

Ökologie und Reproduktion der frühen Landpflanzen

– Hans Kerp & Hagen Hass, MÜNSTER –

Abstract

The Rhynie Chert, a Lower Devonian hot-spring deposit, has yielded one of the oldest anatomically preserved terrestrial biotas. Various groups of organisms, in many cases including the oldest representatives, have been recorded from the Rhynie Chert. Plants are often preserved in lifetime position and silicification must have taken place almost instantaneously. As a result, the finest details are often still preserved. Various interactions between cyanobacteria, fungi, plants and animals can be documented. Thus the Rhynie Chert is one of the most completely preserved fossil terrestrial ecosystems. This paper presents an overview of the ecology of the most important Rhynie Chert Plants and places the Rhynie Chert biota in a broader context.

Zusammenfassung

Der Rhynie Chert, eine Serie unterdevonischer Heißwasserquellablagerungen, enthält einige der ältesten anatomisch erhaltenen Fossilvergesellschaftungen. Unterschiedliche Organismengruppen, darunter häufig sogar die ältesten Vertreter ihrer Gruppe, sind aus dem Rhynie Chert nachgewiesen worden. Pflanzen sind oft in Lebensstellung erhalten und die Verkieselung muss sehr rasch erfolgt sein. Demzufolge sind die feinsten Details oft noch überliefert. Zahlreiche Wechselbeziehungen zwischen Cyanobakterien, Pilzen, Gefäßpflanzen und Tieren können nachgewiesen werden. Somit ist der Rhynie Chert eines der am vollständigsten erhaltenen fossilen Ökosysteme. Dieser Beitrag gibt einen Überblick über die Ökologie der wichtigsten Rhynie Chert-Pflanzen und stellt die Lebewelt des Rhynie Cherts in einen breiteren Rahmen.

1. Die früheste Besiedlung der Festländer

Die älteste Gefäßpflanze, die ein Leitbündelsystem besaß, eine Kutikula und Sporangien mit trileten Sporen hatte, ist *Cooksonia* aus dem Mittelsilur (Wenlock) von Wales (EDWARDS & FEEHAN 1980). Trilete Sporen, die eindeutig zu *Cooksonia* zu stellen sind, belegen eine Besiedlung der Festländer durch Gefäßpflanzen ab dem oberen Ordovizium (STEEMANS et al. 2009). In älteren Ablagerungen werden zwar gelegentlich disperse Sporen, Tracheiden-ähnliche Elemente und Kutikula-ähnliche Strukturen gefunden; solche isoliert gefundenen Reste deuten zwar auf eine Besiedlung der Festländer, können jedoch auch von Nicht-Gefäßpflanzen stammen. Kryptosporen, die keine trilete Tetradenmarke zeigen, sind bereits seit dem mittleren Kambrium bekannt (STROTHER et al. 2004). Komplette Sporangien mit solchen Kryptosporen aus dem mittleren Ordovizium von Oman werden den Lebermoosen zugeordnet (WELLMAN et al. 2003). Auch wenn Lebermoose und Moose höchstwahrscheinlich zu den sehr frühen Bewohnern der Festländer gehören, ist ihre Überlieferung sehr spärlich. Die ältesten Makroreste von Lebermoosen stammen aus dem mittleren Devon (VAN ALLER HERNICK & BARTOWSKI 2008) und die ältesten eindeutigen Laubmoose sogar erst aus dem Unterkarbon (WALTON 1928). Obwohl die zahlreichen Funde aus den letzten Jahren

belegen, dass die Besiedlung der Festländer wesentlich eher eingesetzt hat als früher angenommen wurde (EDWARDS & WELLMAN 2001), fand die eigentliche Radiation der Landflora erst im Devon statt – bis zum Ende des Silurs bestand die terrestrische Vegetation aus höchstens wenige Zentimeter großen Pflanzen. Gegen Ende des Devons waren alle Gruppen höherer Landpflanzen, mit Ausnahme der Angiospermen, bereits vertreten und es existierten bereits Bäume mit Stammdurchmessern von über einem Meter. Makrophyll Blätter, für fast jeden heutigen Botaniker eine Selbstverständlichkeit, entwickelten sich erst gegen Ende des Devons, zusammen mit den ersten Samen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die CO₂-Konzentration im Laufe des Devons sehr stark abnahm (BERNER 2006) und somit eine Vergrößerung der photosynthetisierenden Oberfläche erforderlich war – vor allem da mit der Entwicklung des sekundären Dickenwachstums die verholzten Stämme keine Photosynthese mehr betreiben konnten.

2. Der Rhynie Chert

Die älteste sehr gut erhaltene terrestrische Lebensgemeinschaft stammt aus dem Unterdevon von Rhynie, einem kleinen Dorf etwa 60 km NW von Aberdeen. Dort fand der schottische Arzt und Geologe William MACKIE 1912 ein besonderes Gestein, den sogenannten Rhynie Chert. Dieses sehr harte, kieselige Gestein wurde durch kieselensäurereiche Heißwasserquellen in einem durch aktiven Vulkanismus geprägten Gebiet abgelagert, ähnlich wie dies heute im Yellowstone National Park (USA) und Rotorua (Neuseeland) der Fall ist, obwohl die Erhaltung im Rhynie Chert besser ist als in den heutigen Analogien. TREWIN (2004) gibt einen Überblick über die Erforschung des Rhynie Chert, und für Details zur Geologie des Rhynie Cherts wird verwiesen auf TREWIN (1994, 1996), TREWIN & RICE (1992), TREWIN et al. (2003) und RICE & ASHCROFT (2004).

Die Chert-führende Abfolge ist etwa 200 m mächtig und besteht aus Sand- und Tonsteinen mit bis zu zehn Chert-Lagen und -Linsen, die eine Mächtigkeit von bis zu 1 m erreichen können. Ein einzelner Chert-Horizont repräsentiert in der Regel mehrere Überflutungen mit kieselensäurereichen Wässern. Offensichtlich wurden Pflanzen gelegentlich auch in dickflüssiger, gelförmiger Kieselsäure eingebettet, die durch die Quellen herausgeschleudert wurde. Zahlreiche Hinweise – nicht zuletzt die herausragende Erhaltung äußerst delikater Strukturen – deuten darauf hin, dass die Verkieselungen sehr rasch erfolgt sind. Somit liefert der Rhynie Chert eine Reihe einmaliger Momentaufnahmen aus der frühen Geschichte der Besiedlung

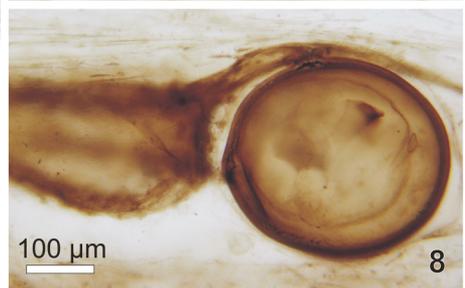
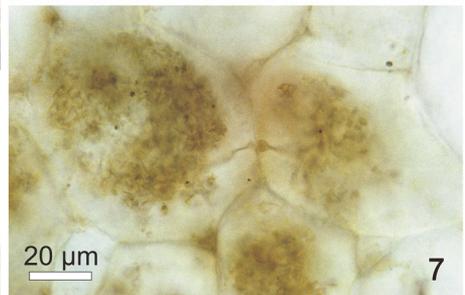
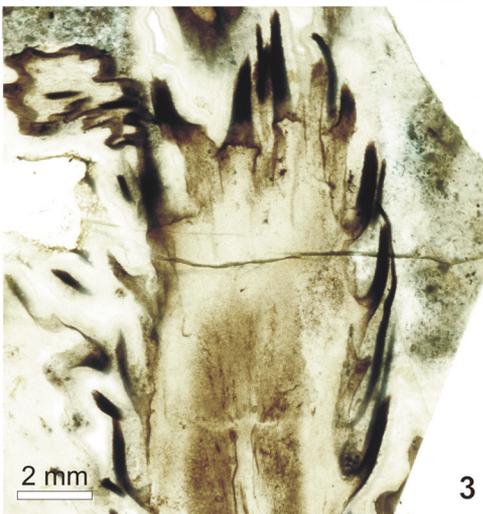
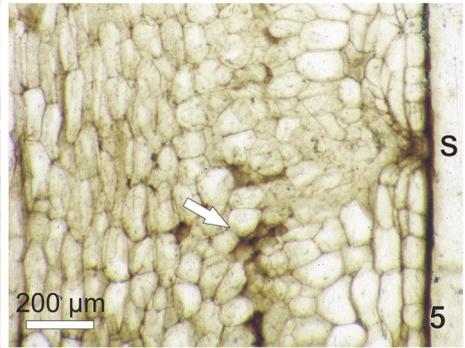
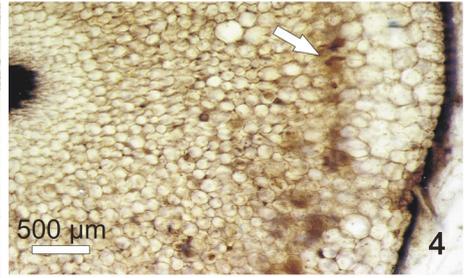
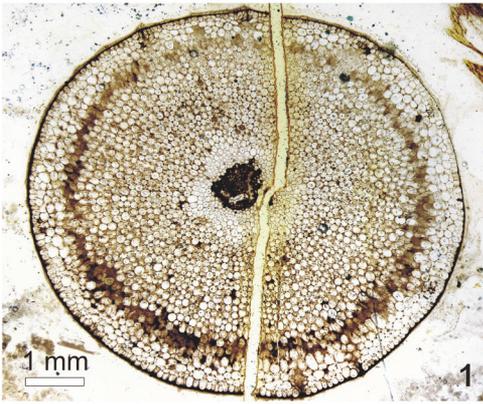
Tafel 1 mit den Abb. 1 bis 8:

1-3 Vertreter der drei Wuchsformen höherer Landpflanzen

1. *Aglaophyton major*, eine Pflanze, die auf dem Substrat wuchs. Querschnitt einer Achse.
2. *Nothia aphylla*, eine Pflanze mit unterirdischen Rhizomen, die auf sandigen und torfigen Böden wuchs; Querschnitt einer Rhizoide tragenden unterirdischen Rhizomachse.
3. *Asteroxylon mackiei*, eine Pflanze mit unterirdischen Rhizomachsen und wurzelähnlichen Achsen; Längsschnitt eines Luftprozesses mit Emergenzen.

Alle weiteren Bilder zeigen Aspekte von *Aglaophyton major* bzw. Organismen, die in oder auf *A. major*-Pflanzen lebten.

4. Querschnitt einer *A. major*-Achse mit der Arbuskel-Zone (Pfeil).
5. Längsschnitt einer *A. major*-Achse mit der Arbuskel-Zone (Pfeil) und einer Spaltöffnung (S).
6. Rindengewebe von *A. major* mit Hyphen von Mycorrhiza-Pilzen in den interzellulären Hohlräumen.
7. Glomeromycoten-Arbuskeln in Zellen von *A. major*.
8. Reproduktionsstruktur einer Glomeromycote in *A. major*.



der Festländer. Pflanzen und Tiere sind häufig bis in feinste Details erhalten, oft sogar noch in Lebensstellung bzw. am Lebensort.

2.1 Die Flora und Fauna des Rhynie Chert

Die erste Bearbeitung der Flora erfolgte von KIDSTON und LANG (KIDSTON & LANG 1917, 1920a,b 1921a,b). Insbesondere seit Anfang der neunziger Jahre wurden diverse neue Taxa publiziert, darunter unter anderem Gametophyten von Landpflanzen (REMY & REMY 1980a,b, REMY & HASS 1991a-c, 1996, REMY et al. 1993, KERP et al. 2004) und insbesondere zahlreiche Pilze (TAYLOR et al. 2004). Die Bearbeitung der Fauna erfolgte hauptsächlich in den zwanziger und dreißiger Jahren; vor allem in den letzten fünfzehn Jahren wurden jedoch verschiedene neue Formen beschrieben.

Aus dem Rhynie Chert wurden verschiedene Arten von Cyanobakterien (CROFT & GEORGE 1959, KRINGS et al. 2007, 2009), eine Flechte (TAYLOR et al. 1995, 1997), zwei Vertreter der problematischen Gruppe der Nematophyten (KIDSTON & LANG 1921b, LYON 1962), diverse Algen (D.S. EDWARDS & LYON 1983) und insgesamt sieben Arten höherer Landpflanzen nachgewiesen. Pilze sind sehr weit verbreitet, können aber häufig nicht näher zugeordnet werden, da oft nur sterile Reste (Hyphen) vorliegen. Dennoch konnten in den letzten Jahren knapp zehn verschiedene Pilztaxa, von denen die Reproduktion bekannt ist, beschrieben werden (z.B. TAYLOR et al. 1994, 1999, DOTZLER et al. 2008)

Die meisten Tierreste gehören zu den Arthropoden, die über ein chitinöses Exoskelett verfügen und dadurch sehr überlieferungsfähig sind, aber es wurden zum Beispiel auch Nematoden in Weichteilerhaltung (POINAR et al. 2008) und mehrere Typen von Spurenfossilien beschrieben (HABGOOD et al. 2004). Hervorzuheben sind die Erkenntnisse, dass die zu den Trigonotarbidien gehörenden Spinnenartigen eindeutige Landbewohner waren (KAMENZ et al. 2008) ebenso wie die Weberknechte (DUNLOP et al. 2003, 2004).

Nachdem die Bearbeitung des Rhynie Chert anfangs überwiegend eine Bestandsaufnahme der Makroreste war, konzentrieren die Untersuchungen sich in den letzten Jahren vor allem auf Mikroorganismen, Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen, Tieren und den diversen Mikroorganismen sowie auf den Einfluss abiotischer Faktoren auf die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften – mit dem Ziel, das Ökosystem möglichst vollständig zu rekonstruieren. Auch wenn die Sporenssoziationen der tonigen Begleitschichten darauf hindeuten, dass die Vegetation des Hinterlandes diverser war (WELLMAN 2007) und die vielfältigen Koprolithen im Chert (HABGOOD et al. 2004) vermuten lassen, dass die Ablagerungsräume eine noch vielfältigere Fauna aufwiesen, gehört der Rhynie Chert schon jetzt zu den am besten bekannten und am vollständigsten erhaltenen fossilen terrestrischen Ökosystemen.

2.1.1 *Aglaophyton major* und *Rhynia gwynne-vaughanii*, zwei dem Substrat aufliegende Pflanzen

Aglaophyton major (KIDSTON et LANG 1917) D.S. EDWARDS 1986 und *Rhynia gwynne-vaughanii* KIDSTON et LANG 1917 sind die häufigsten Landpflanzen im Rhynie Chert. Bei diesen Pflanzen ist ein Leitbündelsystem zwar vorhanden aber noch nicht sehr stark entwickelt.

Tafel 2 mit den Abb. 9 bis 14

9. Sporentetraden in einem *A. major*-Sporangium.
10. Eine trilete Spore von *A. major*.
11. Eine keimende *A. major*-Spore.
12. Ein Antheridium von *Lyonyphyton rhyniensis*, dem Gametophyten von *A. major*.
13. Ausstoß von Spermien aus einem Antheridium.
14. Ein Archegonium von *Lyonyphyton rhyniensis*, dem Gametophyten von *A. major*.

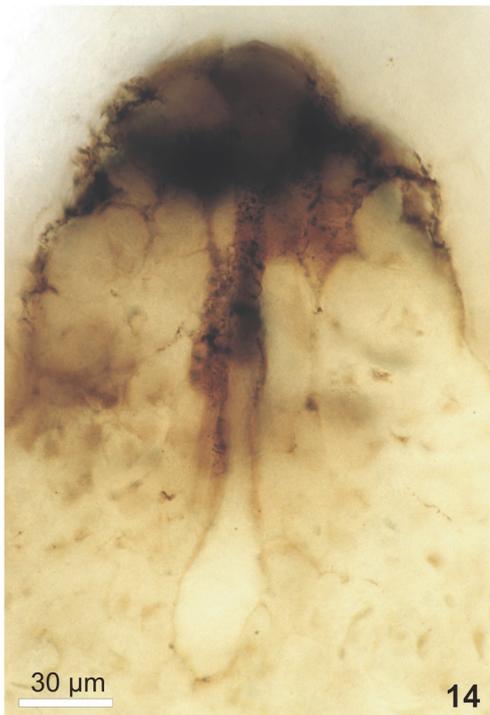
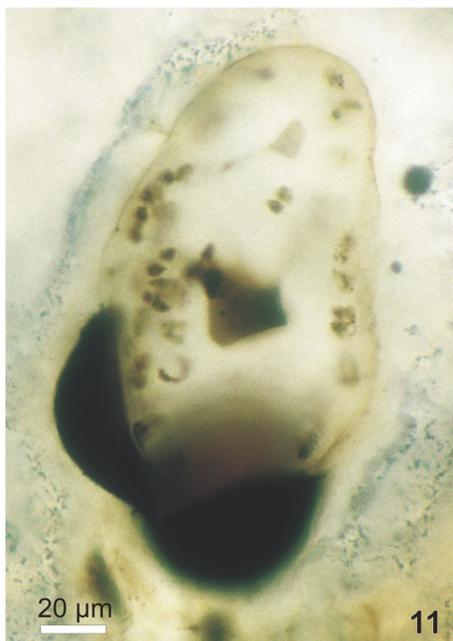
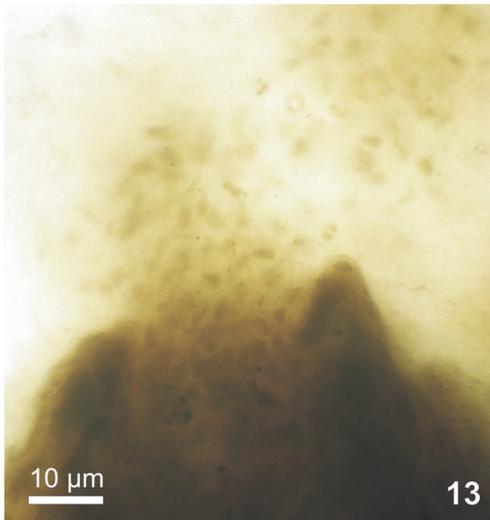
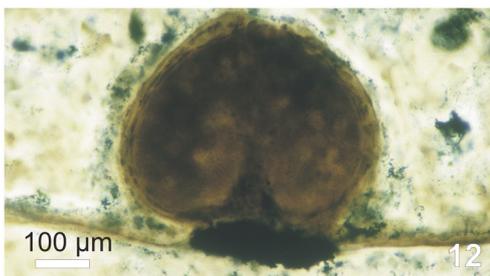
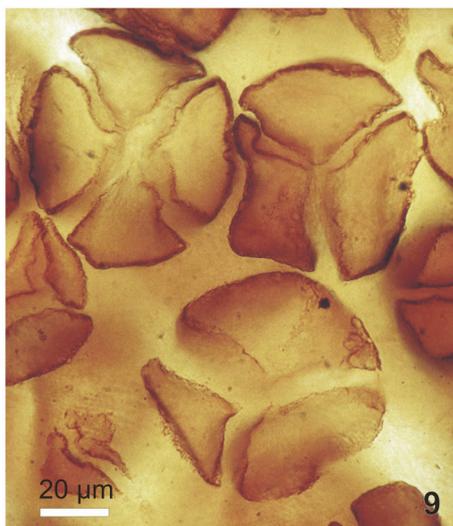


Tabelle 1: *Aglaophyton major* als Teil des Rhynie Chert-Ökosystems

Aglaophyton major: lebende Pflanzen

- o VA Mycorrhiza-Pilze dringen durch die Spaltöffnungen in die Achsen ein → Wasser- und Stickstoffaufnahme
- o Trigonotarbidien in Sporangien, die Milben jagen, welche sich von dem proteinreichen Tapetum-Gewebe ernähren

Aglaophyton major: nass bis vorübergehend untergetaucht lebende Pflanzen

- o Sporen und junge Gametophyten benötigen cyanobakterielle Matten, die Feuchtigkeit für Keimung und weitere Entwicklung bieten
- o Infektion der lebenden Gewebe durch Chytridien
- o Cyanobakterien dringen durch die Spaltöffnungen in die Luftsprosse ein sowie auch in lebende Zellen - eine frühe Symbiose zwischen Landpflanzen und Cyanobakterien?
- o Nematoden dringen durch die Spaltöffnungen in die Achsen ein, wo sie auch in lebende Zellen eindringen
- o Besiedlung durch sessile Krebse

Aglaophyton major: abgestorbene Pflanzen

- o Abbau der abgestorbenen Pflanzen durch Bakterien und saprophytische Pilze
- o Aus abgestorbenen Pflanzenachsen bestehende Streuschichten bilden ein ideales Habitat für Trigonotarbidien
- o Pflanzenstreu trägt zur Bildung von Histosolen bei
- o Entwässerung durch Silika → Schrumpfstrukturen
- o Entwässerung durch Silika → Schrumpfstrukturen

Bodenbildung

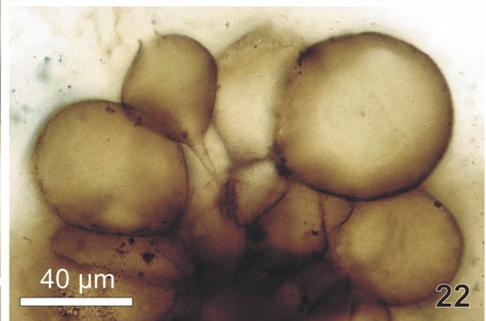
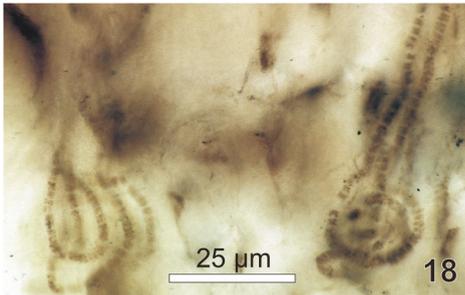
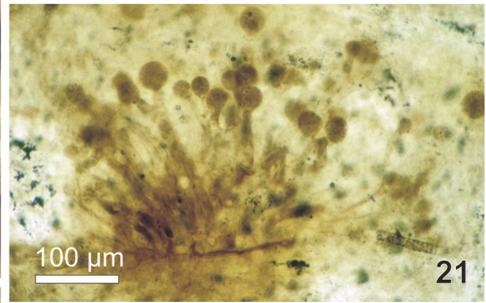
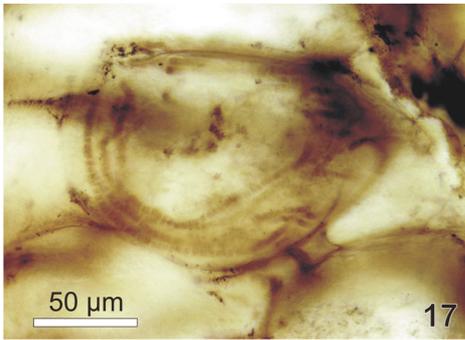
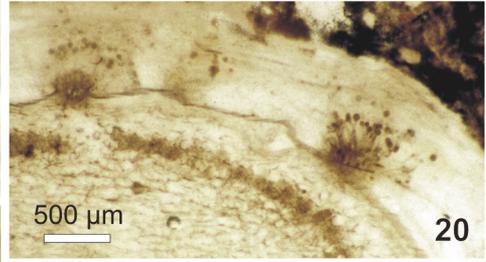
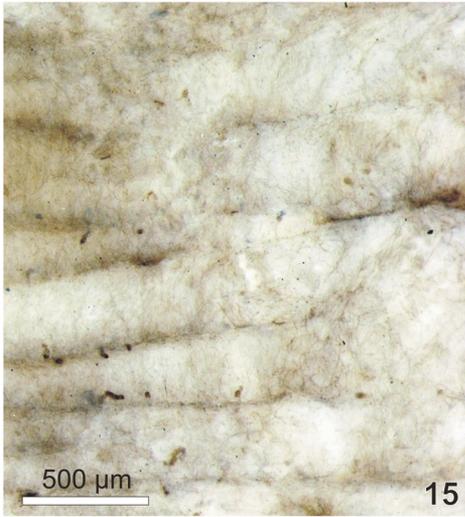
Beide Arten wurden früher zur Gattung *Rhynia* gestellt, aber von D.S. EDWARDS (1986) aufgrund der unterschiedlichen Ausbildung des Xylems eigenen Gattungen zugewiesen.

Die unbeblätterten bis 5 mm starken, gabelig verzweigten Achsen von *Aglaophyton* tragen endständige, spindelförmige Sporangien. Diese enthalten trilete Sporen, je nach Reife noch in Tetraden oder einzeln. Die vegetativen Sprosse wuchsen ausläuferartig. Dort, wo sie das feuchte Substrat berührten, entwickelten sich durch Remeristematisierung Rhizoidhöcker mit aus einer einzelnen Zelle bestehenden, schlauchförmigen Rhizoiden sowie neue Tochter sprosse.

Etwa 4-5 Zellschichten unterhalb der Epidermis von *Aglaophyton* befindet sich eine deutlich erkennbare Zone mit intrazellulären Pilzarbuskeln (Abb. 1, 4-7). Es handelt sich dabei um eine Vesikuläre Arbuskuläre Mycorrhiza eines Pilzes aus der Gruppe der Glomaceen (REMY et al. 1994, TAYLOR et al. 1995). Der Pilz drang durch die Spaltöffnungen in die Pflanze ein

Tafel 3 mit den Abb. 15 bis 23

15. Die terrestrische, stratifizierte Matten bildende Wuchsform der Cyanobakterie *Croftelia venusta*.
16. Horizontaler Schnitt durch eine *Croftelia*-Matte mit eingefangenen Gasblasen (L), jungen Gametophytenachsen (G) und zahlreichen Pilzhyphen (P).
- 17-19. Filamentöse Cyanobakterien in *A. major*.
- 20-21. *Palaeoblastocladia milleri*, eine saprophytische Chytridie auf einer *A. major*- Achse.
22. Chytridien-Zoosporangien auf einer *A. major*-Spore.
23. Bakterien in *A. major*-Gewebe.



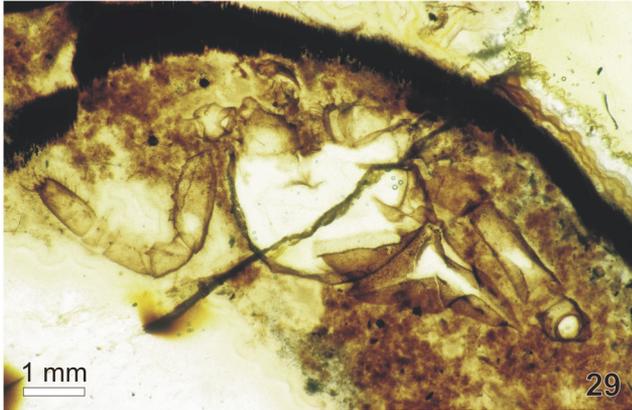
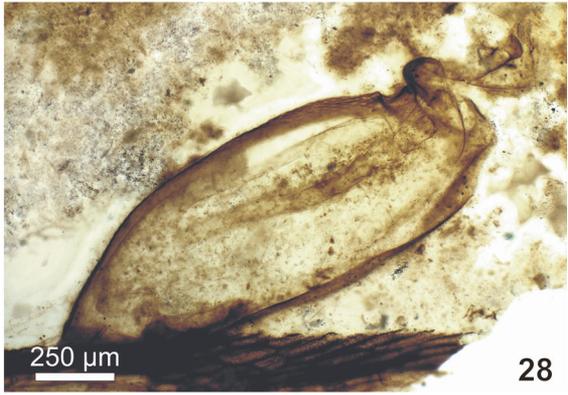
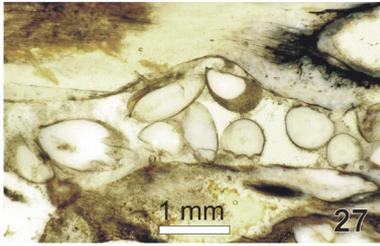
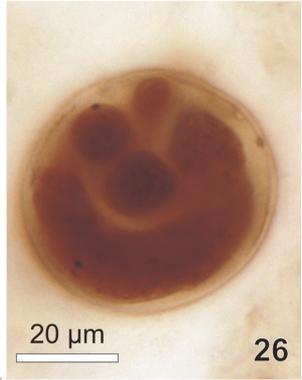
und lebte vorwiegend in den interzellulären Hohlräumen (Abb. 6). Nur in der Arbuskelzone konnte er in die lebenden Zellen eindringen. Der Pilz bildete dort baumförmige Arbuskeln (Abb. 7) und bezog Nährstoffe von der Pflanze. Als Gegenreaktion wurden die Arbuskeln durch enzymatische Reaktionen von der Wirtspflanze abgebaut; dies erfolgt bei heutigen Pflanzen innerhalb von 2-3 Tagen. Der Nachweis von Reproduktionsstrukturen dieser Mycorrhiza-Pilze (Abb. 8) ermöglicht deren genauere systematische Zuordnung (DOTZLER et al. 2009). Da *Aglaophyton* auf dem Substrat wuchs, keine unterirdischen Teile hatte und die Rhizoide nur wenig zur Wasser-, Nährstoff- und insbesondere Stickstoffversorgung beitragen konnten, war die Symbiose mit diesen Mycorrhiza-Pilzen lebenswichtig.

Eine große Besonderheit des Rhynie Cherts sind die komplett anatomisch erhaltenen Gametophyten verschiedener Rhynie Chert-Pflanzen. Die Entwicklung der Gametophyten von *Aglaophyton*, die als *Lyonophyton rhyniensis* beschrieben wurden (REMY & REMY 1980a,b, REMY & HASS 1991a,b,c, 1996, REMY et al. 1993, KERP et al. 2004, TAYLOR et al. 2005), kann nahezu lückenlos belegt werden, von keimenden Sporen (Abb. 11) bis zum Ausstoß der Spermien aus den reifen Antheridien (Abb. 13) (REMY & HASS 1996, KERP et al. 2004, TAYLOR et al. 2005). Die ausgewachsenen Gametophyten haben ein Leitbündel und eine Kutikula mit Spaltöffnungen. Die Antheridien (Abb. 12) standen terminal in leicht becherförmigen Bildungen; die Archegonien (Abb. 14), die tief eingesenkte Eizellen hatten, saßen (sub)terminal auf leicht abgeflachten Achsen. Die Achsen der Gametophyten unterscheiden sich nur in der Größe von den Sporophytenachsen. Keimende Sporen und junge Gametophyten sind immer mit Cyanobakterienmatten assoziiert (Abb. 15, 16). Zum Beispiel sind von der als *Croftelia venusta* beschriebenen Cyanobakterie sowohl aquatische, sehr locker geschichtete Wuchsformen, die auf der Oberfläche locker stehende Filamentbüschel tragen, als auch terrestrische Wuchsformen, die wesentlich dichter stratifizierte Matten bildeten (Abb. 15), bekannt (KRINGS et al. 2007a). Die dicht stratifizierten Matten enthalten häufig Pilzhypen sowie auch andere Mikroorganismen (Abb. 16). Die schleimigen, feuchten Cyanobakterienmatten bildeten ein ideales Substrat für die Keimung von *Aglaophyton*-Sporen, die auf den trockenen, nackten Sinter- und Sandböden keine Chance hätten. Die jungen Gametophyten weisen bereits in einem sehr frühen Stadium eine Mycorrhiza auf (TAYLOR et al. 2004).

Neben diesen für die *Aglaophyton*-Pflanzen lebenswichtigen Beziehungen zu Cyanobakterien und Mycorrhiza-Pilzen wurden noch einige weitere Interaktionen zwischen der lebenden Pflanze und anderen Organismen beobachtet. Häufig sind untergetauchte, plasmareiche Teile der Pflanze, zum Beispiel Sporangien und Sprossspitzen, von aquatischen Pilzen (Chytridien) infiziert (Abb. 20, 21). Auch hier erfolgt das Eindringen der Pilze vorwiegend über die Stomata. Bei Chytridien-Kolonien auf jungen Sprossspitzen handelt es wohl sicher

Tafel 4 mit den Abb. 24 bis 32

24. *Palaeonema phyticum*, eine Nematode in einer Atemhöhle einer *A. major*-Achse.
25. *Palaeonema*, Detail des vorderen Teils mit dem Mundbereich.
26. Ein *Palaeonema*-Ei mit fast vollständig entwickeltem Embryo in einer *A. major*-Achse.
- 27-28. Sessile Krebse auf *A. major*-Achsen.
29. *Palaeocharinus rhyniensis*, eine trigonotarbide Spinne in einem Sporangium von *A. major*. Die Sporangiumwand ist dunkel gefärbt; die Spinne ist umgeben von aus Milbenhäutchen bestehenden Verdauungsresten.
30. *Protacarus crani*, eine Milbe aus einem Sporangium von *Aglaophyton major*.
31. *Palaeocharinus rhyniensis*, eine Trigonotarbide im Längsschnitt. Das segmentierte Abdomen ist nach der Einbettung (durch Dehydrierung?) kollabiert, die ursprüngliche Umrissform ist aber noch erkennbar.
32. Detail von Abb. 31 mit den Mundwerkzeugen des Tieres.



um Pilze, die lebende Pflanzen infiziert haben. Auch Sporen sind öfter von Chytridien infiziert (Abb. 22). Über die Spaltöffnungen werden Interzellularräume von *Aglaophyton* sogar gelegentlich von Cyanobakterien besiedelt (Abb. 17-19). Nicht nur Pilze und Cyanobakterien drangen durch die Spaltöffnungen in die lebende Pflanze ein sondern auch Nematoden (Abb. 24, 25), die sich in den interzellulären Hohlräumen verbreiteten und gelegentlich auch in lebende Zellen eindringen (POINAR et al. 2008). Die Nematoden pflanzten sich sogar in *Aglaophyton*-Achsen fort, wie die Funde zahlreicher Nematodeneier mit Embryonen (Abb. 26) in verschiedenen Entwicklungsstadien bis hin zu aus dem Ei schlüpfenden Jungtieren belegen. In den bereits geöffneten, teilweise oder bereits ganz entleerten Sporangien von *Aglaophyton* kommen häufiger Milben (Abb. 30) und Spinnen (Abb. 29, 31, 32) vor. Die Milben ernährten sich von dem von Pilzen befallenen Tapetumgewebe an der Innenseite der Sporangienwand. Die kleinen Raubspinnen aus der Gruppe der Trigonotarbidien, die sich von modernen Spinnen durch ihr segmentiertes Abdomen und das Fehlen einer Spinndrüse unterscheiden, jagten diese Milben, wie die sehr zahlreichen, aus zusammengeballten Milbenhäutchen bestehenden Verdauungsreste in den Sporangien belegen. Auf untergetauchten und im Wasser liegenden Achsen von *Aglaophyton* siedelten sich gelegentlich sessile Krebe an (Abb. 27, 28) (ANDERSON et al 2004).

Nach ihrem Absterben bildeten die Pflanzen aus Achsen bestehende Streuschichten, die ein beliebtes Habitat für Trigonotarbidien waren. In einem einzelnen kleinen Chert-Block von etwa 5 x 5 x 5 cm wurden nicht weniger als 26 Individuen nachgewiesen. Der Abbau des pflanzlichen Materials erfolgte durch Bakterien und saprophytische Pilze. Auch die ältesten humosen Böden sind aus Rhynie bekannt. Pflanzen, die lebend in der hygroskopischen Kieselsäure eingebettet wurden, zeigen häufig Schrumpfungerscheinungen, wobei die Achse insgesamt leicht geschrumpft sein kann, aber die Gewebe noch intakt sind, bis hin zu Achsen, deren Rinde große, durch Wasserentzug entstandene Hohlräume zeigen.

Rhynia gwynne-vaughanii ist eine etwas kleinere Pflanze, mit Achsen, die 2-3 mm im Durchmesser aufweisen. Die Achsen stehen in der Regel sehr dicht, und die Pflanze bildete bis etwa 20 cm hohe klonale polsterartige Bestände. Die Achsen sind nur gelegentlich gabelig verzweigt, tragen aber seitlich zahlreiche Tochterachsen sowie knospenförmige Protuberanzen, die Rhizoide besitzen. Möglicherweise dienten diese der vegetativen Vermehrung. Auch *Rhynia* lag dem Substrat auf, und auch ihre Achsen zeigen eine sehr deutliche VA Mycorrhiza. In Lebensstellung erhaltene Achsen belegen, dass *Rhynia* temporäre Überflutungen und sogar Umkrustungen der basalen Teile durch Kieselsinter überdauern konnte. Mehrere Zentimeter oberhalb der Bodenoberfläche befinden sich dann oft mikrobielle Matten mit darin eingefangenen Gasblasen, die darauf hindeuten, dass die Pflanze weiter wuchs, auch wenn die basalen Teile der Pflanze untergetaucht und bereits mit Kieselsinter umkrustet waren. Einzelne Bestände deuten an, dass sich solche Überflutungen zwei- bis dreimal wiederholen konnten, ohne dass die Pflanzen dadurch abstarben.

Sporangien sind bei *Rhynia* äußerst selten; sie stehen terminal. Bislang liegt ein *in situ*-Bestand von Gametophyten vor, der aus über 100 einzelnen, unverzweigten aufrechten Achsen besteht. Die Gametophyten von *Rhynia*, die als *Remyophyton delicatum* beschrieben wurden (KERP et al. 2004), sind diözisch und die antheridientragenden Gametophyten sind in der Regel etwa halb so stark wie die archegonientragenden. Antheridien wie auch Archegonien stehen (sub)terminal auf leicht abgeflachten Achsen. Auch von *Rhynia* kann die Entwicklung der Gametophyten nahezu lückenlos belegt werden (KERP et al. 2004). Der bemerkenswerteste Fund ist eine Gametophytenachse, die neben einem Archegonium auch eine junge Sporophytenachse trägt, die durch ihre wesentlich größeren Zellen leicht als solche erkennbar ist. Wie bei *Aglaophyton* sind die Sporen von *Rhynia* für ihre Keimung und auch die Gametophyten für ihre weitere Entwicklung auf ein feuchtes Substrat aus mikrobiellen Matten angewiesen.

Sowohl *Aglaophyton* als auch *Rhynia* lagen dem Substrat auf und wuchsen auf unterschiedlichem Untergrund – von trockenen Sinterböden über harte Cherts bis hin zu sandigen Böden. Bei beiden Arten spielten Mycorrhizen eine entscheidende Rolle für die Wasser- und Nährstoffversorgung.

Aglaophyton und *Rhynia* werden zusammen mit *Cooksonia* zu den Rhyniophyten gestellt (TAYLOR et al. 2009). Nach KENRICK & CRANE (1997) vertreten jedoch *Aglaophyton* wie auch *Rhynia* eine jeweils eigenständige Gruppe.

2.1.2 *Nothia aphylla* und *Horneophyton lignieri*, zwei Pflanzen mit unterirdischen Rhizomen

Horneophyton lignieri (KIDSTON et LANG 1920) EL-SAADAWY et LACEY 1979 hatte knollenförmige Rhizome mit Rhizoiden. Die Rhizomknollen bildeten zum Teil zahlreiche Tochterknollen. Jede Rhizomknolle trug einen aufrechten, bis zu 20 cm langen, mehrfach gabelig verzweigten Luftspross mit einem gut entwickelten Leitbündel. Die Sporangien standen terminal, waren zum Teil mehrfach gabelig verzweigt und besaßen eine zentrale Columella – ähnlich wie bei den heutigen Hornmoosen. Die trileten Sporen, die zur dispersen Sporengattung *Emphanisporites* zu stellen sind, zeigen ein sehr auffallendes Muster von radiären Wülsten auf der proximalen Seite (WELLMAN et al. 2004). Die Gametophyten von *Horneophyton*, die als *Langiophyton mackiei* beschrieben wurden (REMY & HASS 1991c; KERP et al. 2004), sind im Vergleich zu denen von *Aglaophyton* und *Rhynia* sehr komplex gebaut. Die bis 2 mm starken archegonientragenden Achsen sind apikal becherförmig verbreitert und tragen auf ihrer Oberseite bis zu 30 kleine, finger- bis nagelförmige Auswüchse mit Archegonien. Jeder dieser Auswüchse trägt bis zu zehn Archegonien – in der Regel terminal, gelegentlich auch seitlich. Die Archegonien haben einen langen Halskanal und die Eizellen sind tief eingesenkt. Die Achsen der antheridientragenden Gametophyten sind apical ebenfalls becherförmig und tragen 50 oder mehr langgestreckte, dünnwandige Antheridien.

Nothia aphylla (KIDSTON et LANG 1920) DARRAH et BARGHOORN 1938 war eine bis zu etwa 20 cm hohe Pflanze, die in dichten klonalen Beständen wuchs. Jede Einzelpflanze bestand aus einem basalen, stomalosen, unterirdisch wachsenden rhizomatischen Sprossabschnitt und einem apikalen aufrechten, mehrfach gabelig verzweigten Sprossabschnitt. Die rhizomatischen Sprosssteile trugen lateral zahlreiche Tochttersprosse und waren ventral mit einem leistenförmigen Rhizoidhöcker versehen. Die Luftsprosse wiesen zahlreiche Stomata auf, die jeweils auf einer wulstförmigen Erhebung der Achsenoberfläche standen. Die Sporangien waren nierenförmig, zweiklappig, kurz gestielt, meist seitenständig und wurden in terminalen Aggregaten getragen. In den Rhizomachsen sind bis zu drei verschiedene Pilze nachgewiesen worden (KRINGS et al. 2007b,c). Auffallend ist, dass die Pflanze unterschiedliche Wirtsreaktionen auf die Pilzen zeigt. Parasitische Pilze werden eingekapselt oder Zellwände werden verdickt, während Glomeromycota offenbar durch die Hypodermis hindurchgeleitet wurden, um sich dann im Interzellulärsystem der Rinde weiter zu verbreiten.

Von *Nothia aphylla* ist bislang nur der antheridientragender Gametophyt bekannt, der als *Kidstonophyton discoides* beschrieben wurde (REMY & HASS 1991b). Die bis zu 2.3 mm starke Achse trägt terminal eine konvexe Struktur mit einem schüsselförmig aufstehenden Rand. Auf ihrer Oberseite stehen zahlreiche kurz gestielte Antheridien. Dazwischen stehen Auswüchse aus sterilem Gewebe, die etwa ebenso hoch sind wie die Antheridien.

Die systematische Stellung von *Horneophyton* ist problematisch. Die Sporangien mit ihren Columellae sind denen der Moose sehr ähnlich. Keine andere Gefäßpflanze hat solche Sporangien, aber die Luftsprosse hatten ein gut entwickeltes Leitbündelsystem. *Nothia* wird aufgrund der meist seitlich angehefteten nierenförmigen Sporangien zu den Zosterophyten gestellt.

2.1.3 *Asteroxylon mackiei*, die größte und am höchsten entwickelte Rhynie Chert-Pflanze

Asteroxylon mackiei KIDSTON et LANG 1920 ist zweifellos die am höchsten entwickelte aller Rhynie Chert-Pflanzen. Die Pflanze besaß ein komplex verzweigtes Achsensystem, dessen verschiedene Teile durch eine eigene charakteristische Anatomie des Xylemkörpers gekennzeichnet sind. Reich verzweigte Rhizome trugen sowohl Luftsprosse, als auch Achsen, die als Wurzeln fungierten und bis zu 20 cm tief in sandiges Substrat und in Spalten und Risse des festen Kieselgesteins und Kieselsinters vordringen konnten. Somit war die Pflanze noch weniger von Wasser abhängig als die auf lockeren Böden wachsenden *Horneophyton* und *Nothia*. Die Luftsprosse waren mit Durchmessern von über 1 cm vergleichsweise kräftig gebaut, mit einem im Querschnitt kreuz- bis sternförmigen Xylemkörper. Die bis zu 45 cm hohen Luftsprosse waren dicht mit kleinen „Blättchen“ besetzt, die jedoch keine Mittelader besaßen. Die die „Blättchen“ versorgenden Blattspuren enden kurz vor der Blattbasis. Die Sporangien waren nierenförmig und zweiklappig. Die Sporophylle stehen dicht gedrängt zwischen den „Blättchen“; es wird kein deutlich getrennter Sporophyllstand ausgebildet. Sterile und fertile Abschnitte folgten an einem Luftspross mehrfach aufeinander. Im Habitus war *Asteroxylon* der heutigen Gattung *Huperzia* sehr ähnlich und wird dann auch als einer der frühesten Vertreter der Lycopside betrachtet. *Asteroxylon* ist seltener als die anderen Rhynie Chert-Pflanzen, was darauf zurückzuführen ist, dass es vorwiegend außerhalb der feuchtesten Standorte wuchs. Gametophyten sind von *Asteroxylon* bislang noch nicht bekannt. Achsen von *Asteroxylon* können von Ascomyceten befallen sein; es handelt sich um die bislang ältesten Vertreter dieser Gruppe, die im Vergleich mit den heutigen Formen einen recht modernen Eindruck vermitteln (TAYLOR et al. 1999, 2005b).

2.1.4 Weitere aus dem Rhynie Chert und dem benachbarten Windyfield Chert bekannte Pflanzen

Eine weitere Gefäßpflanze aus dem Rhynie Chert ist *Trichopherophyton teuchansii* LYON & EDWARDS 1991. Die wenigen bislang bekannten und nicht sehr gut erhaltenen Reste bestehen aus bis zu 2.5 mm starken Achsen mit einem deutlichen Leitbündel. Auffallend sind die zahlreichen dünnen, senkrecht abstehenden Trichome auf der Achsenoberfläche. Die Sporangien waren zweiklappig, nierenförmig und seitlich angeheftet.

Eine weitere ebenfalls nur fragmentarisch bekannte Art wurde als *Ventarura lyonii* POWELL, EDWARDS et TREWIN 2000 aus einem wenige hundert Meter weiter gelegenen Chert-Vorkommen beschrieben (POWELL et al. 2000). *Ventarura* hatte gabelig verzweigte, auffallend kräftige Achsen, die bis zu 7 mm stark werden konnten. *Ventarura* hatte ein gut entwickeltes Leitbündel. Auffallend ist die mittlere Rinde, die aus sclerenchymatischen Zellen bestand. Sporangien waren zweiklappig, gestielt und seitlich angeheftet.

Trichopherophyton und *Ventarura* sind beide zu den Zosterophyten, den direkten Vorläufern der Lycopside, zu stellen. Gesamtrekonstruktionen dieser beiden Pflanzen stehen aufgrund der sehr fragmentarischen Informationen noch aus. Auch über ihre Ökologie ist bislang fast nichts bekannt.

3. Diskussion

Der Rhynie Chert ist nicht nur das älteste und am vollständigsten erhaltene terrestrische Ökosystem, es ist auch das bislang einzige fossile Ökosystem, in dem auch die zartesten Details erhalten geblieben sind und in dem viele pflanzliche und tierische Organismen in Lebensstellung überliefert sind. Bei zahlreichen Organismen handelt es sich um die ältesten Vertreter ihrer Gruppen. In mehreren Fällen konnte der fossil record der Gruppen erheblich erweitert werden; in einigen Fällen hat sich herausgestellt, dass die bisherigen Annahmen

über die ersten Vorkommen wichtiger Organismengruppen nach unten korrigiert werden mussten und molekulare Uhren zurückgestellt werden mussten. Dennoch liefert auch der Rhynie Chert nur eine Reihe – allerdings bislang einmaliger – Momentaufnahmen der frühen Besiedlung der Festländer. Verschiedene dieser aus dem Rhynie Chert beschriebenen „ältesten Vertreter“ sind im Vergleich mit ihren heutigen Verwandten überraschend modern. Dies bedeutet, dass die Geschichte der Besiedlung der Festländer noch viel weiter zurückgeht, als bislang angenommen wird. Das Problem ist aber, dass dies ohne Fossilbelege nicht dokumentiert werden kann, da ein zweites älteres Vorkommen wie Rhynie fehlt. Man sollte sich jedoch auch vor Augen halten, dass viele Gruppen insgesamt nur sehr lückenhaft überliefert sind und in einigen Fällen die Belege aus dem Rhynie Chert sogar die einzigen bislang bekannten fossilen Vertreter darstellen. Das Vorkommen von Kryptosporen seit dem mittleren Kambrium weist darauf hin, dass die Landoberflächen bereits deutlich früher besiedelt wurden als bislang angenommen. Welche Organismen dabei eine Rolle spielten, lässt sich nur abschätzen; wahrscheinlich gehören Cyanobakterien, Algen, Pilze, Moose und Lebermoose zu den frühesten Besiedlern der Festländer.

Ein wichtiger Punkt ist die Frage, ob die Rhynie Chert-Flora eine sehr stark auf einen sehr besonderen Standort spezialisierte Flora darstellt oder nicht. Sicher ist, dass die in den Cherts überlieferte Makroflora nur die Vegetation der unmittelbaren Umgebung der Heißwasserquellen darstellt; die etwas entfernter stehenden Pflanzen sind nicht repräsentiert. Die Mikroflora aus den tonigen Lagen zwischen den Cherts (WELLMAN 2007) deuten an, dass die Flora diverser war. In dieser Hinsicht ist Rhynie aber keine Ausnahme; die Mikroflora sind in der Regel viel diverser als die Makroflora, da die letzteren vorwiegend lokale Elemente enthalten, während die Sporen über ein wesentlich größeres Areal verbreitet werden.

Die aus den Geysiren ausgestoßenen Wässer waren sehr warm. Im heutigen Yellowstone National Park kann das ausströmende Wasser bis über 70° C heiß sein. Dann kühlt es allerdings relativ schnell ab und am Rande der Quellen ist es nur noch knapp über 20° C warm. In den heißen Bereichen kommen nur Cyanobakterien vor, während am Rand bereits eine Vegetation mit Gefäßpflanzen auftritt. Diese Situation dürfte in Rhynie ähnlich gewesen sein. Möglicherweise hatten die deutlich erhöhten Schwermetallkonzentrationen einen Einfluss auf die Zusammensetzung der Vegetation. Die Frage ist aber nur schwer zu beantworten, da die anatomisch erhaltenen Rhynie Chert Pflanzen kaum mit den wesentlich häufigeren Abdrückflora verglichen werden können.

Die Obersilur- und Unterdevonflora sind insgesamt noch nicht sehr artenreich und viele Formen kommen weltweit auf unterschiedlichsten Breitengraden und in unterschiedlichen Ablagerungsmilieus vor. Es ist die Frage, ob es innerhalb des sehr geringen Formenspektrums bereits solche ausgeprägten ökologischen Differenzierungen gegeben hat. Dabei muss gesagt werden, dass die frühesten Landpflanzen alle in sehr stressreichen Milieus wuchsen. Durch das Fehlen einer geschlossenen Vegetationsdecke außerhalb der Feuchtbiotope waren Verwitterungs- und Abtragungsraten der Sedimente ganz anders als heute.

Obwohl in der Umgebung der Heißwasserquellen noch weitere Arten gestanden haben müssen, wie die Mikroflora belegen, gibt die Palynologie auch Hinweise dafür, dass zumindest einige der Rhynie Chert-Pflanzen nicht nur an diesem speziellen Standort vorkamen. Studien von *in situ*-Sporen haben ergeben, dass einige der Rhynie Chert-Pflanzen ziemlich einfache, merkmalsarme Sporen besaßen. Andere dagegen, wie z.B. *Nothia*, hatte sehr typische und gut erkennbare Sporen (*Emphanisporites*). Sporen der Gattung *Emphanisporites* sind im Unterdevon sehr weit verbreitet und von verschiedenen Kontinenten beschrieben worden. Dies deutet darauf hin, dass auch die Mutterpflanze eine wesentlich weitere Verbreitung hatte als mit Makrofossilien belegt werden kann.

Einige aus dem Rheinischen Schiefergebirge beschriebene Abdruckpflanzen zeigen sehr große Ähnlichkeiten zu den aus Rhynie bekannten Arten. Ein Beispiel ist *Huvenia kleui* (HASS & REMY 1991), die in ihrer Größe und ihrer Morphologie, einschließlich des spiralförmigen Öffnungsmechanismus der terminal stehenden Sporangien, *Aglaophyton* sehr ähnlich ist.

Alle Rhynie Chert-Landpflanzen hatten eine klonale Wuchsform. Klonale Arten mit unterirdischen Rhizomen und mit immer wieder neugebildeten und absterbenden Luftsprossen deuten auf eine gewisse Periodizität hin. *Asteroxylon* hatte langlebigere Luftsprosse mit vertikal abwechselnden fertilen und sterilen Abschnitten. Auch dieses Phänomen deutet auf eine gewisse Periodizität im Wachstum. Ob es sich um eine ausgesprochene Saisonalität handelt ist noch unklar. Es kann sich auch um eine Anpassung an immer wieder auftretende Trockenperioden handeln.

Die im Rhynie Chert überlieferten Landpflanzen wuchsen an feuchten Standorten. Aufgrund ihrer Reproduktion waren sie mit ihren freischwimmenden Spermien alle an – zumindest temporär – feuchte Standorte gebunden. Die dem Substrat aufliegenden Formen (*Aglaophyton*, *Rhynia*) hatten keine Wurzeln sondern nur unizelluläre Rhizoide, die für die Wasser- und Nährstoffaufnahme wohl nicht ausgereicht haben. Gerade diese Formen zeigen immer stark entwickelte Mycorrhizen. Da es keine hochwüchsigeren Pflanzen gab, waren alle Rhynie Chert-Pflanzen voll dem Sonnenlicht ausgesetzt. Um die Verdunstung möglichst stark zu reduzieren, standen die Achsen meist sehr eng zusammen und *Rhynia* bildete zum Beispiel sehr dichte Polster, wobei die Achsen sich gegenseitig Schatten spendeten und nur die Sprossspitzen und die äußeren Achsen voll der Sonneneinstrahlung ausgesetzt waren. Es ist allerdings die Frage, ob die Sonneneinstrahlung so stark war wie heute, da damals ganz andere atmosphärische Verhältnisse vorherrschten. Die Sauerstoffkonzentration war seit dem Kambrium ständig angestiegen, von etwa 10% bis auf knapp 20% im Frühdevon; die Konzentration des Kohlendioxids – ein bekanntes Treibhausgas – betrug zu Beginn des Devons dagegen etwa das Zehn- bis Zwölfwache des heutigen Wertes (BERNER 2006).

Der Rhynie Chert liefert eine Serie einmaliger Momentaufnahmen des frühen Lebens auf den Festländern. Auch wenn noch viele Fragen unbeantwortet bleiben müssen, gestattet der Rhynie Chert wichtige Einblicke in die frühe Besiedlung der Festländer. Nicht weniger wichtig scheint auch, dass Fauna und Flora des Rhynie Cherts belegen, dass die Eroberung der Festländer bereits lange vor dem Frühdevon eingesetzt haben muss.

4. Literatur

- ANDERSON, L.I. CRIGHTON, W.R.B. & HASS, H. (2004): A new crustacean with cladoceran affinities from the Early Devonian Rhynie cherts, Aberdeenshire, Scotland. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. **94**: 355-369.
- BERNER, R.A. (2006): GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. – Geochim. Cosmochim. Acta **70**: 5653-5664; Cambridge.
- CROFT, W.N. & GEORGE, E.A. (1959): Blue-green algae from the Middle Devonian of Rhynie, Aberdeenshire. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. **3**: 341-353; London.
- DOTZLER, N., WALKER, C., KRINGS, M., HASS, H., KERP, H., TAYLOR, T.N. & AGERER, R. (2009): The germination structure and spore/saccule complex of *Scutellosporites devonicus* (Glomeromycota) from the 400-million-yr-old Rhynie chert. – Mycol. Progr. **8**: 9-18; Stuttgart.
- EDWARDS, D. & FEEHAN, J. (1980): Records of *Cooksonia*-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland. – Nature **287**: 41-42; London.
- EDWARDS, D. & WELLMAN, C.H. (2001): Embryophytes on Land: The Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) record. In: GENSEL, P.G. & EDWARDS, D. (Hrsg.), Plants invade the land – Evolutionary and environmental perspectives. S. 3-28. – Columbia University Press, New York.
- EDWARDS, D.S. (1980): Evidence for the sporophytic status of the Lower Devonian plant *Rhynia gwynne-vaughanii* KIDSTON and LANG. – Rev. Palaeobot. Palynol. **29**: 177-188; Amsterdam.

- EDWARDS, D.S. (1986): *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. – Bot. J. Linnean Soc. **93**: 173-204; London.
- EDWARDS, D.S. & LYON, A.G. (1983): Algae from the Rhynie chert. – Bot. J. Lin. Soc. **86**: 37-55; London.
- HABGOOD, K.S., HASS, H., KERP, H. (2004): Evidence for an early terrestrial food web: coprolites from the Early Devonian Rhynie chert. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. **94**: 371-387; Edinburgh.
- HASS, H. & REMY, W. (1991): *Huvenia kleui* nov. gen., nov. spec. - ein Vertreter der Rhyniaceae aus dem höheren Siegen des Rheinischen Schiefergebirges. – Arg. Palaeobot. **8**: 141-168; Münster.
- KAMENZ, C., DUNLOP, J.A., SCHOLTZ, G., KERP, H. & HASS, H. (2008): Microanatomy of Early Devonian book lungs. – Biol. Lett. **4**: 212-215; London.
- KENRICK, P. & CRANE, P.R. (1997): The origin and early diversification of land plants, a cladistic study. – 441 S., Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- KERP, H., HASS, H. & MOSBRUGGER, V. (2001): New data on *Nothia aphylla* LYON 1964 ex EL-SAADAWY et LACEY 1979, a poorly known plant from the Lower Devonian Rhynie Chert. In: GENSEL, P.G. & EDWARDS, D. (Hrsg.), Plants invade the land – Evolutionary and environmental perspectives. S. 52-82. – Columbia University Press, New York.
- KERP, H., TREWIN, N.H. & HASS, H. (2004): New gametophytes from the Lower Devonian Rhynie Chert. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. **94**: 409-426; Edinburgh.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. (1917): On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part I. *Rhynia Gwynne-Vaughani* KIDSTON & LANG. – Trans. Roy. Soc. Edin. **51**(24): 761-784; Edinburgh.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. (1920a): On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part II. Additional notes on *Rhynia gwynne-vaughani*, KIDSTON and LANG; with descriptions of *Rhynia major*, n.sp., and *Hornia lignieri*, n. g., n. sp. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh **52**(24): 603-627; Edinburgh.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. (1920b): On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part III. *Asteroxylon Mackiei* KIDSTON and LANG. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh **52**(26): 643-680; Edinburgh.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. (1921a): On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part IV. Restorations of the vascular cryptogams, and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and the origin and organization of land-plants. – Trans. R. Soc. Edinburgh **52**(32): 831-854; Edinburgh.
- KIDSTON, R. & LANG, W.H. (1921b): On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The Thallophyta occurring in the peat-bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit. – Trans. R. Soc. Edinburgh **52**(33): 855-902; Edinburgh.
- KRINGS, M., KERP, H., HASS, H., TAYLOR, T.N. & DOTZLER, N. (2007a): A filamentous cyanobacterium showing structured colonial growth from the Early Devonian Rhynie chert. – Rev. Palaeobot. Palynol. **146**: 265-276; Amsterdam.
- KRINGS, M., TAYLOR, T.N., HASS, H., KERP, H., DOTZLER, N. & HERMSEN, E.J. (2007b): Fungal endophytes in a 400 million-year-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. – New Phytologist **174**: 648-657; Cambridge.
- KRINGS, M., TAYLOR, T.N., HASS, H., KERP, H., DOTZLER, N. & HERMSEN, E.J. (2007c): An alternative mode of early land plant colonization by putative endomycorrhizal fungi. – Plant Signaling & Behavior **2**: 125-126; Austin, TX.
- KRINGS, M., HASS, H., KERP, H., TAYLOR, T.N., AGERER, R. & DOTZLER, N. (2009): Endophytic cyanobacteria in a 400-million-yr-old land plant: a scenario for the origin of a symbiosis? – Rev. Palaeobot. Palynol. **153**: 62-69; Amsterdam.
- LYON, A.G. (1962): On the fragmentary remains of an organism referable to the nematophytales, from the Rhynie chert, „*Nematoplexus rhyniensis*„, gen. et. sp. nov. – Trans. R. Soc. Edinburgh **65**(4): 79-87; Edinburgh.
- LYON, A.G. & EDWARDS, D. (1991): The first zosterophyll from the Lower Devonian Rhynie chert, Aberdeenshire. – Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci. **82**: 323-332; Edinburgh.
- POINAR Jr., G., KERP, H. & HASS, H. (2008): *Palaeonema phyticum* gen.n., sp.n. (Nematoda: Palaeonematidae fam. n.), a Devonian nematode associated with early land plants. – Nematology **10**: 9-14; Leiden.

- POWELL, C.L., EDWARDS, D. & TREWIN, N.H. (2000): A new vascular plant from the Lower Devonian Windyfield chert, Rhynie, NE Scotland. – *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.* **90**: 331-349; Edinburgh.
- REMY, W. & HASS, H. (1991a): Ergänzende Beobachtungen an *Lyonophyton rhynienseis*. – *Argumenta Palaeobot.* **8**: 1-27; Münster.
- REMY, W. & HASS, H. (1991b): *Kidstonophyton discoides* nov. gen. nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). – *Argumenta Palaeobot.* **8**: 29-45; Münster.
- REMY, W. & HASS, H. (1991c): *Langiophyton mackiei* nov. gen., nov. spec., ein Gametophyt mit Archegoniophoren aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon Schottland). – *Argumenta Palaeobot.* **8**: 69-117; Münster.
- REMY, W. & HASS, H. (1996): New information on gametophytes and sporophytes of *Aglaophyton major* and inferences about possible environmental adaptations. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* **90**: 175-193; Amsterdam.
- REMY, W. & REMY, R. (1980a): Devonian gametophytes with anatomically preserved gametangia. – *Science* **208**: 295-296; Washington DC.
- REMY, W. & REMY, R. (1980b): *Lyonophyton rhynienseis* n. gen. et nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). *Argumenta Palaeobotanica* **6**: 37-72; Münster.
- REMY, W., GENSEL, P.G. & HASS, H. (1993): The gametophyte generation of some Early Devonian land plants. – *Int. J. Plant Sci.* **154**: 35-58.
- REMY, W., TAYLOR, T.N., HASS, H. & KERP, H. (1994): 400 Million year old vesicular arbuscular mycorrhiza. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 11841-11843; Washington DC.
- RICE, C.M. & ASHCROFT, W.A. (2004): The geology of the northern half of the Rhynie Basin, Aberdeenshire, Scotland. – *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* **94**: 299-308; Edinburgh.
- STEEMANS, P., LE HÉRISSE, A., MELVIN, J., MILLER, M.A., PARIS, F., VERNIERS, J. & WELLMAN, C.H. (2009): Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants. – *Science* **306**: 856-858; Washington DC.
- STROTHER, P.K., WOOD, G.D., TAYLOR, W.A. & BECK, J.H. (2004): Middle Cambrian cryptospores and the origin of land plants. – *Mem. Assoc. Australasian Palynol.* **29**: 99-113; Canberra.
- TAYLOR, T.N., REMY, W. & HASS, H. (1994): *Allomyces* in the Devonian. – *Nature* **367**: 601; London.
- TAYLOR, T.N., REMY, W., HASS, H. & KERP, H. (1995): Fossil arbuscular mycorrhiza from the Early Devonian. – *Mycologia* **87**: 560-573; Lawrence, KS.
- TAYLOR, T.N., HASS, H. & KERP, H. (1999): The oldest fossil ascomycetes. – *Nature* **399**: 648; London.
- TAYLOR, T.N., HASS, H., KRINGS, M., KLAVINS, S.D. & KERP, H. (2004): Fungi in the Rhynie Chert: a view from the dark side. – *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* **94**: 457-471; Edinburgh.
- TAYLOR, T.N., KERP, H. & HASS, H. (2005a): Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* **102**: 5892-5897; Washington DC.
- TAYLOR, T.N., HASS, H., KERP, H., KRINGS, M. & HANLIN, R.T. (2005b): Perithecial ascomycetes from the 400-Million-year-old Rhynie chert: an example of ancestral polymorphism. – *Mycologia* **97**: 269-285; Lawrence, KS.
- TAYLOR, T.N., TAYLOR, E.L. & KRINGS, M. (2009): Paleobotany – The biology and evolution of fossil plants. 2nd Edition. – xxi + 1230 S. Academic Press/Elsevier, Amsterdam.
- TREWIN, N.H. (1994): Depositional environment and preservation of biota in the Lower Devonian hot-springs of Rhynie, Aberdeenshire, Scotland. – *Trans. R. Soc. Edinburgh* **84**: 433-442; Edinburgh.
- TREWIN, N.H. (1996): The Rhynie cherts: an early Devonian ecosystem preserved by hydrothermal activity. Evolution of hydrothermal ecosystems on Earth (and Mars?). – *Ciba Foundation Symposium* **202**: 131-149; Chichester.
- TREWIN, N.H. (2004): History of research on the geology and palaeontology of the Rhynie area, Aberdeenshire, Scotland. – *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* **94**: 285-297; Edinburgh.
- TREWIN, N.H. & RICE, C.M. (1992): Stratigraphy and sedimentology of the Devonian Rhynie chert locality. – *Scott. J. Geol.* **28**: 37-47; Bath.
- TREWIN, N.H., FAYERS, S.R. & KELMAN, R. (2003): Subaqueous silification of the contents of small ponds in an Early Devonian hot-spring complex, Rhynie, Scotland. – *Can. J. Earth Sci.* **40**: 1697-1712; Ottawa.
- VAN ALLER HERNICK, E.L. & BARTOWSKI, K.E. (2008): The Earth's oldest liverworts – *Metzgeriothallus sharonae* sp. Nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, U.S.A. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* **148**: 154-162; Amsterdam.

- WALTON, J. (1928): Carboniferous Bryophyta II – Hepaticae and Musci. – Ann. Bot. **42**: 707-716; Oxford.
- WELLMAN, C.H. (2007): Spore assemblages from the Lower Devonian “Lower Old Red Sandstone” deposits of the Rhynie Outlier, Scotland. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. **97**: 167-211; Edinburgh.
- WELLMAN, C.H., OSTERLOF, P.L. & MOHIUDDIN, U. (2003): Fragments of the earliest land plants. – Nature **425**: 282-285; London.
- WELLMAN, C.H., KERP, H. & HASS, H. (2004): Spores of the Rhynie chert plant *Horneophyton lignieri* (Kidston et Lang) Barghoorn et Darrah, 1938. – Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. **94**: 429-443; Edinburgh.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Hans Kerp & Hagen Hass, Forschungsstelle für Paläobotanik, Institut für Geologie und Paläontologie, Hindenburgplatz 57, D-48143 Münster

e-mail: kerp@uni-muenster.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Kerp Hans, Hass Hagen

Artikel/Article: [Ökologie und Reproduktion der frühen Landpflanzen 111-127](#)