gelten, wären evolutionstheoretisch gesehen Vorläufer in noch tieferen Schichten zu erwarten. Für KOTYK et al. (2002) ist die Suche nach diesen Formen jedenfalls dadurch motiviert.

- Auffallend ist auch, daß diese frühen Formen teilweise Mosaikcharakter aufweisen, also Merkmale kombinieren, die für sonst eher separat in verschiedenen Gruppen vorkommen. *Macivera* wird als Beispiel in Abb. 1 vorgestellt. Solche Formen eignen sich allerdings nicht als Übergangsformen, da ihre Merkmale keine primitiven Vorstufen, sondern Kombinationen voll ausgeprägter Merkmale verschiedener Gruppen darstellen (vgl. dazu die Diskussion in JUNKER 1996, 69ff.). Damit erhöhen sie die Vielfalt der plötzlich auftretenden Formen und erschweren Rekonstruktionen des Evolutionsverlaufs.

Die neuen Funde sind insofern nicht überraschend, als Sporenfunde, die von Landpflanzen stammen oder stammen könnten, schon aus viel tieferen Schichten überliefert sind. Deren Zuordnung zu Makrofossilien ist allerdings oft schwierig. Man darf also auf weitere Funde gespannt sein.

Unterdevon	Ems
	Siegen
	Gedinne
Silur	Pridoli
	Ludlow
	Wenlock
	Llandovery

Abb. 2: Stratigraphische Unterteilung des Silurs und des Unterdevons. Die hier beschriebenen neuen Funde stammen aus dem oberen Ludlow (Obersilur).

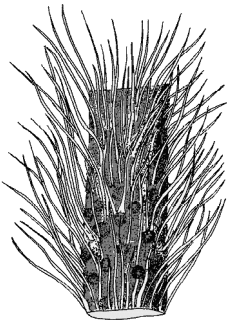


Abb. 3: Das älteste fossil dokumentierte Bärlappgewächs mit dem wohlklingenden Namen *Baragwanathia*. (Nach STEWART & ROTHWELL 1993).

Reinhard Junker

Literatur

- BANKS HP (1975) Reclassification of Psilophyta. *Taxon* 24, 401-413.
- BANKS HP (1992) The classification of early land plants - revisited. *The Palaeobotanist* 41, 36-50.
- CAI CY, OUYANG S, WANG Y, FANG Z, RONG J, GENG L & LI X (1996) An early silurian vascular plant. *Nature* 379, 592.

- JUNKER R (1996) Evolution früher Landpflanzen. Studium Integrale. Neuhausen-Stuttgart.
- KENRICK P & CRANE PR (1997) The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington, DC.
- KOTYK ME, BASINGER JF, GENSEL PG & DE FREITAS TA (2002) Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. *Am. J. Bot.* 89, 1004-1013.
- STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) Paleobotany and the evolution of plants. 2nd edition. Cambridge.

Saurier-Neufunde und rasche Schichtenbildung

Wirbeltier-Lagerstätte bei Vellberg (Ostwürttemberg):
Sedimentablagerung und Meeresspiegelschwankungen

Zusammenfassung: In Mergellagen eingebettete Knochen und Zähne der neuen Fossilfundstätte Vellberg ragen tief in die überlagernden Dolomitmäntel hinein. Hier besteht also keine längere Unterbrechung der Ablagerung, wie sie nach heutiger Entstehungsdeutung (Sequenzstratigraphie) zwischen Mergeln und Dolomiten im Unteren Keuper (Mittlere Trias) angenommen wird. Der Meeresspiegelanstieg, der zur Ablagerung der Dolomitmäntel führte, kann kaum langsam erfolgt sein; bei einem langsamen Vordringen des Meeres wären die weichen (!) Mergel mit den Fossilien durch die langandauernde heftige Küstenbrandung wieder abgetragen worden. Der Befund spricht für Einbettung der Wirbeltierreste ohne größere zeitliche Unterbrechungen und anschließendem schnellen Meeresspiegelanstieg.

Neue Saurier-Lagerstätte Vellberg. Aus dem Steinbruch Schumann bei Vellberg wurde neuerdings eine Saurier-Fossilagerstätte bekannt (SCHOCH 2002). Sie lieferte neben der 1977 entdeckten Fossilfundstätte bei Kupferzell die reichsten Wirbeltierfunde im Unteren Keuper (vgl. WILD 1978; SCHOCH & WILD 1999b). Der Untere Keuper gehört in die mittlere Trias und wurde früher „Lettenkohle“ genannt, dann Lettenkeuper; jetzt Erfurt-Formation (vgl. BEUTLER et al. 1999). Die Wirbeltier-Anreicherungen liegen im gleichen geologischen Horizont (stratigraphisches Niveau) wie bei Kupferzell und haben eine Mächtigkeit von wenigen Dezimetern. Es handelt sich um den oberen Teil der Unteren Grauen Mergel und – weniger fossilreich – einen Teil der darüber liegenden Anoplophora-Dolomite (URLICHS 1982, 217f.; Abb. 1). Anderswo in Süddeutschland führen diese Schichten jedoch keineswegs so reichliche und gut erhaltene Saurierreste (WILD 1978, 796). Die Funde wurden im Frühjahr 2000 durch eine mehrwöchige Grabungsaktion des Staatlichen Museums für Naturkunde (Stuttgart) geborgen. Ihre Bearbeitung

erfolgt im Rahmen des DFG-Projektes „Lettenkeuper-Tetrapoden“ (SCHOCH 2002, 3,8).

Einige Fundbeispiele. Besonders groß ist in Vellberg der Reichtum an Amphibien (vgl. Abb. 1): Es wurden u.a. bis zu sechs Dachschilder-Lurchgruppen entdeckt, darunter der schon seit dem frühen 19. Jahrhundert bekannte, riesige *Mastodonsaurus* (vgl. ZIEGLER 1986, 122-127). Mit bis zu 6 m Körperlänge und 1,25 m langem Schädel ist er das größte bekannte Lurchtier überhaupt. Schon anhand der gut erhaltenen Kupferzeller Funde stellte sich heraus: Das Tier war „weit weniger plump als bisher vermutet“ (SCHOCH & WILD 1999b, 411).

Einzelfunde von Lungenfisch-Zähnen in Vellberg werden in die Gattung *Ptychoceratodus* gestellt (SCHOCH 2002, 12-17). Lungenfisch-Zahnplatten aus dem Keuper wurden bereits 1838 von dem bedeutenden Fische spezialisten L. AGASSIZ beschrieben, längst vor der sensationellen Entdeckung und Beschreibung (1869-1871) des sehr ähnlichen heutigen australischen Lungenfisches *Neoceratodus* als „lebendes Fossil“ (SCHULTZE & KRIWET 1999, 246f.; THENIUS 2000, 19).

Analyse der Fundschichten. Den oberen Teil der Unteren Grauen Mergel und die überlagernden Anoplophora-Dolomite im Steinbruch Schumann untergliedert SCHOCH (2002, 4-11) sehr detailliert in mehrere, z.T. nur cm-mächtige Lagen (Abb. 1). Ausbildung der Schichten, Fossilinhalt sowie die Art der Fossilhaltung (Taphonomie) werden im Einzelnen dargestellt und diskutiert. SCHOCH unterscheidet in den einzelnen Schichten autochthone und allochthone Wirbeltierlagerstätten sowie Bonebeds. *Autochthone* Lagerstätten enthalten Skelette, die vor ihrer endgültigen Einbettung nicht umgelagert wurden und z.T. noch mehr oder weniger gut im Verband sind (22-25). *Allochthone* Wirbeltierfundstätten sind durch fragmentarischen und abgerollten Zustand der Skeletteile gekennzeichnet: „Diese Befunde bezeugen