

Die Landnahme der Pflanzen

Plants invade the land

HANS-JOACHIM SCHWEITZER

(Manuskripteingang: 9. November 2002)

Kurzfassung: Fast 4,2 Mrd. Jahre hat es gedauert, bis sich durch die assimilatorische Tätigkeit vor allem der Blaualgen (Cyanobakterien) ein so dichter Ozonschirm aufbauen konnte, dass die ersten höheren Pflanzen - die Vorläufer unserer Bärlappe, Schachtelhalme und Farne - den Schritt vom Wasser auf das Land vollziehen konnten. Zuvor war die Intensität der UV - Strahlung zu hoch gewesen. Dann aber, mit dem Beginn des Devons vor 410 Mill. Jahren erfolgte eine rapide Evolution und Diversifikation der höheren Pflanzen, die einen eklatanten Florenwechsel zur Folge hatten. Dieser wird anhand der Unter- und Mitteldevonfloren des Rheinlandes sowie der Oberdevonflora der Bäreninsel geschildert.

Schlagworte: Uratmosphäre der Erde, erste Biotope, Cyanobakterien, Ozonschirm, älteste Faunen, erste Landpflanzen, Unter-, Mittel- und Oberdevonfloren

Abstract: It took almost 4.2 billion years for the cumulative effects, due mainly to the activities of the Cyanobacteria, to create an ozone layer dense enough to allow the higher plants, precursors to our lycopods, horsetails and ferns, to transgress from water to land. Previously the intensity of UV radiation had been too great to allow such an occurrence. This is documented in this paper and the remarkable evolution and diversification of the higher plants during the Devonian demonstrated by using the Early and Middle Devonian floras of the Rhineland and the Upper Devonian flora of Bear Island.

Keywords: Earth's earliest atmosphere, first biotops, Cyanobacteria, ozone layer, first faunas, first landplants, Early- Middle- and Upper Devonian floras

Nach den Berechnungen der Astrophysiker soll sich die Erde vor etwa 4,6 Mrd. Jahren aus Bestandteilen des Sonnennebels zusammengeballt haben. Aber erst vor etwa 420 Mill. Jahren begann die Besiedelung des Landes durch die höheren Pflanzen, den Vorläufern unserer Bärlappe, Schachtelhalme und Farne.

Auf einer 60-minütigen Zeitskala würden also nur die letzten 5 Minuten auf die Evolution der höheren Pflanzen entfallen, während es 55 Minuten bis zu ihrer Entstehung bedurfte.

Dass auf der Erde überhaupt aerobes Leben entstehen konnte, ist zwei günstigen Voraussetzungen zu verdanken. Beide hängen mit der Bildung der Uratmosphäre zusammen, die erst durch Ausgasung des oberen Erdmantels erfolgte und hauptsächlich aus Wasserdampf, Kohlendioxid, Schwefelwasserstoff, Methan und Stickstoff zusammengesetzt war. Besondere Bedeutung hatte der Wasserdampf.

Im Gegensatz zur Venus befand sich die Erde von Anfang an in so großem Abstand von der Sonne, dass sich ihre Oberfläche genügend abkühlen konnte. Wasserdampf kondensierte zu Wasser, das zunächst überreichlich vorhandenes Kohlendioxid aus der Uratmosphäre auswusch.

Ein Treibhauseffekt, der die Oberfläche der Venus zur lebensfeindlichen Hitzewüste macht, wurde dadurch vermieden.

Die zweite entscheidende Voraussetzung für die Entstehung von Leben in sauerstoffhaltigem Milieu war paradoxe Weise das Fehlen von freiem Sauerstoff in der Uratmosphäre. Elementarer Sauerstoff hätte die Bildung von Aminosäuren, den Bausteinen der Eiweißstoffe, aus einfachen Molekülen verhindert. Darüber hinaus stellt er durch seine Aggressivität ein für die Zellen zerstörerisches Gift dar.

Bereits vor 4 Mrd. Jahren war die Erdkruste in kontinentale und marine Bereiche gegliedert und die geologischen Elementarprozesse, Verwitterung, Erosion und Sedimentation konnten wirken. Entstehungsweise und Beginn des Lebens auf der Erde liegen aber noch weitgehend im Dunkeln. Doch zunehmend weisen Indizien darauf hin, dass das Milieu in heißen, untermeerischen Vulkanquellen hierzu die günstigsten Bedingungen bot. Noch heute gedeihen in vergleichbaren Lebensräumen archaisch anmutende Schwefelbakterien.

Auch außerhalb dieses wohl ältesten Biotops müssen sich schon frühzeitig andere Lebensfor-

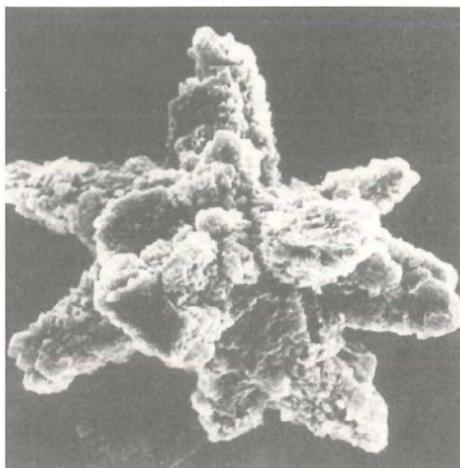
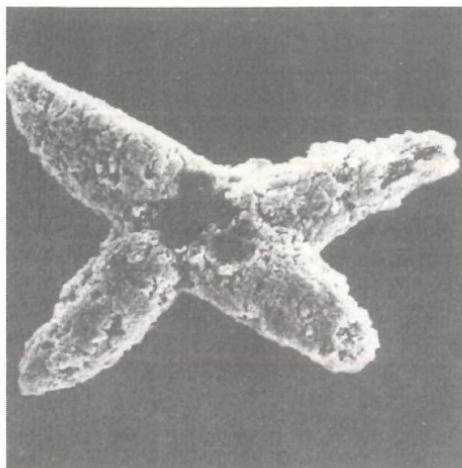


Abbildung 1. Ca. 700 Millionen Jahre alte, sternförmige Acritharen. Aus VIDAL 1989.
Figure 1. Star-shaped acritarchs, ca. 700 m years old. From VIDAL 1989.

men entwickelt haben. Darauf lässt der überraschend hohe Anteil "leichten" Kohlenstoffs mit dem Isotop ^{12}C in den ältesten bisher bekannten Sedimentgesteinen, den 3,8 Mrd. Jahre alten Isua-Schichten SW-Grönlands, schließen. Dieses Isotop ist für organisch gebundenen Kohlenstoff charakteristisch.

Als noch stärkeres Anzeichen für Lebensvorgänge gelten die Stromatolithe, sedimentäre Strukturen, die als Ausfällungsprodukte übereinander gewachsener Algenrasen gedeutet werden. Die ältesten sind 3,5 Mrd. Jahre alt und dem noch heute von koloniebildenden Blaulalgen im Flachwasser aufgebauten Stromatolithen sehr ähnlich. Einschränkend muß jedoch darauf hingewiesen werden, dass derartige Strukturen auch auf anorganische Weise entstehen können. So haben neuere Untersuchungen keinen Nachweis organischen Inhaltes in den ältesten, wohl aber in 2 Mrd. Jahre alten Stromatolithen erbracht.

Blaualgen (Cyanobakterien) sind einzellige, kugelige oder fädige Organismen ohne Zellkern. Mit Hilfe des in ihnen enthaltenen Chlorophyll A können sie aber Photosynthese betreiben. Sie sind also in der Lage, unter Mitwirkung der Sonnenenergie aus dem Kohlendioxid der Luft und Wasser unter Sauerstoffabgabe Kohlenhydrate aufzubauen.

Die photosynthetische Leistung dieser Cyanobakterien muß enorm gewesen sein. Schon vor 3,5 Mrd. Jahren hatten sie 50-60 % der bis heute von den Pflanzen produzierten Sauerstoffmenge gebildet. Zu jener Zeit war ihre assimilatorische Tätig-

keit aber nur deshalb möglich, weil die Urmee- re große Mengen gelöster Eisen II-Verbindungen enthielten, die den bei der Photosynthese frei werdenden Sauerstoff über einen Zeitraum von mindestens 1,5 Mrd. Jahren sofort zur Oxidation zu unlöslichen Eisen III-Verbindungen aufbrauchten. So wurden die Cyanobakterien vor dem Absterben bewahrt, denn es blieb sowohl im als auch außerhalb des Wassers ein sauerstoff- freies Milieu erhalten.

Die Eisen III-Verbindungen, vor allem Hämatit (Fe_2O_3), sanken als Schlamm zu Boden und bildeten die gebänderten Eisensteine, die größten während der Erdgeschichte entstandenen Eisenerzlagerstätten.

Vor 2 Mrd. Jahren erfolgte eine rapide Abnahme der Bändereisen-Vorkommen, da die als Sauerstoffsenken dienenden Eisen II-Verbindungen zur Neige gingen. Gleichzeitig traten die ersten kontinentalen Rotsedimente auf, deren Färbung ebenfalls durch Hämatit bedingt ist.

Kontinentale Rotsedimente sind ein untrügliches Zeichen für eine sauerstoffhaltige Atmosphäre. Damit waren auch die Organismen vor einer neuen Situation gestellt und gezwungen, sich vor dem von ihnen selbst produzierten Sauerstoff zu schützen. Nicht anpassungsfähige Cyanobakterien starben. Die Überlebenden entwickelten sauerstoffresistente Organe. Wahrscheinlich hatten sie, den heutigen Vertretern entsprechend, Heterozysten gebildet, in denen die leicht oxidierbaren, Stickstoff fixierenden Enzyme unterge-

bracht wurden. Heterozysten sind dickwandige, größere Zellen, die in unregelmäßigen Abständen in normale Zellketten eingeschaltet sind.

Die ältesten Cyanobakterien mit Heterozytusbildung sollen in der 2 Mrd. Jahre alten Gunflint-Formation am Oberen See in Kanada festgestellt worden sein. Damit läge zum ersten Mal ein Beleg für photosynthetisierende Organismen in sauerstoffhaltigem Milieu vor, und es würden sich die geochemischen und paläontologischen Befunde in bestem Einklang befinden. Man muß dem jedoch noch skeptisch gegenüberstehen, da neuerdings von einigen Wissenschaftlern die angeblichen Heterozysten in den Gunflint-Cyanobakterien eher für Verunreinigungen in den Zellketten gehalten werden.

Mit der Gunflint-Formation endet das Zeitalter der Prokarioten, der Einzeller ohne Zellkern und damit auch die Epoche frühesten Lebens. Bereits während dieser Zeit wird das Zusammenwirken von Geo- und Biosphäre spürbar, das sich in der Bildung bedeutender Gesteinsformationen biogenen Ursprungs widerspiegelt. Es ist der Beginn der Nutzung der Stoffdynamik der Erde im Rahmen eines Gesamtökosystems.

Nachdem die Sauerstoffsenken gefüllt waren, nahm in der Folgezeit der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre beständig zu. Dadurch konnte sich ein immer wirksamerer Ozonschirm aufbauen, der die Strahlungsintensität der Sonne, besonders die UV-Strahlung, abfilterte. Erstmals in der Erdgeschichte waren damit Voraussetzungen gegeben, dass Organismen das Wasser verlassen und auf das Land vorstoßen konnten. Die Cyanobakterien drangen in den Gezeitenbereich ein, und Eisenbakterien und andere Mikroorganismen entwickelten sogar eine Bodenflora auf dem Lande. Das wichtigste Ereignis war jedoch die Entstehung der Eukarioten, der Einzeller mit Zellkern.

Der erste Schritt zur Bildung der eukariotischen Zelle ist vermutlich durch Endosymbiose erfolgt. Bei diesem Vorgang verleiht sich ein Organismus andere ein und funktioniert sie zu Organellen seiner eigenen Zelle um. So können ursprünglich selbständige Cyanobakterien zu Chlorophyllträgern einer komplexeren Zelle werden. Wie jedoch der Zellkern entstanden ist und welche Prozesse zur Kern- und Reduktionssteilung führten, ist noch unbekannt.

Für den Paläobotaniker ist es verständlicherweise schwierig, bei der allgemein kümmerlichen Erhaltung so alter Mikrofossilien zwischen Pro- und Eukarioten zu unterscheiden. Aber die eukariotische Zelle ist normalerweise größer als die prokariotische.

Weil seit etwa 1,4 Mrd. Jahren die Zellen beträchtlich an Größe zunahmen, vermutet man, dass seit diesem Zeitpunkt Eukarioten in wesentlichem Umfang an den Mikrofloren beteiligt waren. Wegen der vielen Übergänge, die eine klare Unterscheidung zwischen fossilen Pro- und Eukarioten unmöglich machen, faßt man alle diese Organismen unter der Sammelbezeichnung Acritarchen zusammen. Sie sind äußerst vielgestaltig (Abb. 1) und haben gerade in den letzten Jahren bei der stratigraphischen Einstufung älterer Erdschichten eine große Bedeutung erlangt.

Vor etwa 670 Mill. Jahren beginnt aus paläontologischer Sicht eine neue Aera. Aus dieser Zeit sind zum ersten Mal vielzellige Organismen überliefert, die berühmte Ediacara-Fauna aus Südaustralien. Sie besteht fast ausschließlich aus weichhäutigen, wirbellosen Meerestieren, vor allem aus solchen, die an Quallen, Seefedern und Seesterne erinnern, aber auch aus Gliederfüßern und Würmern (Abb. 2). Allen ist gemeinsam, dass sie den Sauerstoff aus dem Wasser über ihre Oberfläche aufnahmen. Wie Versuche ergeben haben, können vergleichbare rezentie Tiere noch gedeihen, wenn das Wasser unter einer Atmosphäre mit einem Sauerstoffgehalt von 7 % des heutigen Wertes (ca. 21 %), also 1,47 % steht. Deshalb nimmt man an, dass die kumulative Anreicherung des Sauerstoffs in Hydro- und Atmosphäre auf diesen Betrag der auslösende Faktor für die Evolution der Vielzeller gewesen ist.

In der Folgezeit ließ die zunehmende photosynthetische Leistung der Pflanzen den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre noch schneller ansteigen. Der Ozonschirm wurde dadurch immer dichter. Entsprechend ließ die Strahlenbelastung nach, so dass sich bald noch höher organisierte Lebensformen herausbilden konnten. Die Tiere umgaben sich mit festen Körperhüllen aus Calciumphosphat und -karbonat, aber auch aus organischen Substanzen, wie z.B. Chitin. Sie konnten daher keinen Sauerstoff mehr über ihre Oberflächen aufnehmen und mußten besser funktionierende Atmungs- und Kreislaufsysteme entwickeln. Wahrscheinlich erfolgte die Atmung seit dem Mittleren Kambrium vor 550 Mill. Jahren in den meisten Fällen über Kiemen. Das setzt einen atmosphärischen Sauerstoffgehalt von 10 % des heutigen Wertes voraus, 2,1 %.

Im Gegensatz zu tierischen Makrofossilien sind aus dieser Zeit verhältnismäßig wenige pflanzliche überliefert. Ein reiches Tierleben setzt jedoch einen mindestens ebenso großen Reichtum an pflanzlichem voraus, da Pflanzen auch schon damals die Hauptnahrungsquelle für

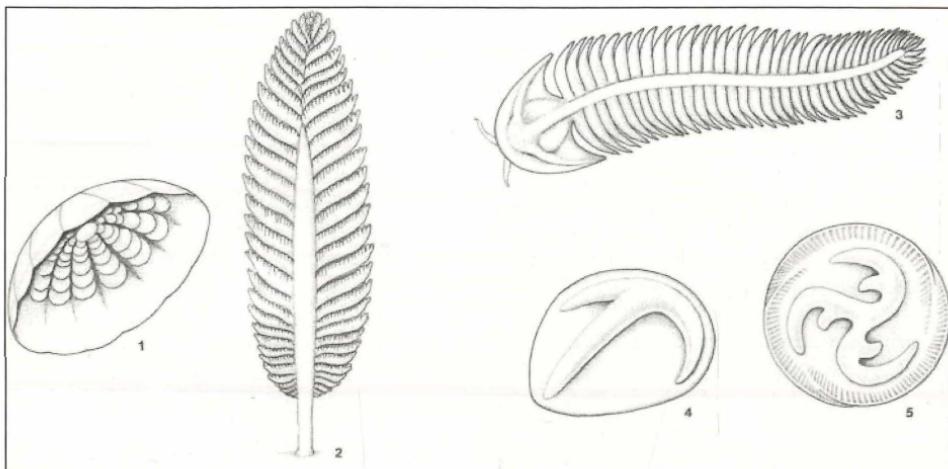


Abbildung 2. Tiere der präkambrischen, ca. 670 Millionen Jahre alten Ediacara-Fauna Australiens. Hohltiere, die Quallen (1) oder Seefedern (2) ähneln, *Spriggina* (3) hat die Gestalt eines weichhäutigen Gliederfußers, während *Parvancorina* (4) und *Tribrachidium* (5) keinem rezenten Tier vergleichbar sind. Aus CLOUD 1989.

Figure 2.

Animals of the Precambrian Ediacara-Fauna of Australia, ca. 670 m years old. Coelenterates resembling jelly-fish (1) or sea-feathers (2). *Spriggina* (3) has the shape of a soft-skinned arthropod while *Parvancorina* (4) and *Tribrachidium* (5) are not comparable with any present day animal. From CLOUD 1989.

die Tiere gewesen sein müssen. Kein Zweifel besteht darüber, dass hauptsächlich Algen als Futter dienten. Wegen ihrer schlechten Erhaltungsmöglichkeit ist es jedoch schwierig, einen Nachweis dafür zu erbringen. Immerhin sind aus dem höheren Kambrium schon einige recht hoch entwickelte Kalkalgen bekannt, die Zeugnis von einer weit fortgeschrittenen Differenzierung unter den verschiedenen Algenklassen ablegen. Leider fehlen bisher Belege von Armleuchteralgen (Charophyten). Sollten sie vorhanden gewesen sein, so könnte man nach Ansicht des Verfassers auch die Anfänge der Entstehung der höheren Pflanzen in das Kambrium zurückdatieren. Denn nur bei den Charophyten wird wie bei diesen während der Anaphase der Zellteilung (Mitose) ein Phragmoplast ausgebildet, ein tonnenförmiger Körper, der Teilungen in alle Richtungen erlaubt. Bei den anderen Algen können sich die Zellen nur in zwei Richtungen - entweder quer oder längs - teilen. Deshalb trifft die frühere Annahme, dass die höheren Pflanzen aus Grünalgen (Chlorophyten) hervorgegangen seien, nicht zu.

Bei allen bisher nachgewiesenen vielzelligen Pflanzen- und Tierresten aus dem Kambrium handelt es sich ausschließlich um submers, d.h. un-

tergetaucht im Wasser lebende Organismen. Offenbar waren die Bedingungen für eine Besiedelung des Landes noch nicht gegeben. Das hat aber wohl weniger an dem zu niedrigen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre als an der noch immer zu starken UV-Strahlung gelegen.

Erst aus viel jüngerer Zeit, dem 450 Mill. Jahre zurückliegenden höheren Ordovizium, gibt es sichere Anzeichen dafür, dass vielzellige Pflanzen entweder bereits auf dem Lande lebten, oder doch wenigstens den Versuch unternommen hatten, ein zeitweiliges Trockenfallen ihres Wuchsortes - etwa im Gezeitenbereich oder an temporär austrocknenden Binnenseen - zu überstehen.

Diese Pflanzen gehören zu der völlig ausgestorbenen Gruppe der Nematophyten. Ihre systematische Stellung ist umstritten, und sie stellen, wie der deutsche Name Algenpilze besagt, auch keine Einheit dar, sondern es verbergen sich darunter Mitglieder verschiedener Pflanzenklassen. Meist sind es lappige, dem Boden aufliegende und an Lebermoose erinnernde Gebilde. Im Unterschied zu diesen sind ihre Epidermiszellen jedoch von einer außerordentlich starken Schutzschicht, der wachsähnlichen Kutikula, überzogen.



Abbildung 3. *Cooksonia bohemica* SCHWEITZER aus dem oberen Silur (Pridoli-Schichten) Böhmens, ca. 420 Millionen Jahre alt. Das bisher am vollständigsten erhaltene Exemplar einer silurischen Pflanze ist mit Graptolithen (*Pristiograptus ultimus*) eingebettet worden, die eine genaue Alterseinstufung der Fundschicht erlauben. Nat. Größe. Aus SCHWEITZER 1980 b.

Figure 3.
Cooksonia bohemica SCHWEITZER from the Upper Silurian Pridoli Formation of Bohemia, ca 420 m years old. This is the most complete specimen to date of a Silurian plant. It is preserved together with graptolites (*Pristiograptus ultimus*). This occurrence allows a precise stratigraphic correlation. Nat. size. From SCHWEITZER 1980 b.

War während der langen Zeitspanne zwischen der Entstehung der Erde vor 4,6 und dem Mittleren Kambrium vor 0,55 Mrd. Jahren der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre lediglich von 0 auf etwa 10 % des heutigen Wertes angestiegen, so soll er nun so rasch zugenommen haben, dass im Oberen Silur, vor 420 Mill. Jahren, als die ersten höheren Pflanzen erschienen, bereits 95 % vorhanden waren (19,95 %). Demzufolge musste sich auch eine Ozonschicht ausgebildet haben, die fast der heutigen glich. Erst damit waren alle Voraussetzungen für die Entfaltung höheren Lebens erfüllt. Sie nahm innerhalb des Pflanzenreiches im darauf folgenden, 410 - 360 Mill. Jahre zurückliegenden Devon durch die inein-

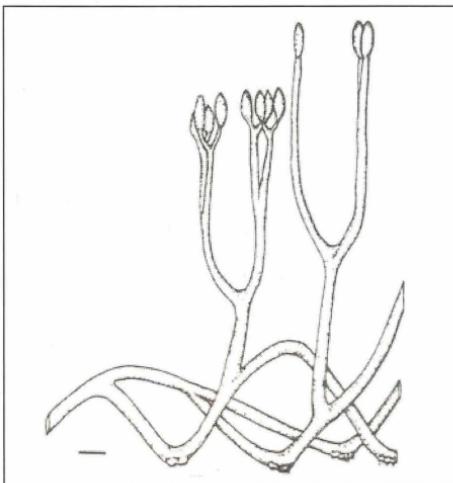


Abbildung 4. *Aglaophyton major* (KIDSTON et LANG) EDWARDS aus dem unterdevonischen Kieseltof von Rhynie (Schottland). Typische Wuchsform einer primitiven Psilophyte mit Rhizoiden, gabelig verzweigten, nackten Sprossen und endständigen Sporangien. X 0,5. Aus EDWARDS 1986.

Figure 4.
Aglaophyton major (KIDSTON et LANG) EDWARDS from the Early Devonian Rhynie-chert of Scotland. This shows a typical shape of a primitive psilophyte with rhizoids, dichotomising, naked axes and terminal sporangia. X 0,5. From EDWARDS 1986.

andergreifenden und sich dadurch multiplizierenden evolutionären Prozesse einen geradezu dramatischen Verlauf. In entscheidendem Maße hat zu der sich bildenden Artenvielfalt (Diversifikation) die heterobathme Entwicklung der Organe (Mosaikentwicklung) beigetragen. Jedes einzelne Organ eines Organismus kann eigenständig evolvierten, sofern keine unmittelbare physiologische Abhängigkeit besteht.

Die ältesten höheren Pflanzen sind die Psilophyten oder Nacktfarne. Ihre primitivsten, meist kleinwüchsigen Vertreter zeichneten sich übereinstimmend durch nackte, rein gabelig verzweigte Sprosse mit endständigen Sporenkapseln (Sporangien) aus (Abb. 3 u. 4). Wurzeln waren noch nicht vorhanden, die Wasser- und Nährsalzaufnahme erfolgte durch lang ausgestülpte Epidermiszellen (Rhizoide). Auch der anatomische Bau war sehr einfach. Im Zentrum durchzog ein wenig gegliedertes, noch an das Leitsy-

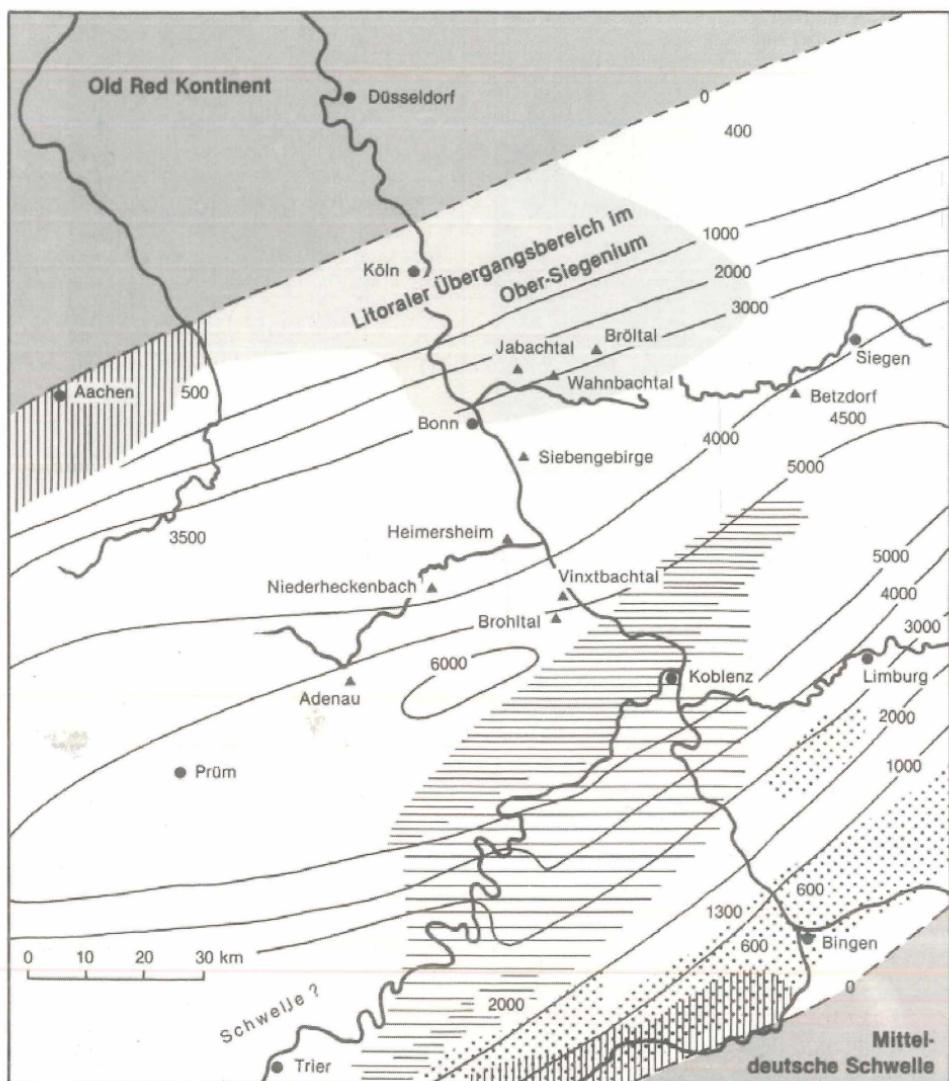


Abbildung 5. Palaeogeographie des Rheinischen Unterdevons zur Siegen Zeit (Mittleres Unterdevon). Längsschraffiert = Rotsedimente, querschraffiert = Hunsrückslate, (dichter schraffiert = anstehend, weiter schraffiert = nicht anstehend), punktiert = Taunusquarzit. Aus SCHWEITZER 1983 in Anlehnung an MEYER & STETS 1980.

Figure 5. Palaeogeography of the Early Devonian (Siegenian) of the Rhineland. Vertically hatched: Red sediments, horizontally hatched: Hunsrück slates (densely hatched = uncovered, widely hatched = covered), dotted = Taunus quartzites. From SCHWEITZER 1983 after MEYER & STETS 1980.

stem der Moose (Hydroïden) erinnerndes Ge- webe die Sproßachsen, auf das nach außen Rinde und Epidermis folgten.

Es ist kaum vorstellbar, dass in der geologisch kurzen Zeitspanne von etwa 10 - 20 Millionen

Jahren aus derart primitiven Pflanzen die hochentwickelten Nacktfarne (Psilophyten) hervorgegangen sind, die das Florenbild des Unterdevons beherrschten.

In erster Linie ist dieser evolutionäre Fort-

schritt auf die Ausdifferenzierung der Gewebe und die damit verbundene Leistungssteigerung der Leitsysteme zurückzuführen. Die Rhizoide wurden durch Wurzeln ersetzt, aus Hydroiden entstanden langgestreckte, versteifte, tote Holzzellen (Tracheiden), die außer der Stabilisierung der Sproßachsen vor allem der Leitung des Wassers mit den darin gelösten Nährsalzen von den Wurzeln zu den Sproßspitzen dienten, während in umgekehrter Richtung die Leitung der Assimilationsprodukte zu den basalen Speicherorganen von dem auf das Holz nach außen folgenden und aus lebenden Zellen (Parenchym) bestehenden Siebteil (Phloem) übernommen wurde. Auch in der Rinde erfolgte eine Arbeitsaufteilung der Zellen. Sie bildeten zum Beispiel Gewebe mit mehr stabilisierender Wirkung oder solche, die der Durchlüftung dienten. Schon zuvor hatten sich in der Epidermis aus ungeregten, pustelförmigen Zellansammlungen die den Gasaustausch regelnden Spaltöffnungen mit Schließ- und Nebenzellen herausdifferenziert.

Ein anschauliches Beispiel für die rasche Evolution der Psilophyten bietet die Unterdevonflora des Rheinischen Schiefergebirges, die zu den artenreichsten und vielgestaltigsten der Welt gehört.

Im Unterdevon, vor etwa 400 Mill. Jahren, war das Rheinland ein Meeresraum, der sich zwischen dem Old Red Kontinent im Norden und der Mitteldeutschen Schwelle im Süden erstreckte (Abb. 5). Dieser Kontinent dehnte sich vom nördlichen Rheinland über Großbritannien, Nordamerika, Grönland, Spitzbergen, Skandinavien und Westrußland bis zum Ural aus. Seinen Namen verdankt er den vielfach roten Sedimenten, die auf Hämatitbildung unter Wüstenklima zurückzuführen sind. Im Unterdevon hat das Rheinland in Äquatorbreiten gelegen.

Der Südrand des Old Red Kontinents wird heute etwa durch eine Linie Aachen - Leverkusen markiert. Die Mitteldeutsche Schwelle folgt etwa dem Naheverlauf (Kreuznach - Bingen).

Dieses so umgrenzte Gebiet war ein örtlich kräftig absinkender Trog, der in seinem Zentrum, dem unteren Moseltal, während des Unterdevons eine Schichtenfolge an Sedimenten von ca. 10 km Mächtigkeit aufnahm. Ursache hierfür war aber zu keiner Zeit ein besonders tiefes Meer, sondern eine mit der Absenkung über einen Zeitraum von etwa 25 Mill. Jahren Schritt haltende Sedimentzufuhr. Sie sorgte dafür, dass fast stets Flachmeerbedingungen herrschten. So konnten schon kleine Schwankungen des Meeresspiegels, geringfügige tektonische Hebungen oder zeitweilige Überangebote an Sedimenten zur Bil-

dung von Inseln und Wattbereichen führen.

Auf dem landfest gewordenen Küstenstreifen wiederum bedingten die reichlich vorhandenen wasserstauenden Tone hohe Grundwasserstände. Vom Meer zum Land bestand also eine Vielfalt kontinuierlicher Übergänge, die Pflanzen mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen Lebensmöglichkeiten boten. Das gilt insbesondere für den sich vor dem Old Red Kontinent erstreckenden Litoralbereich, den man sich als Mündungsgebiet großer Ströme auf dem dem Kontinent vorgelagerten Schelf vorstellen muß. Im Süden, im Gebiet des Hunsrück, waren die Lebensbedingungen für Pflanzen wegen der größeren Wassertiefe erheblich schlechter. Dies gilt insbesondere für das Mittlere Unterdevon, die Siegen-Zeit, deren paläogeographische Karte auf Abb. 5 veranschaulicht ist.

Die während der Siegen-Zeit herrschenden Verhältnisse setzten sich im großen und ganzen auch in der folgenden Unterems-Zeit weiter fort. Lediglich die nördliche Litoralzone dehnte sich weiter aus. Von besonderem paläontologischen Interesse ist das kurzfristige inselartige Auftauchen von Teilen des Ablagerungsraumes im unteren Moselgebiet. Diese "Hunsrückinsel" erhob sich nur wenige Meter über den Meeresspiegel und wurde daher häufig überflutet. Die Wechselfolge mariner und terrestrischer Sedimente enthält eine solche Fülle tierischer und pflanzlicher Fossilien, dass sie große Berühmtheit erlangte. U.a. wurden in ihr die ältesten Landsprünne entdeckt. Durch unverständliche Kultivierung der Steinbrüche sind diese Fundstellen leider vernichtet worden.

Als Lebensraum der rheinischen Unterdevonflora kam also hauptsächlich der in Abb. 5 dargestellte litorale Bereich in Betracht, d.h. in erster Linie das Watt und das vom Meer stark beeinflußte, flache Vorfeld des Old Red Kontinents. Auch auf den zeitweilig auftauchenden Inseln hatten die Pflanzen gute Lebensmöglichkeiten. Ruhige Wachstumsbedingungen in geschützten Buchten und Lagunen, in Küstensümpfen sowie an den Ufern und den feuchten Niederungen eimündender Flüsse haben nicht nur für eine erstaunliche Artenvielfalt, sondern auch für einen großen Individuenreichtum gesorgt. Stellenweise ist dieser so hoch gewesen, dass sogar schon dünne Kohlenflöze gebildet wurden, die ältesten in Deutschland.

In den Verlandungszonen an den heutigen Küsten lösen sich vom Meer zum Land verschiedene Pflanzengesellschaften ab. Eine analoge Abfolge (Sukzession) in der Zusammensetzung der Flora war auch schon im Unterdevon vorhanden. Während aber die rezenten Salzpflanzen

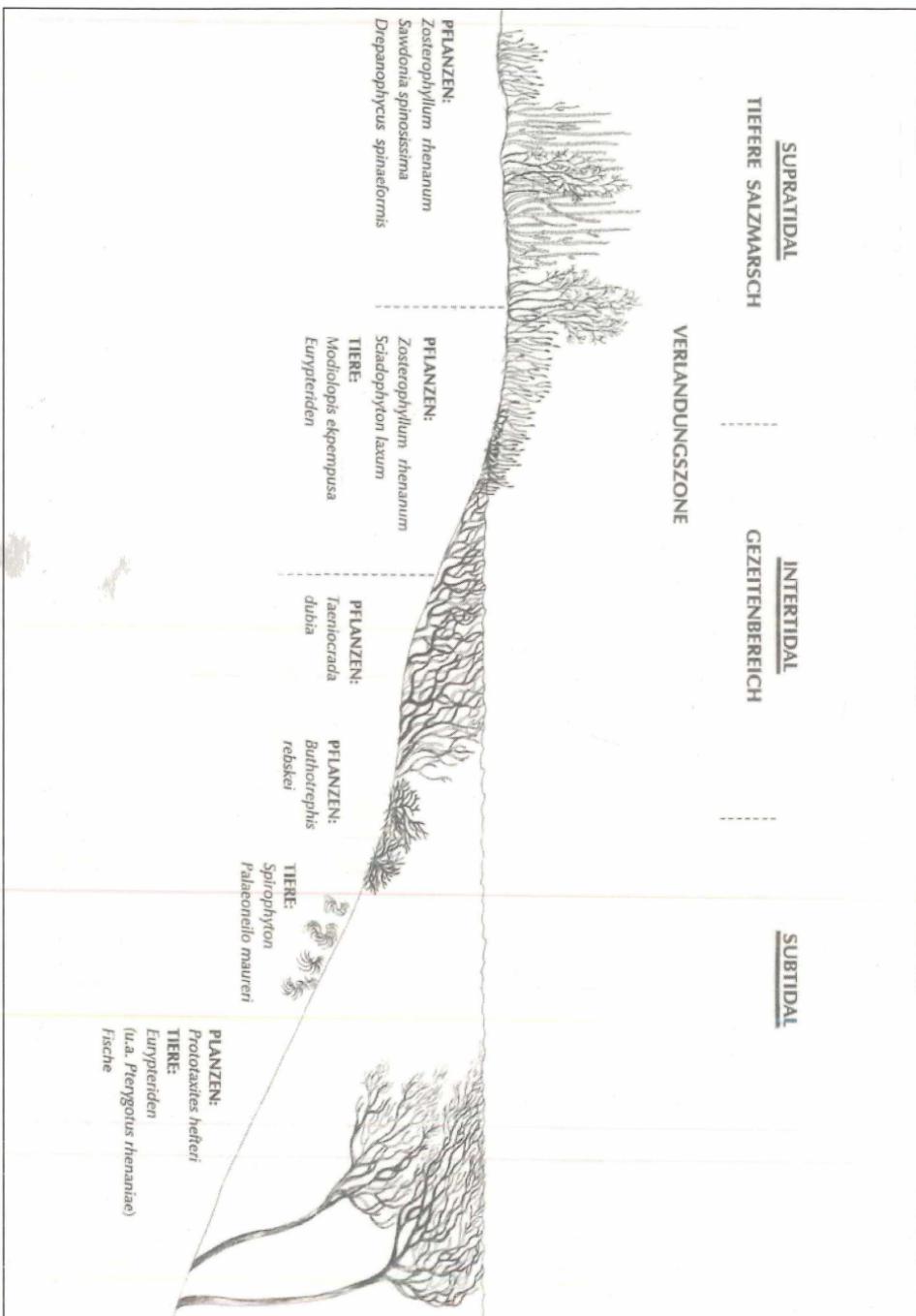


Abbildung 6. Sukzession der Pflanzengesellschaften im Rheinischen Unterdevon. (Profil stark überhöht). Aus SCHWEITZER 1983.

Figure 6. Succession of the plant communities during the Rhenish Early Devonian (profile strongly exaggerated). From SCHWEITZER 1983.

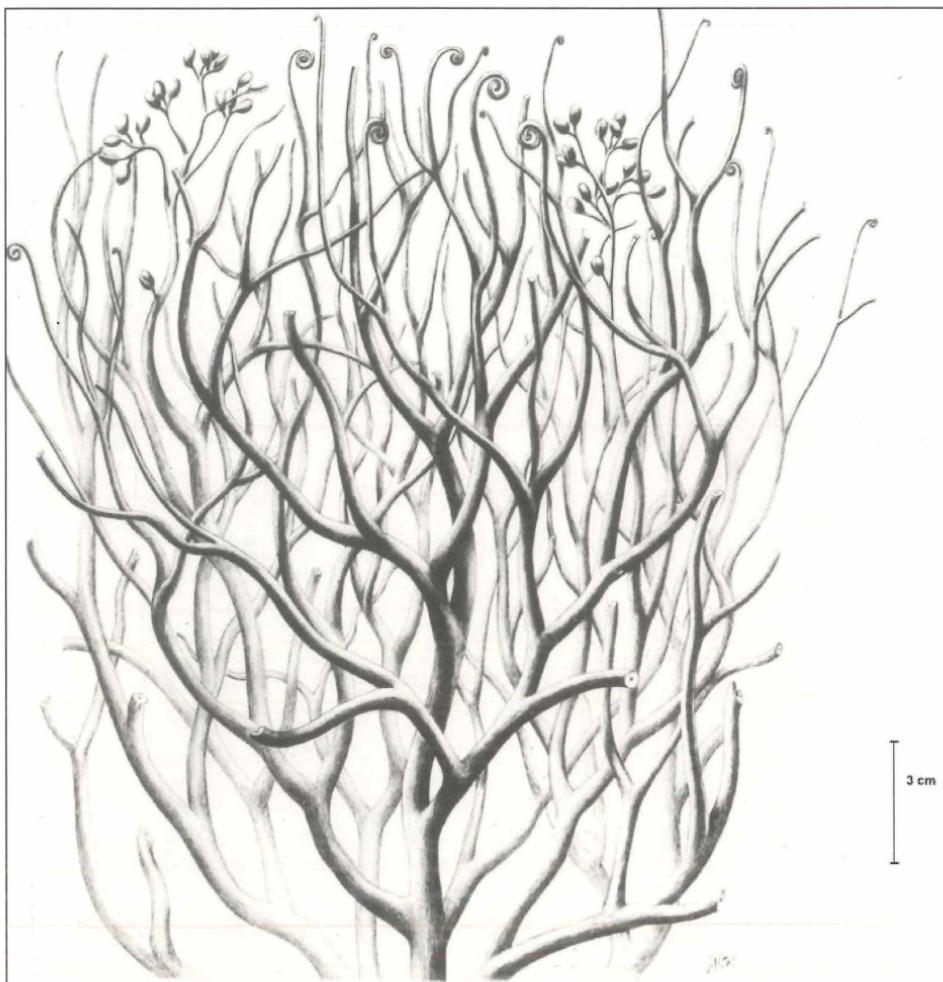


Abbildung 7. *Taenioocrada decheniana* (GÖPPERT) KRÄUSEL et WEYLAND. Häufigste Art des Rheinischen Unterdevons. Rekonstruktion nach SCHWEITZER 1980 a.

Figure 7. *Taenioocrada decheniana* (GÖPPERT) KRÄUSEL et WEYLAND. Most common Early Devonian species of the Rhineland. Reconstruction after SCHWEITZER 1980 a.

erst sekundär vom Land aus in diese Biotope eindrangen, erfolgte die Besiedelung durch die Psilophyten allem Anschein nach vorwiegend in umgekehrter Richtung. Die in Abb. 6 dargestellte Sukzession kann als typisch für das gesamte rheinische Unterdevon angesehen werden.

Im tieferen subtidalen Bereich bis zu einer Wassertiefe von 30-50 Metern lebten große, baumförmige Algen der Gattung *Prototaxites*. Ihre Stämme erreichten eine Dicke von bis zu einem halben Meter, obwohl sie kein echtes Ge-

webe besaßen, sondern wie die Pilze nur aus einem Geflecht fädiger Hyphen bestanden. Die Krone war reich verzweigt, ihre Äste endeten in Phylloiden, die an *Ginkgo*-Blätter erinnern oder in peitschenförmigen Cauloiden. Die Prototaxiten gehören einer völlig ausgestorbenen Algengruppe an. Von einigen Autoren werden sie zu den schon auf S. 180 genannten Nematophytengerechnet, während andere sie als landbewohnende Riesenpilze betrachten (Church 1916, Huber 2001). Jedoch scheidet eine solche Hypo-

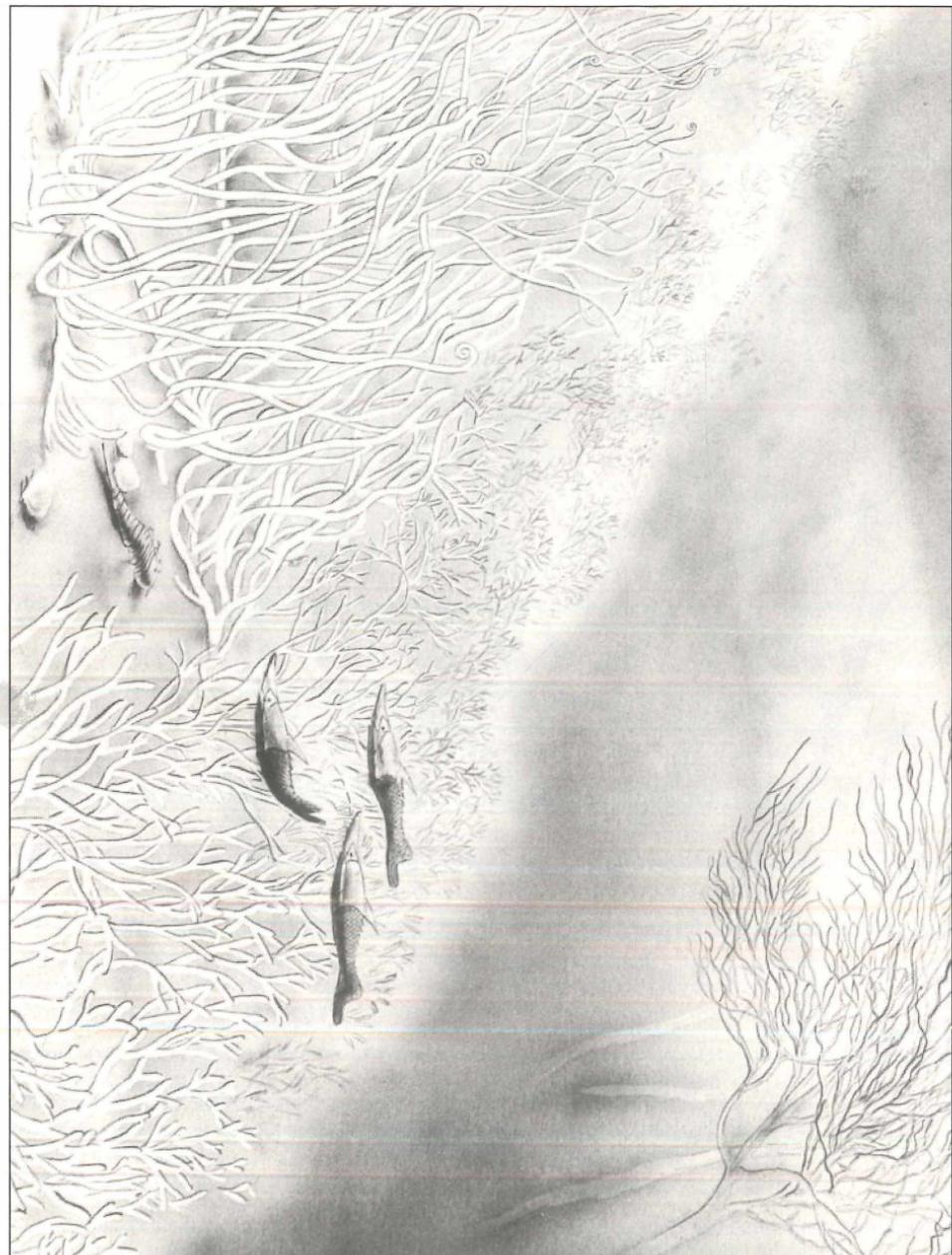


Abbildung 8. Unterdevonische Pflanzen und Tiere im subtidalen und tidalen Bereich eines (in der Zeichnung stark überhöhten) Profils im Steinbruch Köppen bei Waxweiler (Eifel). Rechts *Prototaxites hefteri* (SCHAARSCHMIDT) SCHWEITZER, zum Strand hin folgend *Buthotrepheis rebskei* SCHWEITZER und *Taeniocrada dubia* KRÄUSEL et WEYLAND. Aus SCHWEITZER 1990.

Figure 8. Early Devonian plants and animals of the subtidal and tidal zones in a (strongly exaggerated) profile of the Köppen-quarry near Waxweiler (Eifel). Right: *Prototaxites hefteri* (SCHAARSCHMIDT) SCHWEITZER, in direction to the beach following: *Buthotrepheis rebskei* SCHWEITZER and *Taeniocrada dubia* KRÄUSEL et WEYLAND. From SCHWEITZER 1990.

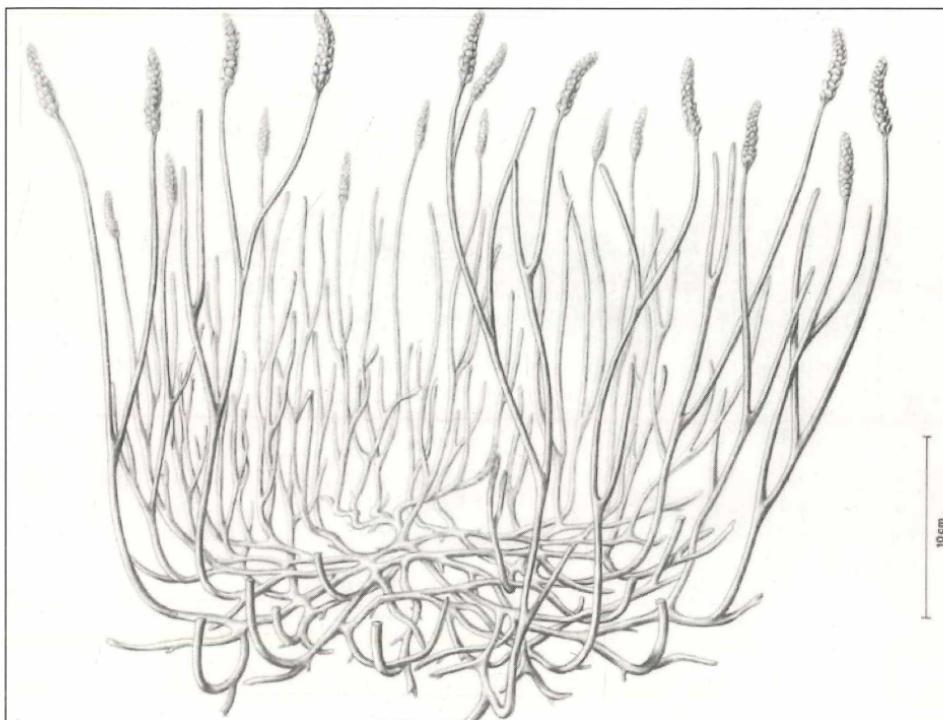


Abbildung 9. *Zosterophyllum rhenanum* KRÄUSEL et WEYLAND. Unterdevon. Rekonstruktion nach SCHWEITZER 1979.

Figure 9. *Zosterophyllum rhenanum* KRÄUSEL et WEYLAND. Early Devonian. Reconstruction after SCHWEITZER 1979.

these schon wegen der algenähnlichen Wuchsform aus. Außerdem entwickelten die Prototaxiten kein unterirdisches Myzel, sondern hatten basale Organe, die wie die vielen lebender Algen mit Haftscheiben am Boden verankert waren (SCHWEITZER 2000). Bezuglich der Lebensweise und des Habitus stellen die Lessonien ein rezentes Analogon dar, baumförmige Braunalgen, die im Südatlantik entlang der argentinischen Küste und um die Falklandinseln untermeerische Wälder bilden.

In Richtung zum Strand folgten kleinere Algen, die ihrerseits wieder in der tieferen Gezeitengrenze von den zu den Psilophyten gehörenden Taeniocraden abgelöst wurden, den häufigsten Pflanzen des rheinischen Unterdevons (Abb. 7). Verglichen mit der Nordseeküste würden die Taeniocraden den Bereich besiedelt haben, in welchem sich heutzutage die Seegraswiesen (*Zostera*) erstrecken (vgl. hierzu Abb. 8).

Oberhalb dieses Bereichs beginnt die eigent-

liche Verlandungszone. Wo heute Queller (*Salicornia*), Salz- (*Spartina*) und Andelgras (*Puccinellia maritima*) wachsen, bildeten die binassenähnlichen *Zosterophyllum*-Arten (Abb. 9) ausgedehnte Bestände. Stärker vom Süßwasser beeinflußte Gebiete in der Nähe von Flußmündungen wurden dagegen von *Stockmansella* (Abb. 10) bevorzugt.

Die Salzmarschen, denen heute vor allem Salzaster (*Aster maritima*), Strandflieder (*Limonium vulgare*), Milchkraut (*Glaux maritima*), Strandbeifuß (*Artemisia maritima*) und Strandweierich (*Plantago maritima*) einen farbenprächtigen Aspekt verleihen, wurden im Unterdevon von den Gattungen besiedelt, die man als Landpflanzen zu bezeichnen pflegt. Wegen ihrer noch unvollkommenen Leitsysteme waren sie aber in viel größerem Maße als die heutigen Strandpflanzen auf unmittelbare Wasserzufuhr angewiesen, wie sie nur an sehr nassen Wuchsarten gegeben ist.

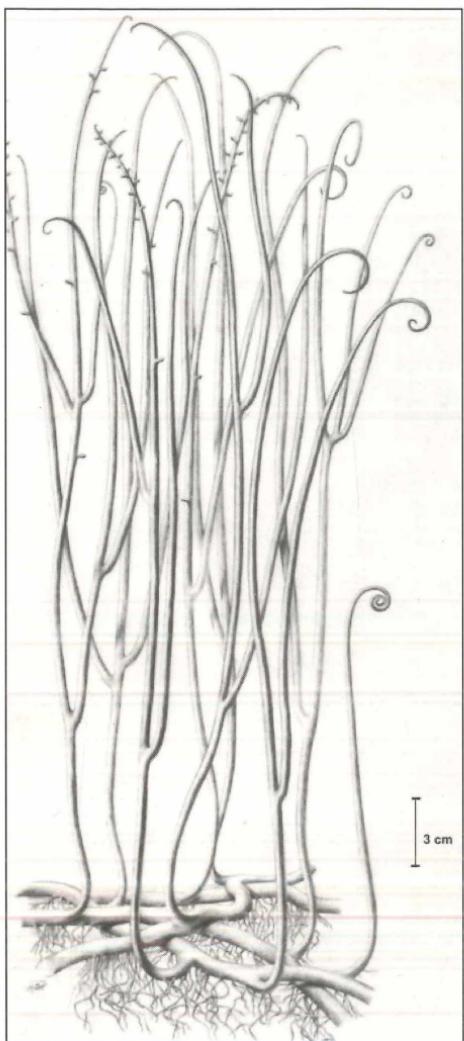


Abbildung 10. *Stockmansella langii* (STOCKMANS) FAIRON-DEMARET. Unterdevon. Zur Darstellung aller Verzweigungstypen sind mehrere Pflanzen zu Grunde gelegt worden. Eine Einzelpflanze ist nicht so reich verzweigt. Aus SCHWEITZER 1980 a.

Figure 10. *Stockmansella langii* (STOCKMANS) FAIRON-DEMARET. Early Devonian. In order to demonstrate all modes of branching several plants have been considered. An individual plant is not so prolifically branched. From SCHWEITZER 1980 a.

In Abb. 11 wird der Versuch unternommen, ein Lebensbild der Unterdevonflora des Wahnbachtales bei Siegburg zu entwerfen.

Im Vordergrund erkennt man *Zosterophyllum* und kleine, sternförmige *Sciadophyten*. Diese sind keine Psilophyten im eigentlichen Sinn, sondern stellen deren langgesuchte Geschlechtsgeneration dar und sind dem winzigen Vorkeim (*Prothallium*) der lebenden gleichsporigen Farnpflanzen vergleichbar. Auch der Generationswechsel erfolgte, wie der Verfasser nachweisen konnte, in analoger Weise in zwei getrennten Generationen, dem *Prothallium*, auf dem die Befruchtung stattfindet, und dem größeren Sporophyten, auf dem ungeschlechtlich die Sporen erzeugt werden. Die *Sciadophyten* sind allerdings wesentlich größer und reicher verzweigt (Abb. 12) als die stark reduzierten *Prothallien* der rezenten Farnpflanzen. Daraus kann man schließen, dass bei den primitivsten Psilophyten oder deren unmittelbaren Vorläufern beide Generationen von annähernd gleicher Gestalt und Größe gewesen sein müssen, wie es heute noch bei einigen Algen der Fall ist.

Hinter *Zosterophyllum* sind *Stockmansella*, *Sawdonia ornata* (Abb. 13 u. 15, links) und *Drepanophycus spinaeformis* (Abb. 14 u. 15, rechts) dargestellt.

Wie viele höher entwickelte Psilophyten haben auch manche *Sawdonia*-Arten keine nackten Sprosse mehr, sondern als Verdunstungsschutz stachelartige Organe entwickelt. Diese stehen jedoch nicht mit dem Sproßleitbündel in Verbindung. Es sind lediglich Auswüchse von Epidermiszellen (Abb. 15, links). Dagegen handelt es sich bei den dornenförmigen lateralen Organen von *Drepanophycus* bereits um echte Blätter, da sie von einem Leitbündel durchzogen werden (Abb. 15, rechts). Wegen der bärappartigen Wuchsform von *Drepanophycus* sind die meisten Autoren der Ansicht, dass sich die Blätter der Bärappgewächse aus epidermalen Bildungen (Emergenzen) entwickelt haben. Das trifft zwar für *Drepanophycus* zu, kann aber nach Meinung des Verfassers nicht generell auf die Bärappgewächse übertragen werden.

Neue Funde aus dem Wahnbachtal haben ergeben, dass entgegen der früheren Annahme die Sporangien bei *Drepanophycus* nicht wie bei den Bärappen auf Blättern entspringen, sondern wie bei *Sawdonia* unmittelbar an den Sproßachsen angeheftet sind. *Drepanophycus* kann deshalb eher als höchstentwickelte Psilophyte aus dem Stamm der *Zosterophyllum*, denn als veritable Bärappgewächs betrachtet werden.



Abbildung 11. Lebensbild einer unterdevonischen Verlandungsflora am Beispiel der Wahnbachtal-Flora bei Siegburg. Erklärungen im Text (S. 188). Aus SCHWEITZER 1990.

Figure 11. View of the Early Devonian marsh flora in the Wahnbach-vally near Siegburg (Rhineland). Explanations in the text (p.188). From SCHWEITZER 1990.

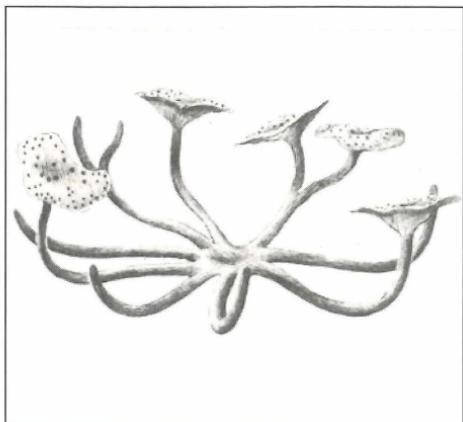


Abbildung 12. *Sciadophyton* STEINMANN, die Geschlechtsgeneration einiger Psilophyten des rheinischen Unterdevons. Ca. nat. Größe. Aus SCHWEITZER 1983.
Figure 12. *Sciadophyton* STEINMANN, the gametophyte of several Early Devonian Rhinish psilophytes. Ca. nat. size. Reconstruction after SCHWEITZER 1983.

Viel wahrscheinlicher sind die Blätter der Bärlappe durch Reduktion von Zweigssystemen entstanden. So sind bei dem bisher ältesten zweifelsfreien Bärlappgewächs *Estinniphyton* aus Betzdorf und dem Wahnbachtal (Abb. 16, links) die aus rundlichen Achsen gebildeten lateralen Organe noch dreidimensional verzweigt, tief gespalten und mit mindestens zwei deutlich gestielten Sporangien ausgestattet. Bei der erstmals im höchsten Unterdevon der Eifel auftretenden *Leclercqia complexa* (Abb. 16, rechts) ist dagegen durch weitere Reduktion und Verwachsung ein in einer Ebene ausgebreitetes, fast flächiges Organ entstanden, dessen Oberseite nur noch ein ungestieltes Sporangium trägt. Bei den oberdevonischen Bärlappgewächsen haben sich die beiden phylogenetischen Elementarprozesse Reduktion und Verwachsung bereits so stark ausgewirkt, dass die lateralen Organe zu Blättern geworden sind, an denen die ursprünglichen Astenden nur noch als Zähnchen in Erscheinung treten.

Auch zur Abgrenzung von Psilophyten gegenüber Farngewächsen gibt es Meinungsverschiedenheiten. So rechnen manche Autoren die Gattung *Psilophyton* (Abb. 17, links) noch zu den erst genannten, während andere sie bereits als echte Farne betrachten.

Bei *Psilophyton* sind die Sporangien nicht

sproßbürtig, sondern bilden wie die Altfarne endständige, mehrfach verzweigte Stände (Abb. 17, rechts). Die primitiveren Arten haben aber noch einen durchaus psilophytenhaften Habitus und sind in steriles Zustand nicht von *Sawdonia* zu unterscheiden.

Dagegen handelt es sich bei der erst kürzlich in der Eifel entdeckten *Tursuidea* (Abb. 18) ein-

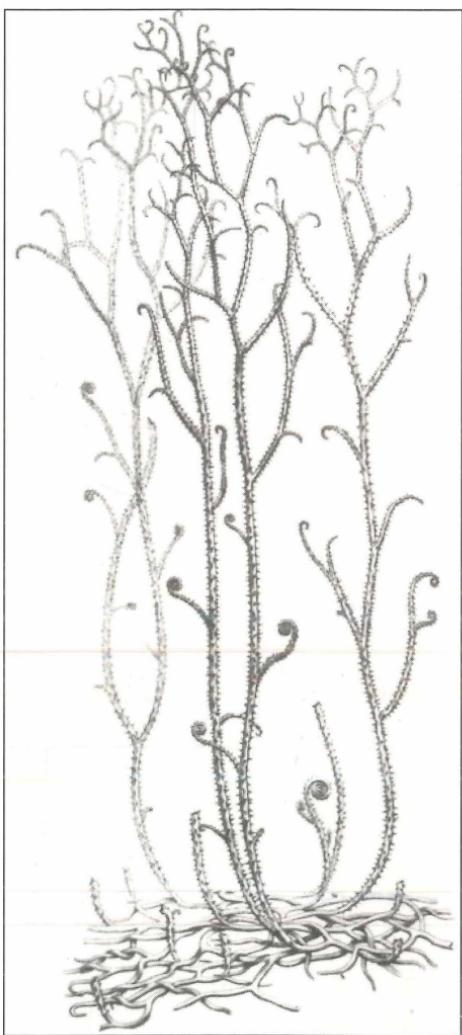


Abbildung 13. *Sawdonia ornata* (DAWSON) HUEBER. Unterdevon. Ca. 1/6 nat. Größe. Rekonstruktion nach SCHWEITZER 1990.
Figure 13. *Sawdonia ornata* (DAWSON) HUEBER. Early Devonian. Ca 1/6 nat. size. Reconstruction after SCHWEITZER 1990.

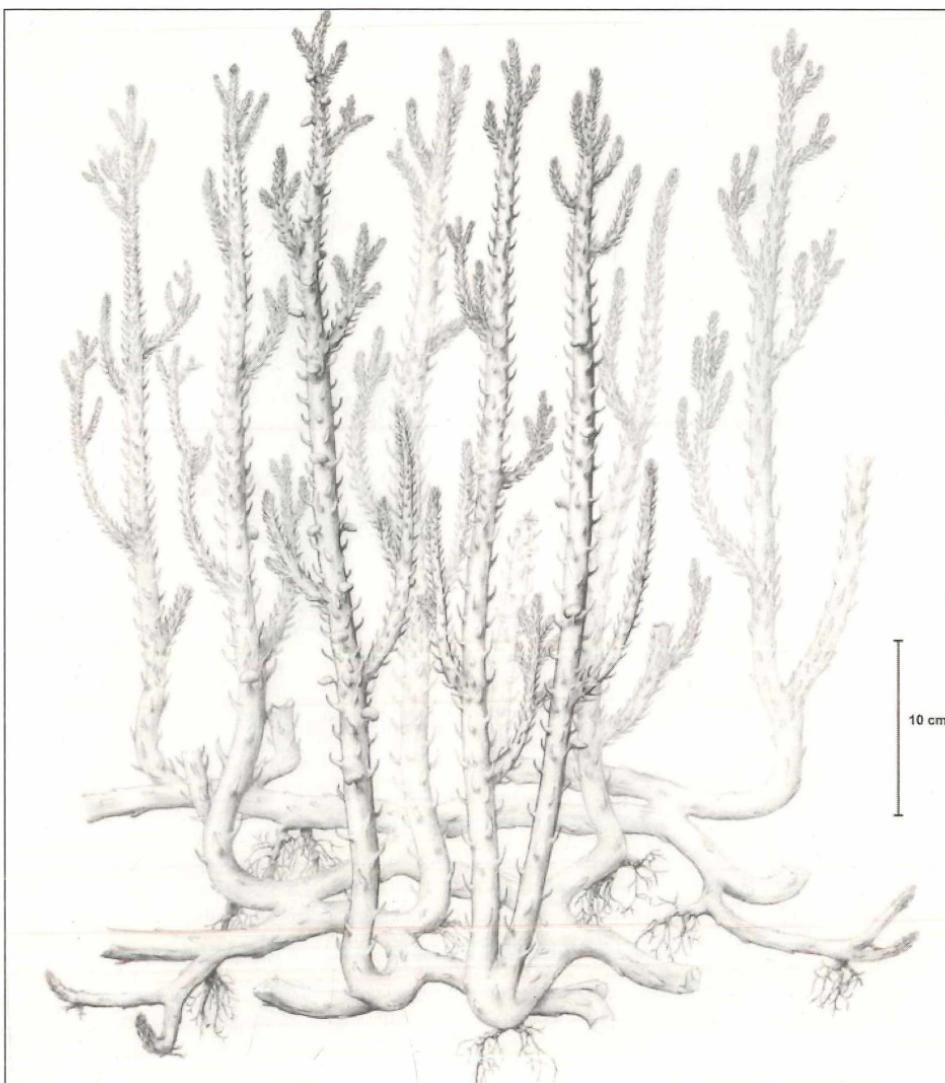


Abbildung 14. *Drepanophycus spinaeformis* GÖPPERT. Unterdevon. Rekonstruktion nach SCHWEITZER 1980 c.
Figure 14. *Drepanophycus spinaeformis* GÖPPERT. Early Devonian. Reconstruction after SCHWEITZER 1980 c.

deutig um einen Farn. Sie weist den typischen trifurkaten Verzweigungsmodus der Altfarne auf, aus dem sich später die zweidimensionalen Farnwedel entwickelt haben (s. Abb. 32). An der Hauptachse entspringt ein Seitentrieb, der sich sofort nach seinem Austritt gabelt, so dass nunmehr drei Achsen vorhanden sind, eine Hauptachse und zwei Seitenachsen. Auch diese verzweigen sich wiederum trifurkat etc.

Schon die wenigen, aus einer Fülle von Arten und Gattungen herausgegriffenen Beispiele lassen die große Mannigfaltigkeit der Unterdevonpflanzen und die rasche Evolution der Psilophyten erahnen.

Dennoch starben die Psilophyten schon während des ca. 390-376 Millionen Jahre zurückliegenden Mitteldevons wieder aus. Sie wurden durch echte Bärlapp- und Farngewächse ver-

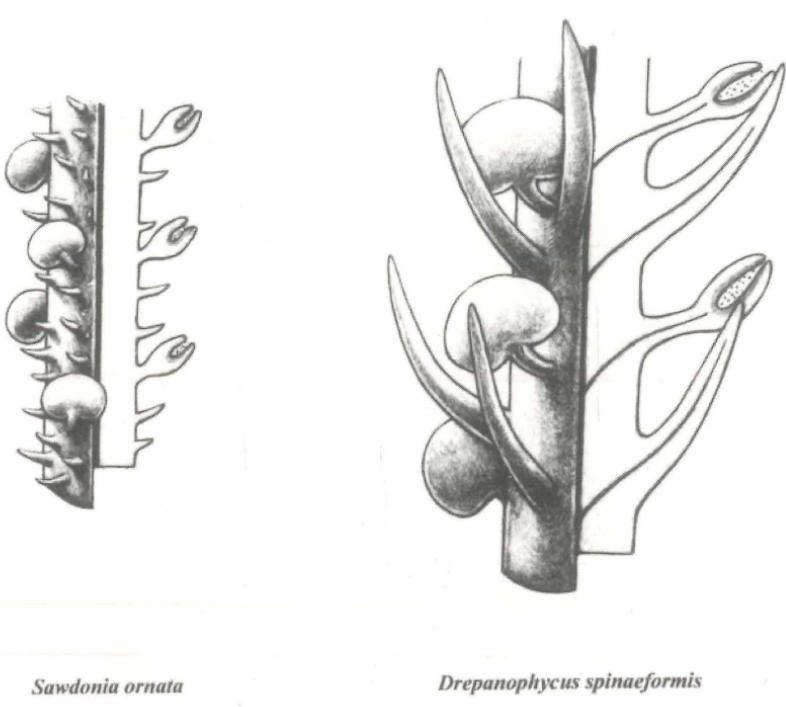
*Sawdonia ornata**Drepanophycus spinaeformis*

Abbildung 15. Links: *Sawdonia ornata*. Die stacheligen Emergenzen sind aus Epidermiszellen hervorgegangen und stehen nicht mit dem Sproßleitbündel in Verbindung. Rechts: *Drepanophycus spinaeformis*. Hier sind bereits echte, von einem Leitbündel durchzogene Blätter vorhanden. Bei beiden Arten entspringen die Sporangien an den Sprossen. Original.

Figure 15. Left: *Sawdonia ornata*. Right: *Drepanophycus spinaeformis*. In both species the sporangia are positioned directly on the stem. In contrast to *Sawdonia* where the spinous enations originate from epidermal cells and are not connected to the stele of the stem, *Drepanophycus* already had true leaves traversed by a stele which arise from the stele of the stem. Original.

drängt, vor allem aber von solchen Pflanzen, die zwar in Bezug auf ihre Vermehrungsorgane den Farnen glichen, im anatomischen Bau ihrer Sproßachsen jedoch mehr mit den Nacktsamern übereinstimmten und deshalb als Progymnospermen bezeichnet werden. Von Schachtelhalmgewächsen fehlen dagegen auch aus dem Mitteldevon noch immer sichere Belege.

Der Wechsel von der unter- zu der mitteldevonischen Flora setzte bereits in der obersten Ems-Zeit ein. Die pflanzliche Entwicklung eilt der tierischen, die als eigentlicher Maßstab für die Einstufung der Erdformationen dient, immer etwas voraus. Der Wechsel vollzog sich so rasch,

dass die Pflanzenwelt schon am Beginn des Mitteldevons (Eifel-Zeit) einen völlig anderen Aspekt aufwies. Zum ersten Mal in der Erdgeschichte entwickelten sowohl Bärlapp- als auch Farngewächse und Progymnospermen baumförmigen Wuchs. Das setzt nicht nur einen gefestigten Boden voraus, sondern beweist auch, dass die Leitbündel inzwischen so vervollkommen waren, dass sie eine ausreichende Wasserversorgung bis in die letzten Verzweigungen hinein gewährleisteten.

Auch im Hinblick auf die Mitteldevonflora bietet das Rheinland eines der anschaulichsten Beispiele auf der Welt.

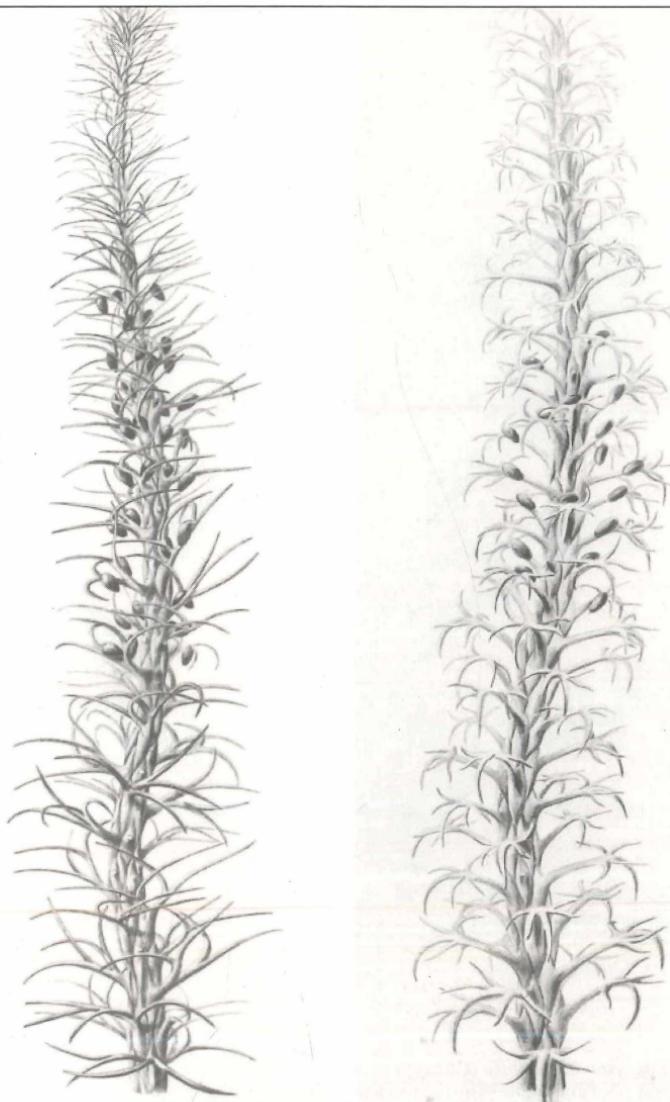


Abbildung 16. Alte Bärlappgewächse mit geteilten, durch Reduktion von Zweigsystemen entstandenen Blättern. Bei *Estinnophyton wahnbachense* (KRÄUSEL et WEYLAND) FAIRON-DEMARET aus dem Unterdevon (links) sind die Blätter sehr tief geteilt und bei den Sporangien tragenden zwei oder vier gestielte Sporangien vorhanden. Bei *Leclercqia complexa* BANKS et al. (rechts) aus dem höchsten Unterdevon und dem Mitteldevon ist bereits der Beginn einer partiellen Verwachsung der Blattzipfel zu erkennen und nur noch ein auf ihrer Oberseite entspringendes, ungestieltes Sporangium vorhanden. Nat. Größe. Aus SCHWEITZER 1990.

Figure 16. Ancient lycopods with repeatedly divided leaves developed from a reduction in the branching systems. In the Early Devonian *Estinnophyton wahnbachense* (KRÄUSEL et WEYLAND) FAIRON-DEMARET (left) the leaves are deeply incised and the sporophylls bear two or four stalked sporangia, while in *Leclercqia complexa* BANKS et al. (right) - Uppermost Early Devonian and Middle Devonian - a partly fusion of the tips has occurred and the number of sporangia is reduced to one. The single unstalked sporangium is sited on the surface of the very thin sporophyll as in the present day lycopods. Nat. size. From SCHWEITZER 1990.



Abbildung 17. *Psilophyton burnotense* (GILKINET) KRÄUSEL et WEYLAND. Unterdevon. Links: Rekonstruktion der Ausläufer bildenden, ca. 1 m hoch werdenden Pflanze mit Adventivsprösslingen. Rechts: Sporangienstände. Aus SCHWEITZER 1990.

Figure 17. *Psilophyton burnotense* (GILKINET) KRÄUSEL et WEYLAND. Early Devonian. Left: Reconstruction of the plant, reaching 1 m in height and producing runners. Right: Branches terminating in clusters of sporangia. From SCHWEITZER 1990.

Im höheren Ems, vor allem aber im Mitteldevon wichen die Südrand des Old Red Kontinents immer weiter nach Nordwesten zurück, so dass fast das ganze Rheinische Schiefergebirge unter vollmarine Bedingungen geriet. Nur im Hohen Venn, vor allem aber im Bergischen Land blieben die litoralen Bedingungen erhalten (Abb. 19). Die hier auf den sich nur wenige Meter über dem Meeresspiegel erhebenden Inseln und auf dem

Vorland von Schwellen zur Ablagerung gekommenen Sedimente führen stellenweise geradezu massenhaft pflanzliche Fossilien. Besonders bekannt wurden die Fundstellen von Goé an der deutsch-belgischen Grenze sowie von Elberfeld und Lindlar im Bergischen Land. Die an diesen Orten zutage gekommenen Pflanzenreste haben den bisher größten Beitrag zur Kenntnis der Mitteldevonflora in der Welt erbracht.

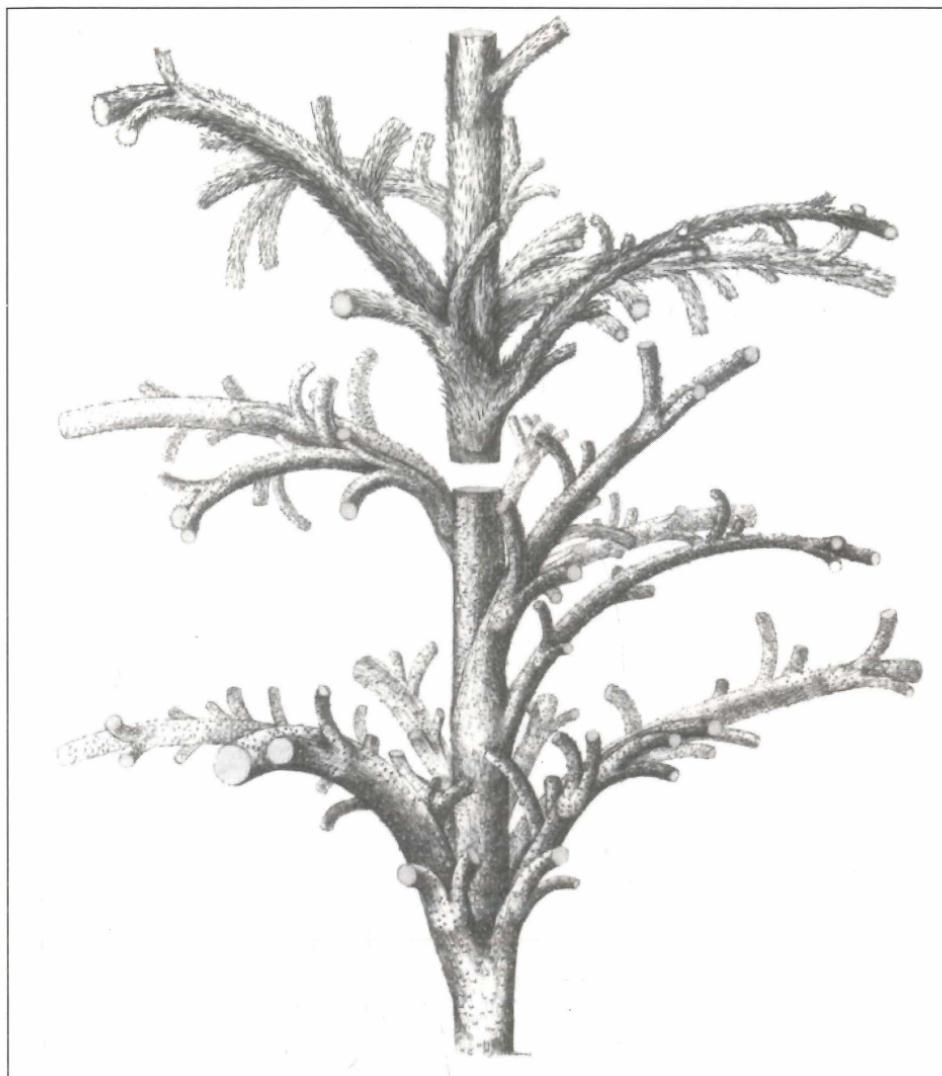


Abbildung 18. *Tursuidea paniculata* SCHWEITZER, ein trifurkater verzweigter Altfarn aus dem Unterdevon der Eifel. Aus SCHWEITZER 1987.

Figure 18. *Tursuidea paniculata* SCHWEITZER, a trifurcate branched fern from the Early Devonian of the Eifel. From SCHWEITZER 1987.

Ein sehr charakteristisches Florenelement ist die schon genannte *Leclercqia complexa* (Abb. 16, rechts). In Nordamerika sind von ihr ungeahnt gute, strukturbetont erhaltene Reste gefunden worden. Es war eine krautige Pflanze, die wahrscheinlich wie die meisten rezenten Bärlappe kriechende Wurzelstöcke entwickelte.

Die im Erscheinungsbild mehr an die Bär-

lappgewächse, vor allem an die karbonischen Siggillarien erinnernde, wegen der vielen Leitbündel aber auch von manchen Autoren mit der ausgestorbenen Farnordnung der Cladoxylales in Beziehung gebrachte *Duisbergia mirabilis* war dagegen ein mehr als 6 m hoch werdender Baum. Durch die dicht übereinander stehenden, reihenförmig angeordneten Blätter wirkt er fast pago-

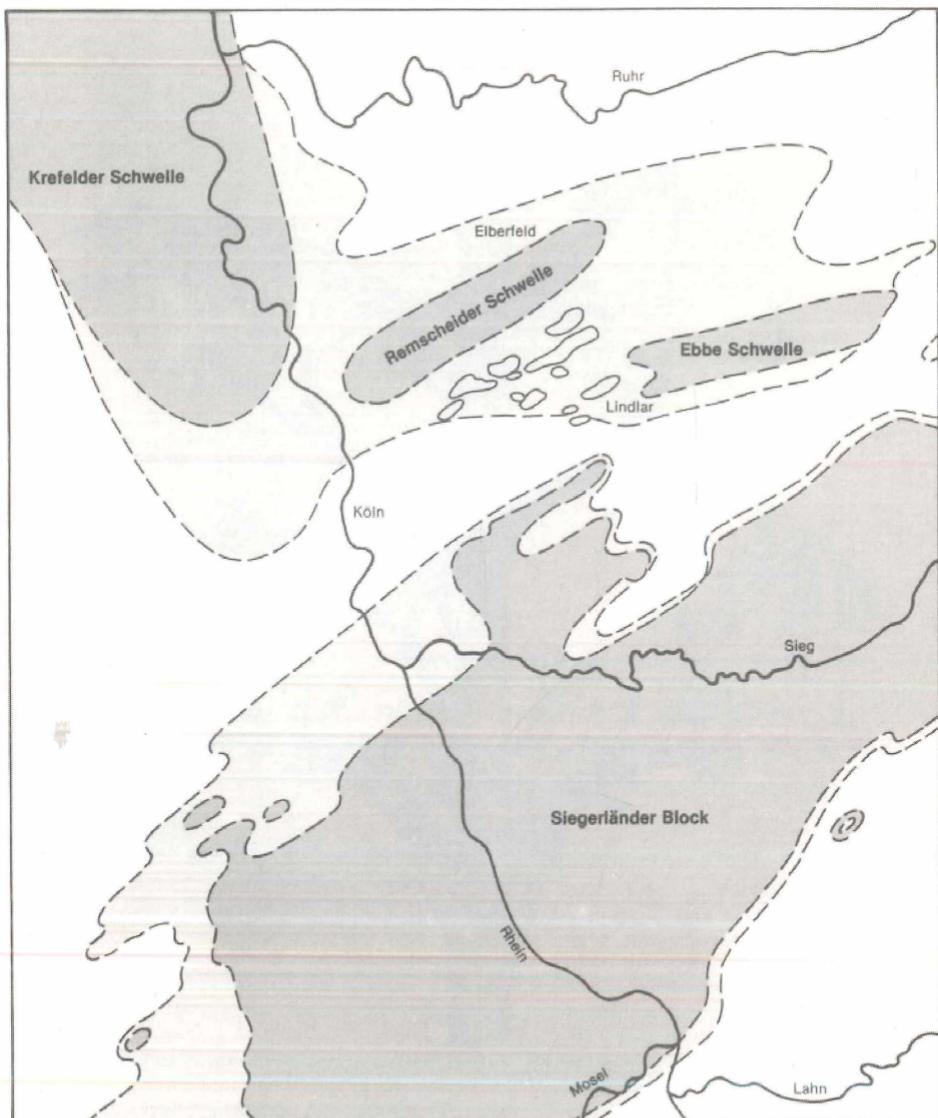


Abbildung 19. Palaeogeographie des Rheinischen Mitteldevons nach MEYER & STETS 1980. Dunkelgrau = terrestrische Gebiete, hellgrau = der sie umgebende litorale Bereich, weiß = marine Ablagerungen.
 Figure 19. Palaeogeography of the Rhenish Middle Devonian after MEYER & STETS 1980. Dark grey = terrestrial regions, light grey = their surrounding littoral belt, white = marine sediments.

denhaft (Abb. 20, rechts). Der offenbar fleischige Stamm wurde von einem System von Leitsträngen stabilisiert, die zwei gegenläufig gerichtete Kreise bildeten (Abb. 20, links). Auf diese Weise wurde mit sparsamen Mitteln auch gegen äußere Einflüsse eine große Widerstandskraft

erzielt. Noch bevor die Beblätterung einsetzte, vereinigten sich die Leitstränge zu einem fast geschlossenen, ringförmigen Holzkörper.

Die häufigsten Reste im rheinischen Mitteldevon stammen von *Hyenia elegans* und *Calamophyton primaevum*. Beide Arten galten früher

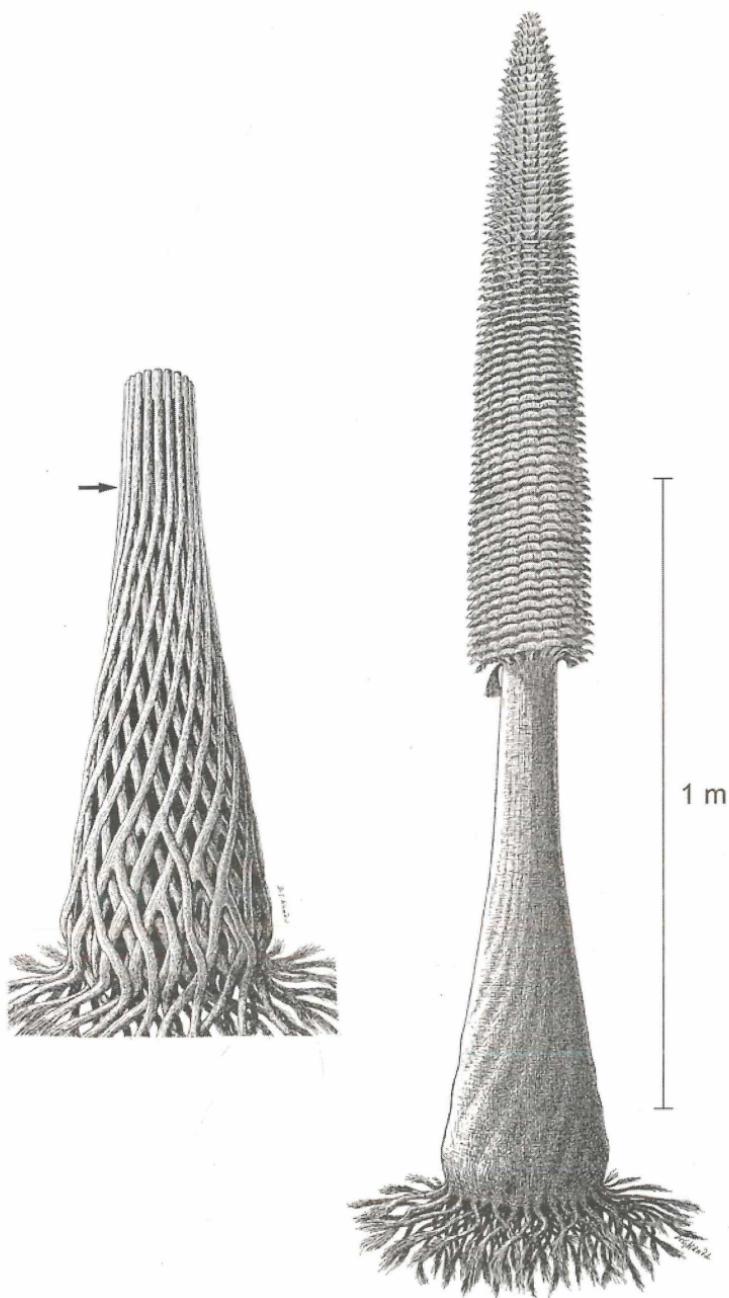


Abbildung 20. Rechts: *Duisbergia mirabilis* KRÄUSEL et WEYLAND. Mitteldevon. Rekonstruktion. Links: Leitbündelverlauf im Stamm. Aus SCHWEITZER 1969.

Figure 20. Right: *Duisbergia mirabilis* KRÄUSEL et WEYLAND. Middle Devonian. Reconstruction. Left = Arrangement of the steles in the stem. From SCHWEITZER 1969.

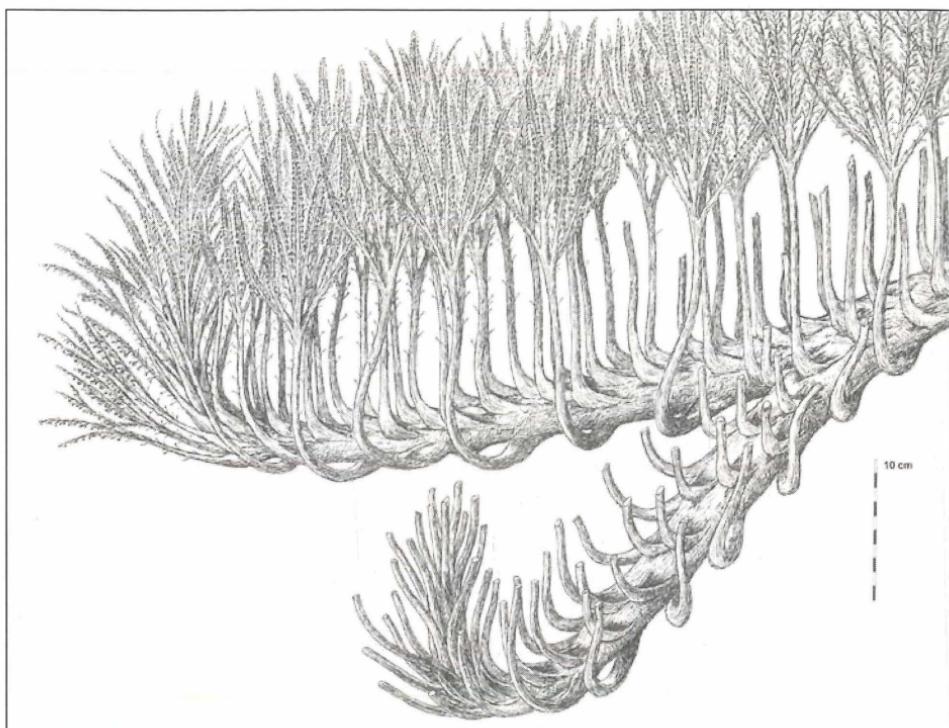


Abbildung 21. *Hyenia elegans* KRÄUSEL et WEYLAND. Mitteldevon. Rekonstruktion. Nach SCHWEITZER 1972.
Figure 21. *Hyenia elegans* KRÄUSEL et Weyland. Middle Devonian. Reconstruction. After SCHWEITZER 1972.

als Vorläufer der Schachtelhalmgewächse, haben sich aber als den Cladoxylales angehörende Farne entpuppt.

Hyenia war eine kriechende Pflanze mit mehrere Meter langen, sich verzweigenden und bis zu 4 cm dicken Wurzelstöcken (Abb. 21), während *Calamophyton* zu einem Bäumchen von 2 - 3 m Höhe heranwuchs (Abb. 22). Beide Gattungen zeichnen sich durch einen merkwürdigen, hand- oder leierförmigen Verzweigungsmodus aus, der aber bei *Calamophyton* viel stärker als bei *Hyenia* in Erscheinung tritt. Kürzere Achsenbruchstücke ihrer sterilen Trie-

be sind kaum zu unterscheiden (Abb. 23), aber die Sporangienträger sind bei *Calamophyton* komplexer gebaut (Abb. 24, rechts). Die Wedel dieser Farne sind noch wie die der unterdevonischen dreidimensional verzweigt.*

Das gilt auch für die Wedel von *Protopteridium thomsonii* (Abb. 25) - der heute gebräuchlichere Gattungsname *Rellimia* kann als jüngeres Synonym betrachtet werden - , einer nahezu über die ganze Nordhemisphäre verbreiteten Progymnosperme mit trifurkat verzweigten Ästen. Ihre nach innen eingekrümmten fertilen Organe

* FAIRON-DEMARET & BERRY (2000) haben *Hyenia elegans* und *Calamophyton primaevum* zu einer Art vereinigt. Sie sind der Meinung, dass die Sporangienträger von *H. elegans* nur unvollständig erhaltene von *C. primaevum* seien. Die kriechenden Rhizome von *H. elegans* mit ihren bogenförmig aufsteigenden Luftsprossen sollen in Wirklichkeit Äste einer bestimmten Wachstumsphase von *Calamophyton* darstellen, die ihre Zweige jeweils auf einer Seite verloren haben. Die Widerlegung dieser Vorstellung würde im Rahmen dieser Arbeit zu weit führen. Sie soll später an anderer Stelle erfolgen. Die in Abb. 21 gezeigte Rekonstruktion von *H. elegans* entspricht jedenfalls den in Lindlar angetroffenen Fossilien. Sie brauchten eigentlich nur abgezeichnet zu werden. Es handelt sich bei *H. elegans* und *C. primaevum* mit Sicherheit um zwei verschiedene Arten mit unterschiedlichen Wuchsformen.

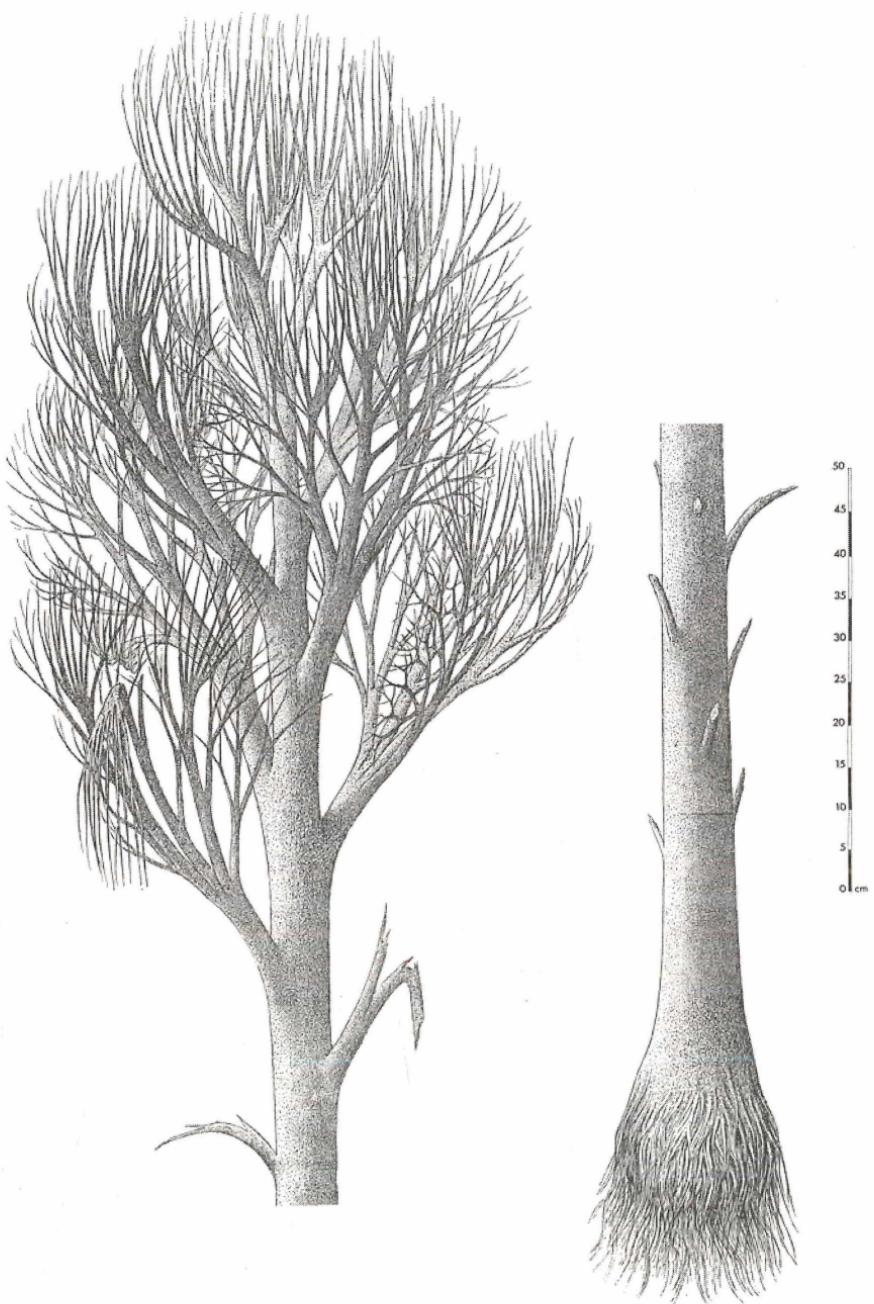


Abbildung 22. *Calamophyton primaevum* KRÄUSEL et WEYLAND. Mitteldevon. Rekonstruktion. Nach SCHWEITZER 1973.

Figure 22. *Calamophyton primaevum* KRÄUSEL et WEYLAND. Middle Devonian. Reconstruction. After SCHWEITZER 1973.

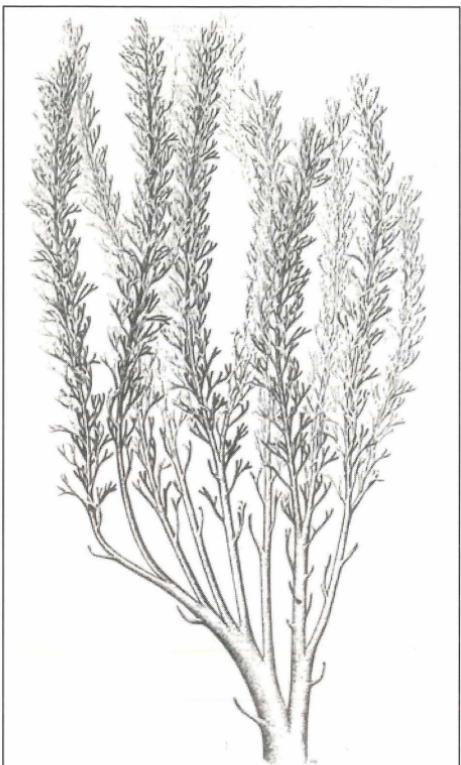


Abbildung 23. Steriler Zweig von *Calamophyton primaevum*. Nat. Größe. Aus Schweitzer 1973.

Figure 23. Sterile branch of *Calamophyton primaevum*. Nat. size. After Schweitzer 1973.

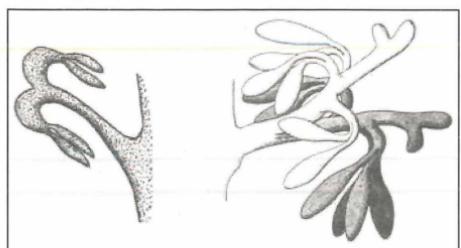


Abbildung 24. Sporangienträger. Links: *Hyenia elegans*, rechts: *Calamophyton primaevum*. X 2,5. Aus SCHWEITZER 1972 u. 73.

Figure 24. Sporangio-phores. Left: *Hyenia elegans*, right: *Calamophyton primaevum*. X 2.5. From SCHWEITZER 1972 and 73.

(Abb. 26) haben einen so guten Schutz für die zigarrenförmigen Sporangien geboten, dass aus diesen noch Sporen isoliert werden konnten.

Die Charakterpflanze des Elberfelder Mitteldevons ist *Aneurophyton germanicum*. Früher stets als Baumfarn mit fast in einer Ebene ausgebreiteten Wedeln rekonstruiert, ist sie auch in neueren Lehrbüchern noch in dieser Weise abgebildet. Der organische Zusammenhang zwischen Stämmen und Wedeln ist jedoch nicht erwiesen, und diese sind ganz ähnlich wie die von *Protopteridium (Rellimia)* trifurkat und damit dreidimensional verzweigt (Abb. 27).

Eine von allen anderen Progymnospermen des Mitteldevons abweichende Wuchsform zeigt *Weylandia* (Abb. 28). Sie wirkt fast wie eine kleine Konifere mit kurzen, schraubig angeordneten, benadelten Zweigen. In Wirklichkeit werden die Nadeln jedoch von dicht zusammenstehenden Sporangien vorgetäuscht. Bei einer derart enormen Sporenproduktion ist es verwunderlich, dass bisher nur wenige, auf den Fundort Lindlar beschränkte Exemplare gefunden wurden.

Von dieser Lokalität lässt sich auch am ehesten das Lebensbild einer mitteldevonischen Flora entwerfen, da alle Pflanzen aus nächster Umgebung eingeschwemmt worden waren (Abb. 29). Im Unterschied zu den meisten Vegetationsbildern sind die Pflanzen nicht an Bergabhängen wachsend dargestellt worden. Nach den Ergebnissen neuerer sedimentologischer Untersuchungen im Gebiet um Elberfeld und Lindlar liegen die Wuchsorte der Pflanzen entweder auf ziemlich flachen Inseln oder auf dem Vorland von Schwällen.

Auch diese so charakteristische, fast schon biondende Vegetation stellte nur eine momentane Phase in der Besiedlung des Landes dar. Die Evolution der Bärlappe, Farne und Progymnospermen schritt so rapide fort, dass schon am Beginn des Oberdevons, vor etwa 375 Mill. Jahren, das Florenbild von ganz anderen Pflanzen bestimmt wurde. Der baumförmige Wuchs trat immer mehr in den Vordergrund, so dass man von dieser Zeit an durchaus schon von waldartigen Bildungen sprechen kann. Am Ende des Oberdevons, vor ca. 360 Mill. Jahren, standen die Pflanzen denen des Steinkohlenwaldes an Größe kaum nach. Auch die ökologischen Verhältnisse sind denen des Karbons vergleichbar. Es entwickelte sich ein solcher Reichtum an kohlebildenden Pflanzen, dass die ältesten bauwürdigen Flöze entstanden.

Auf der im Eismeer auf halbem Wege zwi-

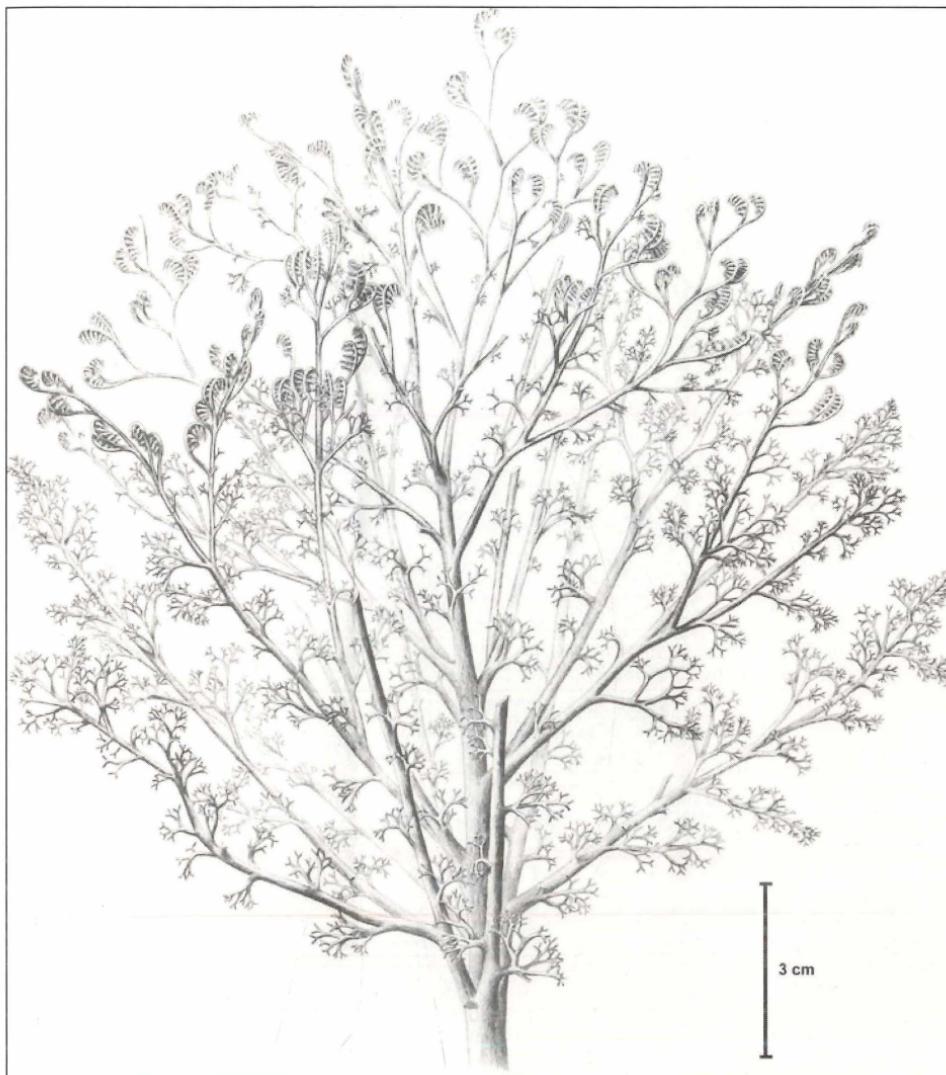


Abbildung 25. *Proopteridium (Rellimia) thomsonii* KREJCI. Mitteldevon. Rekonstruktion. Aus SCHWEITZER & MATTEN 1982.

Figure 25. *Proopteridium (Rellimia) thomsonii* KREJCI. Middle Devonian. Reconstruction. From SCHWEITZER & MATTEN 1982.

schen dem Nordkap Norwegens und Spitzbergen gelegenen Bäreninsel stehen zwei kohleführende Serien mit jeweils mehreren Flözen an, die ältere Misery- und die jüngere Tunheim-Serie. Auf die letztere wurde während der 20iger Jahre des vorigen Jahrhunderts Bergbau betrieben.

Zu den Hauptkohlebildnern dieser Serie gehörte unter den mit mehreren Arten vertrete-

nen Bärlappgewächsen die bis 8 m hohe *Cyclostigma kiltorkense* (Abb. 30), ein unmittelbarer Vorläufer der karbonischen Schuppenbäume. Im Unterschied zu diesen erfolgten die Verzweigungen der die Krone bildenden Äste jedoch in relativ viel größeren Abständen: ein nutzloser Materialaufwand mit dem zusätzlichen Nachteil, dass viel weniger Endverzweigungen mit Ver-

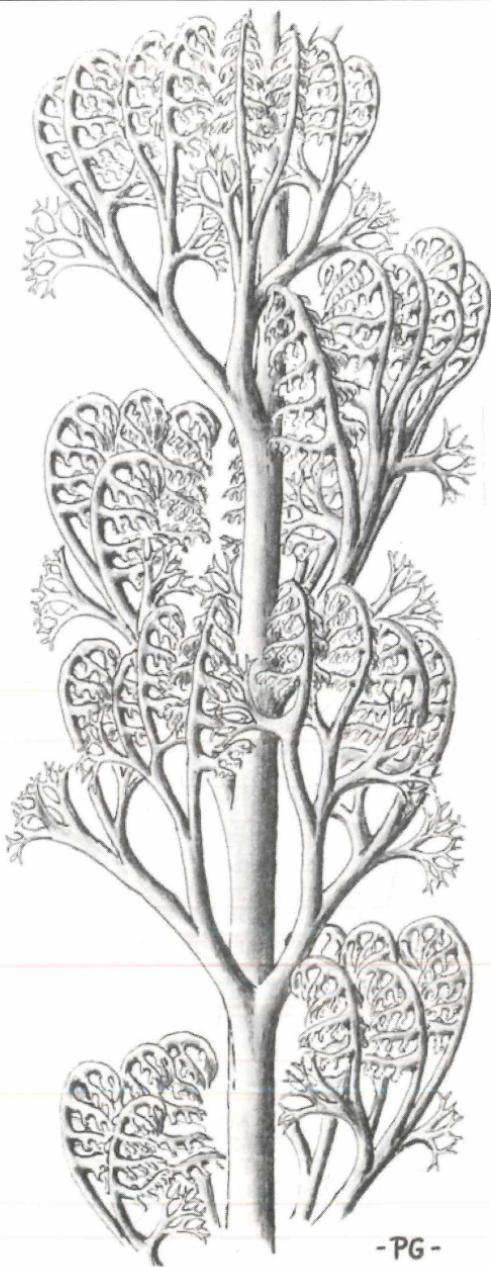


Abbildung 26. *Protopteridium (Rellimia) thomsonii*. Stand von Sporangenträgern. X 2. Nach GIESEN aus SCHWEITZER & MATTEN 1982.

Figure 26. *Protopteridium (Rellimia) thomsonii*. Sporangiophores. X 2. After GIESEN from SCHWEITZER & MATTEN 1982.

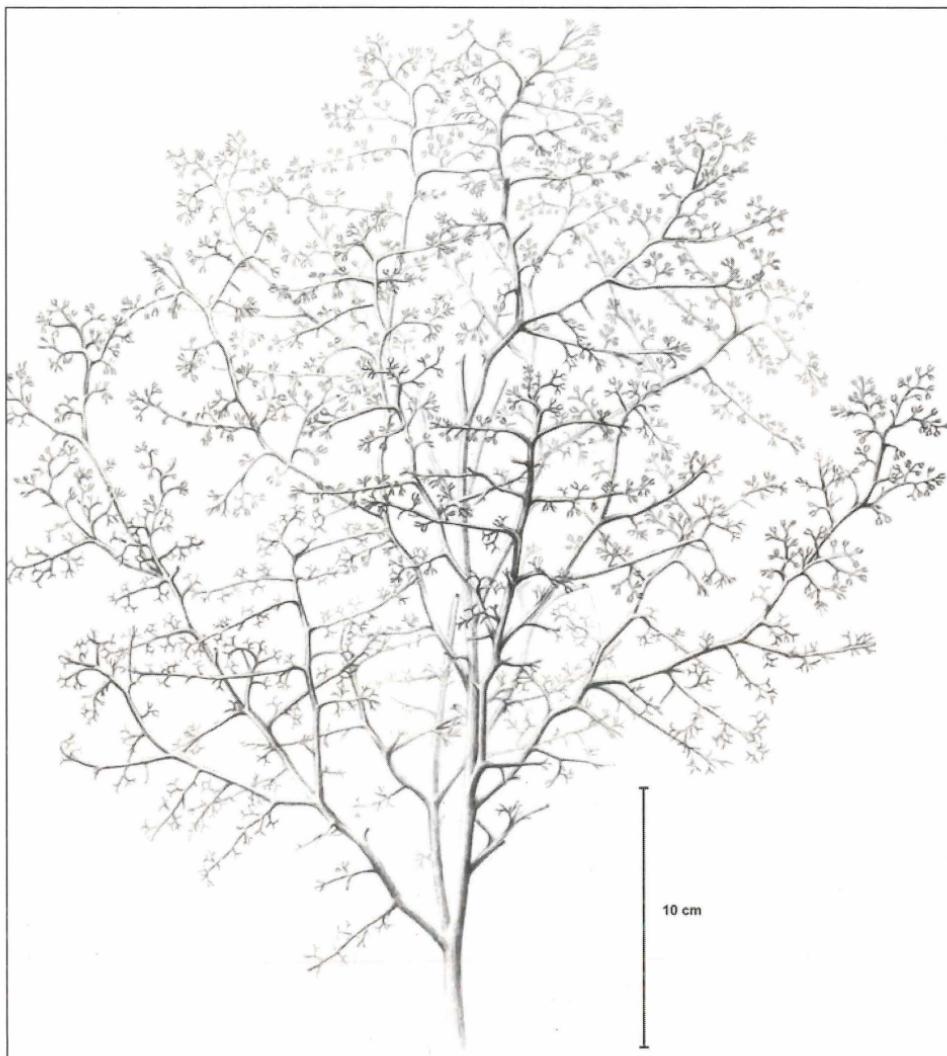


Abbildung 27. *Aneurophyton germanicum* KRÄUSEL et WEYLAND. Mitteldevon. Rekonstruktion des dreidimensionalen, in trifurkater Weise verzweigten Wedels. Aus SCHWEITZER & MATTERN 1982.

Figure 27. *Aneurophyton germanicum* KRÄUSEL et WEYLAND. Middle Devonian. Reconstruction of the three dimensional and trifurcately branched frond. From SCHWEITZER & MATTERN 1982.

mehrungsorganen gebildet werden konnten. Solche Fehlentwicklungen werden von der natürlichen Selektion durch Verdrängung rasch ausgemerzt. Das war auch das Schicksal von *Cyclostigma*, die gerade deshalb ein gutes Leitfossil darstellt.

Von den Schachtelhalmgewächsen ist *Pseudobornia ursina* von besonderer stammesge-

schichtlicher Bedeutung. Sie zählt zu den ältesten bekannt gewordenen Vertretern. Man hatte ursprünglich angenommen, dass sich ihre Luftsprosse nur etwa 2 m aus den kriechenden Wurzelstöcken erhoben. 1964 wurde jedoch vom Verfasser *Pseudobornia* als Riesenschachtelhalm von etwa 20 m Höhe und mit über 5 m lang werdenden, bogig aufsteigenden Ästen erkannt



Abbildung 28. *Weylandia rhenana* SCHWEITZER. Mitteldevon. Erklärungen im Text (S. 200). Aus SCHWEITZER 1974.

Figure 28. *Weylandia rhenana* SCHWEITZER. Explanations in the text. (p. 200). From SCHWEITZER 1974.

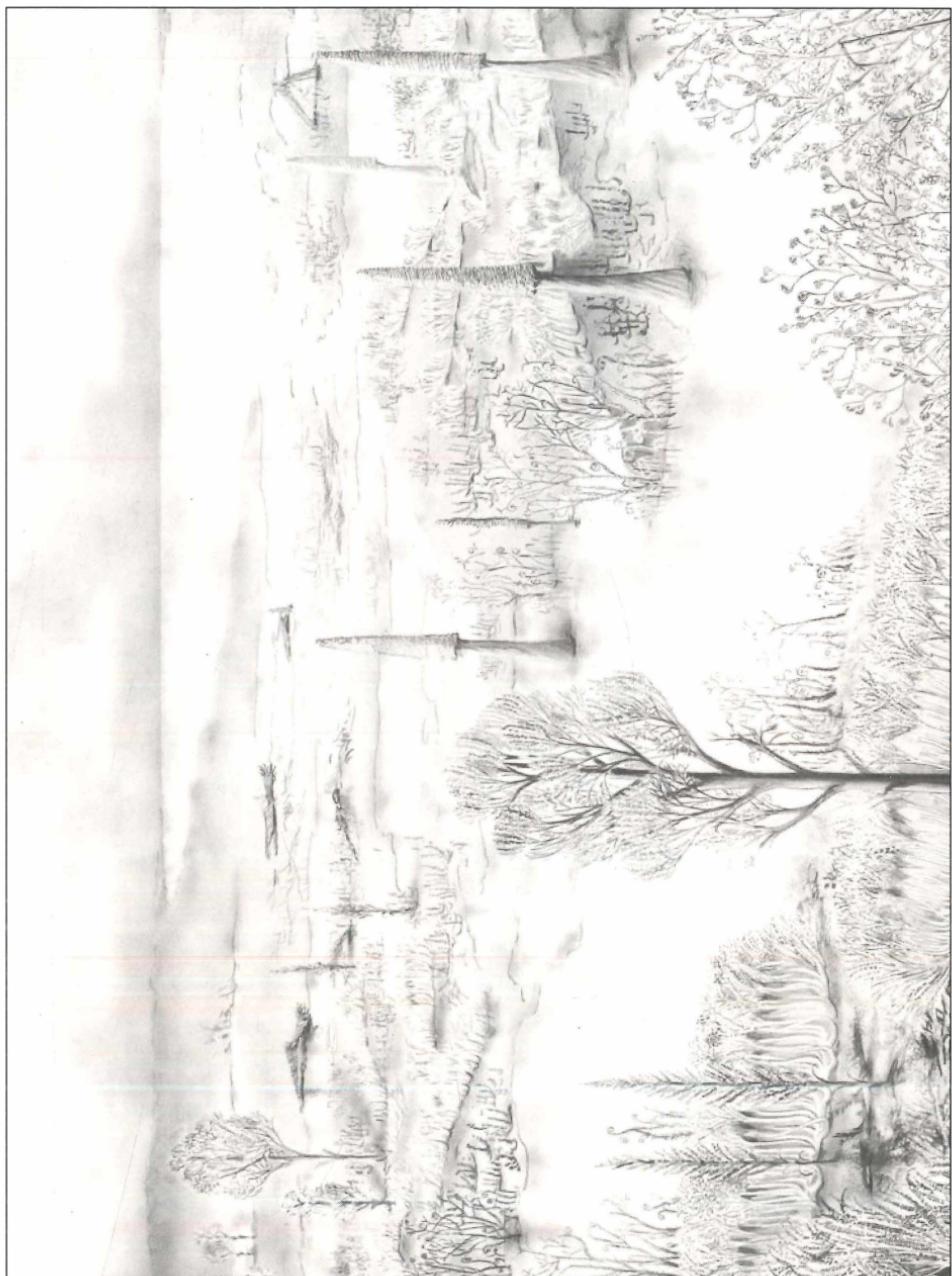


Abbildung 29. Lebensbild der mitteldevonischen Flora von Lindlar im Bergischen Land. Im Vordergrund von links nach rechts: *Hyenia elegans*, *Weylandia rhenana*, *Calamophyton primaevum* und *Protopteridium (Rellimia) thomsonii*. Dahinter vorwiegend *Duisbergia mirabilis*. Aus SCHWEITZER 1990.

Figure 29. View of the Middle Devonian flora of Lindlar (Rhineland). In the foreground from left to right: *Hyenia elegans*, *Weylandia rhenana*, *Calamophyton primaevum* and *Protopteridium (Rellimia) thomsonii*. Behind: mainly *Duisbergia mirabilis*. From SCHWEITZER 1990.

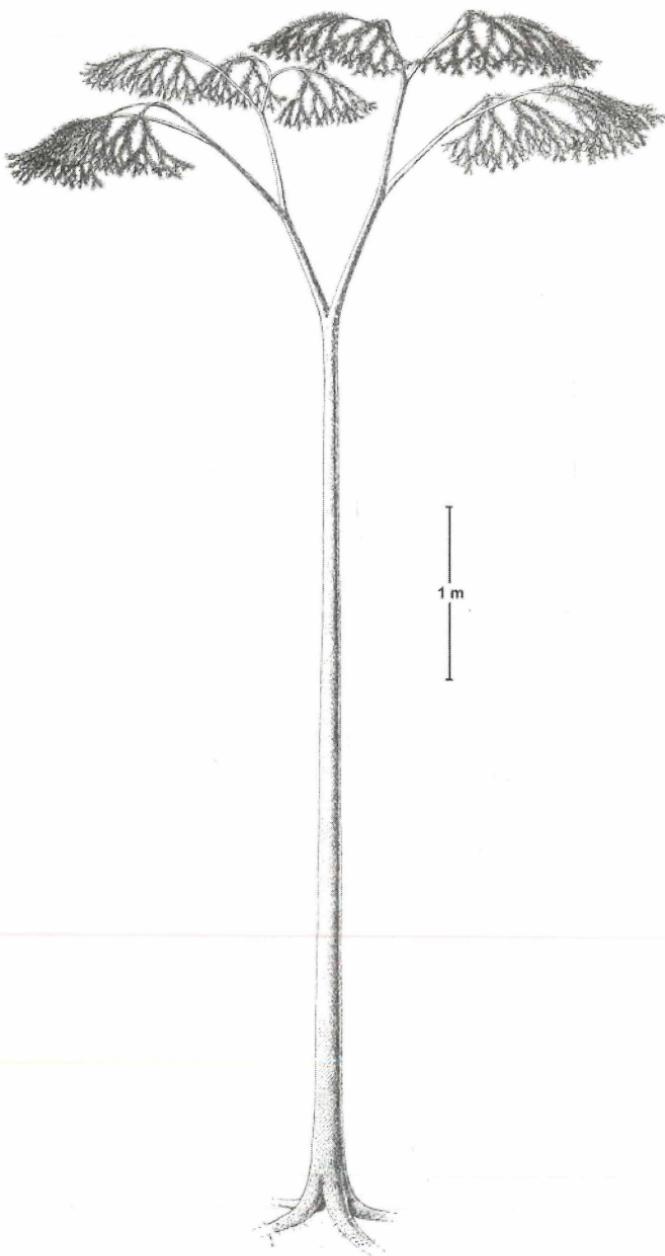


Abbildung 30. *Cyclostigma kiltorkense* HAUGHTON. Ca. 8 m hoch werdendes, baumförmiges Bärlappgewächs. Unmittelbarer Vorläufer der karbonischen Schuppenbäume aus dem Oberdevon Irlands, Sibiriens und der Bäreninsel. Aus SCHWEITZER 1969.

Figure 30. *Cyclostigma kiltorkense* HAUGHTON. Arborescent lycopod, ca 8 m high, an immediate antecedent of the Carboniferous Lepidodendrales. Late Devonian of Ireland, Siberia and Bear Island. From SCHWEITZER 1969.

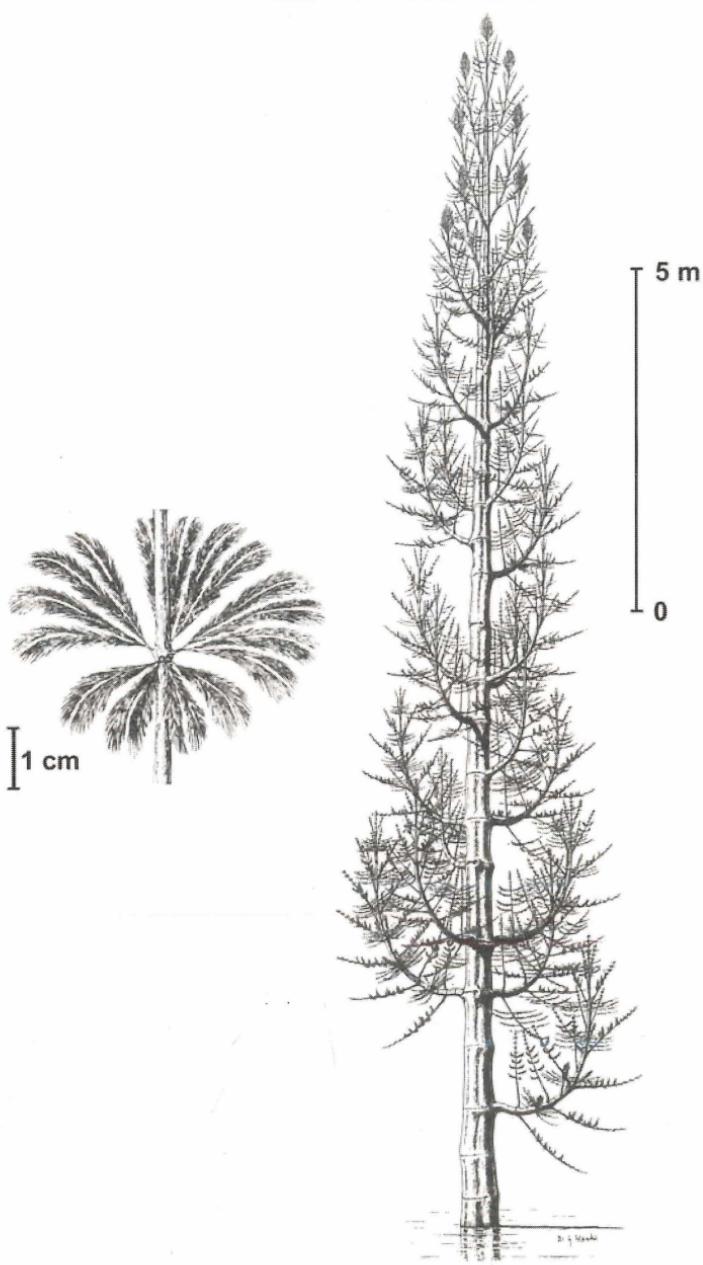


Abbildung 31. *Pseudobornia ursina* NATHORST. Etwa 20 m hoher Riesenschachtelhalm aus dem Oberdevon der Bäreninsel. Erklärungen im Text (S. 203). Rechts: Rekonstruktion, links: Blattquirl. Aus SCHWEITZER 1967.

Figure 31. *Pseudobornia ursina* NATHORST. Arborescent horsetail from the Late Devonian of Bear Island, ca 20 m high. Right: Reconstruction, left: Whorl of leaves. From SCHWEITZER 1967.

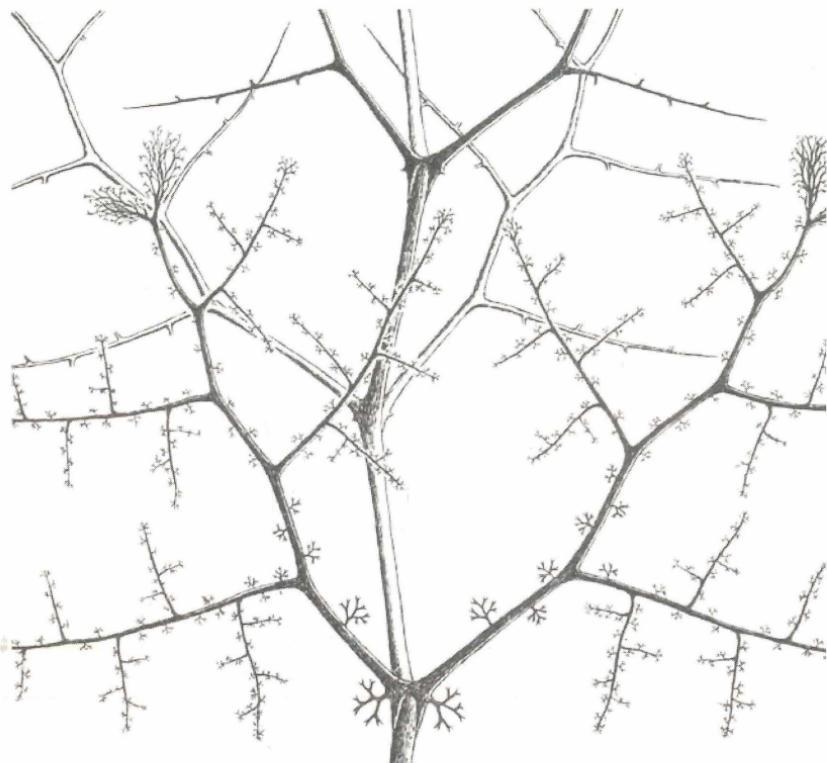


Abbildung 32. *Cephalopteris mirabilis* NATHORST. Altfarn (Coenopteride) aus dem Oberdevon der Bäreninsel. Im Gegensatz zu *Tursuidea* (Abbildung 18) ist nur noch die Hauptachse trifurkat, während die Seitenachsen bifurkat verzweigt sind. Aus SCHWEITZER 1968.

Figure 32. *Cephalopteris mirabilis* NATHORST. Coenopterid from the Late Devonian of Bear Island. In contrast to *Tursuidea* (Figure 18) only the main rachis is trifurcately branched, while all branches of higher orders branch bifurcately. From SCHWEITZER 1968.

(Abb. 31, rechts). Die bis 10 cm großen Blätter sind mehrfach gabelig verzweigt (Abb. 31, links) und wie die der ältesten Bärlappe als reduzierte Zweigssysteme aufzufassen. Die Ausmaße von *Pseudobornia* zwingen zu dem Schluß, dass die Schachtelhalmgewächse zur gleichen Zeit wie die Bärlappe und Farne entstanden sein müssen. Warum bisher keine eindeutig bestimmmbaren Reste im Unter- und Mitteldevon gefunden wurden, ist rätselhaft.

Die Altfarne - Coenopteriden - kommen als Kohlebildner weniger in Betracht, stellen aber doch einen hohen Anteil an der Bäreninselflora dar. Sie haben riedartige Bestände gebildet und sind meist in den schiefrigen oder tonigen Zwischenmitteln der Flöze zu finden. So instruktiv

wie keine anderen Farne zeigen sie die Herausbildung des typischen flach ausgebreiteten Farnwedels aus einem dreidimensionalen Sproßsystem sowie die Entwicklung abgerundeter Fiederchen aus tief gespaltenen lateralen Organen.

Bei allen Coenopteriden der Bäreninsel sind nur die Hauptachsen noch trifurkat verzweigt, während bei den in alternierender Weise aufeinander folgenden Verzweigungen der Seitenäste jeweils nur noch ein Ast höherer Ordnung abgeht (Abb. 32). Bei den primitiveren Formen sind die Abstände zwischen den Verzweigungen noch ziemlich groß, bei den höher entwickelten werden sie in zunehmendem Maße reduziert. Dasselbe geschieht mit den zunächst noch weit voneinander entfernten und tiefge-

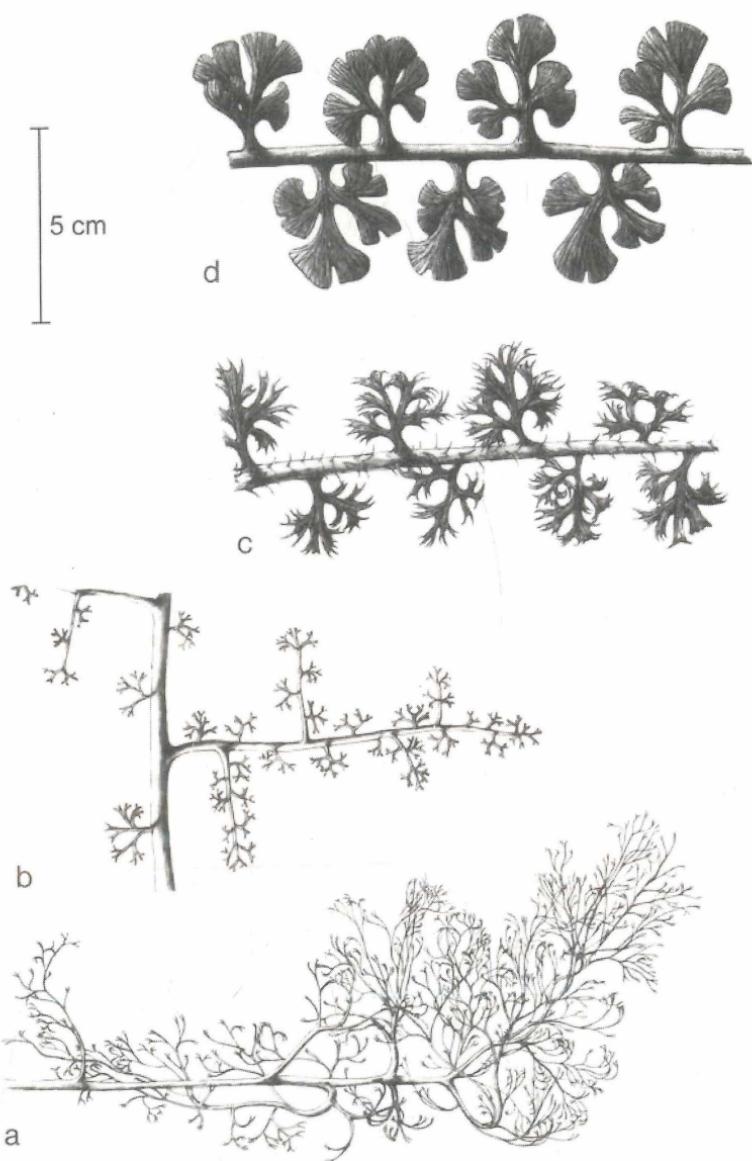


Abbildung 33. Bildung ganzrandiger Farnfiedern durch Verwachsung tief gespaltener lateraler Organe am Beispiel der oberdevonischen Coenopteriden der Bäreninsel. a. *Cephalopteris miserymontis* SCHWEITZER, b. *C. mirabilis* NATHORST, c. *C. keilhaui* (NATHORST) SCHWEITZER, d. *C. tunheimensis* SCHWEITZER. Original.

Figure 33. Arise of entire pinnules of ferns by parenchymatic fusion of deeply incised lateral organs demonstrated by the coenopterids from the Late Devonian of Bear Island. a. *Cephalopteris miserymontis* SCHWEITZER, b. *C. mirabilis* NATHORST, c. *C. keilhaui* (NATHORST) SCHWEITZER, d. *C. tunheimensis* SCHWEITZER. Original.



Abbildung 34. Oben: *Archaeopteris macilenta* LESQUEREUX mit tief gespaltenen, unten: *A. halliana* (GÖPPERT) DAWSON mit fast ganzrandigen Fiedern. Beide Oberdevon. Aus NATHORST 1902.
Figure 34. Above: *Archaeopteris macilenta* LESQUEREUX with deeply incised, below: *A. halliana* (GÖPPERT) DAWSON with nearly entire pinnules. Both Late Devonian. From NATHORST 1902.

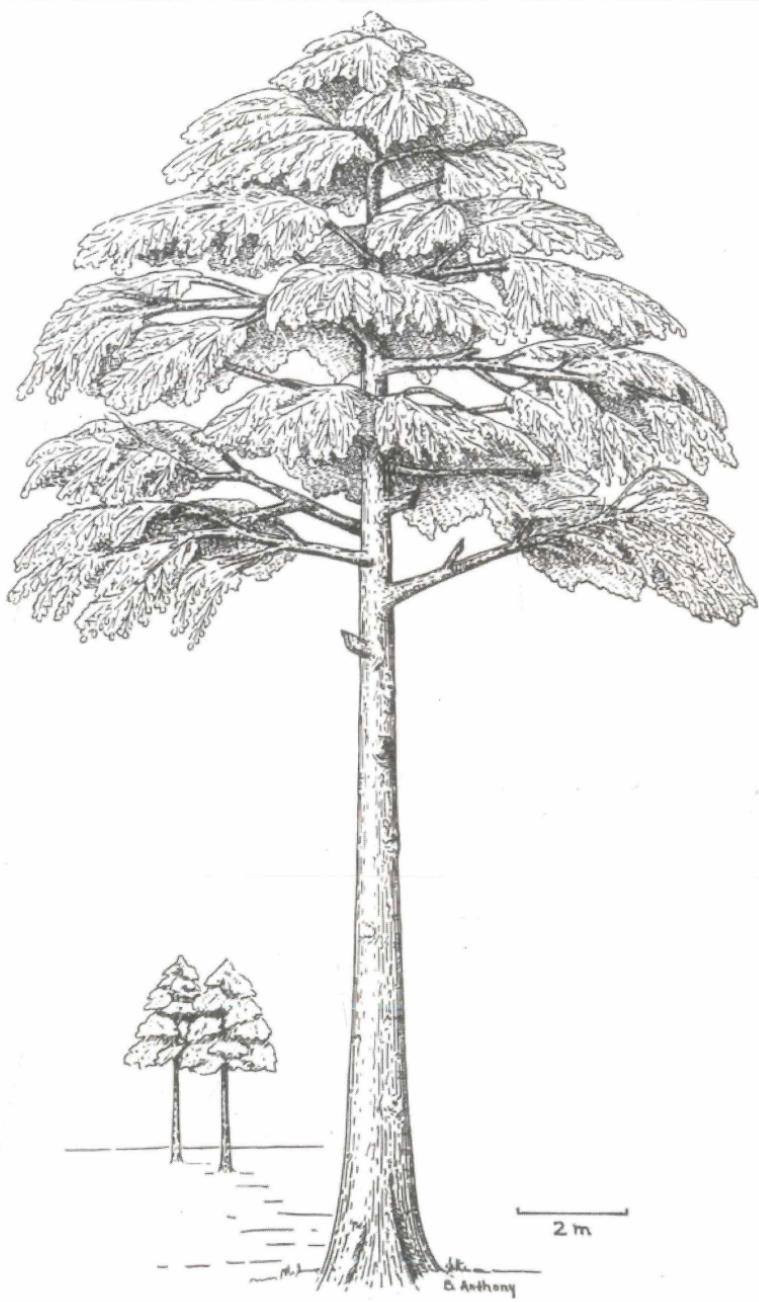


Abbildung 35. Rekonstruktion des oberdevonischen *Archaeopteris* - Baumfarns mit koniferenartigem Holz nach BECK 1962.

Figure 35. Reconstruction of the Late Devonian tree fern *Archaeopteris*. The cellular structure and pitting of the wood corresponds closely with that of the conifers, especially *Araucaria*. After BECK 1962.

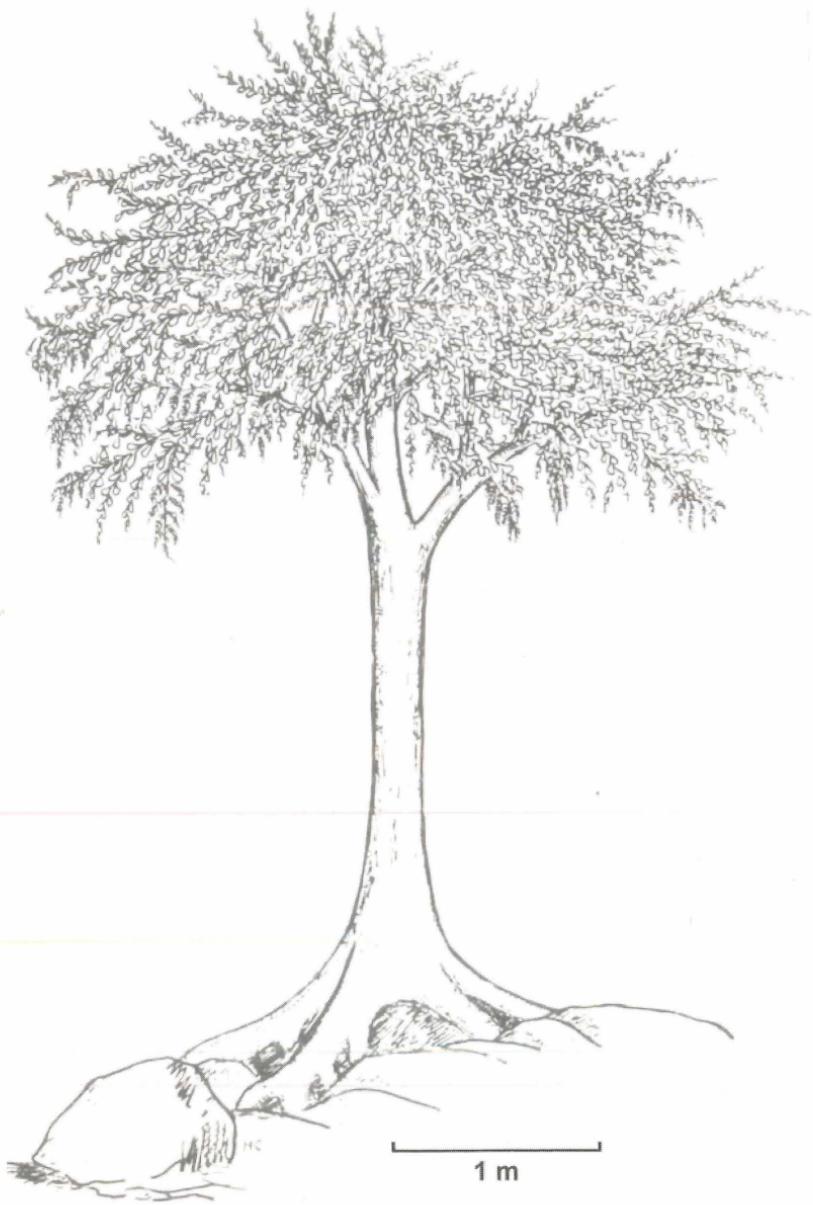


Abbildung 36. Rekonstruktion von *Archaeopteris*. Nach SNIGIREVSKAYA 1982.
Figure 36. Reconstruction of *Archaeopteris*. After SNIGIREVSKAYA 1982.



Abbildung 37. Lebensbild der jüngeren Oberdevonflora der Bäreninsel. Links im Vordergrund *Cyclostigma kiltorkense*, in der Mitte *Pseudobornia ursina*, rechts im Vordergrund *Cephalopteris* sp., dahinter *Archaeopteris halliana*. Aus SCHWEITZER 1990.

Figure 37. View of the younger Late Devonian flora of Bear Island. Left in the foreground: *Cyclostigma kiltorkense*; in the middle *Pseudobornia ursina*; right in the foreground *Cephalopteris* sp.; behind *Archaeopteris halliana*. From SCHWEITZER 1990.

teilten lateralen Organen. Sie rücken immer näher zusammen, ordnen sich in einer Ebene an und verwachsen schließlich jeweils zu ganzrunden Fiedern, bei denen die ursprünglichen freien Achsen nur noch als Nerven in Erscheinung treten (Abb. 33).

Dieselben Tendenzen zeigen auch die am höchsten entwickelten Devonpflanzen der Bäreninsel, die Archaeopteriden. Bei ihnen ist der trifurcate Verzweigungsmodus vollends in einen bifurkaten übergegangen. Aber bei den über 1 m lang werdenden, farnartig wirkenden Wedeln ist die ursprünglich räumliche Anordnung der Fiedern an der Hauptachse anatomisch noch nachweisbar. Auch die stärkere Aufspaltung der Endfiedern bei den älteren gegenüber den jüngeren Arten ist erkennbar (Abb. 34).

Die Archaeopteriden haben mächtige Stämme. Ihre Krone wird von starken, an der Basis knollenförmig verdickten Ästen gebildet. Die Holzanatomie stimmt weitgehend mit der von Koniferen überein, insbesondere mit der der Araukarien (wabenförmige - araukarioide - Hoftüpfelung). Deshalb hatte man die Stämme früher mit den Koniferen-Vorläufern in Verbindung gebracht, bis dem amerikanischen Paläobotaniker BECK der überraschende Nachweis ihrer Zugehörigkeit mit den *Archaeopteris*-Wedeln gelang. Das war der Anlaß zur Aufstellung der Progymnospermen.

Der Habitus der Bäume ist umstritten. BECK hat sie sehr koniferenartig, die russische Paläobotanikerin SNIGIREVSKAYA jedoch mit weit ausladender Krone rekonstruiert (Abb. 35 u. 36).

Wie das in Abb. 37 dargestellte Lebensbild der jüngeren Bäreninselflora zeigt, war im Oberdevon die Besiedelung zumindest der tieferen Regionen des Landes im Wesentlichen abgeschlossen und eine dichte, aus krautigen und baumförmigen Pflanzen bestehende Vegetationsdecke vorhanden.

In sehr kurzer Zeit erlosch auch diese Flora. Unmittelbar über ihr folgt auf der Bäreninsel die unterkarbonische mit einer völlig anderen Artenzusammensetzung.

Die Besiedelung des Landes durch die Pflanzen während des ganzen Devons war in der Tat ein dramatisches Geschehen mit rascher Szenenfolge.

Literatur

BANKS, H. P., BONAMO, P. M. & GRIERSON, J. D. (1972): *Leclercia complexa* gen. et sp. nov., a new lycopod from the late Middle Devonian of eastern New York. - Rev. Palaeobot. Palynolog. (Amsterdam), **14**, 19-40

- BECK, C. B. (1962): Reconstructions of *Archaeopteris* and further consideration of the phylogenetic position. - Amer. J. Bot. (Columbus) **49**, 373-382
- CHURCH, A. H. (1916): *Thaliophyta* and the subaerial transmigration. - Oxford Univ. Press. Bot. Mem. (Oxford) **3**
- CLOUD, P. (1989): Die Biosphäre. - Spektrum der Wissenschaft (Heidelberg), Sammelb., 32-43
- EDWARDS, D. (1986): *Aglaophyton major*, a non vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. - Bot. J. Linn. Soc. (London) **93**, 173-204
- FAIRON - DEMARET, M. & BERRY, CH. M. 2000: A reconsideration of *Hyenia elegans* KRÄUSEL et WEYLAND and *Hyenia "complexa"* LECLERCQ: Two Middle devonian cladoxylopsids from Western Europe. - Int. J. Plant Sci. (Univ. of Chicago) **161** (3), 473-494
- HUEBER, F. M. (2001): Rotted wood-alga-fungus, the history and life of *Prototaxites* DAWSON 1859. - Rev. Palaeobot. a. Palynolog. (Amsterdam) **116**, 123-158
- KRÄUSEL, R. & WEYLAND, H. (1926): Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II. - Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. (Frankfurt a. M.) **40**, 2, 115-155
- MEYER, W. & STETS, J. (1980): Zur Palaeogeographie von Unter- und Mitteldevon im westlichen und zentralen Rheinischen Schiefergebirge. - Z. dt. geol. Ges. (Hannover) **131**, 725-751
- NATHORST, A. G. (1902): Zur oberdevonischen Flora der Bäreninsel. - Kgl. Svenska Vetensk. - Akad. Handl. (Stockholm) **36**, 3, 1-60
- PFLUG, H. D. (1989): Evolution im Spiegel der Erdgeschichte. - Spektrum der Wissenschaft (Heidelberg), Sammelb., 7-18
- SCHIDLOWSKI, M. (1989): Die Geschichte der Erdatmosphäre. - Spektrum der Wissenschaft (Heidelberg), Sammelb., 20-31
- SCHWEITZER, H.-J. (1966): Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland) I. *Lycopodiinae*. - Palaeontographica B (Stuttgart) **118**, 93-112
- SCHWEITZER, H.-J. (1967): Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel I. *Pseudobornia ursina* NATHORST. - Palaeontographica B (Stuttgart) **120**, 116-137
- SCHWEITZER, H.-J. (1968): Pflanzenreste aus dem Devon Nord-Westspitzbergens. - Palaeontographica B (Stuttgart) **123**, 43-75
- SCHWEITZER, H.-J. (1969): Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel 2. *Lycopodiinae*. - Palaeontographica B (Stuttgart) **126**, 101-137
- SCHWEITZER, H.-J. (1972): Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland) 2. *Filicinae*, *Hyenia elegans* KR. et WEYL. - Palaeontographica B (Stuttgart) **137**, 154-175
- SCHWEITZER, H.-J. (1973): Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland) 3. *Filicinae*, *Calamophyton primaevum* KR. et WEYL. - Palaeontographica B (Stuttgart) **140**, 117-150
- SCHWEITZER, H.-J. (1974): Zur mitteldevonischen Flora von Lindlar (Rheinland). - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **1**, 1-9
- SCHWEITZER, H.-J. (1979): Die Zosterophyllaceae des rheinischen Unterdevons. - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **3**, 1-32

- SCHWEITZER, H.-J. (1980 a): Die Gattungen *Taeniocarda* und *Sciadophyton* im Unterdevon des Rheinlandes. - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **5**, 1-38
- SCHWEITZER, H.-J. (1980 b): Die Gattungen *Renalia* und *Psilophyton* im Unterdevon des Rheinlandes. - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **6**, 1-34
- SCHWEITZER, H.-J. (1980 c): Über *Drepanophycus spinaeformis* Göppert. - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **7**, 1-29
- SCHWEITZER, H.-J. (1981): Der Generationswechsel rheinischer Psilophyten. - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **8**, 1-19
- SCHWEITZER, H.-J. (1983): Die Unterdevon-Flora des Rheinlandes I. - Palaeontographica B (Stuttgart) **184**, 65-106
- SCHWEITZER, H.-J. (1987): *Tursuidea paniculata* nov. gen. et spec. - Bonner palaeobot. Mitt. (Bonn) **12**, 1-29
- SCHWEITZER, H.-J. (1990): Pflanzen erobern das Land. - Kleine Senckenberg-Reihe (Frankfurt am Main) **18**, 75 S.
- SCHWEITZER, H.-J. (1999): Die Devon-Floren Spitzbergens. - Palaeontographica B () **252**, 1-122
- SCHWEITZER, H.-J. (2000): Neue Pflanzenfunde im Unterdevon der Eifel (Deutschland). - Senckenbergsiana leth. (Frankfurt a. M.) **80**, 371-395
- SCHWEITZER, H.-J. & MATTERN, L.C. (1982): *Aneurophyton germanicum* and *Protopteridium thomsonii* from the Middle Devonian of Germany. - Palaeontographica B (Stuttgart) **184**, 65-106
- SNIGIREVSKAYA, N. S. (1982): The shoot of *Archaeopteris archetypus* with preserved anatomical structure. - Bot. Journ. (Leningrad) **67**, 9, 1237-1243 (in russisch)
- VIDAL, G. (1989): Die ältesten Eukaryonten. - Spektrum der Wissenschaft (Heidelberg), Sammelb., 44-54

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. HANS-JOACHIM SCHWEITZER, Auf dem Mühlenberg 45, 53225 Bonn

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [156](#)

Autor(en)/Author(s): Schweitzer Hans-Joachim

Artikel/Article: [Die Landnahme der Pflanzen - Plants invade the land](#)
[177-215](#)