ÖSTERREICHISCHE

BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von **Dr. Richard R. v. Wettstein,**
Professor an der k. k. Universität in Wien,
unter Mitwirkung von **Dr. Erwin Janchen,**
Privatdozent an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LXII. Jahrgang, Nr. 8/9. Wien, August/September 1912.

Die Blüten der Bennettitalen.

Ein Sammelreferat.

Von **Stephanie Herzfeld** (Wien).

(Mit 14 Textabbildungen.)

(Aus dem Botanischen Institut der k. k. Universität in Wien.)

Das Erscheinen von Wielands klassischem Werk „American Fossil Cycads" erregte eine mächtige Bewegung auf dem Gebiete der Paläobotanik; mußten doch im Lichte der neu gewonnenen Errungenschaften die bisher bekannten und viel umstrittenen Blüten, die als Williamsonien zusammengefaßt waren, ganz neu gedeutet werden. Während die Cycadeoideen, welche Wieland beschrieb, verkieselt gefunden wurden, sind die Blüten der Williamsonien nur in Abdrücken oder verkohlt erhalten und setzten daher einer mikroskopischen Untersuchung die größten Schwierigkeiten entgegen, bis Nathorst seine chemische Methode erfand (Behandlung mit $KClO_3$ und HNO_3, oft nachmaliges Waschen mit NH_3). Nun ergaben die neuerlichen Untersuchungen auch ganz neue Resultate, über welche ich zusammenfassend zu berichten habe.

Ein wirkliches Verständnis der Williamsonien ist ohne eingehendes Studium der stammverwandten Cycadeoideen unmöglich; daher sei es mir gestattet, vor allem das Wesentlichste unter den Eigenschaften der letzteren hervorzuheben.

Die frühesten Cycadeoideenfunde wurden in Europa gemacht; vor mehr als 4000 Jahren hatten die Etrusker einen prächtigen, verkieselten Stamm gefunden und als Schmuck auf ein Grab in der Totenstadt gesetzt, die 1867 bei Marzabotto (in der Nähe von Bologna) ausgegraben wurde; Solms-Laubach und Capellini beschrieben den Fund als *Cycadeoidea etrusca* und entdeckten Pollenkörner in den recht gut konservierten weiblichen Zapfen.

Die erste Beschreibung einer *Cycadeoidea* stammt aus dem Jahre 1747 aus der Feder von Monti; zwar deutete er sein aus

der Gegend von Bologna stammendes Fossil als eine Ansammlung von Entenmuscheln, doch versah er seine Arbeit mit so guten Zeichnungen, daß Capellini auf Grund derselben die Versteinerung, welche indessen verschwunden war, als *Cycadeoidea Montiana* beschreiben konnte. Seither hat man sowohl in England als in Frankreich, Italien, Belgien, Galizien, Schlesien, Rußland, Indien etc., hauptsächlich aber in Nordamerika zahlreiche verkieselte Stämme gefunden, von der Trias bis in die obere Kreide; manche dieser Exemplare sind ausgezeichnet erhalten, so daß man auf Dünnschliffen die feinsten Zellstrukturen studieren konnte.

Die gefundenen Stämme sind kugelig bis säulenförmig, im ersten Falle oft verzweigt (etwa in der Art wie die japanischen Kulturformen von *Cycas revoluta*); die durchschnittliche Höhe beträgt weniger als 1 m, der größte bekannte Stamm, eine *Cycadeoidea Jenneyana* ist mindestens 1·3 m, möglicherweise 2 bis 3 m hoch gewesen; die Gattung *Cycadella* repräsentiert Zwergformen von 20 cm Durchmesser und 35 cm Höhe.

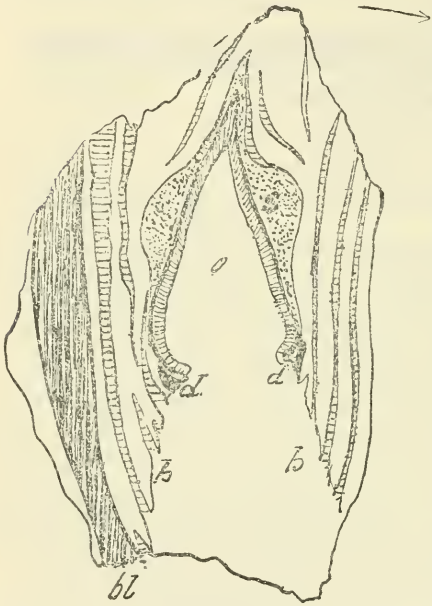

Abb. 1. *Cycadeoidea pulcherrima*. Natürliche Größe. Längsschnitt durch einen bisexuellen Strobilus. In der Mitte ist der Ovularzapfen (*o*), um diesen der Raum, der ursprünglich vom Staminalkreis eingenommen wurde (*s*); dieser ist bereits verwelkt bis auf den ringförmigen Diskus (*d*), dann folgen Brakteen (*h*), links ein Blatt (*bl*). Nach Wieland, etwas vereinfacht.

Die Stämme waren von einer außerordentlich regelmäßigen Schraubenlinie von Blättern umgeben, deren Basen von rhomboidalem, quergestrecktem Durchschnitt erhalten blieben und einen Panzer von etwa $4^1/_2$ cm Mächtigkeit um die Hauptachse bildeten. Diese Basen waren aufs dichteste von Spreuschuppen (Ramentum) besetzt, welche für die verschiedenen Spezies charakteristisch sind; es gibt haarähnliche Formen von einzelligem Querschnitt bis zu mächtigen Schuppen, die drei Zellreihen Dicke und 22 Zellen in der Breite besaßen!

Auf der Krone mancher Stämme fand Wieland, dicht von Ramentum umgeben, Blätter in verschiedenen jugendlichen Entwicklungsstadien; sie waren kurz gestielt, einfach gefiedert und

besaßen 60—100 abgestutzte Fiedernpaare (*Cycadella* besaß deren sicher nur 20—30) und ähnelten im Aussehen etwa einer *Macrozamia*. Ab und zu fand man auch Adventivblätter in der Achsel von Blattbasen. Die Gefäßbündel laufen direkt aus der Hauptachse in das Blatt.

Die große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Blattbasen erscheint überall dort gestört, wo sich in den Blattachseln Seitentriebe entwickelten. Diese erregen unsere Aufmerksamkeit aufs intensivste, denn sie tragen in höchst eigentümlicher Art die Reproduktionsorgane. Die Länge eines solchen Blütensprosses beträgt durchschnittlich 6—6$^1/_2$ cm, kann aber auch 10—14 cm erreichen, doch ragt er nur 1—2 cm über die Stammoberfläche, da er ja in der Blattachsel, also in der Tiefe des Panzers entspringt. Diesem glücklichen Umstand, der geschützten Lage der Sexualorgane, ist ihre vollkommene Erhaltung zu verdanken. (Vgl. Abb. 1.)

Der Sproß besteht zuunterst aus einem 2 cm langen, 1$^1/_2$ cm dicken Stiel; dieser trägt in schraubiger Anordnung mehrere bis zahlreiche Reihen von $^1/_2$ cm breiten Hüllschuppen (Brakteen), welche bis zu 1 cm über den Gipfel des Triebes emporragen, im oberen Teile aber selten erhalten sind; sie sind ungefiedert und in ihrer ganzen Länge dicht mit Ramentum besetzt.

Die Sproßachse verschmälert sich ein wenig oberhalb der Brakteen und verbreitert sich dann in einen halbkugeligen, birnen- oder kegelförmigen „parenchymatischen Polster", der an den Blütenboden (Receptaculum) der Compositen erinnert. Sie besitzt in schraubiger Anordnung, dicht aneinander gepreßt, zweierlei Anhangsorgane, sterile sowie fertile, die alle im größten Teil ihres Verlaufes fadenförmig sind. Die fertilen tragen auf einem Stiel von variierender Länge je ein einzelnes, aufrechtes Ovulum (vgl. Abb. 2) mit einem Integument, langer Mikropylarröhre, schnabelförmigem Nucellus und einer Pollenkammer. Häufig wurden bereits reife, dikotyle Embryonen vorgefunden. Die zentral inserierten Samenstiele stehen aufrecht, die seitlichen bilden mit der Rhachis einen Winkel, der am basalen Ende des Blütenbodens oft 90° übersteigt.

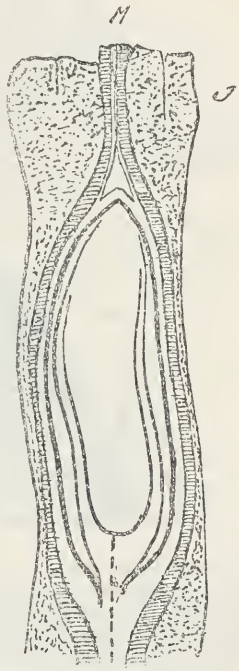

Abb. 2. *Cycadeoidea Wielandi*. 12fach. Längsschnitt. *J* Interseminalschuppen, *M* Mikropylarröhre. Nach Wieland, etwas vereinfacht.

Die Samenstiele sind dicht umgeben von den Stielen der unfruchtbaren Organe, der sogenannten Interseminalschuppen.

Diese sind basal fadenförmig, verbreitern sich nach oben zu, bilden eine Höhlung zur Aufnahme der Ovula (vgl. Abb. 2), um schließlich in je ein vier- bis sechseckiges, stark verholztes Schild zu endigen. In der Regel umschließen fünf bis sechs solcher Schilder in Rosetten-

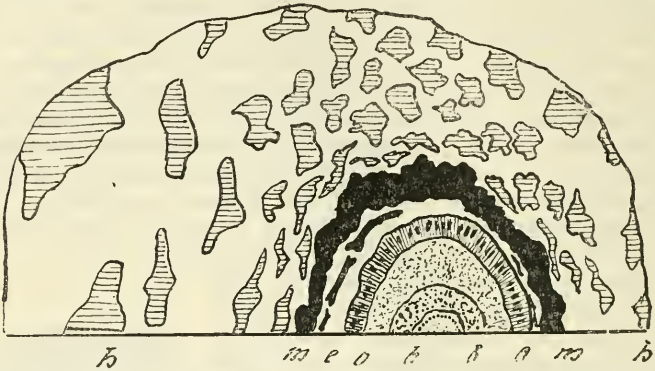

Abb. 3. *Cycadeoidea dacotensis.* Querschnitt durch einen bisexuellen Strobilus, 2fache Größe; trifft in der Mitte den Ovularzapfen (*o*) mit seinem Bündelring (*b*), dann die hinuntergebogenen Enden der Mikrosporophylle (*e*), die aufstrebenden, zu einer Glocke vereinigten Mikrosporophylle (*m*), außen zahlreiche Brakteen (*h*). Nach Wieland, etwas vereinfacht.

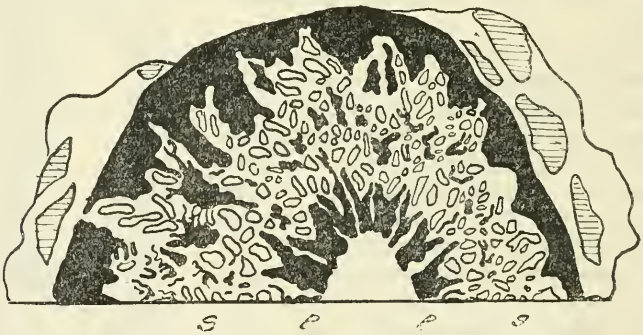

Abb. 4. *Cycadeoidea dacotensis.* Fortsetzung der Querschnittsserie. Der Schnitt ist oberhalb der Spitze des Ovularzapfens geführt. Im Innern die hinuntergebogenen Teile der Rhachis der Mikrosporophylle (*e*), dann zahlreiche Synangien (*s*), außen die aufstrebenden, zu einer Glocke vereinigten Mikrosporophylle (*m*), die im Begriffe stehen, sich voneinander zu trennen; links hat sich eine Rhachis schon losgelöst; zu äußerst einige Brakteen (*h*). Nach Wieland, etwas vereinfacht.

form eine kleine zentrale Vertiefung, aus der die Mikropylarröhre hervorragt (vgl. Abb. 9), wodurch eine zierlich gefelderte Oberfläche des ganzen Fruchtzapfens entsteht. Gleichzeitig bilden die Schilder einen dicken Panzer, der die Sexualorgane trefflich schützte. Im untersten Teil des Zapfens finden sich keine Ovula zwischen den Interseminalschuppen, ebenso fehlen sie oft an der Spitze der birn-

förmigen Receptacula; in diesem Falle findet sich oben ein dichtes Büschel von vermutlich weichen, seidenartigen Interseminalschuppen.

Zwischen dem eben beschriebenen samentragenden Zapfen und den Brakteen des Zapfenstieles ist an jugendlichen Exemplaren stets ein Wirtel von 10—20 Blättern beobachtet worden, die an der Basis und oft noch in beträchtlicher Höhe — bis zur Spitze des Fruchtkegels — seitlich miteinander verwachsen sind und eine Glocke darstellen. (Vgl. Abb. 3 und 4.) Die freien Teile derselben sind schmal, gegen den Fruchtzapfen zu eingeschlagen, so daß sie diesem ihre Außenseite zuwenden, und stellen mit ihrem dreieckigen Querschnitt die Rhachiden von gefiederten, 8—10 cm langen Blättern vor, die nahe der Spitze sich etwas verbreitern. Jede solche Blattachse trägt auf ihrer Oberseite, also nach innen zu, gegen 20 Fiedern von denen aber ebenfalls nur die Rhachis entwickelt ist und welche an kurzen Stielchen je zwei Reihen von 8—15 linsenförmigen Gebilden tragen. Diese letzteren sind als Synangien aufzufassen und besitzen viel Ähnlichkeit mit jenen des Farns *Marattia* (vgl. Abb. 5, *a* und *b*). Sie haben zwei parallele Reihen von je 10—20 Sporensäcken und öffnen sich im Längsspalt. Die länglichen Pollenkörner erinnern an die von rezenten Cycadeen und zeigen Strukturen, welche möglicherweise Zellwänden entsprechen. Wenn diese Deutung die richtige ist, würden meist fünf prothalliale Zellen vorhanden sein, eine Zahl, welche einer Stellung zwischen *Cordaites* und *Ginkgo* entsprechen würde.

Abb. 5. *Cycadeoidea dacotensis.* (*a*) ein Synangium, 6fach; (*b*) ein Pollenkorn, stark vergrößert. Aus je einer Zeichnung Wielands.

Wir sehen also unterhalb des Fruchtzapfens einen Kreis von männlichen Sporophyllen, welche Wieland ursprünglich als einfach gefiedert bezeichnete; doch erkannte er später die Richtigkeit eines Einwandes von Arber und nennt sie seither „doppelt gefiedert“.

Es ist anzunehmen, daß im Heranreifen die männlichen Sporophylle ihre eingeschlagenen Spitzen ausbreiteten, doch wurden Blütensprosse in solchem Zustande nie gefunden; hingegen kennt man ältere Triebe, bei denen der Staminalkreis alle Stadien des Welkens zeigt, bis zur gänzlichen Abgliederung von einem wulstigen Ring (Fig. 1 *d*), der mit sehr seltenen Ausnahmen auch an den Zapfen mit reifen Samen noch erhalten ist.

Ob man nun den Blütensproß als zwittrige Blüte oder als zwittrige Infloreszenz auffaßt — immer sehen wir eine Bisexualität ganz neuer Art, außerordentlich geeignet, die Pflanze die verschiedensten Wege der Entwicklung einschlagen zu lassen: Monoecie, Dioecie und Polygamie können aus dieser Geschlechtsanordnung hervorgehen.

Wenn wir uns nun der Betrachtung jener Pflanzenteile zuwenden, die als Williamsonien beschrieben werden, wird uns auffallen, daß wir viele Merkmale der Cycadeoideen bei ihnen wiederfinden, so daß uns im Lichte der neuen Deutungen ihre Abtrennung von letzteren als eine zufällige erscheinen muß. Im Gegensatze zu den Cycadeoideen, die uns als vollständig konservierte Pflanzenindividuen vorliegen, kennen wir bei den Williamsonien nur in seltenen Fällen blattwedeltragende Stämme und müssen meist aus dem Umstand, daß bestimmte Blätter, Blüten und Stämme stets gemeinsam in derselben Pflanzenschicht vorkommen — sowohl in Indien wie in Mexiko — auf deren organische Zusammengehörigkeit schließen: ein Schluß, der immerhin mit Vorsicht aufzunehmen ist.

Die Stämme sind meist schlank, dichotom verzweigt, mit dünner Rinde versehen und besitzen häufig keinen Panzer von alten Blattbasen.

Die Blattformen, die wahrscheinlich zu Williamsonienstämmen gehören, sind einfach gefiedert und haben ihre Fiedern auf der Oberseite der Rhachis in der Nähe von deren Mittellinie eingefügt. Die als *Zamites gigas* und *Ptilophyllum cutchense* beschriebenen Blätter sind mit Williamsonienstämmen in Zusammenhang gefunden worden; vermutet wird die Zugehörigkeit von *Pterophyllum*, *Dioonites*, *Nilssonia*, *Podozamites*, *Otozamites*, *Sphenozamites*, *Glossozamites*, *Sewardia* und *Dictyozamites*.

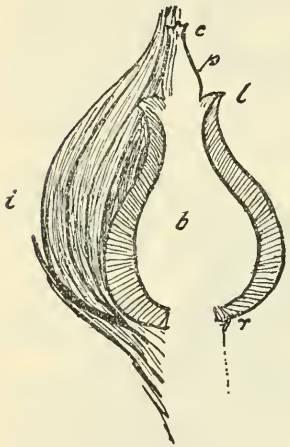

Abb. 6. *Williamsonia gigas*. Restaurierter Längsschnitt durch eine birnförmige Achse, von Williamson irrtümlicherweise für die männliche Blüte gehalten; er benannte (*i*) das Involukrum, (*b*) die birnförmige Achse, (*l*) die linsenförmige Scheibe, (*p*) die pyramidale Achse, (*c*) die Korona, (*r*) den radialstreifigen Ring. Die Partie zwischen (*l*) und (*r*) ist restauriert. Schematisiert nach Williamson.

Williamson war es, der im Jahre 1832 in Gemeinschaft mit seinem Vater jene Stämme in Zusammenhang mit Blättern und Blüten fand, die Carruthers später nach dem Entdecker *Williamsonia gigas* nannte. Man konnte sich damals die abenteuerlich erscheinenden Blütenformen nicht deuten (vgl. Abb. 6), doch beschrieb und zeichnete Williamson genau die von ihm Involucrum genannte Brakteenhülle innerhalb derselben eine birnenförmige Achse, die basal einen radialstreifigen Ring besaß, sich oben ein wenig zusammenzog und dann zu einer linsenförmigen Scheibe erweiterte, in deren Mitte sich wieder eine pyramidenförmige Achse erhob, deren oberstem, ausgerandetem Teil die Bezeichnung Corona gegeben wurde. Williamson hielt das Ganze für eine männliche Blüte.

Heute ist es sicher, daß der Entdecker hiemit weibliche Blütenzapfen beschrieb, deren Brakteenhülle und Achse erhalten war, während die Interseminalschuppen und Ovula sich entweder in der Fruchtreife von der Achse abgelöst hatten oder bei der Fossilwerdung zugrunde gegangen waren; nur an der Basis des Zapfens sowie apikal waren wohl die Anhangsorgane erhalten geblieben und hatten unten den „radialstreifigen Ring" (Abb. 6 in der Höhe von *r*), oben die „linsenförmige Scheibe" (Abb. 6 in der Höhe von *l*) gebildet; das inmitten der letzteren sitzende längsstreifige Gebilde — „die pyramidale Achse" mit der „Corona" (vgl. Abb. 7) — dürfte nach Wielands Meinung aus eben solchen seidenweichen, leicht beweglichen, sterilen Schuppen zusammengesetzt gewesen sein, wie es z. B. bei der Spitze des Zapfens von *Cycadeoidea dacotensis* der Fall ist; diese Anhangsorgane sind häufig nicht konserviert und an ihrer Stelle findet sich dann eine trichterförmige Höhlung.

Abb. 7. *Williamsonia gigas*. Pyramidale Achse (*p*) und Korona (*c*) vergrößert; an der linsenförmigen Scheibe (*l*) erkennen wir heute die Felderung der Oberfläche eines Teiles des Ovularzapfens; Williamson hielt dieses Objekt für den oberen Teil einer männlichen Blüte. Nach Williamson.

Daß obige Blütenform eine weibliche ist, wurde mit Sicherheit erst durch einen Fund Nathorsts festgestellt; er entdeckte 1909 bei Whitby einen Abdruck, der einige Schuppen des Involucrums einer *Williamsonia gigas* zeigt; die Achse ist nicht erhalten, wohl aber eine kleine verkohlte Partie der linsenförmigen Scheibe, welche bei chemisch-mikroskopischer Behandlung Mikropylarröhren erkennen läßt; diese sind auch im Innern kutikularisiert und besitzen kleine Höckerchen.

Sowie es bei den Cycadeoideen zweierlei Typen von Ovularzapfen gab: zugespitzte mit sterilem oberen Ende und kugelige, die oben fertil sind — so haben auch die Williamsonienfrüchte am oberen Ende entweder keine Ovula (wie *Williamsonia gigas*) oder sie besitzen deren.

Zu letzterem Typus gehört die *Williamsonia Leckenbyi* Nath. (früher *W. pecten* Nath.), die vermutlich im lebenden Zustand kugelige Früchte bildete, die meist zu einer Scheibe von $4^1/_2$—5 cm Durchmesser flachgedrückt gefunden werden. Nathorst unterscheidet an diesen drei Gewebekomplexe (vgl. Abb. 8):

I. den Polster, das ist der Endteil der Blütenachse, der sicher sukkulent war;

II. die Strahlen der Samen und Schilder, die zusammengedrückt, geknickt, gebogen sind, also weich waren; sie entsprangen auf dem

Polster und standen auf diesem fast senkrecht, die untersten Stiele waren auch nach abwärts gebogen und trugen nie Samen. Nathorst hält kleine Anschwellungen an den Stielenden für Ovula; III. der Panzer (vgl. Abb. 9) wird aus den stark verholzten Schildern der Interseminalschuppen gebildet, die zu je sechs sich um eine kleine Vertiefung gruppieren, aus der die Spitzen der Mikropylarröhren heraussehen; diese sind nur außen kutikularisiert, kürzer als die von *W. gigas* und mit größeren Höckerchen besetzt.

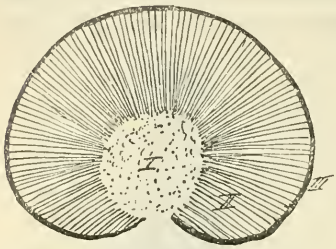

Abb. 8. Restaurierte weibliche Blüte von *Williamsonia Leckenbyi* Nath. in etwa natürlicher Größe im Längsschnitt; I der Polster, II die Strahlen, III der Panzer. Nach Nathorst.

Der eben beschriebenen Form sehr ähnlich ist die *W. pyramidalis* Nath. (= *W. pecten* Nath.); sie unterscheidet sich nur durch kleinere Dimensionen, Pyramidenform und etwas abweichende Anordnung der basalen Strahlen. Interessant ist es zu hören, daß ein solcher Zapfen auf einem vereinzelten männlichen Sporophyll mit vier

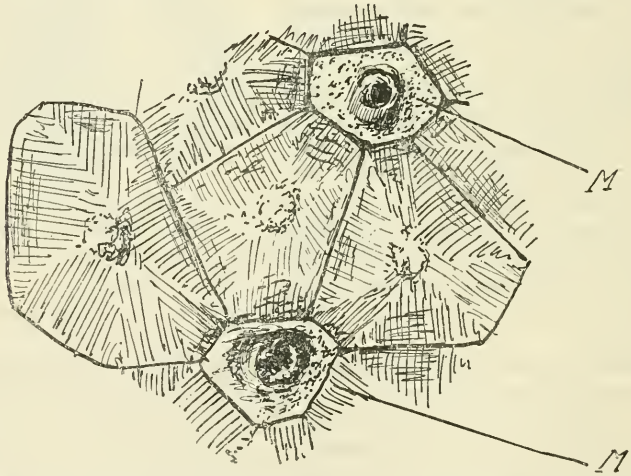

Abb. 9. *Wielandiella angustifolia* Nath. Kutikulapartie der Panzerfläche der Frucht mit zwei Mikrophylarröhren (*M*) und Schildflächen der umgebenden Interseminalorgane (40fach). Nach Nathorst.

Synangien gefunden wurde, so daß die Frage offen bleibt, ob hier ein Zufall mitspielte oder ein organischer Zusammenhang bestand.

Noch viel größere Schwierigkeiten als die weiblichen Blütenorgane setzen die männlichen der Deutung entgegen und Nathorst

zweifelt, ob ohne Wielands Cycadeoideenarbeit die Klarstellung überhaupt gelungen wäre.

Es sind glockenförmige Gebilde von 2—11 cm Durchmesser, die in 10—21 Lappen endigen. Bei *Cycadocephalus Sewardi*, vielleicht auch bei *Williamsonia setosa*, sind die Lappen bis zum Grunde getrennt; meist aber reicht die becherförmige Verwachsung bis zur Hälfte oder zum oberen Drittel. In seltenen Fällen (bei *W. spectabilis*, *Weltrichia Fabrei* und *Cycadocephalus*) sitzen die Glocken auf einem Stiel, bei allen anderen Arten haben die stiellosen Blüten einen becherförmigen, geschlossenen Boden (*W. setosa* und *Weltrichia mirabilis* allein besitzen eine ovale Öffnung inmitten desselben); merkwürdigerweise ist bei geschlossenem Becher gar keine Ablösungsstelle zu erkennen, woraus die Vorstellung entstand, die Glocken hätten sich abgetrennt wie eine Eichel von ihrer Cupula. Die freien Enden der Lappen sind in der Jugend mehr oder weniger farnartig eingerollt (am stärksten bei *W. whitbiensis* und *W. setosa*). Die Glocken sind meist stark verholzt, besitzen außen Längsstreifen, die wohl Gefäßbündeln entsprechen, manchmal borstige Behaarung (*W. setosa*). Durch die Entdeckung von Synangien auf der Innenseite der Blüte wurde es klar, daß man die Glocke als Vereinigung von wirtelständigen Mikrosporophyllen auffassen könne.

Außerordentlich genau untersucht und geradezu als Urtypus einer Williamsonienblüte zu bezeichnen ist *Cycadocephalus Sewardi* Nath. (vgl. Abb. 10). Die Blüte ist ei- bis birnenförmig, von 10 cm Länge und 7 cm Durchmesser und sitzt auf einem Stiel von 1·2 cm Dicke. Sie besteht aus 16—18 Sporophyllen, die 1—1·2 cm Breite haben, nur an der Basis verwachsen sind, mit der Spitze gegen die Mitte zusammenneigen, mit Haaren und einer dünnen Kutikula versehen sind. Die Mittelrippe bildet im Innern eine Rinne, die an den Seiten von je einer undulierenden Linie begleitet wird, an deren Außenseite Gefäßbündel in die Fiedern treten. Diese sind nur 2—3 mm breit und 20—30 mm lang, bilden längs des Mittelnervs zwei Reihen, sind aber nicht streng paarig angeordnet, sondern alternieren ein wenig. Sie sitzen mit fast herzförmiger Basis zwischen Rand und Mittelnerv, sind lineal-lanzettlich, schief nach

Abb. 10. Diagrammatisches Bild vom Querschnitt der *Cycadocephalus*-Blüte in etwa natürlicher Größe; Sporophylle schwarz, Synangien getüpfelt. Nach Nathorst.

aufwärts ins Innere der Blüte gerichtet und sind Synangienansammlungen, die man nach Nathorsts Meinung auch Synangienfiedern nennen könnte. Längs- und Querschnitte zeigen den komplizierten Bau und welch dünne Septen die Synangien trennten (vgl. Abb. 11).

Fig. 11. Schema, um den mutmaßlichen Bau des Synangiums von *Cycadocephalus* zu zeigen; (*a*) Längs-, (*b*) Querschnitt; beiläufig doppelte Größe. Nach Nathorst.

Wir sehen bei dieser Blüte gewissermaßen doppelt gefiederte Farnwedel, die ihre Segmente auf der Vorderseite der verbreiterten Rhachiden tragen, deren Säume zu einer Glocke verwachsen. Die Fiederchen sind in Synangien umgewandelt.

Cycadocephalus minor ist kleiner (4·5 cm lang, 2·8 cm Durchmesser), innen behaart.

An diese Blüten schließe ich die Beschreibung von Williamsonien in einer Reihenfolge, die sich aus dem Grade der Reduktion der Mikrosporophylle ergibt.

Bei *Williamsonia spectabilis* zeigen die Sporophylle in der Profillage im oberen freien Drittel Segmente, die 1 mm breit sind und deren innerer Bau noch unbekannt, die sich aber durch die Auffindung großer Pollenmengen als Synangienansammlungen dokumentieren. Im mittleren Drittel der Sporophylle sitzen einzelne sackförmige Synangien mit radialen Scheidewänden zwischen den Loculis. Die Sporophylle entsprechen also im unteren Teile einfachen, im oberen Teil doppelt gefiederten Wedeln, während *Cycadocephalus* durchaus doppelt gefiederte Sporophylle besitzt.

Ähnlich gebaut sind *Weltrichia oolithica, W. Fabrei* und, wie wir später hören werden, auch *Weltrichia mirabilis*, die wohl mit *Williamsonia* zu vereinigen sind.

Williamsonia whitbiensis hat durchaus einfach gefiederte Sporophylle; wir sehen nur einfache Synangien an den freien Lappen der Glocke (vgl. Abb. 12). Sie sind nierenförmig, wie bei den Cycadeoideen, sitzen ungestielt paarweise zu beiden Seiten des Mittelnervs, und zwar haften sie in der Mitte der kürzeren Längsseite. Innerhalb des Bechers selbst sitzen paarweise runde Höckerchen, die als rudimentäre Synangien erkannt wurden.

Williamsonia pecten hat kleine, dicht an die Sporophylle gedrückte Synangien mit dicker Kutikula. Letztere ist am dicksten bei den rudimentären Synangien, die hier ausnahmsweise fast bis in die Mitte des Bechers vorkommen. Man hielt diese Glocke für die männliche Blüte von *Williamsonia Leckenbyi* und benannte beide *W. pecten* Seward; Nathorst findet es vorsichtiger, die Vereinigung beider Blütenformen unter einem Namen bis zu jenem Zeitpunkt zu verschieben, wo ihre ihre Zusammengehörigkeit sicher festgestellt ist.

Ebenfalls einfach gefiederten Blättern homolog ist der Sporophyllkreis einer Blüte, die Wieland in Mexiko (El Consuelo)

entdeckte und die eine 10—12 lappige Glocke besitzt. Nur etwa ein Fünftel der Blätter ist frei; dieser nicht verwachsene Teil ist ganz auf die Rhachis reduziert und trägt zwei Reihen von Sporangien, die sich vermutlich auch ins Innere der Glocke fortsetzen.

Erst die genaue Untersuchung der *Williamsonia whitbiensis* ermöglichte die Deutung eines rätselhaft scheinenden Gebildes, das Williamson als „carpellary disk“ beschrieb, weil er es für das weibliche Organ einer *Williamsonia gigas* hielt. Es ist der innere Abdruck einer Glocke mit 15 Lappen, die etwa bis zur Hälfte vereinigt sind. Wir sehen konkave Erhöhungen, die sich an der Mittellinie der Lappen paarweise anordnen und deren oberstes Paar

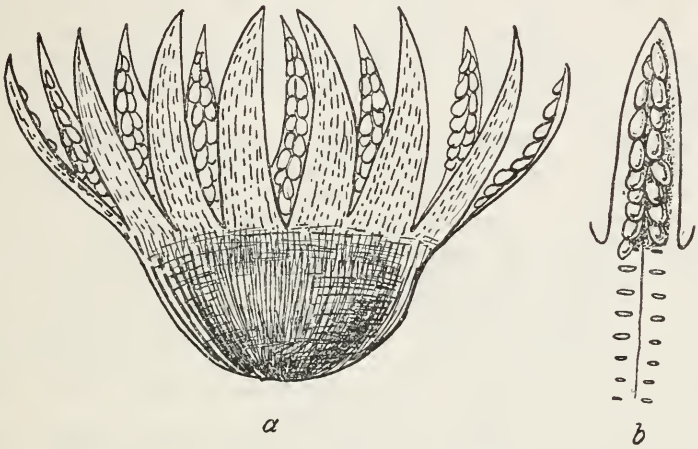

Abb. 12. Restauriertes Bild von *Williamsonia whitbiensis*, ♂, natürliche Größe; (*a*) eine vollständige Blüte, (*b*) ein Sporophyll mit den Synangien und Rudimenten derselben. Nach Nathorst.

von auffallender Größe ist. Diesen Erhöhungen des Abdruckes entsprachen an der Oberseite der Blüte selbst Vertiefungen. Die Übereinstimmung mit der männlichen Blüte von *Williamsonia whitbiensis* (mit Ausnahme der Größenunterschiede der Erhöhungen, bzw. Vertiefungen) führte Nathorst zum Schluß, er habe es auch hier mit einem Mikrosporophyllkreis einer *Williamsonia* zu tun. Daß an Stelle der erwarteten konvexen Synangien Vertiefungen in der Blütenoberfläche vorhanden sind, versucht Nathorst zu erklären; er meint, es könne entweder der Abdruck erst entstanden sein, nachdem die reifen Synangien bereits in toto abgefallen waren; oder aber es könne sich auch um den Abdruck von entleerten, zur Hälfte am Gewebe zurückgebliebenen Synangien handeln. In seiner 8. paläontologischen Mitteilung nannte Nathorst die eben beschriebene Form *Williamsonia bituberculata*, mit Rücksicht auf die obersten großen Vertiefungen; in der

9. Mitteilung schlägt er vor, die Glocke mit dem alten, wenig sagenden Namen „Williamson's carpellary disk“ solange zu benennen, bis man über die Spezies, der sie zugehöre, im klaren sei.

Es scheint sicher zu sein, daß Williamson unter dem Titel „carpellary disk“ verschiedene Arten vereinigte. Er beschreibt auch eine trichterförmige Blüte, die Nathorst zuerst „die 2. Form von Williamson's carpellary disk“ nannte; doch stellte er in seiner 9. Mitteilung fest, daß diese Blüte keineswegs zu *Williamsonia gigas* gehöre, sondern eine neue Art sei, die er *Williamsonia setosa* nannte. Diese trichterförmige Glocke hat im Boden eine ovale Öffnung, besitzt mindestens 21 Sporophylle, die vielleicht gar nicht verwachsen sind, sondern nur durch die stark borstige Behaarung miteinander vereinigt scheinen. Im jugendlichen Zustand sind die Blätter stärker farnartig eingerollt als bei allen anderen bekannten Williamsonien; die Synangien sitzen paarweise, sind ungewöhnlich dünnwandig, von der normalen Nierengestalt und mit Polleninhalt versehen.

Lignier beschrieb eine dritte Form von Williamsons „carpellary disk“, die er — trotz Wielands gegenteiliger Meinung — heute noch für den oberen Teil einer weiblichen Blüte hält, mit einem hinfälligen, trichterförmigen Anhang am apicalen Achsenende. Wieland, der Ligniers „strittige Form“ (moule litigieux) abbildet (American fossil Cycads, S. 152), erklärte Ligniers Blüte als eine bisexuelle *Williamsonia*, von der bloß der untere männliche Sporophyllkreis deutlich sichtbar ist — eine Erklärung, die viel Glaubwürdigkeit besitzt; in seiner Publikation „On the Williamsonian Tribe“ hält er es für möglich, daß dieses Fossil einer neuen Familie der Williamsonien angehört.

Während von keiner der bisher besprochenen Williamsonien (inklusive *Cycadocephalus*) Bisexualität behauptet werden kann, tritt uns die Möglichkeit einer solchen zum erstenmal bei *Williamsonia Lignieri* entgegen. Diese nur 2 cm im Durchmesser besitzende Blüte zeigt zuunterst kleine, Pinus-ähnliche Schuppen, dann eine linsenförmige Scheibe, die oben radialstreifig ist und erst die Vermutung von weiblichen Organen aufkommen ließ; doch konnten auf der Scheibe Synangien nachgewiesen werden, so daß Nathorst dieselbe als Staminalkreis deutet. Über der Scheibe setzt sich die Achse noch ein wenig fort; vermutlich trug sie den Ovularzapfen, der zur Zeit der Synangienreife schon abgefallen war — es wird also Proterogynie angenommen.

Hier schließt sich nun eine sicher bisexuelle Pflanze an, deren Mikrosporophylle noch stärker reduziert sind, eine Pflanze, deren Teile so genau studiert sind wie die der Cycadeoideen: die *Wielandiella angustifolia*.

Die schlanken, wiederholt dichotom verzweigten Stämme tragen Blätter von *Anomozamites*; in den Astgabeln sitzen die Blüten. Oberhalb der letzten Hochblattnarben zeigt sich die Blütenachse etwas angeschwollen, mit einer Skulptur von Längsstreifen

versehen; diese Partie nennt Nathorst den Palissadenring (vgl. Abb. 13). Er zeigt sich gefüllt mit Pollen, der vielleicht noch unreif war. Der Palissadenring besteht daher aus verwachsenen, reduzierten Sporophyllen von $2^1/_2$—3 mm Länge, die an den Stamm gedrückt waren und sich möglicherweise später öffneten (vielleicht eine winzig kleine Glocke bildend). Oberhalb des männlichen Wirtels, von Hochblättern umgeben, sitzt der kugelige Ovularzapfen, aus dessen Oberfläche zwischen den Schildflächen der Interseminalschuppen die Mikropylarröhren herausragen; diese haben eine Kutikula, welche sich auch ins Innere der Röhre fortsetzt, ohne Höcker oder Erweiterung oben. Interessant ist es, daß die Schilderkutikula mittels einer sehr dünnen Schicht sich bis an die Mikropylarröhre fortsetzt (Fig. 9).

Abb. 13. Der Palissadenring von *Wielandiella angustifolia* = Staminalkreis; natürliche Größe. Nach Nathorst.

Wielandiella punctata besitzt einen Palissadenring, dessen mindestens 20 Segmente an der Spitze frei zu sein scheinen. Jedes derselben besitzt in der Mitte, scheinbar auf einem medianen Längskiel, ein Knöllchen, das eiförmig, hohl, stark kutinisiert ist und an seiner Oberfläche unregelmäßige Runzeln hat. Seine Funktion ist unbekannt.

Viel Aufsehen erregte in jüngster Zeit eine Arbeit von Julius Schuster über *Weltrichia mirabilis* Braun; die großen, glockenförmigen Blüten waren von den Arbeitern des nordbayerischen Steinbruches bei Veitlahm „Tulpen" genannt worden und hatten die abenteuerlichsten Deutungen erfahren; man hielt sie lange für eine Schmarotzerpflanze. Nathorst war der erste, der in der Glocke eine männliche Williamsonienblüte vermutete; sie besteht aus 20 Lappen, welche zu zwei Dritteln ihrer Länge zu einem Becher verwachsen sind, der eine ovale Öffnung im Boden besitzt. Auch Schuster deutet die Glocken als männliche Blüten und behauptet, sie säßen an den von Braun *Rhizomatites cylindricus* und *tuberosus* genannten Stammteilen, welche als Blätter *Otozamites brevifolius* Br. trügen. Schuster ist auch der Auffassung, daß sich inmitten der Glocken die als *Lepidanthium* bekannten Zapfen erhoben, welche er für weibliche Blüten erklärt, die etwa nach dem Typus der Ovularzapfen von Cycadeoideen gebraut wären, doch seien an den fertilen Stielen unterhalb der entwickelten endständigen Ovula auch rudimentäre Samenanlagen vorhanden.

Nathorst publizierte eine Entgegnung, in deren Zusammenfassung er sagt: „.... daß es besser gewesen wäre, wenn das rekonstruierte Habitusbild von *Weltrichia* weggelassen worden wäre. Denn die männlichen Sporophylle waren anders gebaut als das Bild darstellt und es ist ferner nicht bewiesen, daß *Weltrichia* und *Lepidanthium* zusammengehören, daß *Otozamites brevifolius* die Blätter von *Weltrichia* sind, daß die betreffenden Stämme zu diesen gehören noch auch, daß dieselben knollenförmig und unverzweigt waren. Mehrere von diesen Annahmen können freilich

richtig sein, bis jetzt sind sie aber nur Vermutungen, deren Richtigkeit oder Unrichtigkeit darzulegen der Zukunft vorbehalten ist."

Nathorst stellt fest, daß *Weltrichia mirabilis* tatsächlich die von Braun beschriebenen, von Schuster geleugneten Anhängsel der Sporophylle besitzt, welche Braun Zähne nannte und die nichts anderes als Synangienansammlungen sind, etwa von der Art wie die einer *Cycadocephalus*-Blüte, wenn auch kürzer. Wahrscheinlich sind die Synangien im becherförmigen Teil der Glocke reduziert.

Zum Vergleich der verschiedenen *Bennettitales*-Typen gibt Nathorst in seiner 11. paläontologischen Mitteilung eine schematische Darstellung:

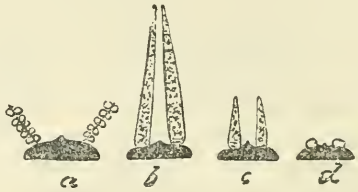

Abb. 14. Schematische Querschnitte durch die Sporophylle mit Synangien von *Cycadeoidea* (*a*), *Cycadocephalus* (*b*), *Weltrichia* (*c*) und *Williamsonia whitbiensis* (*d*) in etwa natürlicher Größe; Sporophylle schwarz; Synangien punktiert. Nach Nathorst.

Das vorstehende Referat, welches auf Vollständigkeit keinen Anspruch erhebt, wurde auf Grund des Studiums folgender Werke gearbeitet:

E. A. N. Arber und J. Parkin, Der Ursprung der Angiospermen. Übersetzung von Dr. Otto Porsch. Österr. botan. Zeitschr., 1908, Nr. 3 ff.

W. Carruthers, On Fossil Cycadean Stems. Transactions of the Linnean Society. 26. 1868.

O. Lignier, Sur un moule litigieux de *Williamsonia gigas* (L. et H.) Carr. Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie. 1907.

O. Lignier, Le fruit des Bennettitées et l'ascendance des Angiospermes. Bull. de la Soc. Botanique de France. 1908. IV.

J. P. Lotsy, Botanische Stammesgeschichte. Jena, 1911.

A. G. Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen. Kungl. Svenska Vetenskapsak. Handl. Nr. 8, 1909, Bd. 45, Nr. 4; Nr. 9, 1911, Bd. 46, Nr. 4; Nr. 10, 1911, Bd. 46, Nr. 8; Nr. 11, 1911, Bd. 48, Nr. 2.

A. G. Nathorst, Bemerkungen über *Weltrichia* Fr. Braun. Archiv für Botanik. 1911. K. Schwed. Ak. d. W., Bd. 11, Nr. 7.

D. H. Scott, The Present Position of Palaeozoic Botany. Progressus rei Botanicae. Jena. 1907. 1. Bd.

H. Graf zu Solms-Laubach, Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig. 1887.

J. Schuster, *Weltrichia* und die *Bennettitales*. Kungl. Svenska Vetenskapsak. Handl. Bd. 46, Nr. 11, 1911.

G. R. Wieland, American Fossil Cycads. Carnegie Inst., Washington. 1906.

G. R. Wieland, Historic Fossil Cycads. American Journal of Science. 1908.

G. R. Wieland, The Williamsonias of the Mixteca Alta. Bot. Gazette. Dez. 1909. Chicago.

G. R. Wieland, On the Williamsonian Tribe. Am. Journ. of Sc. 1911.
W. C. Williamson, Contributions towards the History of *Zamia gigas* Lindl. and Hutt. Transact. of the Linnean Soc. 26. 1868.
R. Zeiller, Les Progrès de la Palaeobotanique de l'ère des Gymnospermes. Progressus rei Botanicae. Jena. 1908. 2. Bd.

Beitrag zur Systematik von *Genista Hassertiana*, *G. holopetala* und *G. radiata*.

Von **Josef Buchegger** (Wien).

(Mit 11 Textfiguren und 1 Verbreitungskarte.)

Einleitung.

Im Herbste 1910 sandte Herr Prof. Dr. F. Cavara (Neapel) eine *Genista* aus Süditalien an das botanische Institut der Universität Wien mit dem Ersuchen, dieselbe mit der ihm nicht zugänglichen *Genista holopetala* Fleischm. zu vergleichen. Die Pflanze Cavaras unterschied sich nämlich von der *Genista radiata* Scop. nur durch die dicht behaarte Fahne. Nach den bisherigen Angaben sollte hierin ein Hauptunterschied zwischen *Genista radiata* und *Genista holopetala* gelegen sein. Bei einem Vergleich der süditalienischen Pflanze mit der typischen *Genista holopetala* aus dem österreichischen Küstenlande erkannte jedoch Herr Privatdozent Dr. E. Janchen, daß die eingesandte Pflanze von *G. holopetala* wesentlich verschieden ist und nur eine bisher nicht bekannte, behaartfahnige Form von *G. radiata* darstellt. Die Feststellung dieser neuen Form sowie die vielfach ungenauen und irreführenden Angaben, die sich in der Literatur über *G. radiata* und *G. holopetala* vorfinden, ließen eine Revision des Formenkreises von *G. radiata* und ihrer nächsten Verwandten in systematischer, morphologischer und pflanzengeographischer Hinsicht wünschenswert erscheinen. Die Durchführung dieser Revision wurde dem Verfasser vorliegender Arbeit übertragen. Es sei demselben daher gestattet, seinem Lehrer und Freund, Herrn Privatdozenten Dr. Erwin Janchen, sowohl für die Anregung zu vorliegender Arbeit als auch für mehrfache Ratschläge bei der Ausführung derselben wärmstens zu danken. Ebenso fühlt er sich verpflichtet, dem Naturwissenschaftlichen Verein an der Universität Wien für die Gewährung einer Reisesubvention die, es ihm ermöglichte, *G. radiata* und *G. holopetala* an einigen ihrer natürlichen Standorte zu studieren, seinen wärmsten Dank auszusprechen. Ferner ist der Verfasser allen jenen Institutsvorständen und Privatpersonen, die ihm durch Überlassung von Herbarmaterial und Mitteilung von Standorten unterstützt haben, zu größtem Dank verpflichtet, insbesondere aber seinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 062

Autor(en)/Author(s): Herzfeld Stephanie

Artikel/Article: Die Blüten der Bennettitalen. 289-303