

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 81 (1988)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Wandlung und Plastizität von Organisationsplänen am Beispiel altdevonischer Pflanzen  
**Autor:** Remy, Winfried / Hass, Hagen  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-166210>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 02.04.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Wandlung und Plastizität von Organisationsplänen am Beispiel altdevonischer Pflanzen

VON WINFRIED REMY und HAGEN HASS<sup>1)</sup>

In den letzten beiden Jahrzehnten haben sich an paläobotanischem Material viele neue Erkenntnisse ergeben, die kritische und grundsätzliche Auseinandersetzungen auch mit theoretischen Grundlagen erforderlich erscheinen lassen; vereinfachende Theorien mit universellem Anspruch werden kaum noch vertreten. Das plötzliche Auftreten neuer Baupläne bzw. Organisationsformen innerhalb der Phylogenie wird allgemein bejaht. Es wird dabei eine Vielfalt von Möglichkeiten der Veränderungen auf unterschiedlichen «funktionalen Ebenen» der Pflanzen angenommen. Auf der dem Paläobotaniker zugänglichen Ebene der Organentwicklung werden u. a. Heterochronie und Heterotopie und bei Veränderungen der Ontogenie sowohl Paedomorphosen als auch Hypermorphosen angenommen.

Der Analyse von ontogenetischen Entwicklungsprozessen an fossilen Pflanzen wird grosse Aufmerksamkeit gewidmet, und zwar sowohl der Ontogenese von Einzelorganen und von Metameren als auch der der Gesamtpflanze. Auch die Analyse von primärer und sekundärer Morphogenese fossiler Pflanzen gewinnt im Zusammenhang mit phylogenetischen Fragestellungen an Bedeutung. Dabei treten die Feststellung der Plastizität von Phänotypen fossiler Pflanzen und deren Aussagemöglichkeiten zur Phylogenie zunehmend in den Vordergrund. Es wird aber auch herausgestellt, dass in unserer Kenntnis der Baupläne fossiler Pflanzen, ihrer Plastizität und ihrer möglichen phylogenetischen Veränderung noch grosse Lücken bestehen; wir können nicht feststellen und belegen, wann und wo genetische Barrieren bestehen.

Bei Untersuchungen unterdevonischer Pflanzen fielen im letzten Jahrzehnt bisher wenig bekannte bzw. wenig beachtete Organisationspläne auf. Die Variabilität der Organisationspläne dieser Pflanzen lässt – am Einzelindividuum und an Populationen beobachtet – in einigen Fällen Aussagen über Möglichkeiten und Wege von Veränderungen der Baupläne zu. Im folgenden sollen einige dieser Organisationspläne vorgestellt werden:

*Aglaophyton* (al. *Rhynia*) *major* und *Rhynia gwynne-vaughani* (Siegen/Ems) galten und gelten auch heute noch als Modellfälle terminaler Verzweigung ursprünglicher Landpflanzen. Bei *Rhynia gwynne-vaughani* stehen jedoch an den «Haupt»-Achsen lateral sowohl knospenartige Organanlagen als auch in unterschiedlichem Maße ausgewachsene Seitenachsen mit Leitgeweben. Mit *Rhynia gwynne-vaughani* liegt eine Pflanze vor, bei der Verzweigungen belegbar sind, die nicht terminal erfolgen. Die Organe bzw. Organanla-

---

<sup>1)</sup> Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Hindenburgplatz 57–59, D–4400 Münster.

gen an einzelnen Achsen von *Rhynia gwynne-vaughani* reichen von Stomata in der Epidermisebene über Stomata an Spitzen von aus der Epidermisebene herausgehobenen, massiven Geweben bis hin zu rhizoidtragenden Organen und Seitenachsen. Die Seitenachsen scheinen aus dem gleichen Muster von Meristemoiden hervorzugehen wie auch die Stomata.

*Nothia aphylla* und *Horneophyton lignieri* weisen eine ähnliche Organisation auf, auch hier sind die Stoma-Meristemoide zu organisierten Gewebebildungen, in diesem Fall leitbündellosen Emergenzen, fähig.

Alle diese Pflanzen geben direkte oder indirekte Hinweise auf die den Abwandlungen zugrundeliegenden «Mechanismen». Aller Wahrscheinlichkeit nach können Meristemoide eines Grundmusters, die unter anderem zu Stomata ausdifferenziert werden, in ihrer Qualität verändert werden und sich sogar zu «normal agierenden» Apikalmeristemen entwickeln. Bei entsprechender genetischer Fixierung könnten also bereits kleine Veränderungen in der Qualität dieser Meristemoide zu plötzlichen, bedeutenden phylogenetischen Organisationsplan-Änderungen führen, so z. B. von unverzweigten Achsen zu sympodial verzweigten Achsen oder zu Achsen mit Mikrophyllen. Die vorgestellten Pflanzen belegen eindeutig die Möglichkeit eines solchen Weges, gleichgültig ob und wie oft er eingeschlagen worden ist.

In zahlreichen Einzelbeschreibungen unterdevonischer Pflanzen werden oft auch Sonderbildungen im Bereich der Sproßspitze, z. T. im fertilen Bereich, erwähnt. Ihre weite Verbreitung im Silur und Unterdevon, ihre morphologischen Übereinstimmungen und ihre mögliche Bedeutung bei morphogenetischen und phylogenetischen Fragestellungen wurden bisher nicht zur Kenntnis genommen. Bei einigen dieser Pflanzen entwickeln sich die terminalen Sproßenden zu peltaten bis becherartigen Formen. Bei anderen sind zwei darüber hinausgehende Entwicklungen zu beobachten. Der Spross kann sein Wachstum wieder aufnehmen; ein zentrales Organ (Achse, Sporangium, Gametangium) steht auf einer Platte bzw. ist basal von einer kragenartigen Hüllbildung umgeben. Bei becherartigen Bildungen können die Ränder zu mehreren bis vielen axialen Organen auswachsen, an einem Spross steht dann terminal ein Organwirtel. Die peltaten Formen treten nach den bisherigen Befunden bereits bei silurischen Pflanzen, die weiter differenzierten in grösserer Häufigkeit bei unterdevonischen Pflanzen auf. Bei diesen Pflanzen werden für das Silur und das Unterdevon neue Organisationspläne und zumindest die ontogenetischen Wege ihrer Modifizierung sichtbar. Zum Beispiel reicht bei *Lyonophyton* die Variabilität adulter terminaler Organe von schildförmigen über becherförmige Formen bis zu Formen, die in Organwirtel aufgelöst sind; die ontogenetische Umbildung erfolgt ganz offensichtlich auf direktem Wege ohne Zwischenstadien. Es werden mehrere Umbildungsvorgänge sichtbar:

1. eine Einsenkung (Invagination) der Sproßspitze,
2. die radiärsymmetrische Verzweigung des Organrandes,
3. ein Wiederaufleben des ursprünglichen Achsenwachstums.

Phänomene wie die Invagination werden bei Angiospermen beschrieben, und zwar bei der phylogenetischen Umbildung der Blütenachse zu Becherformen. Bei den unterdevonischen Pflanzen ist dieser Vorgang oft auch mit Fertilisierung verbunden. Möglicherweise liegt bei beiden Vorgängen als Auslöser eine «Ansammlung von Meristemmassen» zugrunde, die oft der Fertilisierung vorangeht.

Invagination und radiärsymmetrische Verzweigung zeigen an, dass hier der gesamte Vegetationskegel allseitig in Umbildungsvorgänge einbezogen ist. Bereits bei den ursprünglichen Landpflanzen scheinen somit sektorale (bilateralsymmetrische oder asymmetrische) Umbildungen von Vegetationskegeln (z. B. bei der Dichotomie) und allseitige (radiärsymmetrische) Umbildungen gleichwertig nebeneinander aufzutreten. Die von uns angeführten Organisationspläne belegen, dass Hüllbildungen oder Wirtelstellungen erdgeschichtlich bereits sehr früh und direkt entstehen konnten. Es muss nicht stets ein «phylogenetischer Umweg» über graduelle und additive Organverschiebungen aus der zerstreuten Organstellung heraus eingeschlagen werden.

Einen gemeinsamen, bisher wenig beachteten Organisationsplan weisen die fünf unterdevonischen Genera *Gosslingia*, *Crenaticaulis*, *Margophyton*, *Konioria* und *Anisophyton* auf. Sie bestehen aus isotom bis anisotom gabeligen Sproßsystemen, die seitlich an den Gabeln ansitzende Achselorgane (Angular-Organ) aufweisen.

Alle fünf Genera gehören, wie Anatomie und/oder Sporangien ausweisen, zu den Zosterophyllophytina und zwar zu einer Gruppe, die keine zapfenartigen Sporangienstände ausbildet. Bei allen fünf Genera sind neben dem Auftreten der Angular-Organ deutliche Anzeichen für eine mehr oder weniger starke Dorsiventralität der apikalen Sprossabschnitte vorhanden. Alle Befunde sprechen dafür, dass die Genera zu einem gemeinsamen höheren Taxon gehören, das sich unter anderem durch das Auftreten von Angular-Organen an Achseln dichopodial verzweigter Sproßsysteme auszeichnet. Alle fünf Genera treten nahezu zeitgleich im oberen Unterdevon auf. Bei gleicher Grundorganisation fällt die Variationsmöglichkeit in der Ausgestaltung und Determinierung der Angular-Organ auf. Bei *Anisophyton gothani* sind Angular-Organ nur an den Achseln der Hauptachsen ausgebildet. Sie wachsen zu «normal» verzweigten Seitenorganen aus. *Anisophyton potonieii* belegt, dass Angular-Organ im gesamten Sproßsystem auftreten können und als gestauchte oder juvenile Sproßsysteme an adulten Sprossen ausgebildet sein können. *Konioria* belegt, dass Angular-Organ als fertile Organ oder Organsysteme ausgebildet sein können. Dem Fossilbeleg nach handelt es sich hier um das plötzliche Auftreten eines neuen Organisationsplanes (übergeordnetes Taxon) mit schnell nachfolgenden Variationen (Entstehung untergeordneter Taxa).

Die Position des Angular-Organ im obersten Bereich der Achsel – bei *Crenaticaulis* ist der Leitbündelverlauf zum Angular-Organ anatomisch zu belegen – zeigen an, dass das Angular-Organ erst nach der tragenden Achsel angelegt wird. Die Basis eines Angular-Organ, das z. B. an der Achsel einer isotomen Gabelung steht, erstreckt sich symmetrisch auf beide Gabeläste. Dies zeigt an, dass das Angular-Organ in diesem Fall kein Tochterorgan eines der beiden Gabeläste sein kann. Wenn das Angular-Organ später als die tragende Gabelung/Achsel entsteht und kein Produkt eines der beiden Gabeläste ist, wie ist dann seine ontogenetische Entstehung zu erklären?

Die schlüssigste Erklärung ist, dass das Angular-Organ aus einem Rest des alten Apikalmeristems entsteht, der die Gabelung des Apex überdauert hat. Dies entspräche der Entstehung vergleichbarer Organe bei heute lebenden Pflanzen (z. B. *Selaginella*). Auch die weitere ontogenetische Entwicklung der Angular-Organ devonischer Pflanzen ist sehr ähnlich, die Organanlagen beginnen z. B. erst nach einer längeren Ruhephase auszuwachsen.

Die phylogenetische Entstehung der Angular-Organ liesse sich aus der Ontogenie ableiten, sie könnte als Hypermorphose gedeutet werden. Dazu wäre lediglich anzuneh-

men, dass das meristematische Gewebe eines Apex nach Anlage der Gabelung nicht mehr vollständig zu Dauergewebe ausdifferenziert wird, sondern dass ein Teil im meristematischen Zustand verbleibt und zur weiteren Organbildung fähig ist. Der neue Organisationsplan würde phylogenetisch direkt entstehen.

Die drei Beispiele zeigen, dass plötzliche grössere morphologische Änderungen des Bauplans auf sehr geringen Veränderungen der Ontogenese bzw. der Morphogenese beruhen könnten. Zwischenformen oder Zwischenstadien treten in diesen Fällen nicht auf.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- ROTHWELL, G. W. (1987): The role of development in plant phylogeny: A paleobotanical perspective. – Rev. Palaeobot. Palynol. 50, 97–114, Amsterdam.
- REMY, W., & HASS, H. (1986): Das Ur-Landpflanzen-Konzept – unter besonderer Berücksichtigung der Organisation altdevonischer Gametophyten. – *Argumenta Palaeobotanica* 7, 173–214, Münster.
- (1988): Neue Befunde zur Gestalt der Ur-Landpflanzen. – *Biologie in unserer Zeit* 18, 3, 77–80, Weinheim.

Manuskript erhalten und angenommen am 24. August 1988