

STUDIEN ÜBER DIE FERTILE REGION DER CYCADOPHYTEN AUS DEN LUNZER SCHICHTEN: MAKROSPOROPHYLLE

DURCHGEFÜHRT MIT UNTERSTÜTZUNG AUS
DEM ERTRÄGNISSE DER ERBSCHAFT TREITL

VON

DR. FRIDOLIN KRASSER

MIT 1 TAFEL

AUS DEN DENKSCHRIFTEN DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE, 97. BAND



WIEN 1919

AUS DER STAATSDRUCKEREI
IN KOMMISSION BEI ALFRED HÖLDER

UNIVERSITÄTSBUCHHÄNDLER
BUCHHÄNDLER DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

STUDIEN ÜBER DIE FERTILE REGION DER CYCADOPHYTEN AUS DEN LUNZER SCHICHTEN: MAKROSPOPHYLE

VON

DR. FRIDOLIN KRASSER

DURCHGEFÜHRT MIT UNTERSTÜTZUNG AUS DER ERBSCHAFT TREITL

MIT 1 TAFEL

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 8. MAI 1919

Vorwort.

In der Lunzer Flora finden sich in verschiedenen Entfaltungszuständen erhaltene ziemlich derbe, ungestielte, fiederschnittige Blätter von ungefähr rhombisch-elliptischem Umriß, die sich als Makrosporophylle erwiesen haben.

Stur hat sie in seinen Veröffentlichungen über die Lunzer Flora¹ nicht erwähnt, obzwar er sie ohne Zweifel gekannt hat. In der Literatur wurden sie zuerst von mir² gelegentlich sehr kurzer allgemeiner Bemerkungen über die Cycadophytenreste in der Lunzer Flora als *Cycadospadix* (ohne Abbildung) angeführt. Schuster hat ihrer in seiner Weltrichia-Arbeit³ gleichfalls gedacht, sie *Cycadospadix Krasseri* benannt und auch ein Belegstück aus der Münchner Sammlung abgebildet. Schließlich habe ich, der vorliegenden Abhandlung vorgreifend, im ersten Teile meiner Cycadophytenstudien in einer orientierenden Übersicht über sämtliche Typen der Reste aus der fertilen Region der Lunzer

¹ Stur, D. Geologie der Steiermark. Graz 1871. Die obertriadische Flora der Lunzer Schichten und des bituminösen Schiefers von Raibl (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, m.-n. Kl., Bd. CXI, Abt. I, Märzheft 1885). Die Lunzer (Lettenkohlen-) Flora in der »older mesozoic beds of coalfield of Eastern Virginia« (Verh. d. k. k. Geolog. Reichsanstalt in Wien 1888, Nr. 10, Juli).

² Krasser, F. Zur Kenntnis der fossilen Flora der Lunzer Schichten. (Jahrb. d. k. k. Geolog. Reichsanstalt in Wien, 1900, Bd. 59, 1. Heft, p. 114).

³ Schuster, J. Weltrichia und die Benettitales. (Kunigl. Svenska Vetenskapsakadem. Handl. Bd. 46, No. 11, 1911, p. 51 und 56; Taf. 5, Fig. 11).

Cycadophyten diese Reste als *Haitingeria Krasseri* (Schust.) g. n. als Zeugen einer neuen Gattung hingestellt und kurz gekennzeichnet.¹

Zweck der vorliegenden Abhandlung ist, die Makrosporophyllnatur der *Haitingeria* zu erweisen und ihre systematische Stellung zu begründen. Sonach ist es notwendig, diese Fossilien genau nach ihren äußeren morphologischen und, soweit es möglich ist, auch nach ihren mikroskopischen Merkmalen zu beschreiben, sowie sie eingehend mit den mehr oder minder ähnlichen Resten von anderen Fundstätten und aus verschiedenen Formationen zu vergleichen, was nicht ohne kritische Sichtung der bisher bekannt gewordenen als Cycadophyten-Makrosporophylle betrachteten Vorkommnisse geschehen kann.

A. *Haitingeria* F. Krasser.

Eine neue Gattung der Cycadophyten, begründet auf das Makrosporophyll.

I. Gattungsdiagnose und Übersicht über die Arten.

Haitingeria nov. gen.

Squamae crassae basi contracta sessiles ovato-lanceolatae, laciniatae; lacinae rigidae vel flexuosae, arrectae, margine solido, e basi apicem versus angustatae, apice rotundato; ovula vel semina obtuse-conica marginibus laciniarum affixis, copiosa.

Species typica *Haitingeria Krasseri* (Schust.) Krasser.

Locus classicus: Pramelreith prope Lunz in Austriae germanicae provincia Austria inferiori.

Enumeratio specierum adhuc detectarum:

1. *Haitingeria Krasseri* (Schust.) F. Krasser.

1916. Akad. Anzeiger der kais. Akad. der Wissensch. in Wien, m.-n. Kl., Sitzung vom 14. Dezember.

1917. Denkschriften m.-n. Kl., 94. Bd., S. 490, 532, 549.

Synonyma:

1909. *Cycadospadix* sp., F. Krasser: Zur Kenntnis der fossilen Flora der Lunzer Schichten (Jahrb. der k. k. Geolog. Reichsanstalt in Wien, 1909, Bd. 59, pag. 114).

1911. *Cycadospadix Krasseri* J. Schuster: Weltrichia und die Benettiales (Kungl. Svenska Vetenskapsakadem. Handl., Bd. 46, No. 11, pag. 51 et 56; tab. 5, fig. 11).

Distributio geographica: Pramelreith prope Lunz in stratis formationis Trias nominatis »Lunzer-schichten«.

2. *Haitingeria Zeilleri*, F. Krasser n. sp.

1886. ? *carpophylles de Cycadées*, R. Zeiller: Note sur les empreintes végétales recueillies par M. Jourdy au Tonkin (Bull. soc. Geol. Fr., 3e sér., T. 14, 1886, pag. 461 et tab. 25, fig. 5).

1902 et 1903. R. Zeiller: Flore fossile des gîtes de charbon de Tonkin. Paris 1902: Atlas (tab. 50, fig. 20, 20 a), 1903: Texte (pag. 225, 226).

Distributio geographica: Tonkin in stratis formationis Trias dictae Indiae sinensis.

¹ Krasser, F. Sitzung der m.-n. Kl. vom 14. Dezember 1916. Akad. Anzeiger Nr. 27: b) Makrosporophylle. *Haitingeria Krasseri* (Schust.) g. n. Fiederschnittige sitzende Schuppenblätter mit langen Abschnitten, deren Ränder mit Samenknochen besetzt sind (p. 1 des Sonderabdruckes).

Ferner die Abhandlung selbst:

Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten: Mikrosporophylle und männliche Zapfen, Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, m.-n. Kl. 94. Bd., p. 490, 532, 549.

3. *Haitingeria rajmahalensis* (Wieland) F. Krasser.

1877. *Inflorescenz or fructification of Cycadeous plants*, O. Feistmantel; Jurassic (Liassic) flora of the Rajmahal group in the Rajmahal hills (*Palaeontologia indica*: ser. II (2), pag. 79; tab. 39, fig. 5, 5 a et tabulae explicato!)

Synonym:

1911. *Williamsonia ? rajmahalensis* G. R. Wieland: On the Williamsonian tribe (*Americ. Journ. of sci.* vol. 32, Decb. 1911, pag. 461, fig. 17 d.

Distributio geographica: In stratis Rajmahalgroup formationis Lias dictae Indiae orientalis.

Die Gattung *Haitingeria* habe ich zu Ehren meines Freundes Ludwig Haitinger des Miterfinders des Gasglühlichtes so genannt.

II. *Haitingeria Krasseri* (Schust.).

Inhaltsübersicht:

1. Äußere Morphologie.
2. Innere Morphologie (Histologische Beobachtungen).
3. Morphologische Deutung.

Es liegt mir eine Anzahl von Abdrücken vor, sowohl aus dem Museum der Geologischen Reichsanstalt in Wien, als aus der Phytopaläontologischen Sammlung des Joanneums in Graz, sowie aus der Sammlung des Geologischen Institutes der deutschen Karl Ferdinands-Universität in Prag. Hiezu kommt noch die von Schuster¹ mitgeteilte Abbildung des von ihm *Cycadospadix Krasseri* genannten Restes aus der Münchener Sammlung von Lunzer Pflanzen.

Die verschiedenen Handstücke ergänzen einander in wünschenswerter Weise, so daß sowohl über die Formverhältnisse, die Knospenlage (Vernation) und den Leitbündelverlauf (Venatio, Nervatur, Aderung), Konsistenz der Spreite, Form, Anzahl, Anheftungsweise und Stellung der Samenknospen (respektive Samen) Klarheit herrscht.

I. Äußere Morphologie.

(Tafel I, Figuren 1 bis 7).

Beschreibung der Belegstücke zur Feststellung der Merkmale: Gestalt und Konsistenz, Umriß, Randentwicklung, die Fiederabschnitte. Samenknospen und Samen, Anordnung und Gestalt. Vernation. Leitbündelverlauf.

Betrachten wir zuerst die im vorhergehenden erwähnte Schuster'sche Abbildung.¹ Sie kommt besonders der auf unserer Tafel in Figur 6 und 7 abgebildeten Resten sehr nahe, da sie einen Erhaltungszustand darstellt, welcher die Länge und Form der Spitze des Sporophylls und der Fiederabschnitte zeigt. Schuster hat den Rest nicht näher beschrieben, sondern begnügt sich mit der zitierten Abbildung und folgender Bemerkung: »In den älteren triassischen Schichten findet man nur laubblattähnliche *Cycas*-Sporophylle; solche sind schon im unteren Keuper, namentlich in den pflanzenführenden Kohlen von Lunz sehr häufig (Taf. 5, Fig. 11). In den Sammlungen von Würzburg und München sind gut erhaltene Reste davon vorhanden, die *Cycadospadix Krasseri* genannt seien. Sie sind an den ziemlich langen Fiederrudimenten sehr leicht kenntlich«.

Wenn wir die Reihe der auf unserer Tafel abgebildeten Stücke überblicken, so können wir feststellen, daß alle erkennen lassen eine tief fiederschnittige Spreite mit breiter Basis. Die Spreite gliedert sich in ein fast dreieckiges oder besser gesagt spitz-pentagonales Mittelfeld, bis zu dessen Rand die Einschnitte reichen, und die fiederschnittigen Randteile. Der Vergleich der Abbildungen ergibt, daß die

¹ Schuster, J. Weltrichia, I. c., Taf. 5, Fig. 11.

Spreite unpaarig fiederschnittig ist (Fig. 1, 6, 7), da sie von einem terminalen Fiederabschnitt gekrönt wird, gegen welchen hin vom Spreitengrunde aus sich ein breites Band dicht gestellter Leitbündel hinzieht (Fig. 2 rechts, 3). Die Fiederabschnitte sind im übrigen gegenständig, regelmäßig aus breiter Basis gegen ihre Spitze verschmälert und eingekrümmt, daher ihre Spitze meist im Gestein verborgen. Die Anzahl der Fiederabschnitte dürfte beiderseits vom terminalen Abschnitte, nach den verschiedenen vorliegenden Abdrücken zu urteilen, 5 bis 7 betragen. Die Beschaffenheit der Kohlebeläge deutet auf eine derbe, etwa knorpelige, aber keinesfalls holzige Beschaffenheit der Spreite hin.

Von besonderer Wichtigkeit ist das in Figur 2 unserer Tafel abgebildete Handstück, welches sich in der Sammlung von Lunzer Pflanzen des Geologischen Museums der deutschen Universität in Prag befindet, seinerzeit von Haberfellner erworben.¹ Es zeigt zufällig nebeneinander die Abdrücke eines ausgebreiteten und eines noch im Vernationsstadium befindlichen Makroskophylls, außerdem noch in sehr guter Erhaltung die Nervatur an dem ausgebreiteten Makrosporophyll.

Im Zustande der Vernation sind nach diesem Belegstücke die *Haitingeria*-Makrosporophylle dütenförmig gedreht, das heißt, sie sind derart gerollt, daß die Fiederabschnitte der einen Blatthälfte auf der Oberfläche in aufsteigender Schraubenlinie liegen. Ob der terminale Fiederabschnitt in der Knospenlage etwa eingeschlagen² oder gedreht ist, läßt sich nicht sagen, da der einzige vorliegende Abdruck in dieser Beziehung leider unvollständig ist, denn er läßt nur drei mittlere Fiederabschnitte erkennen. Letztere zeigen einen schwierigen Rand und sind in der Spitzenpartie vollkommen erhalten, so daß man die Verjüngung der einzelnen Abschnitte gegen ihr terminales Ende sehr hübsch beobachten kann. Die Abgangsstelle der Abschnitte vom Mittelfelde liegt im Gestein.

Über die Lage, Form und Zahl der Samenknospen orientiert das Belegstück der Grazer Sammlung, welches ich, als ich es 1901 entdeckte, *Cycadospadix Marktanneri*³ nom. mus. nannte. Es zeigt die rechtsseitigen Fiederabschnitte ausgebreitet und daran zahlreiche randständige kegelförmige Gebilde (Fig. 1), welche namentlich auf den mittleren Fiedern gut hervortreten. Man erhält den Eindruck, daß jedes einzelne Gebilde in einer Einsenkung steht, respektive am Grunde von einem Wulst umgeben ist. Das spricht für die Deutung als Samenknospe. Bedauerlicherweise ist das Fossil ziemlich stark mazeriert und zerdrückt. Da es sich nur um Samenknospen handeln kann, ergibt sich aus den übrigen Belegstücken, mit Samen und Samennarben. Insbesondere sei zunächst hingewiesen auf die Belegstücke, welche in den Figuren 5 und 7 dargestellt sind, wo in der Richtung der Pfeile die Grübchen (Einsenkungen) zu erkennen sind; ferner auf Fig. 6a und 6b, welche ein und dasselbe Objekt in verschiedener Beleuchtung (in verschieden auffallendem Licht) darstellen. In Fig. 6b erblickt man (geringfügig vergrößert) hinter den in die Matrix eingeritzten Ringelchen am terminalen Abschnitt die mit einem Wall versehenen Grübchen, während in Fig. 6a durch die gewählte Beleuchtung die Grübchen im Fiederabschnitt samt der anschließenden Einsenkung in der Matrix plastisch erscheinen und so den Hohldruck, der durch die Samen entstand, plastisch vor Augen führen. Man ersieht daraus die eiförmige Gestalt der Samen, welche in einigen Exemplaren auch in isoliertem Zustande (Fig. 6b bei x) neben dem Karpophyll liegen und noch ansitzend (Fig. 6b bei xx) erhalten sind. Nach den scharfen Hohl drucken zu urteilen, besaßen die Samen eine derbe Samenschale. Über die durch die Figuren 2 (rechts), 3, 4 und 5 sei noch folgendes angemerkt. In Fig. 2 rechts erblicken wir auf den ausgebreiteten Fiederabschnitten an den Rändern nur die Anheftungsstellen der Samen, in Fig. 3 an den rechtsseitigen Fiederabschnitten etliche deutlich umrandete ovale Gebilde von furchiger Oberfläche,

¹ Ich bin sowohl dem früheren Vorstände des Geologischen Museums der Deutschen Universität in Prag, Herrn Hofrat Dr. Gustav von Laube, als auch dem gegenwärtigen Vorstände Herrn Prof. Dr. Franz Wähner zu besonderem Danke verpflichtet und erlaube mir denselben auch an dieser Stelle zum Ausdrucke zu bringen.

² Das ist bei gewissen Cycasarten mit ungefederten Makrosporophyllen der Fall, siehe Hortus Malabaricus 3. Tab. 17.

³ Dem verdienten Custos der Phytopaläontologischen Abteilung des Joanneums in Graz, meinem verehrten Freunde Dr. Gottlieb von Marktanner-Turneretscher zu Ehren so genannt. Seiner Güte verdanke ich auch die Photographie dieses Belegstückes.

vermutlich geschrumpfte Samenknospen oder unreife Samen; ähnliches auch in Fig. 4 und 5 (in beiden Figuren besonders die rechtsseitigen Fiederabschnitte). Die linksseitigen Fiederabschnitte in Fig. 4 zeigen die Ränder vollbesetzt mit Gebilden, die nur als Samen gedeutet werden können. Letztere erscheinen zugespitzt und stehen der Form nach vollständig in Einklang mit dem Bilde, welches durch die plastische Darstellung der Hohl Drucke in Fig. 6a, welche von Samen in Profilstellung herühren, gewonnen wurde, und mit den positiven Hohl drucken in Fig. 6.

Wir ersehen aus all dem, daß die kleinen Samen von Lunz eiförmige Gestalt besitzen, an der Spitze genabelt sind, mit der breiten Basis an einem umwallten Grübchen saßen und an beiden Rändern der Fiederabschnitte dicht nebeneinander gestellt sind.¹ Wie man leicht Fig. 4 und 6 entnehmen kann, sind die Samen senkrecht auf die Breitseite der Fiederabschnitte gestellt. Sie sitzen also entweder auf der Außenseite oder auf der Innenseite. Es läßt sich nach dem mir vorliegenden Materiale kaum mit Sicherheit entscheiden, auf welcher Seite des Makrosporophylles die Makrosporangien, respektive Samen angeheftet sind, weil ausschließlich von der Achse losgelöste Sporophylle erhalten sind. Auch das noch eingedrehte Sporophyll (Fig. 2 links) sichert die Entscheidung nicht. Es weist einen verdickten Rand der Abschnitte auf und läßt keine Samenknospen erkennen, so daß man wohl annehmen darf, daß sie auf der Innenseite der Abschnitte stehen. Damit ist aber nichts über die morphologische Qualität dieser Innenseite gesagt, denn sie kann sowohl die morphologische Oberseite als auch die morphologische Unterseite sein.

Wenn es erlaubt ist, aus der Einrollungsweise der einzelnen Fiedern des Makrosporophylls von *Cycas revoluta* einen Schluß zu ziehen, so käme man zu dem Ergebnis, daß die Samenknospe auf der morphologischen Unterseite stehen. Denn, wie in einem späteren Abschnitt erörtert werden wird, es rollen sich die Fiedern von *Cycas revoluta* durch verstärktes Wachstum der der Abstammungsachse zugewendeten Seite, also der morphologischen Oberseite ein. Betrachtet man aber die Insertion und Drehung der breiten ungefiederten Makrosporophylle verschiedener Cycasarten bei van Reede tot Draakenstein im Hortus Malabaricus III, Taf. 16, und in Miquel's Monographia Cycadearum, Taf. 2, so kann man auch zu der Vorstellung gelangen, daß die morphologische Oberseite die Samenknospen trägt. Man beobachtet nämlich in der Blütenknospe nach der Horizontalprojektion eine im entgegengesetzten Sinne der Uhrzeigerbewegung ansteigende Schraubenlinie als Insertionslinie der Makrosporophylle und eine Drehung letzterer in gleichem Sinne. Würde sich das einzelne Sporophyll im Sinne dieser Orientierung zu einer Düte eindrehen, so wäre die Außenseite, welche der morphologischen Unterseite entspricht, die im Wachstum geförderte Seite, die der Achse zugewendete Seite (die morphologische Oberseite) aber die Innenseite der Düte. Übertragen wir diese Vorstellung auf das die Samenknospen tragende fiederschnittige Sporophyll von Lunz, so stünden die Samenknospen auf der morphologischen Oberseite, da wir an dem eingedrehten Sporophyll in der Außenseite die morphologische Unterseite erkennen. Zur gleichen Vorstellung gelangen wir, wenn die Insertionslinie der Makrosporophylle in der Horizontalprojektion im Sinne des Uhrzeigers verlaufen würde.

Die Nervationsverhältnisse, der Leitbündelverlauf, sind besonders deutlich an den in Fig. 2 und 3, aber auch in Fig. 6 dargestellten Stücken zu erkennen. In Fig. 2 rechts sehen wir vom Blattgrunde bis zur Spitze die Breite in einer breiten Mittelpartie von dicht gestellten, anscheinend parallelen zarten Längsnerven durchzogen. Sie erweisen sich jedoch bei näherer Betrachtung als die Äste von Gabelnerven. Rechts und links von der Mittelpartie steigen die Nerven gegen die Fiederabschnitte hin

¹ Bei Betrachtung der Abbildung 3 unserer Tafel könnte sich ohne Kenntnis des Handstückes die Ansicht aufdrängen, es säßen auch auf der Spreite selbst in der basalen Region Samenknospen, respektive Samen. Diese Ansicht wäre unrichtig, denn die in der Photographie Samenabdrücken ähnlichen Gebilde sind nichts anderes als Luftblasen in der dünnen Leimlösung, mit welcher das Fossil vor Jahren überstrichen wurde. Auch an dem durch Fig. 7 repräsentierten Belegstück, welches ein sehr zerdrücktes Makrosporophyll darstellt, erscheinen mehrere Gebilde auf der Spreite, die an Samen erinnern können. Möglicherweise handelt es sich hier um unter der Spreite liegende Samen, die beim Einschlusse des durch Mazeration erweichten Objektes bei der Sedimentation in die Spreite eingedrückt wurden und so die Höckerbildungen verursachen.

divergierend auf, und man erkennt, daß die zart längsstreifig erscheinenden Fiederabschnitte gleichfalls von langen Gabelästen durchzogen sind, welche in den der Blattspitze näheren Abschnitten sich von den Leitbündeln der Mittelpartie ableiten, in den mittleren und unteren jedoch von den oben bezeichneten konvergierenden seitlichen Leitbündeln. Anastomosen scheinen nicht oder doch nur höchst spärlich vorzukommen. Fig. 2 und 6 bestätigen diese Ausführungen. Da die Fiederabschnitte nicht vollkommen erhalten sind, nämlich die Enden auf den vorliegenden Stücken mit deutlicher Nervatur fehlen, so läßt sich über die Randversicherung der Fiederabschnitte nichts aussagen.

2. Innere Morphologie. (Histologische Beobachtungen.)

Tafel I, Fig. 8 und 9 (Vergrößerung 100).

Wie schon früher bemerkt, besitzt das Makrosporophyll, nach dem Kohlebelag zu urteilen, knorpelige Konsistenz. Die basale Partie des Mittelfeldes ist im Vergleich zur übrigen Spreite kräftiger entwickelt. Da überdies in der zentralen Partie des Mittelfeldes reichlich Leitbündel verlaufen, war von vornherein ein gewisser Polymorphismus in der Histologie des Kohlebelages zu erwarten. Diese Erwartung wurde in der Tat durch das Ergebnis der mikroskopischen Untersuchung bestätigt.

Fig. 8 und 9 stellen in 100facher Vergrößerung verschiedene Partien aus dem mit Hilfe von Schulze'scher Mischung nach tagelanger Einwirkung (bei Zimmertemperatur) und darauf folgender kurzer Behandlung mit Ammoniak gewonnenem Mazerationspräparate dar.¹

Ein Blick auf diese beiden Figuren lehrt uns, daß wir dünnwandige und dickwandige Elemente zu unterscheiden haben und daß außerdem auch Spaltöffnungen vorhanden sind. Von den Schließzellen des Spaltöffnungsapparates abgesehen, sind alle Elemente polygonal. Unter den dünnwandigen Zellen sind gleichseitige und gestreckte Zellen vorhanden. Sie besitzen einen geradlinigen Kontur. Wellenförmig konturierte Zellen fanden sich nicht vor. Die Wände sind oft deutlich feinporös, was besonders bei Betrachtung der Bilder mit der Lupe wahrnehmbar wird. Die gestreckten Elemente sind in der Gestalt unregelmäßiger und zum Teil auch von größeren Dimensionen als die ungestreckten. Die dickwandigen Elemente sind teils in Gruppen, teils als Gewebe entwickelt. Unter den regelmäßigen einwandigen Zellen machen manche den Eindruck von Papillen. Die Schließzellen sind sehr klein.

Da unter den rezenten Makrosporophyllen einzig und allein die Gattung *Cycas* in Betracht kommt, möge an dieser Stelle gleich das Nötige für den histologischen Vergleich angemerkt sein. Im übrigen sei auch auf die Bemerkungen zur Histologie von *Cloughtonia* im Kapitel B unter 1. hingewiesen.

Über die Anatomie des Makrosporophylls von *Cycas* ist in der Literatur nur sehr wenig zu finden. Die Angaben und Abbildungen beziehen sich im wesentlichen nur auf den Verlauf und die Beschaffenheit der Gefäßbündel. Die betreffenden Untersuchungen von Hugo v. Mohl² wurden unternommen, um die Blattnatur der »*Spadix*« zu erweisen. Auch van Tigham³ beschränkt sich auf diese Frage, ohne in eine histologische Charakteristik des ganzen Organes näher einzugehen. Bei Mohl findet sich l. c. Seite 208 nur die Bemerkung: Das Zellgewebe des *Spadix* besteht aus dünnwandigen, parenchymatischen, etwas verlängerten Zellen, welche in ihrer Bildung nichts Auffallendes besitzen.

Eine genaue Darstellung der Histologie des Makrosporophylls habe ich in der Literatur vergeblich gesucht, denn auch die Untersuchungen von Worsdell⁴ über die Sporophylle der Cycadeen bezieht

¹ Wegen der Mazerationsmethode verweise ich auf meine Abhandlung über die Lunzer Mikrosporophylle, Denkschrift. Akad. der Wissensch., Wien, m.-n. Kl., 94 Bd., p. 499 ff. Dasselbst alle wichtige einschlägige Literatur.

² Mohl, H. v.: Über den Bau des Cycadeenstammes. Aus den Abhandl. der k. bayr. Akad. d. Wissensch. 1832, umgearbeitet in den »Vermischten botanischen Schriften« (Tübingen, 1845), p. 207.

³ Tiegham, Ph. van: Anatomie comparée de la Fleur femelle et du fruit des Cycadées, des conifères et des Crétacées. Ann. sci. nat. Ser. 5, T. 10, 1869, p. 270.

⁴ Worsdell, W. C.: Ann. of Botany, Vol. 12, June 1898, p. 211 bis 215.

sich auf das Gefäßbündelsystem, während die Untersuchungen von M. C. Stopes¹ über die Fortpflanzungsorgane der Cycadeen den Samenknospen und Samen gelten. Nicht einmal über die Epidermis des Cycasmakrosporophylls habe ich in der Literatur Angaben vorgefunden. Hingegen ist die Epidermis der Laubblätter von verschiedenen Autoren (Bornemann, G. Kraus, Mahlert, Nestler) beschrieben worden, zuletzt von H. Hamshaw Thomas und N. Bancroft.² Die Blattepidermis zeigt, wie schon Bornemann festgestellt hat, verschiedene Bautypen nach der Gestalt und Orientierung der Epidermiszellen und dem Bau des Spaltöffnungsapparates. Es ist unbekannt, ob dies auch für die Makrosporophylle gilt. Bei *Cycas revoluta* finde ich, daß die Epidermis bei Trophophyll und Makrosporophyll denselben Bau zeigt, nur die reichliche Behaarung (Wollhaare) tritt bei letzteren hinzu.³

Wegen des Vergleiches mit der *Haitingeria* von Lunz genügt es, darauf hinzuweisen, daß bei der letzteren die Behaarung fehlt, daß der Polymorphismus augenscheinlich reichlicher auftritt, was wohl mit dem an Masse (gegenüber dem *Cycas*-Makrosporophyll) zurücktretenden Grundgewebe und dementsprechend in den Vordergrund tretenden Stranggewebe (Leitbündel) zusammenhängt. Anpassungsformen des Hauptgewebes an das Stranggewebe ergeben sich damit von selbst. Die Epidermiszellen tragen in beiden Fällen in der Oberflächenansicht wesentlich denselben Charakter, jedoch ihre Dimensionen überragen bei *Haitingeria Krasseri* erheblich die Zellgrößen von *Cycas revoluta*.

3. Morphologische Deutung.

- a) Allgemeine Erwägungen.
- b) Das Makrosporophyll von *Cycas*, *Dioon* und *Stangeria*.
- c) Die Schuppenregion des Cycadineenstammes. Hoch- und Niederblätter und die Schuppenblätter der fossilen Cycadophyten.
- d) Bemerkungen über die Aphlebien der Farne.

a) Allgemeine Erwägungen.

Bei der morphologischen Deutung der als *Haitingeria Krasseri* (Schust.) bezeichneten Fossile mußten, da sie sich bisher nicht im Zusammenhange mit anderen Organen, sondern in abgelöstem Zustande (abgefallen) im Gesteine vorfanden, morphologisch verschiedenartige Gebilde in Betracht gezogen werden.

Eine Überlegung lehrt, daß es sich zunächst entweder um Blätter- oder um Flachsprosse handeln kann. Da die Vernation (Fig. 2) beobachtet wurde, fiel die Betrachtung als Flachsproß weg. Nun war zu entscheiden, ob Trophophylle oder Sporophylle vorliegen. Da an einzelnen Belegstücken Gebilde zu erkennen sind, die mit gutem Grunde als Samenknospen oder Samen zu erkennen sind, betrachtet werden müssen, womit auch die Beobachtung ihrer Ablösungsarben und Hohldrucke im Einklang steht, so fiel die Entscheidung zugunsten der Wertung als Makrosporophylle, respektive Karpophylle aus.

Als einziges rezentes Vergleichsobjekt bot sich somit lediglich das Makrosporophyll von *Cycas*, von den alten Morphologen als »*Spadix*« bezeichnet. Da ein näheres Studium der Literatur ergab, daß sich bei *Cycas* auch Übergangsformen zwischen den verschiedenen Kategorien der Blattbildungen in der fertilen Region ausbilden, war es schon des näheren Vergleiches halber geboten, die schuppigen Nieder-, beziehungsweise Hochblätter von *Cycas* sowie ähnliche fossile Vorkommnisse in Betracht zu ziehen, die gewöhnlich als *Cycadolepis Sap.* bezeichnet werden.

In diesem Zusammenhange soll dann auch auf die nebenblattartigen Gebilde und Aphlebien der Farne reflektiert werden.

¹ Stopes, M. C.: Flora. Bd. 93, 1904.

² Thomas, H. Hamshaw and N. Bancroft: On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds. Transactions Linn. Soc. London, Botany, Vol. 8, Part 5 (Decb. 1913), p. 160. Dasselbst genaue Zitate.

³ Nach Thomas (l. c. 162) zeigen Jugendstadien der Laubblätter von *Cycas circinalis* und *revoluta* die Narben von Haaren.

b) Das Makrosporophyll von *Cycas* und die ihm am nächsten kommenden anderer Cycadineae.

Das Makrosporophyll von *Cycas* ist stets bedeutend kleiner als das Laubblatt. Es ist stets aufrecht, sowie gestielt, und daher sind zu unterscheiden der Stiel und die Spreite.

Die Spreite ist sehr flach, entweder fiederlappig oder gezähnt, niemals, wie es scheint, ganzrandig. Sie ist bei den verschiedenen Arten bald breiter, bald schmaler, oft in eine verlängerte Spitze von verschiedener Beschaffenheit ausgezogen, der Form nach lanzettlich. Eigenartig sind die Makrosporophylle von *Cycas Siamensis*,¹ denn hier sehen wir die vom Grunde aus breite Spreite nur in der Mitte fiederschnittig, während an der Spitze ein breiter Endlappen steht, der abgestutzt erscheint, einen undeutlich zahnigen Rand besitzt und in einen medianen scharf abgesetzten Zahnfortsatz ausläuft.

Am Stiele sitzen in Einschnitten die Samenknospen (Makrosporangien) entweder in mehreren Paaren oder (bei *C. Normanbyana*) nur ein Paar. Die Samenknospen stehen, wie fast allgemein angenommen wird, je an Stelle eines Fiederblättchens, doch fehlen noch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen. Der Wall, der die Samenknospen an ihrer Basis außen umgibt, wird von Goebel² nicht, wie dies von manchen Autoren geschehen ist, als ein rudimentäres Fiederblättchen, sondern als eine nachträglich entstandene Wucherung aufgefaßt.

Unter den übrigen rezenten Cycadinae kommen die Zapfenschuppen der Gattung *Dioon* in der Form der Makrosporophylle *Cycas* am nächsten, denn sie sind ebenfalls flach und zeigen eine Spreitenanlage sowie an der Basis je eine (zuweilen wohl auch zwei) rudimentär gebliebene Fiedern.³ Die Abbildung von *Dioon edule* in Goebel's Organographie, Fig. 465, stellt diese Verhältnisse sehr klar dar und zeigt auch die beträchtliche Aufschwellung des Sporophylls unterhalb der einzelnen Samenknospen. Ebenfalls eine ganzrandige Spreite und ähnliche Verhältnisse zeigt die Abbildung nach Miquel von *Encephalartos Preissii* bei Eichler (l. c. Fig. 7 E). Bemerkenswert ist dann noch *Encephalartos villosus* Lem., bei welcher Art die Makrosporophylle an der Zapfenspitze Übergänge zu einem gefiederten Blatt aufweisen.⁴ Fiederblättchen sind endlich, wie Goebel entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat, die »Hörner« auf den im fertigen Zustande schildförmigen Schuppen von *Ceratozamia*, welche im Jugendzustande flach sind und kaum die Andeutung eines Stieles besitzen.

Ohne eine Spur von Fiedern, aber in der Form der Spreite *Dioon* und somit auch *Cycas* am nächsten stehend, sind die Makrosporophylle von *Stangeria*,⁵ jenem alten Cycadineentypus, der noch die gewellten Epidermiszellen nach Art der Farne besitzt und ursprünglich auch als Farn beschrieben worden war. Ich sah im Herbar des Hofmuseums die weiblichen Zapfen von *Stangeria paradoxa* Moore an einem Exemplar aus Natal. Die verkehrt-herzförmige Spreite der gekniet-breitgestielten, zu einem kegelförmigen Zapfen (von etwa 10 cm Länge mit ungefähr sieben Parastichen) vereinigten Makrosporophylle, welche am Grunde holzig verdickt, im übrigen pergamentartig und behaart erscheinen, ist am Rande fein gezähnt, sie wird von zahlreichen Längsrünzeln durchzogen, welche wohl durch die Eintrocknung des Mesophylls entstanden sind. Die Rünzeln folgen dem Stranggewebe, denn sie erweisen sich bei näherer Betrachtung als gabelig, völlig entsprechend dem Verlauf der Leitbündel, wie in Worsdell⁶ abgebildet hat.

¹ Abbildung siehe bei Stopes, M. C.: Fortpflanzungsorgane der Cycadeen. Flora. Bd. 93 (1904), p. 448; Fig. 12.

² Goebel, K.: Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901, p. 691.

³ Goebel ibid.

⁴ Thiselton Dyer, W. T.: Morpholog. Notes 3. Ann. of Botany. Vol. 15, Nr. 59, p. 548/550, Tab. 30, Fig. 1. — Auch bei Wieland, Americ. foss. Cycads, Fig. 135 auf p. 231, reproduziert.

⁵ Erwähnenswert ist, daß die Makrosporophylle von *Bowenia* dem Typus *Zamia* am nächsten stehen.

⁶ Worsdell, W. C.: The vascular structure of the sporophylls of the Cycadeaceae. Ann. of Botany. Vol. 12. June 1898, Tab. 17, Fig. 5.

Die inhaltsreiche Abhandlung von A. Braun über die Gymnospermie der Cycadeen,¹ welche auf zahlreichen Beobachtungen basiert, behandelt auch die Vernation der Laubblätter (l. c. S. 326—329) eingehend, über die Vernation der Makrosporophylle von *Cycas* scheinen indes nähere Angaben zu fehlen. Braun (l. c. S. 349) sagt hierüber nur: Der Büschel der Fruchtblätter ist unzweifelhaft terminal, das heißt, er gehört der Achse des Stammes an und vertritt die Stelle einer Laubkrone, indem ihm in ähnlicher Weise wie dieser eine Periode von Niederblättern vorausgeht, von denen die innersten länger gestreckten allmählich der Fruchtblattbildung sich nähern. Anfangs schließen die Fruchtblätter zusammen und bilden einen dichten Kopf, später schlagen sie sich rosettenartig auseinander.² In der Höhle, welche die noch zusammengeneigten Fruchtblätter bilden, erscheint als fortgesetzte Entwicklung der Stammspitze bereits eine niedergedrückte kugelige Niederblattknospe, deren äußere Niederblätter nach Rheedé's Darstellung an der Spitze kleine, an verkümmerte Blattspreiten erinnernde Anhänge zeigen.³ Durch diese Knospe wird die Bildung einer neuen, dem Zentrum der weiblichen Blüte entsprossenden Laubkrone eingeleitet.

Bei Eichler⁴ und bei Lotsy⁵ ist die Vernation der Cycassporophylle nicht berücksichtigt. Es scheint, daß alle uns hier interessierenden Angaben der späteren Literatur aus der Braun'schen Arbeit entlehnt sind, somit eigentlich in der Hauptsache auf die von Braun zitierten Beobachtungen Rheedé van Draakenstein's zurückgehen, auf welche vor Braun bereits Hugo v. Mohl⁶ aufmerksam gemacht hatte, als er die von Robert Brown zuerst ausgesprochene Ansicht von der Blattnatur des Cycasspadix anatomisch begründete.

In der phytopaläontologischen Literatur wird den morphologischen Verhältnissen der rezenten *Cycadinae*, abgesehen von G. R. Wieland,⁷ schon von Schimper,⁸ Saporta,⁹ Renault¹⁰ und Seward¹¹ volle Beachtung gewidmet. Bieten jedoch kaum etwas Neues und sind bei Wieland vollkommen berücksichtigt, der wieder von Lotsy vollständig ausgeschöpft wird. Die Angaben über die Makrosporophylle von *Cycas* gehen in ihren Werken nicht über die alten Beobachtungen hinaus. Selbst Wieland berichtet über die Makrosporophylle der rezenten *Cycadinae* kaum mehr als das in Eichler's Bearbeitung Festgelegte. So sind wir denn auf neu anzustellende Beobachtungen und die Auswertung von Abbildungen der *Cycas*-Makrosporophylle angewiesen.

Originalabbildungen bieten Sachs,¹² Luerssen,¹³ Reinke,¹⁴ Saporta¹⁵ und Wettstein.¹⁶ Im übrigen genügen für die Makrosporophylle der *Cycas*arten und übrigen *Cycadinae* für unsere Betrachtungen

¹ Braun, A.: Die Gymnospermie der Cycadeen. Monatschr. der Akad. der Wissensch. in Berlin für 1875 (Berlin, 1876).

² An dieser Stelle zitiert Braun den Hortus Malabaricus 3, Taf. 16—19. Ich konnte dieses kostbare Werk in der kais. Fideikommissbibliothek in Wien einsehen.

³ Siehe Hortus Malabaricus, Taf. 17.

⁴ Eichler, A. W.: Cycadaceae. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. II, 1.

⁵ Lotsy, J. P.: Vorträge über Botan. Stammesgeschichte, Bd. 2 (Jena 1909).

⁶ Mohl, H. v., Vermischte botan. Schriften, Abb. 13, p. 20.

⁷ Wieland, G. R.: American fossil *Cycads*, Washington 1906.

⁸ Schimper, W. Ph.: Traité de Paléontologie végétale, 2 (Paris 1870—1872). — Paläophytologie, p. 211 ff.

⁹ Saporta, G. de: Plantes jurassiques 2 und 4.

¹⁰ Renault, B.: Cours de Botanique foss. 1, p. 35 squ.

¹¹ Seward, A. C.: The Wealden Flora 2 (London 1895).

¹² Sachs, J.: Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., Fig. 314.

¹³ Luerssen, Chr.: Handbuch der System. Botanik, 2 (Leipzig 1882), p. 34, Fig. 14, Fruchtblatt, p. 35, Fig. 15, Gipfel der blühenden weiblichen Pflanze von *C. revoluta* Thbg.

¹⁴ Reinke, I.: Lehrbuch der allg. Botanik (Berlin 1888), p. 376. Fig. 260, *C. revoluta*.

¹⁵ Saporta, l. c. 2, Tab. 2 (72), Fig. 3, *C. revoluta*. Fig. 2 wird bei Saporta nicht bezeichnet, stellt aber *C. circinalis* dar und nicht, wie in den Reproduktionen dieser Figur bei Renault, Cours 1, Tab. 2, Fig. 7, und bei Schimper, Atlas zum Traité, Tab. 72, Fig. 17, erklärt wird, *C. revoluta*.

¹⁶ Wettstein, R. v.: Handbuch der system. Botanik, 2. Aufl., 1. Hälfte, Wien 1910, p. 380, Abb. 252, Fig. 1; *C. revoluta*, Fig. 2; *C. circinalis*. Von besonderem Interesse sind hier auch die Abbildungen der Makrosporophylle tragenden Stammspitze von *C. revoluta* nach Photographien von Campbell.

die Darstellungen der Fig. 7 in Eichler's *Cycadaceae* (l. c. S. 14), die bekanntlich auch in Wieland's *American fossil Cycads* (S. 217, Fig. 126) allein zur Illustration dieser Verhältnisse verwendet werden.

Es wird sich empfehlen, ehe wir daran gehen, die Vernationsform der Makrosporophylle von *Cycas* festzusetzen, die Vernationsformen der Laubblätter der *Cycadinae* zu betrachten. Sie ist bereits in Braun's Abhandlung beleuchtet¹ und für *Cycas*, wie dieser Autor bemerkt, schon von Rheede² beschrieben und abgebildet worden. Am kürzesten und übersichtlichsten hat Eichler³ die Verhältnisse dargestellt. Es gilt folgendes:

1. Primäre und secundäre Abschnitte eingekrümmt: *Bowenia*.
2. Rhachis gerade, Fiedern eingerollt: *Cycas*.
3. Rhachis eingebogen oder schwach gerollt, Fiedern gerade: *Stangeria* (Fiedern scharf eingeschlagen), *Zamia*,⁴ *Ceratozamia*, *Dioon*.
4. Rachis gerade, Fiedern gerade: *Eucephalartos*, *Macrozai*.

Welcher dieser Vernationsweisen folgen nun die Makrosporophylle von *Cycas*? Nach ihrem morphologischen Aussehen ist wohl vorauszusehen, daß sie sich danach in verschiedener Weise verhalten werden.

Am *Cycas*-Makrosporophyll können wir Stiel und Spreite unterscheiden. Die Gliederung der Spreite läßt zwei Hauptausbildungsformen⁵ erkennen, nämlich:

1. Spreite mit langen Fiederlappen: Typus *C. revoluta*.
2. Spreite zähmig: Typus *C. Normanbyana*. Hierher zählen auch jene Arten, bei welchen die Zähne ohneweiters als sehr kurze Fiedern zu erkennen sind, wie bei *C. circinalis*.

Bei der ersten Makrosporophyllgruppe dürfen wir den Eichler'schen Vernationaltypus 2 der Laubblätter: Rhachis gerade, Fiedern eingerollt, erwarten. Bei der Gruppe 2 ist er von vornherein ausgeschlossen.

Vergleichen wir die bereits zitierten Abbildungen der Makrosporophylle von *C. revoluta* bei Sachs, Luerssen, Reinke und Wettstein, so finden wir in allen vier Darstellungen die Fiederlappen mannigfach gekrümmt, ihre Spitzen weisen nach verschiedenen Richtungen, stehen also in ungleichen Entfaltungszuständen. Speziell die Fig. 314 bei Sachs ist lehrreich. Hier sehen wir links vier Fiederlappen stark wellig eingekrümmt. Die schöne Abbildung (Fig. 13) des Gipfels der weiblichen Pflanze von *C. revoluta* bei Luerssen zeigt uns die langgestreckten pfriemlichen Niederblätter und dann ein scheinbar wirres Durcheinander der Fiederabschnitte. Man erkennt aber, daß die Fiedern von der morphologischen Oberseite des Blattes her eingerollt oder eingekrümmt sein müssen und daß auch die terminalen Fiedern sich den anderen gleich verhalten. Zudem haben die Makrosporophylle die Tendenz, sich epinastisch auszubreiten. Die Photographien von Campbell bei Wettstein zeigen diese Verhältnisse noch klarer. In seiner Abbildung 250 sind die Fiedern der Mehrzahl der Makrosporophylle noch deutlich eingerollt. In seiner Fig. 251 sehen wir dieselben Verhältnisse, wie in der Luerssen'schen Abbildung, jedoch mannigfaltiger, denn neben der Mitte links stehen einige unentwickelte Makrosporophylle mit noch stark eingerollten Fiederlappen. Man erkennt auch an diesem Entwicklungsstadium, daß die Einrollung der Fiederlappen von der Stammachse zugekehrten Seite aus gegen die Peripherie erfolgt, also von der morphologischen Oberseite aus! Die entfaltetere Makrosporophylle gleichen einer sich öffnenden Faust. Von den übrigen *Cycas*arten kenne ich nur

¹ Braun, A., l. c. p. 326. Ibid. Anm. wird die Ähnlichkeit einer bereits ausgestreckten Fieder von *Angiopteris*, deren Fiederchen noch aufgerollt sind, mit einem jungen, in der Aufrollung begriffenen Laubblatt von *Cycas* besonders hervorgehoben.

² Hortus Malabaricus, 3 (1826), Tab. 15.

³ Eichler, A. W.: *Cycadaceae*, l. c., p. 9.

⁴ In diese Gruppe gehören, wie Wieland (l. c., p. 210) zu entnehmen ist, auch die Beblätterungen von *Cycadeoidea* und *Cycadella*. Von der rezenten *Mikrocycas* scheint die Vernation nicht bekannt zu sein.

⁵ *Cycas*-Makrosporophylle mit ganzrandiger Spreite sind nicht bekannt.

die Abbildungen der weiblichen Blüte von *C. angulata* in Miquels Monographie¹ und von *C. circinalis* in den Zippel'schen² Wandtafeln. *Cycas angulata* hat eine nur gezähnte Makrosporophyllspreite. In beiden Fällen sind die Spreiten mangels von Fiederlappen gestreckt und es zeigt sich nur eine Ablenkung im Sinne der steilen Orthostichen in Form einer Drehung der Spreite nach rechts vom Insertionspunkt des Makrosporophylls. Auf Tafel 17 im *Hortus Malabaricus* sieht man auch *Cycas*-Makrosporophylle mit eingeschlagener Spitze dargestellt.

Eine dütenförmige Eindrehung kommt unter den Vernationsformen der *Cycas*-Makrosporophylle nicht vor!

c) Die Schuppenregion des Cycadineenstammes.

Hoch- und Niederblätter und die Schuppenblätter der fossilen Cycadopyten.

Der Stamm der Cycadineen trägt zweierlei typische Kategorien von Blättern. Die Laubblätter (Trophophylle) und die Sporophylle, welche durchaus aus terminalen Knospen³ hervorgehen. Letzteren gehen stets Schuppenblätter voraus, die wir demgemäß teils als Niederblätter, teils als Hochblätter zu betrachten haben, denn bekanntlich bezeichnet man die unterhalb der Laubblattregion am Sproß auftretenden Schuppen als Niederblätter, die oberhalb der Laubblattregion am Sproß stehenden aber als Hochblätter. Sie gleichen einander und werden deshalb bei den Cycadineen allgemein, wenn auch nicht korrekt, kurzweg als Niederblätter beschrieben.

Die Niederblätter der Cycadineen, insbesondere von *Cycas*.

Eichler⁴ erklärt ganz allgemein die Niederblätter der Cycadineen als nichts anderes als Laubblätter, deren Spreite frühzeitig verkümmert und welche sich demzufolge auch im Scheidenteil schwächer ausgebildet haben.⁵ Im allgemeinen repräsentieren sie sich als dreieckige, meist lang zugespitzt, außen oft zottig-filzige Schuppen. Bei *Ceratozamia* weisen sie gleich dem Scheidenteil der Laubblätter nebenblattartige Zähne auf. Konsistenz und Dauerhaftigkeit der Schuppen ist verschieden. Bei einigen Gattungen sind sie dick, hartfleischig und mit Ausnahme der bald vertrocknenden Spitze persistent (*Cycas*, *Encephalartos*, *Lepidozamia*, *Ceratozamia*), bei anderen besitzen sie derbe, lederige oder häutige Konsistenz (*Zamia*, *Stangeria*). Die Niederblätter können früher oder später gleich den Blattbasen, mit welchen sie den Panzer des Cycadineenstammes bilden, durch sukzessive Peridermbildung verschwinden, so daß sie nur ihre rautenförmigen Narben hinterlassen, bis schließlich im späten Alter durch fortgesetzte Peridermbildung auch diese abgestoßen werden (selbst

¹ Miquel, F. A. W.: Monographia Cycadearum (Utrecht 1842), Taf. 2, Fig. D.

² Zippel, H., und Bollmann, K.: Ausländische Kulturpflanzen, 2. Abt., Taf. 5, Fig. 4.

³ Bei den weiblichen *Cycas* ist es vollkommen klar, daß es sich um terminale Knospen handelt. Der Stamm ist ein Monopodium. Für die zapfentragenden Cycadineen (männliche *Cycas* und alle anderen Gattungen) hat Solms durch seine Studien über die Sproßfolge (Botan. Zeitung 1890) den Nachweis erbracht, daß die Stämme Sympodien sind und die einzelnen Komponenten mit Zapfen abschließen.

⁴ Eichler A. W., *Cycadaceae*, l. c., p. 7, Luerssen, l. c., p. 15. Siehe auch Seward A. C., *Wealden*, Plants 2, p. 94/95.

⁵ Wie man sich die morphologische Entstehung der Niederblätter der Cycadineen speziell vorzustellen hat, wurde von Potonié schon in seiner Abhandlung über die Wechselzonenbildung der Sigillariaceen (Jahrb. der Geolog. Landesanst. in Berlin für 1893) und zuletzt auch in seinen »Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie« (Jena 1912, p. 220) dargelegt. Danach haben sich während des Eintrittes jährlichen periodischen Witterungswechsels die engnarbigen Zonen vererbbar gefestigt, die Méchanomorphose ist in eine Automorphose übergegangen. Die Auffassung der Niederblätter als metamorphosierte Laubblätter ist auch experimentell begründbar, da man ihre Anlagen zur Ausgestaltung als Laubblätter veranlassen kann, wie Goebel's Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie des Blattes (Botan. Zeitung 1880) lehren.

bei *Cycas*!) und die Stammoberfläche eine unregelmäßige, schwammig korkige, etwas rissige Beschaffenheit erlangt.¹

Bei *Cycas* gehen dem ersten Laubblatte zahlreiche Niederblätter voraus. Den Makrosporophyllen gehen gleichfalls Niederblätter voraus, von denen die innersten, länger gestreckten sich allmählich den Makrosporophyllen in der Form nähern. Die untersten als Makrosporophylle erkennbaren Blätter sind steril und können nach Eichler,² wenn man will, als Andeutung einer Blütenhülle angesehen werden. Auch die im Zentrum der Makrosporophyllregion an der die Blüte durchwachsenden Achse sich entwickelnde Laubknospe ist von Niederblättern umgeben. Die äußersten zeigen Anhänge, die an verkümmerte Blattspreiten erinnern.³

Die Schuppenblätter der fossilen Cycadophiten.

Wir sind darüber nur sehr mangelhaft unterrichtet. Nur wenige Ausführungen sind im Interesse unserer Betrachtungen über *Haitingeria* erforderlich.

Alle Reste, welche als Schuppenblätter (im Sinne von Niederblättern wie bei den Cycadineen) gedeutet worden sind, hat Saporta als *Cycadolepis*⁴ zusammengefaßt. Seward⁵ hat sie später in *Dory-Cycadolepis* und *Eury-Cycadolepis* geschieden.

Dory-Cycadolepis Sew. umfaßt die mehr oder weniger lineal-lanzetlichen, *Eury-Cycadolepis* Sew. hingegen die breitovalen oder kreisrunden Schuppen. Am häufigsten wurden die *Dory-Cycadolepis* gefunden. Man kennt *Cycadolepis* von der Trias bis in die Kreide, zum Teil auch an Stämmen, so die kleinen Schuppen von *Zamites distans*, die langen linealen von *Zamites gigas* und *Cycadeoidea*. Die meisten Schuppen sind in isoliertem Zustande oder an geringfügigen Stammoberflächen erhalten. Manche erinnern, obgleich ihre Zugehörigkeit zu Cycadophyten unzweifelhaft ist, an die Spatha gewisser Monokotyledonen.

Nach dem Habitus mußte bei *Haitingeria* auch an eine Übergangsbildung von einem *Eury-Cycadolepis* zu einem gefiederten Laubblatt gedacht werden. Wie im Teil B der vorliegenden Abhandlung (Die fossilen Vergleichsobjekte) gezeigt werden wird, liegt in der *Cloughtonia rugosa* Halle aus dem Dogger Englands tatsächlich ein in diesem Sinne deutbares, recht ähnliches, aber verschiedenes Fossil vor, auf dessen Besprechung ich verweise.

Wie die Existenz steriler Makrosporophylle bei *Cycas*, welche auf die Schuppenblätter folgen, und die *Cloughtonia* zeigen, mußte bei der Deutung der *Haitingeria* die Niederblattregion der Cycadophyten betrachtet werden. Es ist nun gerade wegen der Existenz von *Cloughtonia* auch notwendig, einige Betrachtungen über die Nebenblätter und Aplebien der Farne hinzuzufügen.

¹ Solms, H. Graf zu, Die Sproßfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen. Botan. Zeitung 1890, p. 228.

² Eichler A. W., Blütendiagramme I (1875), p. 56.

³ Neuere Beobachtungen scheinen zu fehlen. Ich entnehme die Angaben der im vorigen Abschnitt zitierten Abhandlung von Braun über die Gymnospermie der Cycadeen (Berliner Monatsberichte für 1875, p. 349). Braun beruft sich auf Van Rheedee tot Draakenstein's Abbildungen im Hortus Malabaricus 3, Taf. 16 bis 19. Miquel's Monographia Cycadearum enthält im Text nichts über die Niederblätter. Gewöhnlich wird angegeben, daß schroffer regelmäßiger Wechsel zwischen Nieder- und Laubblättern, ohne Übergangsformen stattfindet, da Zwischenformen mit rudimentärer Laubspreite an der Spitze nur sehr selten gefunden werden (zum Beispiel Luerssen Handb. der system. Botanik, 2. Band, 1882, p. 16). Diese Angabe ist wohl hauptsächlich durch die Beobachtung des durch die Niederblätter bedingten regelmäßigen Wechsels kleinernarbigen und groß-narbigen Zonen (Schuppenzonen und Laubblattzonen) an den Stämmen (gleichfalls schon im Hortus Malabaricus dargestellt!) verursacht. Bei einigen Arten von *Macrozamia* finden sich indes nach Eichler (*Cycadaceae*) keine Niederblätter, daher auch keine Wechselzonen.

⁴ *Cycadolepis* Sap. Die Diagnose siehe in Saporta's Plantes jurassiques 2 (1875), p. 200.

⁵ Seward A. C., The Wealden Flora 2 (1895), p. 96 bis 101.

d) Die nebenblattartigen Gebilde und die Aphlebien der Farne.

Unter den *Filicinae* trifft man nur bei den *Marattiales* nebenblattartige Gebilde an, welche nach den vorliegenden Untersuchungen als Bildungen aufzufassen sind, die den fertilen Blattabschnitten der *Ophioglossales* entsprechen.¹ Sie sind für sämtliche erwachsene *Marattiales* charakteristisch. Gewöhnlich sind sie dick, fleischig, am Rande meist grob gesägt oder gekerbt. Sie überdauern mit der Lamina des Blattes Stiel und Lamina lange und werden von einem anastomosierenden Netzwerk von Leitbündeln durchzogen.²

Gerade der Umstand, daß diese Bildungen bisweilen sporentragende Blattlappen bilden können, ist für uns von Wichtigkeit, denn in diesem Zustande besitzen sie eine Gestaltung, auf welche bei der Bestimmung unserer *Haitingeria* Rücksicht genommen werden mußte. Von Interesse ist diese Ähnlichkeit jedenfalls, vielleicht besitzt sie auch phylogenetische Bedeutung. Das können erst spätere Untersuchungen an geeignetem fossilem und rezentem Materiale lehren. Jedenfalls gehört aber die *Haitingeria* von Lunz nicht den *Marattiales* an, wie aus der eingehenden Bearbeitung erhellt.

Auch mit den Aphlebien der Farne hat die *Haitingeria* nichts zu tun. Sie mußten in Betracht gezogen werden, da sie abfällige Organe sind und vielfach auch fiederschnittige Organe darstellen. Durch die zusammenfassende Bearbeitung der Aphlebien von Stur³ und von Potonié⁴ konnten sie leicht überblickt werden. Am ähnlichsten sind gewisse *Rhacopteris*, wie sie unter anderen an der karbonischen *Pecopteris plumosa* an den Hauptspindeln beobachtet wurden.

Da die Aphlebien nach Potonié morphologisch als Primärfiedern betrachtet werden müssen, besitzt vielleicht auch diese Ähnlichkeit eine gewisse phylogenetische Bedeutung.

Unsere Betrachtungen führen somit zu folgenden Ergebnissen:

1. *Haitingeria* ist ein Makrosporophyll, morphologisch vergleichbar mit dem *Cycas*-Makrosporophyll, jedoch *sui generis* schon wegen der zahlreichen, an den Rändern der Fiederabschnitte befestigten Samenknospen.

2. Die rezenten *Cycas*arten mit deutlich fiederlappigen (gefiederten) Makrosporophyllen folgen einer anderen Vernation (siehe Abschnitt 1) als *H. Krasseri*, denn die Fiederlappen sind eingerollt, die Spreite selbst bleibt gerade.

3. Die nicht fiederlappigen (ungefiederten) *Cycas*-Makrosporophylle zeigen nur eine Drehung der Spreite nach rechts vom Insertionspunkt.

4. Die dütenförmige Eindrehung der fiederlappigen *Haitingeria Krasseri* ist sonach für dieses Triasfossil charakteristisch.

III. Die übrigen zu *Haitingeria* gestellten Arten.

Da die in der Enumeration eingangs der vorliegenden Abhandlung außer *H. Krasseri* (Schust.) noch angeführten *H. Rajmahalensis* (Wiel.) und *H. Zeilleri* F. Krasser. zu den der Lunzer Art nächststehenden fossilen Vergleichsobjekten gehören, möge an dieser Stelle bloß auf die eingehende Bearbeitung derselben im Kapitel B unter 2. und 3. verwiesen werden.

¹ Wettstein, siehe Handb. der system. Botanik, 2. Auflage, 1. Hälfte, p. 326.

² Ritter C., *Marattiales* in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfam. 1, Abt. 4, p. 429.

³ Stur D., Die Kulmflora der Ostrauer und Waldenburger Sch., Abh. der Geolog. Reichsanst. in Wien, Bd. 8, Heft 2 (1877).

⁴ Potonié H., Pflanzenmorphologie (1912), p. 14, 126.

B. Die fossilen Vergleichsobjekte.

Vorbemerkung.

Auf der Suche nach Vergleichsobjekten waren in erster Linie die Triasfloren von Neuwelt bei Basel,¹ von Virginien,² Maryland, North-Carolina und Pennsylvanien³ sowie benachbarter Gebiete durchzusehen.

In diesen Floren werden allerdings einige Reste aus der fertilen Region beschrieben, doch besitzen sie in allen Fällen einen anderen Habitus als *Haitingeria*, zum Teile sind sie höchst problematischer Natur⁴.

Brauchbare Vergleichsobjekte ergab nur die fossile Flora von Tonking⁵ und die Flora fossilis indica.⁶

Wenn wir die gesamten als Makrosporophylle fossiler Cycadophyten betrachteten Reste und die Problematica, welche damit in Beziehung gebracht wurden, überblicken, so gelangen wir zu dem Ergebnisse, daß mit *Haitingeria* in erster Linie zu vergleichen sind:

1. *Cloughthonia* Halle (Dogger von England).

2. *Williamsonia? rajmahalensis* Wiel. (Rhät-Lias von Indien). Diese Reste betrachte ich, wie die weiteren Ausführungen erweisen werden, als eine *Haitingeria* und bezeichne sie somit als *Haitingeria rajmahalensis* (Wiel.) F. Krasser.

3. Echantillon problematique Zeiller (Rhät von Tonking) und die von Zeiller hiezu namhaft gemachten Vergleichsobjekte im skandinavischen Rhät, von mir in dieser Arbeit als *Haitingeria Zeiller* bezeichnet.

Ferner zeigen manche der von verschiedenen Autoren als *Cycadospadix* beschriebenen Reste in charakteristischen Merkmalen Übereinstimmung mit *Haitingeria*. Unsere Betrachtungen sind daher auch auf die Arten von *Cycadospadix* Schimp. (Perm bis Kreide) auszudehnen. Schließlich muß auch *Cycadocarpidium Erdmanni* Nath. (Rhät), *Noeggerathia* Sternb. (Karbon) und *Propalmophyllum* Lign. (Lias) besprochen werden.

In der angegebenen Reihenfolge mögen sie nun näherer Betrachtung unterzogen werden.

¹ Heer O., Flora fossilis Helvetiae, die vorweltliche Flora der Schweiz. Zürich 1876/77. Die 2. Lieferung, welche die fossile Flora von Neuwelt enthält, erschien nach Maloizel (Oswald Heer. Bibliographie, p. 42, Stockholm 1887) gleich der 1. Lieferung bereits 1876. Am Umschlag der 1. Lieferung steht 1877.

Leuthardt F., Die Keuperflora der Neuwelt bei Basel. I. Teil: Phanerogamen. Abhandl. der Schweiz. Paläontolog. Gesellsch., Vol. XXX, Zürich 1903.

² Fontaine W. M., Contrib. to the knowledge of the Older Mesozoic Flora of Virginia. U. S. Geol. Surv. Monogr. VI. Washington 1883.

³ Ward L. F., Status of the Mesozoic Floras of the United States. First paper: The Older Mesozoic. U. S. Geol. Surv. Twentieth Annual Report 1898/99: Part II, Washington 1900, p. 218 (Virginien), p. 255 (Maryland), p. 266 (Pennsylvanien),

⁴ Wenigstens einige Bemerkungen hierüber seien hier angebracht. Aus der Flora von Neuwelt hat schon Heer, 1. c. p. 83/84, Makrosporophylle beschrieben und abgebildet (1. c. Taf. 36, Fig. 6), die wir im Abschnitte *Cycadospadix* näher betrachten wollen. Höchst problematischer Natur ist *Zamiostrobus virginiana* Font. Man vergleiche die Abbildung bei Ward, (1. c., p. 301, Taf. 43, Fig. 2). Es handelt sich vermutlich um die Stammoberfläche eines schmalen Cycadophytenstammes und nicht um das Fragment der Oberfläche eines Zapfens. Fontaine räumt übrigens selbst diese Möglichkeit ein.

⁵ Zeiller R., Flore fossile des gîtes de charbon du Tonkin. Text (Paris 1903), p. 225/226; Atlas (Paris 1902), Taf. I, Fig. 20, 20 a.

⁶ Feistmantel O., in Palaentologia indicia, Ser. II, 2: Jurassic (Liassic) Flora of the Rajmahal Group, p. 79, Taf. XXXIX, Fig. 5, 5 a und Tafelerklärung.

1. *Cloughtonia* Halle.

Aus den Middle Estuarine shales von Cloughton Wyke an der Küste von Yorkshire hat zuerst Nathorst¹ jenes Fossil erwähnt, daß nun vor einigen Jahren Halle² auf Grund eines von ihm vermehrten Materiales genau untersuchen konnte und als *Cloughtonia rugosa* nov. gen. et sp. beschrieben hat.

Während Nathorst seinerzeit auf die habituelle Ähnlichkeit mit einer *Gangamopteris* hingewiesen hatte, haben die Untersuchungen von Halle ergeben, daß es sich um ein noch nicht ganz sicher deutbares Fossil handelt, welches weder zu *Cycadolepis* Sap. gehören kann, noch zu den Aphlebien. Die Untersuchung des Kohlebelages lehrte, daß die Epidermis beider Blattseiten aus kleinen, geradlinig konturierten, dickwandigen Zellen besteht und keine Spaltöffnungen besitzt. Der Mangel der Spaltöffnungen beweist, daß es sich weder um Laubblätter von Farnen noch von Samenpflanzen handeln kann. Wahrscheinlicher ist es, daß es sich um ein Schuppenblatt oder irgend ein Blattorgan aus der Blütenregion (»some foliar organs of the floral region«) einer Samenpflanze handelt, wofür auch die Gestalt und die dünne Spreite sprechen. Die regelmäßige Form der Spreite mit ihrem blattstielartig zusammengezogenen Grunde und der scharf markierte Rand der spitz zulaufenden Spreite widersprechen der Deutung als Farnnebenblätter (Aphlebien).

Halle bezweckt mit seiner Publikation insbesondere die Aufmerksamkeit darauf zu lenken, daß diese Objekte nach ihrer Struktur möglicherweise dem Blütenapparat der höchsten Gymnospermen angehören und vielleicht gewissermaßen Vorläufer der Petalen der Angiospermen seien.

Die Diagnose von *Cloughtonia rugosa* Halle nov. gen. et sp. lautet:

Blatt eirund oder spatelförmig, mit abgestumpft zugespitztem Scheitel und zusammengezogener Basis. Rand ganz. Nerven gabelnd, vom Grund ausstrahlend und dem mittleren Teile des Blattes. Der mittlere Teil des Blattes, ausgenommen die oberste Partie, mehr oder weniger kräftig runzelig. Epidermis an beiden Seiten ähnlich, aus kleinen, rektangulären, dickwandigen Zellen bestehend, ohne Spaltöffnungen.

Der *Cloughtonia* ähnliche Gebilde wurden von Fontaine in Ward's Status of Mesozoic Floras of the United States II (U. S. Geol. Surv. Monogr. Vol. 48, 1905, p. 119, tab. 29, fig. 8, 6, 12) aus der Juraflora von Oregon als Schuppen zu Williamsonien gestellt, von Seward (Fossil Flora of Cape Colony. Ann. South African Museum, Vol. V. 4. part I, 1903, p. 28, tab. 4, fig. 3 bis 6 und Jurassic Flora of Sutherland; Transact. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 47, part 4, No. 23, 1911, p. 674) zu *Cycadolepis* Sap.

Die Ähnlichkeit der *Haitingeria* mit *Cloughtonia* besteht in der Umrissform und der Größe sowie in der Nervatur und in der Struktur der Epidermis. Während aber *Cloughtonia* eine ungegliederte Spreite besitzt, ist die Spreite von *Haitingeria* fliederschnittig. Ihr scharfer Rand zeigt, daß er dazu bestimmt ist, Samenknospen zu produzieren. Die naturgemäße Entwicklung der bei *Haitingeria* und *Cloughtonia* im Typus gleichartigen Nervatur bedingt bei *Cloughtonia* insoferne eine Abweichung, als die ungeteilte Spreite (Halle, 1. c., Taf. I, Fig. 7, und Taf. II, Fig. 2) die Gabeläste der Nerven am Rande sammelt.

Die Epidermiszellen sind bei *Haitingeria* vielfach etwas größer und anscheinend polymorpher als bei *Cloughtonia*, dazu kommt, daß *Haitingeria* auch Spaltöffnungen im Gegensatze zu *Cloughtonia* besitzt.

¹ Nathorst A. G., Berättelse, afgiven till Kongl. Vetensk.-Akad., om en med understöd af allmänna medel utford vetenskapligresa till England, Öfvers. K. Vetenskapsakad. Förhandlingar 1880, No. 5, Stockholm.

² Halle Th. G., *Cloughtonia*, a problematic fossil from the Yorkshire Oolithe. Arkiv för Botanik, Bd. 10, No. 14, Juli 1901. Diagnose p. 2.

2. *Haitingeria Rajmahalensis* (Wiel.) F. Krasser.

Ottokar Feistmantel¹ hat diesen interessanten Rest aus der Juraflora Indiens durch Abbildung bekannt gemacht, aber nicht näher beschrieben. Seine Ansicht über die Natur dieses Restes hat er eigentlich nur in der Tafelerklärung ausgedrückt durch die Worte: Inflorescence or fructification of Cycadous plants. A peculiar specimen; but I do not think, that it can be placed elsewhere than to the Cycadaceas.

Im Text fertigt er diesen eigenartigen Pflanzenrest zusammen mit einigen Zapfenfragmenten sehr kurz ab, indem er sie schlechtweg als zapfenähnliche Früchte bezeichnet, die mit Sicherheit zu bestimmen schwierig sei. Mit den Cycadeen bringt er sie in Zusammenhang, weil sie damit vergesellschaftet vorkommen.

Wieland² führt in seiner »List of staminate whorl an disc species of *Williamsonia* and related forms« dafür die Bezeichnung *Williamsonia Rajmahalensis* Wiel. sp. ein. Er fügt als Charakteristik bei: Short whorl of (64) small elongate staminate scales or staminophylles. Dazu bietet er auch eine Skizze nach der Feistmantel'schen Abbildung, welche den Rest seiner Auffassung entsprechend gewissermaßen restauriert darstellt. Während also Feistmantel den Rest als einen weiblichen Blütenstand oder eine Fruktifikation ansieht, erblickt Wieland darin einen männlichen Wirtel.

Die Möglichkeit der Auffassung Wieland's sei ohneweiters zugegeben, doch kann das Gebilde ohne Zwang als ein fiederschnittiges Makrosporophyll aufgefaßt werden, analog der *Haitingeria* der Lunzer Schichten, nur mit tiefen Einschnitten. Nach der Feistmantel'schen Figur tragen die Segmente randständige Gruben in dichtiger Anordnung, die ich als die Insertionen der Samen auffasse. Eine Nachuntersuchung und photographische Darstellung des Restes bei verschieden orientiertem Lichteinfall würden sicherlich die Natur dieses interessanten Fossiles klären. Ich stehe nicht an, es als *Haitingeria Rajmahalensis* (Wiel.) F. Krasser zu bezeichnen.

3. *Haitingeria Zeilleri* F. Krasser.

Taf. I. Fig. 11, 11a (Kopie nach Zeillier).

Schon in einer seiner ersten Abhandlungen über die fossile Flora von Tonkin³ und dann ausführlicher in seinem großen Werke⁴ über dieselbe hat Zeiller die Aufmerksamkeit auf bandartige Achsenbruchstücke mit randständigen eiförmigen Gebilden gelenkt, die er mit den im vorhergehenden Abschnitte der vorliegenden Abhandlung besprochenen Resten aus den Rajmahalschichten von Bindrabun in Indien⁵ vergleicht, aber auch mit jenen bei den Coniferen untergebrachten Carpolithen, welche Nathorst⁶ von Päljsjö bekannt gemacht hat.

Die ausführliche Beschreibung Zeiller's (Tonkin, p. 225) lautet auszugsweise: Bruchstücke von leicht gewundenen Achsen, welche ungefähr 3·6 mm breit sind und zwei genäherte Längsreihen kleiner eiförmiger Körper von 2·5 bis 3 mm Länge bei 1·5 bis 2 mm Breite tragen, die bald aneinander grenzen, bald um 0·5 bis 1 mm voneinander abstehen. Des weiteren führt Zeiller aus: Jedem von ihnen entspricht an der Achse, an welcher sie befestigt sind, eine elliptische, mehr oder

¹ Feistmantel O., Jurassic (Liassic) Flora of the Rajmahal Group in the Rajmahal Hills. *Palaeontologia indica*: Ser. II (2), p. 79 et Tab. XXXIX, Fig. 5, 5 a. Auch die Tafelerklärung.

² Wieland G. R., On the Williamsonian tribe. *Amer. Journ. of sci.* vol. XXXII, Decb. 1911, p. 461, Fig. 17 d.

³ Zeiller R., Notes sur les empreintes végétales recueillies par M. Jourdy au Tonkin. *Bull. soc. géol. de France*, 3 e sér., T. XV (1886), p. 401, Tab. 25, Fig. 5.

⁴ Zeiller R., Flore fossile des gîtes de charbon du Tonkin. Paris, Texte 1903 (p. 225/226), Atlas 1902 (tab. LI Fig. 20, 20 a).

⁵ *Haitingeria Rajmahalensis*: diese Abhandlung, p. 16.

⁶ Nathorst A. G., Bidrag till Sveriges foss. Flora. Stockholm 1876, p. 60, Tab. XV, Fig. 14 bis 16.

Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Stuttgart 1878, p. 27, Tab. XV, Fig. 14 bis 16.

weniger tiefe Einsenkung, die in ihrem Umfang derart abgegrenzt ist, daß es nicht zulässig erscheint, daß sie von einem Blattorgan verursacht ist. Die Vermutung, es könnte sich um Achsen mit Schuppen, etwa nach Analogie von Pagiophyllum oder Brachyphyllum handeln, weist Zeiller ab. Die zweizeilige Anordnung spricht überhaupt gegen die Deutung als beblätterte Coniferenachsen. Schließlich erklärt Zeiller (l. c. p. 226): Ich möchte vielmehr glauben, es handle sich um mehr oder weniger rasch abfällige Reproduktionsorgane, wahrscheinlicherweise mit kleinen Samen, die zum Teile dabeiliegen, und zum anderen Teile an einer mit leichten Einkerbungen versehenen Achse an einer Stelle in diesen Einkerbungen eingefügt, eine Anordnung von der Art zeigen, welche mit der der Samen von *Cycas* längs der Achse des Carpophylls vergleichbar ist. Vielleicht handle es sich hier um wirkliche Karpophylle von Cycadeen, deren terminale sterile Spreite nicht erhalten ist. Zeiller möchte indes diese Deutung lediglich als eine Konjunkturalinterpretation angesehen wissen.

Der Vergleich der Fig. 11 und 11 a (Reproduktion nach Zeiller) mit den Figuren 1 bis 7 unserer Tafel lehrt, daß eine so beträchtliche habituelle Übereinstimmung zwischen dem Fossil von Tonkin und den Segmenten unserer *Haitingeria* auch in den Breitedimensionen besteht, daß der Annahme, es handle sich um Fragmente solcher Fiederabschnitte eines Makrosporophylles nichts im Wege steht. Wir wissen allerdings nichts näheres über die Spreite. Es bestehen insbesondere zwei Möglichkeiten. Entweder hatte der in Rede stehende Rest von Tonkin, den wir als *Haitingeria Zeilleri* bezeichnen wollen, den Habitus von *H. Krasseri* (Schust.), das heißt ein spreitiges Mittelfeld, oder er war nach Art von *H. Rajmahalensis* gebildet, das heißt, er repräsentiert ein handförmig fiederlappiges Makrosporophyll, besitzt also nur ein in geringem Maße ausgebildetes Mittelfeld. Glückliche Funde allein vermögen hierin Klarheit zu schaffen.

Die Samen der *H. Zeilleri* entsprechen habituell, wenngleich sie geringere Dimensionen aufweisen, den Samen von *Williamsonia*-Arten¹, widersprechen zumindest nicht dem Cycadophyten-typus.

Eine gewisse Ähnlichkeit besteht unleugbar zwischen *H. Rajmahalensis*, *H. Zeilleri* und dem von Nathorst als *Carpolithes* sp. l. c. beschriebenen und abgebildeten Pflanzenresten von Päljsjö, die er für einen Fruchtstand hält, welcher wohl in die Familie der Taxineen, vielleicht sogar zu *Podocarpus* selbst, gehören kann. Diese Ansicht ist vollkommen berechtigt. Die Samen sind, wie es scheint, dicht schraubig um eine Achse gestellt. Die Ähnlichkeit mit den Haitingerien beruht wesentlich auf seinem fragmentarischen Zustand. Die Achsenbruchstücke mit Einkerbungen, in welchen Samen sitzen, bedingen die Ähnlichkeit. Die dicht schraubige Anordnung — mindestens sind nach den Abbildungen nicht bloß randständige Samen vorhanden — scheidet sie. Ganz von der Hand zu weisen ist indessen die Ansicht nicht, daß diese *Carpolithes* sp. aus dem Rhät von Päljsjö den Cycadophyten zuzuweisen wären, da wir bei *Westersheimia*² aus den triassischen Lunzer Schichten ähnliche, wenn auch kurze Zapfen finden.

4. Cycadospadix Schimp.

Squamae longe petiolatae, ovato-lanceolatae vel irregulares, dentatae vel laciniatae, laciniis rigidis vel flexuosis; petioli lateribus cicatricibus seminum insertionem indicantibus notatis.

1870. Schimper, W. Ph. Traité de Paléontologie végétale, vol. 2, pag. 207.

1874. Saporta, G. Marquis de: Plantes Jurassiques de la France, vol. 2, pag. 214; vol. 4, pag. 464 (1891).

1879. Nathorst, A. G. Floran vid Bjuf. Andra Hälftet, (Stockholm 1879), pag. 79.

¹ Man vergleiche zum Beispiel Taf. II, Fig. 7, 8, 9 und p. 17 in meiner Abhandlung: *Williamsonia* in Sardinien (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Bd. CXXI, Abt. I, Nov. 1912).

² Über *Westersheimia* siehe die vorläufigen Angaben im Akademischen Anzeiger, Sitzung vom 14. Dezember 1916.

1880. Schimper, W. Ph. in Schimper-Schenk Paläophytologie pag. 228.

1881. Renault. B. Cours de Botanique fossile fait au Muséum d'histoire naturelle, Première année, Paris 1881, pag. 47.

1885. Zigno, A. de: Flora fossilis formationis oolithicae, vol. 2, pag. 154.

1887. Solms-Laubach, H. Graf zu; Einleitung in die Paläophytologie, pag. 228.

1900. Zeiller, R. Elements de Paleobotanique, Paris 1900, pag. 242.

Alle angeführten Autoren verstehen *Cycadospadix* Schimp. im Sinne von Karpophyllen, welche morphologisch denen von *Cycas* entsprechen. Ein derartiges Karpophyll aus den Ataneschichten Grönlands, das auf derselben Platte mit einer *Cycas*beblätterung liegt, wurde von Heer¹ mit dieser zusammen geradezu als *Cycas Steenstrupii* beschrieben, was allgemein gebilligt wurde. Später haben dann freilich sowohl Seward² als Nathorst³ darauf hingewiesen, daß das im mineralogischen Museum der Universität Kopenhagen befindliche Original in der Zeichnung bei Heer zu sehr restauriert worden ist, und daß die Deutung desselben als ein Fruchtblatt von *Cycas* nicht zutreffend ist. Es wäre wohl sehr wünschenswert, daß eine photographische Abbildung des Kopenhagener Originals publiziert würde, da Photographien von Pflanzenresten oft vielmehr Details zeigen als direkt wahrgenommen werden können. Im übrigen sei hier auch daran erinnert, daß Nathorst l. c. die *Cycas* gleichenden Beblätterungen aus den cenomanen Kreideablagerungen von Grönland. als eine neue Gattung: *Pseudocycas* Nath. erkannt hat, gut charakterisiert dadurch, daß die Fiedern mit ihrer ganzen Breite der Spindel ansitzen und in der Mitte von dicht aneinander gedrängten, zuweilen verwachsenen Nerven durchzogen werden, zwischen welchen die Spaltöffnungen in einer Rinne an der Unterseite des Blattes sich befinden, aber sonst in der Spreite fehlen. Die Epidermiszellen sind nach Ausweis der Mazerationspräparate Nathorst's in Längsreihen geordnet und besitzen schlängelige Wandungen.

Ein Kohlebelag des angeblichen Karpophylls von *Pseudocycas Steenstrupi* (Heer) Nath. gelangte übrigens nicht zur Untersuchung. Wahrscheinlich ist keiner mehr vorhanden.

Sind wir somit über das geologische Alter der Gattung *Cycas* selbst gegenwärtig im unklaren,⁴ so ist doch der Typus des *Cycaskarpophylls*, das ist *Cycadospadix* Schimp., und auch der *Cycas*-beblätterung sehr alt. Letztere geht bis in den Kohlenkalk zurück, denn *Cycadites taxodinus* Goep. läßt sich nach Solms,⁵ wie er nach Untersuchung des Originals von Rothwaltersdorf in Schlesien urteilt, nicht irgendwo anders unterbringen. Die älteste *Cycadospadix* wird von Renault aus dem Perm von Autun angegeben. Ich werde dieses Fossil jedoch als Vertreter einer eigenen Gattung behandeln.

Eine Durchsicht der Literatur ergibt folgende Übersicht über die Arten von *Cycadospadix* Schimp.:

Perm:

a) *Cycadospadix Milleryensis* Renault.

Autun in Frankreich.

Trias:

¹ Heer, O. Flora fossilis arctica VI. 2 (1882), p. 40, Taf. 5.

² Seward, A. C. The jurassic Flora I. The Yorkshire coast. (London 1900) p. 274.

³ Nathorst A. G. Paläobotan. Mitteilungen: 1. Pseudocycas, eine neue Cycadophytengattung aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands. K. Sv. Vetensk. Handl. Bd. 42, Nr. 5, 1907.

⁴ Wie vorsichtig man bei der Deutung von Fossilien sein muß, welche nach ihrem makroskopischen Verhalten anscheinend sich leicht systematisch einordnen lassen, lehrt uns der Fall von *Androstrobus Scotii* Nath. — Nathorst selbst hat mit Hilfe der Mazerationsmethode nachgewiesen, daß dieses von ihm ursprünglich als männliche Cycadophytenblüte (männlicher Zapfen) gedeutete Fossil aus den rhätischen Ablagerungen von Schonen als eine große Sporophyllähre mit Makro- und Mikrosporangien zu betrachten ist. In der diesbezüglichen Abhandlung, Paläobotanische Mitteilungen 3, l. c., Bd. 43, Nr. 3, 1908, mußte es demgemäß seiner wahren Natur entsprechend als *Lycostrobus Scotii* Nath. neu benannt werden.

⁵ Solms-Laubach, H. Graf zu: Paläophytologie p. 88.

- b) *Cycadospadix triasicus* F. Krasser.
Neuwelt bei Basel in der Schweiz.
Rhät:
- c) *Cycadospadix integer* Nath.
Bjuf in Schweden.
Unterer Lias:
- d) *Cycadospadix Hennoquei* (Pommel) Schimp.
Hettanges in Frankreich.
Dogger:
- e) *Cycadospadix Pasinianus* Zigno.
Rotzo und Scandolare in Italien.
Malm:
Cycadospadix Pasinianus Zigno.
Orbagnoux und Cirin in Frankreich.
- f) *Cycadospadix Moraeanus* Schimp.
St. Mihiel und Auxey in Frankreich.
Kimmeridge:
Cycadospadix Pasinianus Zigno.
Southerland in England.

Wir wollen nun diese Arten näher betrachten, gegeneinander abwägen und mit *Haitingeria* vergleichen.

a) *Cycadospadix Milleryensis*.

1896. Renault. B. Flore fossile d'Autun et d'Epinac, Part 2, Paris 1896, p. 329, Tab. 73, Fig. 1—7.

Eine etwa 12 *cm* lange und etwa 5 *mm* breite federkiel dicke Achse mit zahlreichen kurzgestielten, fiederschnittigen, spreitigen, schuppigen Gebilden mit konkaver Unterseite besetzt, welche am Grunde unterseits anscheinend verhältnismäßig große kugelige bis eirunde Körperchen tragen. Die Schuppen messen ungefähr 10 *mm* nach der Länge und 6 *mm* nach der größten Breite in ausgebreitetem Zustande. Die Körperchen haben einen größten Durchmesser von 5 *mm*.

Nach der Auffassung von Renault liegt ein lockerer Strobilus vor, da die Schuppen schraubig angeordnet seien. Andere Autoren, nämlich Scott¹ und Berry² sind anderer Meinung.

Nach Scott scheint es nicht unmöglich, daß nicht ein Zapfen, sondern »ein zusammengesetztes Blatt vorliegt, also ein Sporophyll oder sogar eine einzelne Fieder, beide Samen unmittelbar erzeugend, welche ihrer Natur nach Blätter sind. Im letzteren Falle hätten wir ein zusammengesetzteres Sporophyll, als bei irgendeiner rezenten *Cycadee*, und seine Verwandtschaft mit den Pteridospermen wäre wahrscheinlich. Nach Renault's Interpretation würde die Fruktifikation eine stärkere Annäherung zu den Zapfen der Zamieae darstellen.«

Berry wiederum meint, daß die *Cycadospadix Milleryensis* in ihrem Habitus einen Vergleich mit den Mikrosporophyllen von *Cycadeoidea* gestatte. Die Samen tragenden Sporophylle würden nach dieser Auffassung morphologisch die fertilen Fiedern eines einfach zusammengesetzten Sporophylles sein.

¹ Scott, D. H. Studies in fossil Botany. London 1902. P. 372 und Fig. 124. — 2. Auflage, Bd. 2 (London 1909), p. 494 und Fig. 180.

² Berry, E. W. Maryland Geolog. Survey. Lower Cretaceous. Baltimore 1911. P. 313/314.

In Autun fanden sich auch *Ptychoxylon* und *Cycadoxylon* sowie Beblätterungen, welche als *Pterophyllum* und als *Sphenozamites* bezeichnet wurden. Die Pterophyllumnatur der als *Pterophyllum* beschriebenen Beblätterung von Autun ist indes keineswegs erwiesen. Die Abbildungen erinnern habituell an *Cycas* und *Dioon*. Die Nervatur ist nicht festgestellt. Die Sphenozamitesbeblätterung erinnert zweifellos an *Zamia*. *Cycadoxylon* steht anatomisch *Lyginodendron* am nächsten, was auch für *Ptychoxylon*, obzwar es komplizierter gebaut ist, gilt.¹ Falls also die genannten Beblätterungen, Stammreste und *Cycadospadix Milleryensis* zusammengehören, würde es sich jedenfalls um einen Cycadophyten mit Annäherung an die Pteridospermen handeln. Sonach wird uns die Auffassung von *Cycadospadix Milleryensis* als Makrosporophyll im Sinne von Scott und auch von Berry folgerichtiger erscheinen, wie die von Renault als lockerer Strobilus. Sichere Entscheidung ist freilich nur durch den Fund eines versteinerten Restes mit erhaltener histologischer Struktur zu erwarten. Die Abbildungen bei Renault sprechen für Scott und Berry.

Von allen sonst noch von den verschiedenen Autoren bei *Cycadospadix* untergebrachten Resten weicht *C. Milleryensis*, als Makrosporophyll aufgefaßt, durch seinen Habitus (gefiedertes Blatt) ab. Die kleinen Fiedern zeigen die Eigentümlichkeiten, welche die Stellung derselben in isoliertem Zustande zu *Cycadospadix* rechtfertigen. Obwohl Renault selbst diese Einreihung vornahm, entspricht seine Nomenklatur nicht seiner morphologischen Deutung des Restes als Zapfen.

Gegenüber *Haitingeria* sind die Makrosporophyllfiedern von *C. Milleryensis* gleich den echten *Cycadospadix*, die durchaus beträchtlichere Dimensionen aufweisen, durch den Mangel von an den Rändern der Fiederabschnitte stehenden Samenknospen, respektive Samen, verschieden.

Ich erachte es für zweckmäßig und durch die morphologische Bedeutung bedingt, die Renault'sche *Cycadospadix* von Autun als eigene Gattung herauszuheben und *Autunia* zu benennen.

Autunia F. Krasser nov. gen.

Folium fertile, pinnis parvis laceratis, semina dua basi laminae gerentibus.

Species typica:

Autunia Milleryensis (Renault) F. Krasser.

1896. *Cycadospadix Milleryensis* Renault, B. Flora fossile du Bassin huiller et permien d'Autun et d'Epinaç. Part. 2, Paris 1896, p. 329, Tab. 73, Fig. 1—7.

Locus classicus: Autun Galliae, in formatione Perm dicta.

Als Gattungsbezeichnung habe ich für das gefiederte Makrosporophyll von Autun *Autunia* gewählt, aus memnotechnischen Gründen im Hinblick darauf, daß ich das bisher als einziges bekannte morphologisch als einfaches Fiederblatt anzusehende Cycadophyten-Mikrosporophyll seinerzeit nach dem Fundorte *Lunzia* benannte.

b) *Cycadospadix? triasicus* F. Krasser nov. sp.

Um die von Heer¹ und Leuthardt² in der Trias von Neuwelt bei Basel in der Schweiz aufgefundenen Makrosporophylle kurz bezeichnen zu können, reihe ich sie als fragliche *Cycadospadix* mit der Artbezeichnung *triasicus* (nach ihrem geologischen Alter) ein.

Heer gibt l. c. p. 83/84 mit Abbildung auf Tab. 36, Fig. 6 folgende Beschreibung: »Der Stiel der Fruchtschuppen ist oben schildförmig verbreitert, doch ist diese Partie leider teilweise zerstört.

¹ Vergl. Renault l. c. p. 307 bis 321, auch Scott l. c. Bd. 2, p. 483 (Cycadoxyleae).

² Heer, O. Flora fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz. Zürich 1876 und 1877. p. 83 und 84; Taf. 36, Fig. 6.

³ Leuthardt, F. Die Keuperflora bei Neuwelt bei Basel. 1. Teil: Phanerogamen. Abhandl. der Schweizerischen paläontologischen Gesellschaft, vol. 30, Zürich 1903, p. 22 und Taf. 8, Fig. 4, 5.

Es hat diese Fruchtschuppe eine Höhe von 12·5 *mm*, der Schild hat am Grunde eine Breite von 3 *mm*. An der Seite dieses Stieles haben wir unter der erweiterten schildförmigen Partie die zwei Samen. Sie sind oval und haben eine Länge von 6 *mm*, bei einer Breite von 3 *mm* eine mittlere ovale Partie, ist flach eingedrückt; die Oberfläche erscheint unter der Lupe sehr fein gestreift.«

Heer zieht die beschriebenen Schuppen zu *Pterophyllum* und ergänzt infolge dessen l. c. p. 84 die Diagnose dieser Gattung folgendermaßen: Flores feminei rhachi communi undique inserti, carpida stipitata apice in peltam dilatata, pelta subtus ovalis duobus foetis; semina ovalia. Truncus cylindricus, extus cicatricibus transversis ellipticis, apice perulis lanceolatis tectus. Der in diese Diagnose mit einbezogene Stammrest (l. c. p. 81/82 beschrieben und auf Taf. 36, Fig. 3 abgebildet) ist, unzweifelhaft der Abdruck eines Cycadeenstammes und wird, da nur eine Gattung dieser Familie, nämlich nur *Pterophyllum*, in der Neuen Welt (Neuwelt) vorkommt, dieser Gattung zugeteilt.

Auch Leuthardt¹ glückte es zwei ganz ähnliche Makrosporophylle und auch einen Stammrest von 10 *mm* Durchmesser und etwa 300 *mm* Länge mit etwas verwischter Struktur in Neuwelt, gleichfalls im unteren Horizont, aufzufinden. Bei den Leuthardt'schen Exemplaren ist das Schild gleichfalls undeutlich erhalten. Eines der beiden Makrosporophylle zeigt sehr deutlich (l. c. Fig. 4) »drei ovale etwas erhabene 2 *mm* breite plazentaartige Gebilde. Neben dem Stiele, fast unmittelbar an die seitlichen Plazenten anstoßend, liegen 2 ovale, 4 *mm* lange, 3 *mm* breite Samen.« »Bei dem zweiten Exemplar sind keine plazentaartige Bildungen bemerkbar.« Leuthardt weist auch auf die Kleinheit der Schuppen und Samen gegenüber denen der rezenten Cycadineen hin.

Heer, l. c. S. 84, hat die Makrosporophylle von Neuwelt mit *Zamia* verglichen, was den Bau anbelangt. Später wurden, und zwar gleichfalls im unteren Horizont, auch Zapfen gefunden,² die noch von Heer selbst als männliche *Pterophyllum*-Zapfen bezeichnet wurden. Nach Leuthardt kommen solche Zapfen ziemlich häufig vor, jedoch selten in gutem Erhaltungszustande. Die Pollensäcke sind übrigens nicht bekannt! Der am besten erhaltene Zapfen ist 90 *mm* lang und in der Mitte 18 *mm* breit. Er befindet sich im Museum zu Basel. Leuthardt vergleicht die fraglichen Zapfen mit solchen von *Dioon edule* nach der äußeren Textur. Mit dem Stamme rezenter Cycadineen hatte, woran hier erinnert sei, Heer (l. c. p. 82) wegen der Form und Stellung der Blattnarben, sowie der Niederblätter an der Spitze den von ihm zu *Pterophyllum* gestellten, früher erwähnten Stammrest verglichen.

Von Interesse ist jedenfalls, wenn richtig beobachtet, das Vorkommen von mehreren Samenknospen auf der Spreite einzelner Makrosporophylle von Neuwelt. Eine Nachuntersuchung der Makrosporophylle von Neuwelt durch einen Botaniker wäre daher erwünscht, zumal bekanntlich nach den Untersuchungen von Goebel³ bei *Dioon* an der Basis der Spreite je eine, zuweilen wohl auch zwei rudimentär gebliebene Fiedern auftreten. Es könnte so vielleicht Klarheit über die von Leuthardt als »plazentaartige Bildungen« bezeichneten Gebilde gewonnen werden, die sich möglicherweise teils als reduzierte Fiedern, teils als die oberhalb der Samenknospen entstehenden Anschwellungen werden deuten lassen.

Ich habe die Makrosporophylle von Neuwelt provisorisch in die Gattung *Cycadospadix* Schimp eingereiht, weil der verhältnismäßig lange Stiel und die Insertion der Samen, respektive Samenknospen, wie sie bei Heer, l. c. Fig. 6, sowie bei Leuthardt l. c. Fig. 5 dargestellt wird, dem nicht entgegenstehen. Die Gliederung der Spreite ist zwar nicht bekannt, doch würde auch Ungegliedertheit dieser Einreihung nicht widersprechen im Hinblick auf *Cycadospadix integer* Nath. aus dem Rhät, der nicht anders gedeutet werden kann, wie denn auch bei gewissen rezenten Cycasarten die sterile Spreite der Makrosporophylle nicht weiter gegliedert ist. Leuthardt's Fig. 4 mit den Spuren spreitenständiger

¹ Leuthardt *ibid.* p. 22 und Taf. 8, Fig. 4, 5, die Mikrosporophylle. — p. 20 der Stammrest, ohne Abbildung.

² Leuthardt *ibid.* p. 22.

³ Goebel, K. Organographie der Pflanzen, 1. Aufl. p. 691.

Samen scheint allerdings mehr auf Makrosporophylle vom Typus des rezenten *Dioon* hinzuweisen, dessen Makrosporophylle bekanntlich dem Cycastypus unter den Cycadineen mit typischem Zapfen am nächsten kommen.

Die Kleinheit des *Cycadospadix? triasicus* ist bemerkenswert und bringt ihn der permischen *Autunia* nahe.

Zu *Haitingeria* ergeben sich keine näheren Beziehungen.

Übrigens bedarf, wie wohl aus meinen Darlegungen zur Genüge hervorgeht, der *Cycadospadix? triasicus* noch weiteren Studiums, um seine systematische Stellung innerhalb der Cycadophytenfruktifikationen vollkommen klarzustellen.

c) *Cycadospadix integer* Nath.

1879. Nathorst, A. G. Floran vid Bjuf. Andra Häftet, Stockholm 1879, p. 80, Tab. 17, Fig. 7. Nur sterile Spreiten.

1886. ibidem Treide (sista) Häftet, p. 125 und die neue Erklärung zu Taf. 17.

1902. Nathorst, A. G. Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischer Cycadophyten. K. Sv. Vetenskapsakadem. Handlingar Bd. 36, Nr. 4 (Stockholm 1902), p. 6, Tab. 1, Fig. 11. Ziemlich vollständiges Blatt mit den Insertionen der Samen.

Wie die Abbildungen lehren, ansehnliche Makrosporophylle mit ganzrandiger steriler Spreite und mehreren Paren von Sameninsertionen am Stiele. Spreite lanzettlich mit ausgezogener Spitze, größte Breite etwa 51 mm, Länge mehr als 70; Blattstiel mehr als 80 mm, dessen Breite um 10 mm. Bei dem ursprünglich als *C. attenuatus* (l. c. 1879, p. 80 und Tab. 18, Fig. 6), später (1896, neue Tafelerklärung) als *forma angustior* bezeichneten Fragment ist die Spitze 20 mm über der Spreitenbreite von 10 mm (größte Breite 22 mm) auf 5 mm reduziert. Der vollständigste Rest besitzt einen dicken Kohlebelag.

Fundort: Rhät von Bjuf, in der pflanzenführenden Schicht 3.

Die zitierte Nathorst'sche Figur 7 zeigt eine eigentümliche Textur wohl auf eine Runzelung zurückzuführen, deren Verlauf durch die im Mesophyll verlaufenden Leitbündel mitbedingt ist. Nathorst sagt 1879 l. c., p. 80 hierüber nur: »Från basen utgå radierande strimmar, förbundna genom tvärstrimmar, antagligen uppkomna genom exemplarets skrynkling vid torkningen. Ytan är ojemn, hvilket måhända antyder, att skifvan liksom hos *Cycas*, varit hårig.« Eine Behaarung, gleich der vieler Cycadineen-Makrosporophylle (zum Beispiel *Cycas*, *Dioon*, *Stangeria*) mag schon ihr Teil an der geschilderten Skulptur haben, ich habe aber an Makrosporophyllen von *Stangeria*, nachdem ich den Haarfilz rasiert hatte, eine ganz ähnliche Runzelung, auch mit Querrunzeln wahrgenommen. Die erwähnte Skulptur tritt auch an dem vollständigen Makrosporophyll (Nath. Mesoz. Cycadoph. Tab. 1, Fig. 11) hervor und macht der Abbildung nach mehr den Eindruck, daß sie in erster Linie durch die im derben Grundgewebe verlaufenden Leitbündel verursacht ist. Des weiteren erinnert sie an die Nervatur von *Cloughtonia* und von *Haitingeria*, deren Gesamtumriß auch die gleiche Form und beiläufig die Dimensionen der sterilen Spreite von *Cycadospadix integer* besitzen. Damit sind jedoch die Ähnlichkeiten erschöpft. Die Textur von *Cycadospadix integer* war jedenfalls viel derber als bei *Haitingeria* und *Cloughtonia*, die beide auch habituell, insofern nicht dem Cycastypus des Cycadophyten-Makrosporophylles entsprechen, als sie sitzende Blätter repräsentieren.

d) *Cycadospadix Hennoquei* (Pomel) Schimp.

1870. Schimper, W. Ph. Traité de Paléontologie végétale, vol. 2, p. 207 et Tab. 72, Fig. 18.

1874. Saporta, G. Marquis de: Plantes jurassiques, vol. 2, p. 219, Tab. 116, Fig. 1—5.

1881. Renault, B. Cours de Botanique fossile. Première année, p. 47 et Tab. 4, Fig. 6—8. Schematisierte Figuren!

Synonymon:

1849. *Crossozamia Hennoquei* Pomel, A. Mat. pour servir à la flore foss. du terrain jurassique de la France. Amtlicher Bericht der Versammlung deutscher Naturforscher in Aachen (Leyden) 1849, p. 353.

Locus classicus: Hettange, Zone des Ammonites angustus.

Diese Art wurde zuerst von Pomel bekannt gemacht. Von Saporta werden mehrere verschieden große und zum Teil ziemlich voneinander abweichende Exemplare abgebildet. Den Typus stellt wohl die Saporta'sche Abbildung, Fig. 1, dar.

Das Karpophyll ist gestielt, die Spreite fiederschnittig, mit einem rautenförmigen, einseitig gekielten Mittelfeld versehen. Die Fiederabschnitte an den Längsseiten des zu einem breiten Zipfel ausgezogenen Mittelfeldes sind aufgerichtet und weitaus schmaler als die Spreitenspitze. Sie nehmen an Länge gegen die in den Blattstiel übergehenden Seiten der deltoischen Spreite ab, welche frei von Fiederabschnitten sind. Eine zarte, lockere Gabelnervatur, die gegen die Fiedern vom Kiel aus unter ziemlich spitzem Winkel ausstrahlt, ist angedeutet. Die Länge der Spreite beträgt etwa 60 mm, die größte Breite in der Querdiagonale des Deltoids etwa 40 mm, die Länge des Blattstieles über 30 mm, seine Breite um 7 mm. Erkennbar sind am Blattstiel unmittelbar unter der Basis der Spreite die etwa 5 mm messenden Ansatzstellen der Samen.

Auch Schenk¹ bildet vom gleichen Fundort ein Exemplar aus der Sammlung Schlumberger ab, welches dem gleichen Typus vollkommen entspricht. Er sagt: „Die Analogien mit den gleichen Teilen von *Cycas revoluta* Thunb., *C. angulata* R. BR. und *inermis* Lour. ist unverkennbar.« Zugleich gibt er der Meinung Ausdruck, daß eine *Cycadites*-Beblätterung, wahrscheinlich *C. pectinatus* Schimp. der Schichten von Hettange die zugehörige Beblätterung darstelle. Nach Saporta² ist der *C. rectangularis* Braun's (indem er ausführt, daß *C. pectinatus* Schimp. wegen *Zamites pectinatus* L. et H. zu Verwirrungen führt) dieselbe Art, der auch die *Cycadites* von Seinedtedt und Koburg angehören, denn *Cycadites pectinatus* Berger (Verstein. der Koburger Gegend. S. 23 und 29, Taf. 3, Fig. 4) neque L. et H. ist nichts anderes als *Cycadites rectangularis* Brauns. Saporta erblickt übrigens in *Cycadospadix Hennoquei* den Repräsentanten einer Gattung, welche zwischen *Dioon* und *Cycas* vermittelt, und zwar wegen der Stellung der Samenknospen, die er in Fig. 2 abbildet und folgendermaßen beschreibt: attachés dans une direction oblique et non pas nettement érigée. Sie nähern sich der ersteren durch die eingesenkte Insertion der Samenknospen, der letzteren aber durch Aussehen und Umriß des Makrosporophylls. Bei *Dioon* beobachtet man wie bei der Art von Hettange fertile Karpophylle mit langen Stielen und andere sterile, weil sie nur abortierte Samenknospen tragen, mit kurzem Stiel oder auch ungestielt. Letztere nehmen den Grund der Blüte ein. Dasselbe, meint Saporta, dürfte bei *Cycas* der Fall sein, wenngleich er es noch nicht beobachten konnte.³

Den Gegensatz zu Saporta's Fig. 1 bildet seine Fig. 3, welche sicher ein sitzendes Blatt darstellt und keine Spur einer Samenknospe oder eines Samens aufweist. Auch dieses Exemplar, schematisiert bei Renault reproduziert, zeigt die lockere Gabelnervatur wie Fig. 1, aber deutlicher. Fig. 2 und 5 zeigen auch auf den Terminallappen Fiederabschnitte und geringere Dimensionen.

¹ Schenk, A. Die fossile Flora der Grenzschichten des Lias und Keupers Frankens (Wiesbaden 1867), p. 150 und Taf. 32, Fig. 10.

² Saporta l. c., p. 69 und Tab. 83, Fig. 1—4.

³ In der Literatur fand ich leider keine weitere diesbezügliche Angabe. Es ist sehr zu wünschen, daß einmal der Formenwechsel der verschiedenen Blattkategorien (Schuppen, Laub, Sporophylle) und ihre Übergänge bei *Cycas* und *Dioon* näher untersucht wird, da sich sowohl für die vergleichende als für die phylogenetische Morphologie nicht unwichtige Ergebnisse erwarten lassen. Ich habe in einem früheren Kapitel der vorliegenden Arbeit bereits darauf hingewiesen, daß die meisten morphologischen Angaben über *Cycas* auf Henricus van Reede tot Draakenstein's *Hortus malabaricus* (III. Amsterdam 1682) zurückgehen!

Ob diese verschiedenen Blätter in der Tat alle zu einer Art gehören, sei dahingestellt. Sollte es der Fall sein, müßte Fig. 3 als Niederblatt aufgefaßt werden.

Die Ähnlichkeit der fiederschnittigen Spreite der *Cycadospadix Hennoquei* mit *Haitingeria* ist ziemlich groß. Beide besitzen dieselbe Grundform und den terminalen Lappen. Die Fiederabschnitte sind jedoch bei *C. Hennoquei* schmaler, zahlreicher, mehr aufgerichtet und unregelmäßiger, die Nervatur lockerer.

e) *Cycadospadix Pasinianus* Zigno.

1885. Zigno, A. de: Flora fossilis formationis oolithicae. Vol. 2, p. 150 et Tab. 42, Fig. 2, 3.¹

1891. Saporta, G. Marquis de: Plantes jurassiques, vol. 4, p. 466—469 et Tab. 298, Fig. 3, 4.²

1911. Seward, A. C. The jurassic flora of Sutherland. Transactions of the Royal society of Edinburgh, vol. 17, part 4, Nr. 23, p. 699 et Tab. 7, Fig. 18.

Locus classicus: In saxo calcareo cinerei coloris formationis oolithicae inferioris ad Rozto in septem communibus provinciae Vicentinae, nec non in arenaria calcifera lutescente ejusdem formationis ad Scandolara in provincia Veronesi Italiae. In stratis bituminosis Galliae ac Orbagnoux (Ain) et in stratis calcareis lithographicis ad Cirin (Ain) formationis, Kimmeridge inferior dictae.

Gestielte Karpophylle mit dicker, breit triangulär-deltoidischer, stumpfwinkliger Spreite mit wimperig eingeschnittenen Rändern. Die Abschnitte sind linealisch, allmählich zugespitzt, bis etwa 12 mm lang und von 1·5 mm größter Breite. Sie nehmen gegen die Spitze an Länge ab. Die basalen Seiten des Deltoids sind ganzrandig, die 4 bis 6 mm breiten langen Blattstiele (das längste Fragment mißt 36 mm) sind wiederholt abgesetzt verbreitert.

Von *C. Hennoquei* ist *C. Pasinianus* durch den Mangel einer Rippe, durch die schmalen wimperigen Fiederabschnitte und durch die breit deltoidische Spreite ohne breitem Terminalfiederabschnitt deutlich verschieden. Auffällig ist, nach den Abbildungen zu urteilen, namentlich bei den französischen Vorkommnissen die Kallosität des basalen Spreiteteiles, die in der idealisierten Abbildung in Schimper-Schenk Paläophytologie als ein bandförmiges bogiges Feld erscheint.

Das von Seward bekannt gemachte Exemplar aus dem Kimmeridge von Sutherland stellt ein Spreitenfragment dar. Ich halte die Auffassung Seward's nach Vergleich aller Abbildungen von *C. Pasinianus* für richtig und muß daher Halle,³ welcher die Exemplare von Sutherland lieber als Schuppe angesehen wissen möchte, widersprechen. Seward erwähnt l. c. auch die bemerkenswerte Tatsache, daß bei *Cycas pectinata* neben Makrosporophyllen des Normaltypus auch solche vorkommen, die bloß aus der triangulären Spreite bestehen!

Der Leitbündelverlauf konnte bei keinem der Exemplare von *C. Pasinianus* beobachtet werden.

Auch in Fragmenten sind die Spreiten von *Haitingeria* durch die schmalen Abschnitte deutlich unterschieden, ganz abgesehen von der beträchtlichen Spreitendicke und dem dadurch bedingten gänzlichen Mangel sichtbarer Nervatur bei *C. Pasinianus*.

f) *Cycadospadix Moraeanus* (Pomel) Schimp.

1870. Schimper, W. Ph. Traité de Paléontologie végétale. Vol. 2, p. 207.

1874. Saporta, G. Marquis de: Plantes jurassiques, vol. 2, p. 223 et Tab. 116, Fig. 7, 8; vol. 4, p. 465 et Tab. 298, Fig. 2 (1891).

1881. Renault, B. Cours de Botanique fossile, Première Année, p. 47 et Tab. 4, Fig. 7.

¹ Saporta zitiert irrigerweise Fig. 1, 2. Zigno l. c., Fig. 1, stellt jedoch *Androstrobus italicus* Zigno dar!

² Schon auf Taf. 77 (erschienen 1873), Fig. 1, 2, hat Saporta eine Originalzeichnung Zigno's von *C. Pasinianus* reproduziert. L. c., vol. 2, pag. 63, schreibt er hierüber aber nur: »spadices femelles (carpophylle) ou *Cycadospadix*, probablement stériles, et se rapportant aux *Cycadites*, d'après des échantillons provenant de l'Oolithe des Alpes vénétiennes, dessinés par M. le baron de Zigno, grandeur naturelle.« — Schimper in Schimper-Schenk Paläophytologie, Fig. 164 auf p. 228, ist die spiegelbildliche und verschönte Kopie von Saporta's eben zitierter Figur! *Cycadospadix*arten führt Schimper in der Paläophytologie nicht an, demgemäß heißt es in der Figurenerklärung bloß: »*Cycadospadix*. Aus der Oolithformation der venetianischen Alpen.«

³ Halle, T. G. *Cloughtonia*, l. c., p. 4.

Synonymon:

1849. *Crossozamia Moraeana* Pomel: Mat. pour servir à la Flor. foss. du terrain jurassique de la France. Amtl. Ber. der Vers. deutscher Naturforscher. Leyden 1849.

Locus classicus: In stratis Corallien dictis formationis jurassicae in calcareis apud Sommedieux prope Saint Mihiel (Meuse) et apud Auxey prope Beaune (Côte d'Or) Galliae.

Es sind nur drei Exemplare in der Literatur bekannt. Das vollständige, also typische Exemplar ist bei Saporta l. c., Fig. 7, nach einer Handzeichnung von Pomel wiedergegeben. Die beiden Originale Pomel's sind gegenwärtig nach Saporta l. c., p. 224, und Solms, Paläophytologie, p. 88, unauffindbar.

Cycadospadix Moraeanus ist das zierlichste der als solche beschriebenen Cycadophyten-Makrosporophylle und erinnert habituell am meisten an *Cycas*. Die Spreite verjüngt sich allmählich in den Blattstiel, sie besitzt keine terminale Verlängerung. Das Mittelfeld ist deltoidisch mit einer Abrundung nach oben. Die Fiederabschnitte sind zahlreich, zart und zugespitzt, aufgerichtet, in unentwickeltem Zustande zurückgeschlagen. Unmittelbar unter der Spreite zeigt das vollständige Exemplar (Fig. 7 bei Saporta) zwei Insertionsnarben, am Blattstiel noch weitere vier in alternierender Anordnung. Die Dimensionen sind, an der Saporta'schen Fig. 7 gemessen folgende: Mittelfeld der Spreite bis zur Insertion der ersten Samenknospen 15 mm hoch und 20 mm größte Breite; Fiederabschnitte bis 11 mm lang (die terminalen), ihre Breite am Grunde kaum 1 mm; Länge des Blattstieles über 46 mm bei einer Breitereverjüngung von 6 auf 1·5 mm. Nervation wurde nicht beobachtet. Die Fiederabschnitte sollen mitunter 1 Nerven erkennen lassen.

Von *Cycadospadix Hennoquei* und *C. Pasinianus* ist *C. Moraeanus* durch sein nach oben abgerundetes Mittelfeld unterschieden und durch den allmählichen Übergang der Spreite in den Stiel, abgesehen von seinen weitaus geringeren Dimensionen.

Auch bei *C. Moraeanus* finden wir, gleichwie bei *C. Hennoquei* gegenüber *Cycas* die Abweichung, daß die Samen nicht in Alveolen, sondern an als Ausladungen hervortretenden Stellen befestigt waren, wie es bei *Dioon* der Fall ist. Saporta (l. c. p. 225) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht. Nach seiner Meinung ist durch dieses Verhalten jurassischer *Cycadospadix* der Abstand gemildert, welcher heute *Cycas* von *Dioon* trennt.

Mit *Haitingeria* besteht geringe Ähnlichkeit, da auch Spreitenfragmente durch die zarten Fiederabschnitte auffällig sind.

5. *Cycadocarpidium* Nath.

1886. Nathorst, A. G. Foss. Flor. Bjuf, 1. Heft, p. 91, Tab. 26, Fig. 15—20.

1902. Nathorst, A. G. Mesoz. Cycadoph., p. 8, Tab. 1, Fig. 5, 6.

1911. Nathorst, A. G. Über die Gattung *Cycadocarpidium* Nath. Nebst einigen Bemerkungen über *Podozamites*. Paläobotan. Mitt. 10. K. Sv. vetensk. Handl., Bd. 46, Nr. 8.

1911. Schuster, J. Bemerkungen über *Podozamites*. Ber. d. d. botan. Ges.; Bd. 19, p. 450.

1916. Pélourde, F. Les Progrés réalisées dans l'étude des Cycadophytes de l'époque secondaire. Progressus rei botan., Bd. 5, Heft 2, p. 155ff.

In *Cycadocarpidium* Nath. haben wir Makrosporophylle vor uns, welche, wie Nathorst nachgewiesen hat, zu *Podozamites* gehören. Sie standen zu kleinen gestreckten Zapfen vereint zahlreich an einer dünnen Spindel. Im Habitus nehmen sie eine Mittelstellung zwischen *Cycas* und den *Zamiaee* ein, da der obere Teil des Sporophylls vollständig blattartig und nicht schuppenartig ist. Das kurzgestielte Makrosporophyll ist klein, die größten bisher bekannten messen etwa 20 mm. Man unterscheidet einen mittleren spreitigen Teil, der von 4 bis 6 parallelen, zur Spitze konvergierenden Adern durchzogen wird und darunter am kurzen Stiel eingefügt, rechts und links je eine mit einem dünnen flügelartigen Anhängsel versehene Samenknospe, die mit ihrer Spitze nach unten oder gegen die Zapfenachse gerichtet ist. Das flügelartige Anhängsel befindet sich auf der Gegenseite.

Schon Nathorst hat darauf hingewiesen, daß *Cycadocarpidium* ein Makrosporophyll darstellt, bei welchem die Metamorphose noch weniger fortgeschritten ist als unter den rezenten Cycadineen (zum Beispiel *Dioon* und *Encephalartos*), also einen sozusagen noch ursprünglicheren Typus des Cycadineenfruchtblattes darstellt. Er hat aber Podozamites auch als einen der Übergangstypen zwischen Cycadophyten und Coniferen hingestellt. Ich halte diese Anschauung, der sich auch Pelourde (l. c. p. 157) anschließt, für richtig und erinnere daran, daß Seward¹ für die Podozamitesbeblätterung den Vergleich mit der *Conifere Agathis* (speziell mit *A. australis* Salisb. von Neuseeland) vorzieht, da manche Spezimina Anzeichen schraubiger Anordnung der Segmente, also vielleicht schraubige Blattstellung zeigen. Es hat übrigens schon Schenk² vor langer Zeit auf eine Bemerkung von Goepfert³ hin, die Blätter der Damaritesarten seien unter den Zamitesarten zu suchen, reflektierend, mit Rücksicht auf die Ähnlichkeit der einzelnen Segmente von Podozamites (*Zamites*) *distans* mit den Blättern der rezenten *Dammara orientalis* Lamp. sich auf die Frage näher eingelassen, ob Podozamites *distans* als eine mit *Dammara* verwandte Conifere oder als eine Cycadee anzusehen sei. Er fühlt sich zur Diskussion dieser Frage auch dadurch bewogen, daß ihm ein bei Eckersdorf (unweit Bayreuth) gesammeltes Exemplar vorlag, dessen Blattstielbasis von mehreren Reihen ansitzender Schuppen umgeben war.

Schenk kommt zu dem Ergebnis, daß das Blatt von einer Seitenknospe, wie sie bei den lebenden Cycadeen an den Stämmen auftreten, stammen könne. Die histologischen Verhältnisse fand er denen von Cycadeen analog und keine Andeutung der den Coniferen eigentümlichen Strukturen. Das bezieht sich allerdings nur auf die Epidermis.⁴ 1905 habe ich selbst⁵ der Meinung Ausdruck gegeben, es seien noch weitere Untersuchungen nötig, auch bestehe die Möglichkeit, daß systematisch heterogene Elemente unter Podozamites vereinigt wurden; bis auf weiteres aber scheine die Stellung von Podozamites zu den Cycadales (besser Cycadophyten) noch immer am angemessensten. Durch Nathorst und Schuster (1911) hat nun freilich diese Frage eine neue Wendung genommen.

Wegen des Vergleiches mit *Haitingeria* muß der *Cycadocarpidium*-Reste insofern gedacht werden, als sie einen eigenartigen Typus von Cycadophyten-Makrosporophyllen mit blattartiger Spreite darstellen. Die morphologische Natur des sogenannten flügelartigen Anhängsels der Samenknospen ist allerdings noch festzustellen. Es kann sich entweder um Fiederabschnitte oder um Fiedern handeln. So stünde *Cycadocarpidium* unserer *Haitingeria* insofern nahe, als es gewissermaßen einen reduzierten Typus darstellen kann, insofern bei *Cycadocarpidium* nur eine einzige und noch dazu basale Samenknospe auf jedem Fiederabschnitt vorhanden ist, während die Fiederabschnitte der *Haitingeria* mehrere randständige Samenknospen aufweisen.

Während wir in der *Haitingeria* einen Typus vor uns haben, der nur aus der alpinen Trias bekannt ist, kennen wir *Cycadocarpidium* erst aus dem Rhät. Im übrigen sind jedoch die Nerven bei *Cycadocarpidium* parallel, während sie bei *Haitingeria* viel zahlreicher sind, zwar parallel erscheinen, bei näherer Betrachtung jedoch auch gabelige Nervatur erkennen lassen. Das spricht zweifellos dafür, daß es sich um wesentlich verschiedene Gattungen handelt.

6. *Noeggerathia* Sternb.

Die beste Darstellung der *Noeggerathien* verdanken wir Stur.⁶ Die für unsere Vergleiche maßgebende Abbildung finden wir in seiner unten zitierten Abhandlung. Man kennt sterile und fertile

¹ Seward, A. C. *Jurassic Flora* I, p. 242.

² Schenk, A. *Foss. Flora der Grenzsichten* (1867), p. 161.

³ Goepfert, R. *Fossile Coniferen* (1850), p. 237.

⁴ Schenk l. c., Taf. 36, Fig. 3.

⁵ Krasser, F. *Foss. Pflanzen von Transbaikalien* . . . Denksch. m.-n. Kl., Bd. 78 (1905), p. 29 (617).

⁶ Stur, D. *Zur Morphologie und Systematik der Kulm- und Karbonfarne*. Sitzungsber. Akad. der Wissensch. Wien, m.-n. Kl., 88. Bd., Abt. 1 (1883), S. 644—651 und Fig. 3 auf S. 645. Siehe auch Abhandlungen der k. k. Geolog. Reichsanstalt in Wien, Bd. 11, Abt. 1 (1885), S. 13.

Blätter. Bei den sterilen Blättern finden wir alternierende Fiedern mit schräger Insertion in zweizeiliger Anordnung. Bei den fertilen Blättern ist die Spitze in eine dichte zusammengedrückte zweizeilige Ähre umgewandelt, deren Sporangien tragende Fiedern sich in jeder Zeile dachziegelig, und zwar ober-schlächting, decken. Die Sporangien befinden sich auf der der Spindel zugekehrten Seite der fertilen Fiedern. Während die sterilen Fiedern keilförmig mit gerundetem Vorderrand ausgebildet sind, repräsentieren sich die fertilen Fiedern in anderer Form; sie werden zu breiten, am Vorderrand gezähnelten, durch ihre ober-schlächtinge Lagerung die Rhachis ganz verdeckenden Schuppen. Sie messen etwa 20 mm nach der Breite, sind etwa 13 bis 15 mm hoch, weisen einen breiten keilförmig zusammengezogenen Grund auf. Weitaus bedeutendere Dimensionen zeigen die sterilen Fiedern, welche übrigens gegen die Blattbasis, wie insbesondere gegen die Blattspitze bedeutend an Größe abnehmen, so daß das sterile gefiederte Blatt von lanzetlichem oder lanzetlich-linealem Umriß ist. Die Nervatur ist bei sterilen und fertilen Fiedern außerordentlich dicht und fein, dem Typus *Cyclopteris* angehörig. Die Sporangien sind zahlreich und in Querreihen angeordnet, sie enthalten zahlreiche Sporen. Sie wurden als solche zuerst von Karl Feistmantel¹ angesprochen, nach dem sie vorher von Geinitz (Neues Jahrb. f. Min. 1865) als »Früchte« einer *Gymnosperme* bezeichnet worden waren, eine Anschauung, der auch Ottokar Feistmantel (Lotos 1873) beitrug.

Von Karl Feistmantel, Stur, Solms-Laubach,² Schenk (Foss. Pflanzenreste) wird *Noeggerathia* zu den *Filices*, von Renault (Cours botan. foss.) und Zeiller³ jedoch zu den Cycadineen gebracht. Seward (Foss. Plants II) läßt die systematische Stellung unentschieden. Eine Zuteilung zu den Ophioglossaceen, wie Stur wollte, erscheint, wie Solms (l. c., S. 155) dargelegt hat, nicht gesichert. Zur vorläufigen Zuweisung zu den Cycadineen wurden die Autoren durch die Ähnlichkeit der Beblätterung mit *Sphenozamites* und *Plagiozamites* veranlaßt.

Heute lassen sich beide Auffassungen verteidigen, keine streng beweisen! Nach Feistmantel besitzen die Sporangien keinen Annulus, nach Stur jedoch ist ein Annulus vorhanden. Leider ist die histologische Struktur der *Noeggerathia* bislang mangels geeigneten Materiales nicht genügend bekannt. Es könnte *Noeggerathia* auch eine *Pteridosperme* (Cycadofilix) sein! In der Tat sah sie Potonié⁴ dafür an.

Sollte *Noeggerathia* wirklich zu den Cycadophyten gehören, dann hätten wir in den Sporangien Pollensäcke vor uns. Bei den rezenten Cycadineen befinden sich die Pollensäcke jedoch auf der Unterseite der Zapfenschuppen, ein Moment das gegen die Cycadophytennatur von *Noeggerathia* spricht. Hingegen spricht die ober-schlächtinge Deckung der Fiedern für die Zuteilung zu den Cycadophyten. Hat doch schon Alexander Braun⁵ gerade die ober-schlächtinge Deckung der Fiedern (in der Vernation) als Folge einer meist kaum bemerkbaren schiefen Insertion) als einen der merkwürdigsten Charaktere der Cycadeen erkannt. Außerdem darf aber nicht übersehen werden, daß C. E. Weiß⁶ eine andere Form von Schuppen mit einer größeren Anzahl von Anhangsgebilden mit basalem Wulst beschrieben hat. Diese Gebilde wurden von ihm als Samen gedeutet und die *Noeggerathien* zu den Gymnospermen gestellt, der Wulst als *Arillus* gedeutet.

¹ Feistmantel, K. Über die *Noeggerathien* und deren Verbreitung in der böhm. Steinkohlentormation. Sitzungsber. d. Gesellsch. d. Wissensch. Prag, Jahrg. 1879, p. 75.

² Solms-Laubach, H., Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie (Leipzig 1887), p. 144, 155; daselbst auch genaue Zitate.

³ Zeiller, R. Éléments de Paléobotanique (Paris 1900), p. 233.

⁴ Potonié, H. Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie (Berlin 1897), p. 160 ff. — In Engler-Prantl, natürl. Pflanzenfam., I. 4, S. 795 behandelt Potonié *Noeggerathia* unter den »Resten besonders zweifelhafter systematischer Stellung«. (1901.).

⁵ Braun, A. Gymnospermie der Cycadeen. Berliner Monatsberichte für 1875 (Berlin 1876), p. 327.

⁶ Weiss, C. E. Bemerkungen zur Fruktifikation von *Noeggerathia*. Zeitschriften der deutsch. Geolog. Gesellsch. 1879, p. 111, Abbildung. Letztere auch bei Zeiller l. c. p. 234 reproduziert.

Wenn wir die Feistmantel-Stur'schen und die Weiß'schen Abbildungen und Beschreibungen zusammenhalten, so läßt sich der Gedanke nicht abweisen, daß die von Weiß beschriebenen Exemplare (sie stammen von Trschemoscha bei Pilsen) Makrosporophylle darstellen. Nur eine Nachuntersuchung und neue Funde können Sicherheit bringen. Möglicherweise erkennen wir dann in *Noeggerathia* einen Stamm, der Merkmale der Cycadophyten (Typus der Beblätterung, ober-schläch-tige Deckung, der Wulst, auf welchem die Samenknospen sitzen) mit gewissen Coniferenmerkmalen (mehrsamige Schuppen, 5 bis 9samig bei bestimmten Taxineen und Cupressineen) vereinigt.

Auf keinen Fall haben wir in der von Stur abgebildeten »Sporophyllähre« Makrosporophylle vereinigt, so daß eine Vergleichung mit *Haitingeria* füglich entfällt. Die Ähnlichkeit besteht darin, daß die mit keiliger Basis sitzenden fertilen Fiedern einen geteilten, wenn auch nicht fiederschnittigen Rand besitzen. Die von Weiß beschriebenen Schuppen sind fast ganzrandig.

7. Propalmophyllum Lign.

In der Abhandlung über die Liasflora von Saint Honorine-la-Gouillaume (Orne) hat Lignier¹ sehr merkwürdige Blattreste unter dem Namen *Propalmophyllum liasinum* g. et sp. n. beschrieben und abgebildet, die bis heute noch nicht vollständig einwandfrei aufgeklärt sind, obzwar derselbe Autor sie später zum Vorwurf einer eigenen Abhandlung² gemacht hat.

Wer nur die Abbildung in der Liasflora von Saint Honorine-la-Gouillaume kennt, wird wahrscheinlich ohneweiters der Ansicht von Schuster³ beistimmen, *Propalmophyllum liasinum* sei »sicher ein Sporophyll von Cycas, ähnlich de Zigno's *Cycadospadix Pasinianus*«. Wer aber die zweite Abhandlung Lignier's von 1907 würdigt, wird wahrscheinlich anderer Ansicht sein. Unzweifelhaft liegt hier eine Vernationsform vor, wie wir sie nur bei den Palmen kennen. Gegen die These Lignier's⁴: »Le Propalmophyllum représenterait une de ces formes préparatoires, il ne serait pas un Palmier vrais mais appartiendrait à l'ancestralité des Palmiers« wird man kaum eine ernste Einwendung erheben können, wobei daran erinnert sei, daß die ältesten bisher bekannt gewordenen sicheren Palmenreste die von Fliche⁵ aus dem Cenoman von Argonne beschriebenen Cocosnüsse sind (*Cocopsis Fliche* und *Astrocaryopsis Fliche*). Man wird allerdings wohl auch die Vorläufer der Palmen, gleich denen der Dicotyledonen, unter jenen fossilen Pflanzen suchen müssen, die man nach den spärlichen äußeren Merkmalen nicht anders, denn als Cycadophyten bezeichnen kann. Da ist es wohl von Interesse, daß schon in der Trias von Raibl Blätter vorkommen, welche an die Vernation von Palmen anklingen. Ich meine die von Bronn⁶ als *Phylladelphia strigata* beschriebenen Reste, welche Schimper⁷ im

¹ Lignier, O. Flore liasique de Ste Honorine-la-Gouillaume (Orne). Caen. 1895. Mém. de la société Linn. de Normandie. Vol. 18, fasc. 2, p. 28 squ. et Tab. 7, Fig. 20, 21.

² Lignier, O. Nouvelles recherches sur le *Propalmophyllum liasinum* Lign. — Ibid., Vol. 23, part. 1, Caen 1900. In dieser Abhandlung findet sich auch die Literatur über die vorcretazischen angeblichen Angiospermenreste.

³ Schuster, J. N. Weltrichia und die Bennettitales. K. Sv. Vetenskapsakadem. Handl. Bd. 46, Nr. 11 (1911) p. 50/51.

⁴ Lignier, Nouv. recherches l. c. p. 14.

⁵ Fliche, P. Etudes sur la flore fossile de l'Argonne (Albien-Cenomanien). Bull. de la Soc. des sciences de Nancy, 1896, p. 153.

⁶ Bronn, H. G. Beiträge zur triadischen Fauna und Flora der bituminösen Schiefer von Raibl. Stuttgart 1858.

⁷ Schimper, W. Ph. Traité de la Paléontologie végétale, Vol. 2 (1870), p. 132. — Schimper's Deutung von *Phylladelphia strigata* als »Knospenschuppen« eines Cycadophyten halte ich für gerechtfertigt. Es dürfte sich in der Tat um Niederblätter aus der Blütenregion von *Macropterygium Bronnii* handeln. Obzwar auch andere Cycadophyten in der Flora von Raibl in Betracht kommen können, so spricht doch für Schimper's Ansicht besonders die Form der Phylladelphiablätter, da sie den Fiedern des genannten Cycadophyten am nächsten kommt. *Phylladelphia* hat Bronn diese Reste genannt, weil sie des öfteren zu zwei und mehr am Grunde zusammenhängen. Das war für Stur der Anlaß, sie für Equisetumscheiden zu erklären. Daher das *Equisetum strigatum* in seiner Liste der Raibler Pflanzen (Stur, D. Die obertriadische Flora der Lunzer Schichten und des

Traité als die Knospenschuppen von *Macropterygium Bronnii* Schimp. (*Pterophyllum Bronnii* Schenk) hinstellt.

Ähnlich *Propalmophyllum* sind auch jene 1882 von Feistmantel aus der Gondwanaflora beschriebenen Reste, welche er *Noeggerathiopsis lacerata* nannte, 1902 Zeiller jedoch nur als fragliche Noeggerathiopsisreste betrachtete und mit Ginkgophyten verglich.

Ich halte es auch für sehr wahrscheinlich, daß wir es in *Propalmophyllum* Lign. und *Noeggerathiopsis lacerata* Feistmantel mit Vertretern einer Schalltype im ursprünglichen Sinne von Saporta zu tun haben. Leider sind die bekannt gewordenen Reste so gering an Zahl und allem Anscheine nach insbesondere die Exemplare aus dem Gondwana nicht so gut erhalten, daß sichere Aufschlüsse von einer erneuten Untersuchung zu erwarten wären.

An *Haitingeria* erinnert nur die *Noeggerathiopsis lacerata* Feistmantel, doch hat sie zahlreiche und durchaus zugespitzte Abschnitte, wodurch sie eben dem Typus des Blattes einer Fächerpalme im Entfaltungszustande ähnelt, wie dies die bereits in Anmerkung 8 zitierten Figuren bei Arber lehren.

Schlußwort.

Ich habe in der vorliegenden Abhandlung das Hauptgewicht auf die Feststellung von Tatsachen gelegt und mich mit Absicht der Spekulationen enthalten, zu welchen *Haitingeria* hinsichtlich der Phylogenie des Perianthes der Angiospermenblüte verführen könnte. Es sei nur folgendes erwähnt. Schon Eichler hat gelegentlich geäußert, man könne, wenn man wolle, die peripheren sterilen Karpophylle bei *Cycas* als Andeutung einer Blütenhülle ansehen. Hiezu kommt, daß die sterilen Makrosporophylle von *Cycas pectinata* nach Seward bloß die trianguläre Spreite entwickeln, und daß nach Saporta auch bei *Dioon* dieselben kurzstielig sind im Gegensatze zu den langstieligen fertilen Makrosporophyllen. Die einer sterilen *Haitingeria Krasseri* sehr ähnliche *Cloughtonia* wird von Halle ihrer Struktur nach als denkbarer Vorläufer der Petalen der Angiospermen angesehen.

*

Es erübrigt mir noch in Dankbarkeit der Förderung zu gedenken, welche mir durch die Liberalität der Herren Hofräte Tietze und von Wettstein, ferner der Herren Direktor Zahlbruckner und Professor Schaffer bei der Benützung der ihrer Obhut anvertrauten Schätze zu Teil ward. Nur die mir vor Jahren von der hohen Akademie der Wissenschaften verliehene materielle Unterstützung ermöglichte mir in den schweren Zeiten der jüngsten Vergangenheit die Fortführung meiner Cycadophytenstudien in Wien, dem geistigen Brennpunkt der Donauländer. Ihr bin ich besonders verpflichtet.

bituminösen Schiefers von Raibl. — Sitzungsbericht der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathem.-naturw. Klasse, Bd. 111, Abt. 1, Märzheft, Jahrg. 1885).

Übrigens hat Nathorst (Palsjö, Taf. 13, Fig. 14 bis 17) ähnliche, nur weitaus kleinere Reste aus dem schwedischen Rhät beschrieben und sie einfach als »*Squamae Cycadearum*« bezeichnet. Er verglich sie mit den Schuppen auf den Stämmen gewisser Cycadeen z. B. von *Cycas*, fügte jedoch hinzu, daß bei der Deutung auch Staubblätter in Betracht kommen. Letztere Möglichkeit halte ich, wenigstens für Phylladelphia für ausgeschlossen, denn die Mikrosporophylle von *Macropterygium* glaube ich in jenen Resten aufgefunden zu haben, die in der Stur'schen Liste als *Dioonites pachyrrhachis* Schenk sp. figurieren. Sie entsprechen dem Cycadeoidea-Typus!

⁸ Um ein leichter als die »Flora fossilis Indica« zugängliches Werk zu zitieren, notiere ich hier: Arber, E. A. N. Catalogue of the Fossil Plants of the Glossopteris Flora, being a Monograph of the *Permo-Carboniferous* Flora of India and the Southern Hemisphere. Brit. Mus. Catal. London 1905, p. 189. Dasselbst zwei Figuren und die Literatur.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. In der Triasflora der Lunzerschichten finden sich Cycadophyten-Makrosporophylle, welche sich unter den rezenten Cycadinae nur mit den Makrosporophyllen von *Cycas* vergleichen lassen.

2. Sie repräsentieren eine eigene Gattung, *Haitingeria* F. Krasser. Die typische Art ist die *Haitingeria Krasseri* (Schust.) von Pramelreuth bei Lunz. In dieselbe Gattung gehören aber auch Fossile aus den rhätischen Kohlschichten von Tonking, *Haitingeria Zeilleri* F. Krasser, und aus dem Lias der Rajmahalgroup des Gondwanasystems von Ostindien, *Haitingeria Rajmahalensis* (Wiel.).

Die Gattung *Haitingeria* ist somit aus der alpinen Trias, dem indosinesischen Rhät und dem Lias Ostindiens bekannt. Auch in dem skandinavischen Rhät kommen im fragmentarischen Zustande habituell ähnliche Reste vor, die jedoch eher an *Westersheimia* F. Krasser anschließen.

3. *Haitingeria* F. Krasser stellt sich als ein tief fiederschnittiges (fiederlappiges) sitzendes oder kurzgestieltes Makrosporophyll dar, welches zahlreiche Samenknospen (Samen) an den Rändern der Abschnitte trägt und in der Knospenlage dütenförmig eingedreht ist. Dadurch ist *Haitingeria* als eigener Typus charakterisiert.

4. Unter den fossilen Pflanzenresten waren nach den morphologischen Verhältnissen mit *Haitingeria* in erster Linie zu vergleichen: *Cloughtonia* Halle aus dem Dogger von England, welche nach diesem Autor einen Vorläufer der Angiospermenpetalen repräsentieren kann, sowie die verschiedenen als *Cycadospadix* Sap. zusammengefaßten, gewöhnlich schlechtweg als zu den Cycadinae gehörig betrachteten fossilen Makrosporophylle, welche von der Trias bis in den oberen Jura vorkommen. Es zeigt sich, daß die Arten nach ihren Merkmalen meist zwischen *Dioon* und *Cycas* vermitteln. Der permische *Cycadospadix Milleryanus* Renault stellt indes als gefiedertes Makrosporophyll einen eigenen Typus dar: *Autunia* F. Krasser gen. nov.

Die gleichfalls für die Vergleichung mit *Haitingeria* in Betracht kommenden Gattungen *Noeggerathia* Sternb. aus dem Karbon und *Propalmophyllum* Lign. aus dem Lias vereinigen Cycadophytenmerkmale mit Merkmalen anderer Gruppen. Erstere weist auf gewisse Coniferengruppen, letztere auf die Palmen hin.

5. Der Kohlebelag von *Haitingeria Krasseri* (Schust.) zeigt an Mazerationspräparaten eine ganz ähnliche Epidermis, wie die Makrosporophylle von *Cycas* und wie die *Cloughtonia rugosa* Halle, es sind jedoch die Zellen meist größer und das Gewebe polymorpher als bei den letzteren.



Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort	1
A. <i>Haitingeria</i> F. Krasser	2—13, 30
Eine neue Gattung der Cycadophyten, begründet auf das Makrosporophyll.	
I. Gattungsdiagnose und Übersicht über die Arten	2
II. <i>Haitingeria Krasseri</i> (Schust.)	3—13, 30, 31
1. Äußere Morphologie	3—6
Beschreibung der Belegstücke zur Feststellung der Merkmale	3
Vernation	4, 30
Samenknospen und Samen	4, 31
Nervationsverhältnisse	5
2. Innere Morphologie (Histologische Beobachtungen)	6, 30
Über die Anatomie der Makrosporophylle von <i>Cycas</i>	6
3. Morphologische Deutung	7—13
a) Allgemeine Erwägungen	7
b) Das Makrosporophyll von <i>Cycas</i> und die ihm am nächsten kommenden anderer <i>Cycadinae</i>	8—11
Morphologie des Makrosporophylls von <i>Cycas</i>	8
Morphologie des Makrosporophylls von <i>Dioon</i>	8
Morphologie des Makrosporophylls von <i>Encephalartos</i>	8
Morphologie des Makrosporophylls von <i>Ceratozamia</i>	8
Morphologie des Makrosporophylls von <i>Stangeria</i>	8
Die Knospenfolge, Niederblätter und Übergangsbildungen zu den Tropho- und Makrosporophyllen	9—11
Die Vernation der Laubblätter der <i>Cycadinae</i>	10
Die Vernation der Makrosporophylle von <i>Cycas</i>	9—10, 11
c) Die Schuppenregion des Cycadineenstammes. Hoch- und Niederblätter. Die Schuppenregion der fossilen Cycadophyten	11
Die Formverhältnisse der Niederblätter der rezenten <i>Cycadinae</i> , insbesondere von <i>Cycas</i>	11
Die Schuppenblätter der fossilen Cycadophyten (<i>Cycadolepis</i> Sap)	12
<i>Cloughthonia</i> Halle	12
d) Die nebenblattartigen Gebilde und die Aphlebien der Farne	13
Ergebnisse	13
III. Die übrigen zu <i>Haitingeria</i> gestellten Arten	13
B. Die fossilen Vergleichsobjekte	14—29
Vorbemerkung	14
1. <i>Cloughthonia</i> Halle	15, 30, 31
2. <i>Haitingeria Rajmahalensis</i> (Wiel.) F. Krasser	16, 30, 31
3. <i>Haitingeria Zeileri</i> F. Krasser	16
<i>Carpolithes</i> sp. Nath. von Palsjö	17
4. <i>Cycadospadix</i> Schimp.	17—19, 30
Begriffsbestimmung	18
<i>Cycas Steenstrupii</i> Heer	18
<i>Pseudocycas</i> Nath.	18
Übersicht über die Arten von <i>Cycadospadix</i> Schimp. und ihr geologisches Alter	18, 19

	Seite
a) <i>Cycadospadix Milleryensis</i> Renault (<i>Autunia</i> F. Krasser, eingefiedertes Makrosporophyll) . . .	19, 20, 30
b) <i>Cycadospadix? triasicus</i> F. Krasser	20
c) <i>Cycadospadix integer</i> Nath.	22
d) <i>Cycadospadix Hennoquei</i> (Pomel) Schimp.	22
e) <i>Cycadospadix Pasinianus</i> Zign.	24, 28
f) <i>Cycadospadix Moraeanus</i> (Pomel) Schimp.	24
5. <i>Cycadocarpidium</i> Nath.	25
6. <i>Noeggerathia</i> Sternb.	26, 30
8. <i>Propalmophyllum</i> Zign.	28, 30
<i>Phylladeiphia strigata</i> Bronn	28
<i>Equisetum strigatum</i> Stur	28
<i>Noeggerathiopsis</i> Feistm.	29
<i>Squamae Cycadearum</i> Nath. von Palsjö	20
<i>Dioonites pachyrrachis</i> Schenk	20
Schlußwort	20
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	30
Tafelerklärung	31

Erklärung der Tafel.

Fig. 1 bis 9: *Haitingeria Krasseri* (Schust.)

Fig. 1. Belegstück aus der Sammlung des Joanneums in Graz. Von mir aus Lunzer Rohmaterial aus dem Nachlasse von Konstantin Freiherrn von Ettinghausen vor Jahren herauspräpariert und mit dem msc-Namen *Cycadospadix Marklanneri* versehen.

Es zeigt rechts die Fiederabschnitte ausgebreitet und daran randständig kegelförmige Gebilde, die Samenknospen. Da die Fiederabschnitte, wenn auch zum Teile ausgebreitet, doch nicht vollständig auf der Bruchfläche (Schichtfläche) erscheinen, sondern sichtlich, namentlich die Enden im Einschlußmedium, teils auf der Abdruckplatte, teils in der nicht erhaltenen, weil zertrümmerten Gegenplatte verborgen sind, ergibt sich, daß die Fiederabschnitte klauenartig nach verschiedenen Richtungen gekrümmt waren, womit auch die verschiedenen Ausbreitungsrichtungen in Einklang stehen.

Das Exemplar war zur Zeit der Einbettung wohl stark mazeriert, wofür die zahlreichen Eindrücke auf der Spreite und die Gewebefetzen in der unteren Partie sprechen. Die feine Granulierung entspricht der Struktur der Einschlußmasse.

Fig. 2. Handstück aus der Sammlung des Geologischen Institutes der deutschen Karl-Ferdinands-Universität in Prag. Es zeigt zwei verschiedene Entwicklungsstadien nebeneinander. Links erblickt man ein gerolltes Makrosporophyll im ersten Stadium der Entfaltung, rechts hingegen ein ausgebreitetes Makrosporophyll, dessen Fiederabschnitte leider nur die Abbruchstellen der im abpräparierten Gestein befindlichen Spitzen aufweisen. Die Nervatur ist sehr gut erhalten. Der Kohlebelag war, obzwar glänzend, doch zur Herstellung von Mazerationspräparaten (siehe Fig. 8 und 9) geeignet. An den Fiederabschnitten treten die randständigen Insertionen der Samen hervor.

Fig. 3 bis 7. Originale im Museum der Geologischen Reichsanstalt in Wien.

Fig. 3 und 4 zeigen im allgemeinen dasselbe, doch weist 4 einen sehr breiten nicht verschmälerten Blattgrund auf. Das in die Blattspitze auslaufende Mittelfeld ist bei 3 sehr gut erhalten, wo es auch die Nervatur scharf ausgepägt zur Schau trägt. Mehr verwischt ist letztere bei 4. Die Fiederabschnitte, soweit sie auf den Abdrücken sichtbar sind, zeigen besonders bei 4 (sehr deutlich links) zumeist die Ansatzstellen der Samenknospen, respektive Samen.

Zu Irrtümern können in Fig. 3 die helleren elliptischen Feldchen am Grunde der Spreite und im rechten Seitenfeld geben, da sie Vertiefungen, von ansitzenden oder auflagernden Samen herrührend, zu entsprechen scheinen. Sie verdanken ihren Ursprung jedoch Luftblasen in der vor Jahren zur Konservierung des Kohlebelages von Stur aufgetragenen Leimschichte.

Fig. 5 Zeigt wohl die Außenseite des Makrosporophylls. Die Fiederabschnitte sind durchaus in das Gestein hineingekrümmt. In der Richtung der eingeritzten Pfeile sind namentlich in der Spitzenpartie und in der linken Hälfte drei Samenspuren gut erkennbar. Die mittleren und oberen Abschnitte sind gegen die Spitze deutlich verschmälert. (*Cycadospadix Laubei mihi msc.*)

Fig. 6a und b. Ein und dasselbe Handstück, jedoch verschieden beleuchtet und in etwas verschiedener Größe dargestellt. In 6a erscheinen die von den abgefallenen Samen am Rande der Fiederabschnitte hinterlassenen Eindrücke plastisch, so daß das Bild des mit Samen besetzten Makrosporophylls entsteht. An einzelnen Stellen liegen Samen im Gestein, so bei x und xx .

Fig. 7. Makrosporophyll in stark mazeriertem und zerdrücktem Zustande erhalten. Es zeigt auch die durch die Samen bedingten Eindrücke auf den deutlich zur Spitze verschmälerten Fiederabschnitten, namentlich in der durch den Pfeil angegebenen Richtung.

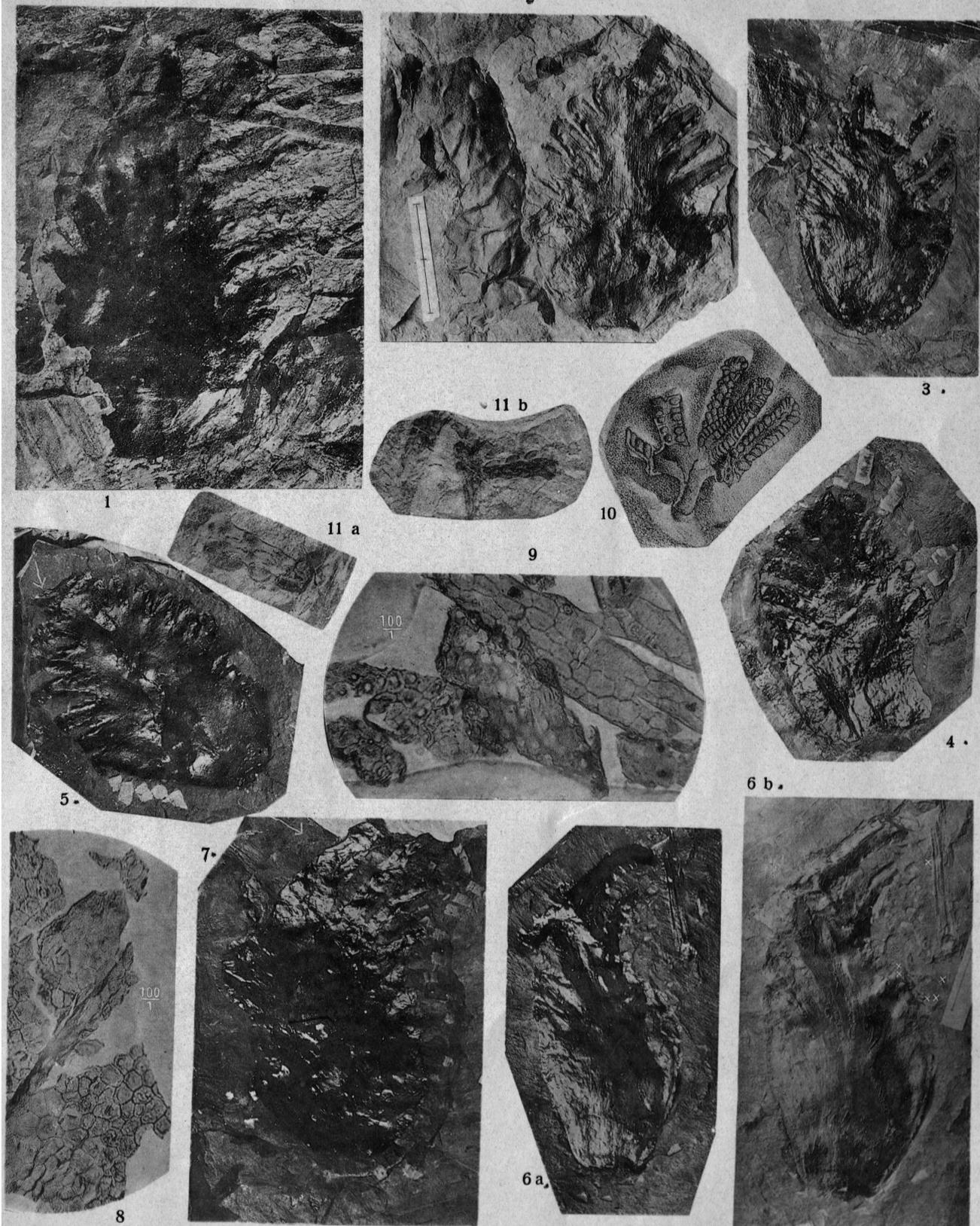
Fig. 8 und 9. Mazerationspräparate aus dem Kohlebelag vom Original zu Fig. 2 (rechts). Vergrößerung 100.

Es war mehrtägige Einwirkung von Schulze'scher Flüssigkeit und darnach kurze Behandlung mit Ammoniak erforderlich. Man unterscheidet leicht dünnwandige und dickwandige Elemente, unter den ersteren gestreckte und gleichseitige, auch papillöse Zellen. Die dickwandigen Zellen treten in Gruppen oder in Geweben auf, sie sind nicht gestreckt.

Bei Betrachtung der Bilder mit der Lupe tritt bei den dünnwandigen Elementen die fein-poröse Struktur der Seitenwände an verschiedenen Stellen deutlich in Erscheinung.

Fig. 10. *Haitingeria Rajmahalensis* F. Krasser. Kopie der Figur 5 auf Tafel XXXIX in der »Jurassic (Liassic) Flora of the Rajmahal Group« von O. Feistmantel in Palaeont. ind. Ser. II. Calcutta 1877: »Inflorescence or fructification of Cycadeous plants.« — Unter den in der Literatur nachweisbaren Resten wohl das am meisten an die Lunzer *Haitingeria* gemahnende. Makrosporophyll mit einer aus fünf Fiederabschnitten bestehenden Spreite. Die Abschnitte mit randständigen Grübchen, wohl die von den Samenknospen, respektive Samen in der Spreite hinterlassenen Eindrücke (Anheftungsstellen.) Die Wiedergabe der Feistmantel'schen Figur bei G. R. Wieland (On the Williamsonia Tribe; Americ. Journ. of science, Vol. XXXII, Decb. 1911, p. 461, Fig. 17 D) ist sichtlich im Sinne seiner Deutung dieses Fossiles als männlicher Wirtel einer Williamsonia abgeändert.

Fig. 11 und 11a: *Haitingeria Zeilleri* F. Krasser. Kopie nach R. Zeiller, Flore fossile des gîtes de charbon de Tonkin: Atlas, Paris 1903, Tafel L, Fig. 20 und 20a, p. 225: Échantillon d'attribution problematique und p. 226: »peut-être meme s'agirait-il ici de véritables carpophylles de Cycadées dont le limbe terminal, sterile n'aurait pas été conservé . . . interprétation conjunctural . . .«



F. Krasser phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien