

Michael Wachtler

Ursprünge und Entwicklung der Cycadeen



Dolomythos

Published by the Dolomythos Museum, Innichen, South Tyrol, Italy.

Dolomythos includes results of original research on systematic, evolutionary, morphological and ecological biology, including paleontology. Syntheses and other theoretical papers, based on research, are also welcome. *Dolomythos* is intended primarily for papers by the staff of the Dolomythos Museum or on research using material in this Museum.

Editors: Edith Campeï, Michael Wachtler

Dolomythos is published at frequent but irregular intervals. Manuscripts, orders for publications, and all correspondence concerning publications should be sent to:

Museum Dolomythos
Rainerstraße 11
39038 Innichen
Italy
mail: info@dolomythos.com

Print: Technolab Communication srl, TLAB Editrice
Viale Pecori Giraldi, 20/B
36061 Bassano del Grappa (VI) - IT
www.technolab.it
ISBN 978-88-904127

Zitieren Sie diese Publikation unter:

Wachtler, M., (2013a): Ursprünge und Entwicklung der Cycadeen. *Dolomythos*, 3-62 Innichen. ISBN 978-88-904127

¹ Michael Wachtler, P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy, e-mail michael@wachtler.com

Ursprünge und Entwicklung der Cycadeen

von

Michael Wachtler

P. P. Rainerstrasse 11, 39038 Innichen, Italy, e-mail: michael@wachtler.com

Zusammenfassung

Ursprünge und Entwicklung der Cycadeen oder Palmfarne haben seit je her die paläobotanische Forschung fasziniert. Einmal wohl wegen ihrer frühen Ursprünge - mit Vorläufern welche mehr als 300 Millionen Jahre in den Karbon zurückreichen - andererseits, dass sich aus ihnen oder parallel entstandenen Linien Erkenntnisse über die Entstehung der Blütenpflanzen ableiten lassen könnten. Zweck dieser Arbeit ist cycadophytische Pflanzen im Fundzusammenhang zwischen Paläozoikum und Mesozoikum zu untersuchen. Entwicklungslinien zu anderen - möglicherweise daraus entstandenen enigmatischen Pflanzengruppen wie den Bennettitales oder den Angiospermen - werden dagegen nur gestreift.

Einige interessante Feststellungen kristallisierten sich dabei heraus:

- Als urtümlichste Cycadeenbelaubung können kleine, ganzrandige und zungenförmige Einzelblätter gelten. Die Wedelsegmentierung, Charakteristik der meisten rezenten Palmfarne, bildete sich schon früh zwischen Karbon und Perm heraus.

- Der Formungsprozess der heutigen Cycadeen - sowohl was ihren Aufbau, die Knollenstämme sowie die männlichen und weiblichen Samenanlagen betrifft - war schon im Perm mehr oder weniger abgeschlossen. Weitere grundlegende Evolutionsprozesse über die Jahrmillionen lassen sich anschließend nur mehr marginal feststellen.

Die viel zitierte Perm-Trias-Katastrophe scheint im Pflanzenreich völlig spurlos hinweg gefegt zu sein. Alle Cycadales des Perms transitieren in kaum veränderter Form in die Trias.

- Der Bauplan der ursprünglichen Koniferen sowie der Cycadeen weist im Aufbau der Zapfenblütenstände Parallelen auf. Deswegen sind verwandtschaftliche Verhältnisse dort zu suchen und weniger bei den Samenfarne.

- Alle heutigen männlichen Cycadeen-Zapfen lassen sich aus einem spiralförmig rund um eine zentrale Achse zusammengeballten Fruchtstand einzelner komprimierter und verzweigter Pollen tragender Wedel ableiten.

- Alle heutigen weiblichen Cycadeen-Zapfen - außer *Cycas* - bestehen genauso aus rund um eine Spindel spiralförmig angeordneten mehr oder weniger verwachsenen sterilen Wedelblättchen, wobei jeweils die untersten an ihrer dorsiventralen Seite Samenanlagen herausbildeten.

- Die Verwachsung der einzelnen Mikrowedelblättchen ist heute schon so weit fortgeschritten, um wenig bis kaum mehr erkennbar zu sein, während bis in die frühe Triaszeit ein Evolutions- und Minimierungsprozess von einem locker angeordneten Blütenstand feststellbar ist.

- Bei der heutigen Gattung *Cycas* wie auch den *Cycas*-Vorläufern setzen sich die weiblichen Sporophyllschöpfe aus einzelnen Fruchtblättern bestehend aus einem sterilen federartigen apikalen Appendix und einem basalen, jeweils links und rechts entlang einer zentralen Rachis Samen tragenden Unterteil zusammen. Ursprünglich wurden in der Wachstumsphase die Samenanlagen vollkommen von diesem Fruchtblatt umhüllt und erst während der Reife durch Öffnung freigegeben.

- Der Siegeszug der Urcycadophyten geht einher mit der Entwicklung einer Symbiosegemeinschaft zwischen Tieren und Insekten. Die Anbietung nahrhaften Pollenmaterials, sowie die Andienung als Futterlieferant in Form leicht verdaulicher Blätter und Samen erleichterte ihre weltweite Verbreitung.

- Die Entwicklung der Urcycadeen bildete Grundlage für die Evolution anderer bedeutender heute noch lebender oder ausgestorbener Stämme wie der Bennettititen oder Angiospermen.

Online: Mai 2013

Schlüsselworte: Entstehung Cycadeen, Perm, Trias



Cycas revoluta mit weiblichen Blüten

Einführung

Die heute lebenden Cycadeen umfassen 11 Gattungen und 305 Arten, welche sie zur zweitgrößten Gymnospermengruppe nach den Koniferen machen (ZGURSKI ET AL., 2008). Ihr Verbreitungsgebiet liegt in den Tropen und Subtropen südlich und nördlich des Äquators, wobei Zentralamerika als Region mit der größten Cycadeenvielfalt gilt. Die ausgedehnteste Radiation erlebte dabei die Gattung *Cycas* mit Vertretern, welche sich auf der Nordhalbkugel von Japan bis China und Südostasien und auf der Südhalbkugel über den Pazifik, Australien und der Ostküste Afrikas, einschließlich Madagaskars angesiedelt haben.

Einteilung

Allgemein werden die Palmfarne in drei große Familien eingeteilt: Die Cycadaceae, die Stangeriaceae und die Zamiaceae.

Die Familie der Cycadaceae (PERSOON) umfasst rezent nur eine große Gattungsgruppe: *Cycas* (LINNAEUS).

Die Stangeriaceae (JOHNSON) werden in zwei monogenerische Unterfamilien unterteilt: die Stangeriaceae (MOORE) und die Boweniaceae (HOOKER) während die *Zamiaceae* (REICHENBACH) in zwei Unterfamilien unterteilt werden: Die Encephalartoidea und die Zamiodeae (STEVENSON).

Erstere werden in die Triben Diooeae (SCHUSTER) und Encephalartaeae (MIQUEL) mit den Gattungen *Encephalartos* (LEHMANN), *Macrozamia* (LEHMANN) und *Lepidozamia* (REGEL) unterteilt.

Die Zamiodeae setzen sich aus dem Tribus Ceratozamia (STEVENSON) mit der einzigen Gattung *Ceratozamia* bzw. den Zamieae mit *Microcycas* (DECANDOLLE), *Zamia* (LINNAEUS) und *Chigua* (STEVENSON) zusammen (GRIMM, 1999).



a



b



c



d

Unterschiedliche Fruchtausbildungen rezenter Cycadeen: a) Weiblicher Fruchstand von *Cycas revoluta* mit typischen, locker stehenden Samenfurchtblättern. Im unteren Teil der apikal gefiederten, sterilen Appendixes befinden sich die in zwei Reihen angeordneten Samenanlagen. b) Männlicher Zapfen von *Cycas revoluta* mit seiner hohen Anzahl an Staubblättern. Sie tragen an der Unterseite die Pollensäcke. c) Weiblicher Zapfen von *Ceratozamia mexicana*. An der Innenseite hängen an jedem Sporophyll zwei Samen, d) Weibliche Zapfen von *Stangeria eriopus*

Alle Cycadeen weisen eine Fülle von Gemeinsamkeiten auf, welche zur Annahme eines gemeinsamen Vorfahren hindeuten. Diese sind:

Getrenntgeschlechtlichkeit: Alle Palmfarne sind diözisch mit männlichen und weiblichen Fruktifikationen auf verschiedenen Pflanzen.

Zapfen: Mit Ausnahme der Gattung *Cycas* entwickeln alle Arten ausgeprägte und von anderen Pflanzen leicht zu unterscheidende männliche und weibliche Zapfengebilde, die einzeln oder zu mehreren an der Stammspitze zwischen den Wedeln stehen. Sie können bedeutende Größen erreichen und bestehen aus einer Achse mit spiralig ansitzenden Sporophyllen. (DANERT ET. AL. 1992). Nur bei der Gattung *Cycas* entspringen alle Makrosporophylle auf einer Ebene. Trotzdem kann auch dieser weibliche Blütenstand als Zapfengebilde bezeichnet werden.

Makrosporophylle: Zum größten Teil tragen die Sporophylle der Cycadeen durch eine spiegelgleiche Verdeckung geschützt insgesamt zwei Samen. Nur bei der Gattung *Cycas* können sie bis zu 16 enthalten. Hier ähneln die Makrosporophylle gefiederten Blättern, welche jedoch kein Chlorophyll enthalten. Das sterile Ende ist dabei mehr oder wenig stark gefiedert, wie auch bei einigen Arten nur mehr dornenartig angedeutet. Die Samen sitzen an randständigen Höhlungen der Lamina.

Mikrosporophylle: Alle männlichen Pollenorgane der Cycadeen zeigen eine relative Einförmigkeit. Es handelt sich um breite schildförmige Segmente, welche an ihrer Unterseite diese entweder vollkommen oder nur lateral bedeckend Mikrosporangien tragen. Sie reifen durch die eng anliegenden Mikrosporophylle gedeckt heran, erst bei der Pollenentleerung rücken sie durch Streckung der Internodien der Blütenachse auseinander (SCHUSTER, 1932).

Pflanzenhärchen: Alle heute lebenden Cycadeen tragen an der Spitze der Zapfen oder der jungen Blätter feine verzweigte oder unverzweigte Trichome.

Blätter: Mit Ausnahme von *Bowenia*, welche als einzige zweifiederig ist, tragen alle Cycadeen einfache Fiederblätter ohne Endsegment. Die Blatfiedern sind meist ganzrandig und weisen eine dicke Kutikula und eingesenkte Spaltöffnungen auf. Jedes zwei-

te bis dritte Jahr bildet sich eine Rosette von neuen Wedeln, welche sich farnartig entfalten. Die dickwandige, kutinisierte Epidermis stellt eine Charaktereigenschaft fast aller Cycadeen dar.

Blattstiel: Die Wedeln werden von einer basal verholzten Achse gehalten in den zwei oder mehrere Blattspuranlagen hineinmünden.

Stamm: Die meisten Arten tragen einen mehr oder minder langen rübenförmigen bis kugeligen pachycaulösen Knollenstamm. Einige Arten können sich auch säulenförmig, baumförmig - aber immer unverzweigt - ausbilden, überschreiten jedoch selten eine Höhe von zwei Metern. Bei einigen Arten wie *Macrozamia* bilden die mit Haaren besetzten Blattgrundteile durch Zerfaserung eine pelzähnliche Decke (SCHUSTER, 1932), andere wiederum sind wollig behaart, wie *Encephalartos*. An der Außenseite der Stämme bildet sich aus alten Blattbasen oder Stammteilen ein fast undurchdringlicher Schuppenpanzer. Er besteht aus stehen gebliebenen Blatt- und Sporophyllbasen und ist manchmal mit Härchen bedeckt.

Cycasin: Alle rezenten Palmfarne produzieren das mythylazoxymethanol-haltige Glycosid Cycasin, eine unbekannte Eigenschaft bei anderen Nacktsamern.

Wurzeln: Alle Cycadeen sind mit zwei Arten von Wurzelorganen ausgestattet: Einer primären verdickten, fleischigen und lang gezogenen Pfahlwurzel von der vielfach aufgabende, koralloide Seitenwurzeln abzweigen. In ihnen können in Symbiose Algen (Cyanophyta) leben, welche in der Lage sind Stickstoff aus der Atmosphäre zu filtrieren (JONES, 2002). Diese Eigentümlichkeit ist einzigartig im Pflanzenreich. Die Seitenwurzeln sind darüber hinaus negativ geotropisch, das heißt sie wachsen in Richtung Oberfläche und durchwuchern rasenförmig den Boden rund um die Pflanze.

Kurze Charakterisierung fossiler Cycadeen

Historische Einordnungen: Um die zahlreichen unterschiedlichen Gymnospermenreste des Erdaltertums von anderen wie den Coniferales, Ginkgoales oder Peltaspermales abzugrenzen, wurde im Jahre 1902 von Alfred Gabriel NATHORST der Begriff Cycadophyta geprägt, wobei dieser nichts aussagt



a



b



c



d



e

Wachstumszyklus einer Cycadee (*Cycas revoluta*): a) Junge Wedel brechen inmitten abgestorbener Kataphyllblätter hervor; b) Sie sind vorerst entlang der Mittelhachis eingerollt; c) Innerhalb weniger Tage öffnen sie sich zur typischen Cycadeen-Wedelform; d) Alle zwei bis drei Jahre entwickelt sich aus dem Innern ein neuer Satz von gleichzeitig heranwachsenden Wedeln; e) Die spitzdornigen, ganzrandigen Kataphyllblätter weisen einen anderen Blattcharakter auf, wohl ein Rudiment der Ganzblattentwicklung der ersten Cycadeen.

ob damit wirklich eine Einordnung als Vorläufer heutiger Cycadeen gerechtfertigt ist, oder ob viel mehr Bennettiteen oder andere Gattungen ähnlicher Blattstruktur in Frage kommen könnten.

Als erste gelangten im Jahr 1913 THOMAS und BANCROFT anhand des Aufbaues der Kutikel - und zwar der Unterschiede im Verhältnis der Schließzellen mit den umgebenden Nebenzellen - zur Erkenntnis, dass zumindest zwei vollkommen verschiedene fossile Pflanzengruppen ähnliche Belaubung trugen, ähnlich wie es heute zwischen Palmen und Palmfarnen der Fall ist. Sie wurden vorerst in die cycadeennäheren Nilssoniales und die von diesen vielfach abweichenden Bennettitales unterschieden. Grundlage weiterer Arbeiten war, den Bennettiteen zuzurechnende Gattungen (*Pterophyllum*, *Nilssoniopteris* usw.) von anderen Pflanzengruppen, wenn auch mit cycadophytischer Beblätterung abzugrenzen.

Vorfahren innerhalb anderer Gymnospermengruppen: Frühe Beschreibungen aus dem 19. Jahrhundert stellten die Cycadeen als nacktsamige Gewächse in eine Gruppe mit den Koniferen, da Analogien mit den Blütenständen der Nadelbäume hergestellt wurden. In der Folge wurden die Cycadeen wiederum von einer Gruppe von Samenfarne aus dem Karbon, den Medullosaceen, als Ausgangspunkt ihrer Entwicklung abgeleitet. Fossilüberlieferungen zeigen mehr Übereinstimmungen mit den Koniferen als den Samenfarne.

Lange Zeit hielt sich die Lehrmeinung, die Gattung *Cycas* anhand ihrer eigentümlichen Makrosporophyll-Gestalt als ursprünglichste anzusehen, und alle anderen durch Reduktion daraus abzuleiten. Fossilüberlieferungen zeigen aber auf eine Parallelentwicklung der großen Gruppen *Cycas* und *Zamia* schon seit dem Paläozoikum. Eine Aufspaltung muss deshalb schon zwischen Karbon und Perm erfolgt sein, was eine Deutung in primitivere und entwickeltere Cycadeen verunmöglicht. Deshalb könnten einige Cycadeengattungen wie *Bowenia* und *Stangeria*, auch *Cycas micholtzii* durchaus als Endemiten sehr alter Entstehung eingeschätzt werden (SCHUSTER, 1932).

Die Einordnung anhand der Blattgestalt

Zwischen Paläozoikum und Mesozoikum bildeten sich verschiedene Blatttypen heraus, welche anhand von weiterführenden Untersuchungen oder Compoundfunden als echte Cycadeenvorläufer eingestuft werden können. Hauptsächlich werden sie unterschieden in:

Ganzblattwedel: Es handelt es sich um eine umfassende Gruppe von mehr oder weniger großen Einzelblättern, welche durchaus von den Unbilden der Natur vielfach eingerissen sein können. Sie werden als echte Cycadeenvorläufer wie *Bjuvia*, *Ladinia*, *Phasmatocycas* oder ohne weitere Untersuchungsmöglichkeiten unter der Formgattung *Taeniopteris* klassifiziert und reichen vom Karbon bis in die Kreide.

Segmentblattwedel: Die Blattorgane zeichnen sich durch mehr oder wenige geometrisch gewachsene Wedel aus und sind ab dem frühen Perm belegt. Als natürliche sicher den Cycadeen zuzuordnende Gattungen wurden *Nilssonia*, *Pseudoctenis* und *Apoldia* definiert.

Die Einordnung anhand der fertilen Organe

Für fossile männliche wie weibliche Cycadenfruktifikationen wurden Abgrenzungs-Nomenklaturen geschaffen. Es sind dies:

Fiederblattträger: Vom Perm an finden sich immer wieder zwei Reihen Samen tragende Fruchtblätter mit einem an eine Feder erinnernden sterilen Appendix. Sie wurden hauptsächlich als *Dioonitocarpidium*, auch *Cycadospadix*, *Pseudoptilophyllum*, *Palaeocycas* klassifiziert und schon ab dem 19. Jahrhundert als mögliche Vorläufer der heutigen Gattung *Cycas* erkannt.

Zapfenträger: Es handelt sich um fossile Cycadeenzapfen, welche als Formgattungen anhand von Pollenfunden als *Androstrobus*, sowie bei den weiblichen als *Tethyostrobus* eingeordnet wurden.

Rund um die Entwicklung der Cycadeen zwischen Perm und Trias herrschen aber noch viele Unklarheiten, besonders was die maßgebenden Fruktifikationen betrifft. Sinn dieser Publikation ist es - weniger aus einem kladistischen Hintergrund heraus - sondern anhand von Zusammenhangsfunden Evolutionslinien aufzuzeigen.



a



b



c



d

a) Zwar ist die Wedelform - wie hier ein junges *Cycas revoluta*-Blatt - für die Palmfanre arttypisch, doch kommen durchaus eine Fülle anderer Blattformen vor. b) Möglicherweise an die ursprüngliche mikrotaeniopteride Beblätterung erinnern die Wedel von *Stangeria eriopus*. c) Auch die Wedel von *Bowenia spectabilis* weichen vom herkömmlichen Habitus ab. d) Bei *Cycas micholitzii* treten die beiden Leitbündel nicht in die Gabeln ein, sondern je ein Gabelast teilt sich in zwei selbständige Äste.

Klassische Stätten fossiler Cycadeenfunde

Inmitten der Fülle weltweit bekannt gewordener Lokalitäten, welche rund um die Entwicklung der Palmfarne vom Karbon bis in den Jura Maßstäbe gesetzt haben, sollen einige besonders symptomatische herausfiltriert werden. Ab dem Mittleren Jura kann die grundlegende Entwicklung als abgeschlossen betrachtet werden und sie wurden deshalb nicht mehr eigens berücksichtigt. Natürlich können aufgrund der Vielzahl an Materialien nicht alle Fundstellen angeführt werden.

Fundstellen und Entwicklungen im Karbon und Perm

Erste taeniopteride Blätter treten im Karbon in weiten Teilen der Welt auf. Sie wurden als *Taeniopteris polymorpha*, *T. multinervis*, *T. coriacea* usw. eingestuft. Wenn auch eine eindeutige Zuordnung zu den Cycadales weder durch Kutikelanalysen noch durch den Aufbau der fertilen Organe erwiesen ist, kann angenommen werden, dass sie als Vorläufer in Frage kommen können (DOUBINGER, 1956, BOERSMA & FRITZ, 1990).

Phasmatocycas aus dem amerikanischen Mittelwesten

Verschiedene Fruktifikationen mit taeniopterider Beblätterung stammen aus oberkarbonischen (Pennsylvanian) und unterpermischen Schichten (Artinskian-Kungurian) der amerikanischen Bundesstaaten Kansas, Oklahoma und Texas (MAMAY, 1973, DIMICHELE ET. AL. 2001 AXSMITH ET. AL., 2003). Es handelt sich um relativ lange und schmale, zu mehreren an einer zentralen Axis vereinigte Fruchtblätter, welche in zwei Reihen entlang einer Mittelvene eine höhere Anzahl von Samen umhüllen oder sie teilweise bei Reife freilegen. Kleine, ganzrandige *Taeniopteris*-Blätter wurden im Zusammenhang gefunden. Die kurz-bestielten Blätter sind am Apex mehr oder weniger gerundet und zeigen eine deutliche Rhachis mit in die Blätter eng abzweigender Parallelnervatur. In oberkarbonischen Pennsylvanien-Schichten wurden solche fertile Organe als *Phasmatocycas bridwellii* definiert, jene im Unterperm als *Phasmatocycas kansana* eingeordnet (TAYLOR ET. AL. 2009).

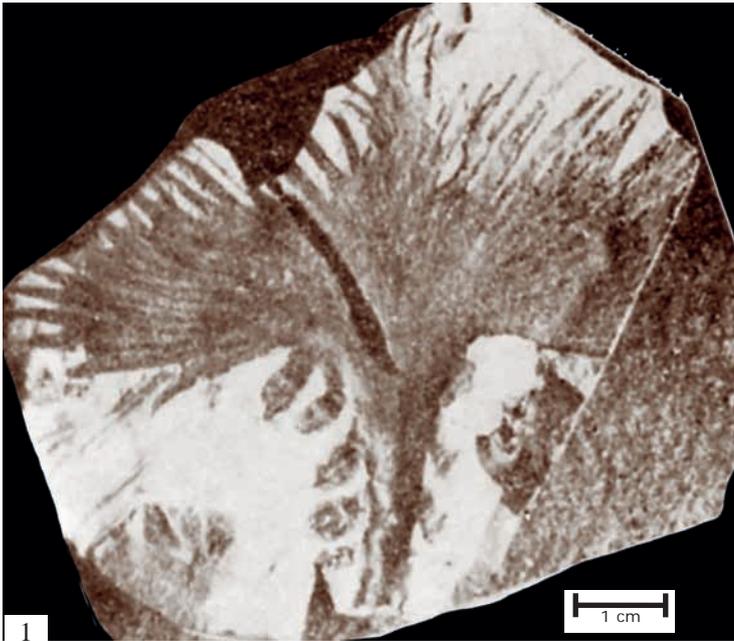
Primocycas und *Pseudocycas* aus China und Korea

Etwas anders dagegen verhält es sich mit *Primocycas chinensis* (ZU JIA-NAN & DU XIAN-MING, 1981) aus der Unteren Shihezi Formation aus Shanxi, China (Artinskian-Kungurian). Die Sporophylle sind im Gegensatz zu *Phasmatocycas* kleiner und tragen an jeder Seite bloß zwischen 1 bis 4 größere bis kleinere Samen. Das apikale Fiederchen ist gut ausgeprägt. Hüllblätter für die Samen sind nicht ersichtlich, es scheint, als handelte es sich bei einigen um verkümmerte Samen, während ein einziger auf jeder Seite voll ausgebildete Charakterzüge trägt.

Relativ gut erhaltene Cycadophyten-Wedel stammen aus den frühpermischen Jido-Serien des Samchok-Distriktes in Südkorea. *Pseudocycas samchokense* (KAWASAKI, 1934, POTT ET. AL., 2009) trug im Gegensatz zu den vielen bekannten taeniopteriden Blättern dieser Zeit erstaunlicherweise gut gegliederte Wedel. Somit ist auszugehen, dass einige Blattformen schon zwischen dem Karbon und Perm die typische Fiederblatt-Struktur der heutigen Cycadeen erreichten. Es handelt sich um an die 30 cm lang, über 20 cm breit werdende, versetzt segmentierte Wedel mit stumpf-gerundetem Blatt-Apex. Die einzelnen Blätter laufen seitlich in eine ausgeprägte Rhachis, Sekundäradern, - gewöhnlich einmal an der Blattbasis dichotomisierend - laufen parallel bis zum Blatende. Die Kutikeln sind typisch für frühe Cycadeen dünn, brüchig und ungenügend erhalten. Sie dürften aber hypostomatisch gewesen sein. Eine Zuordnung von *Pseudocycas samchokense*-Wedeln mit weiblichen *Primocycas chinensis*-Reproduktionsorganen wurde erwogen (POTT ET. AL., 2009).

Die Rotliegendefloren Deutschlands

Aufgrund der hohen Anzahl der Fundstellen (allein 265 im Thüringer Wald) und des langen, schwer einzuordnenden Zeitraumes, welcher vom Oberkarbon (Stephan C) bis zum Unteren Mittleren Perm reicht, sind genaue chronologische Einordnungen nicht immer möglich. Vielfach handelt es sich um mikrotaeniopteride Blätter welche, besonders jene



Cycadeen-Funde aus dem Unterperm

1) *Primocycas chinensis*, Shanxi, China (Artinskian-Kungurian). Makrosporophyll mit anhaftenden Samen und fiederartigem sterilen Schild (aus ZHU & DU, 1981). 2) *Phamstocycas bridwellii* (Oberkarbon - Pennsylvanian), (aus TAYLOR ET. AL., 2009, S. 710. 3) *Nilssonia perneri*-Wedel mit anhaftendem Knollenstamm (TRE 02, Gesamthöhe 36 cm, davon Wedel 26 cm) aus dem Unterperm (Artinskian-Kungurian), Tregiovo, Norditalien. Sammlung Valentin-Wachtler, Museo Scienze Naturali, Trient.

aus der Artinskian-Kungurian-Stufe als *Taeniopteris abnormis* (GUTBIER) oder *T. multinervis* (WEISS) klassifiziert wurden (BARTHEL, 2006). Bei gewissen größeren Blättern, teilweise mit über 20 cm Länge, bei 10 cm Breite, mit dichten Sekundärnerven dürfte allerdings eine Einordnung in die Gattung *Bjuvia* gerechtfertigter sein. Aus Sobernheim stammen Megasporophylle (*Sobernheimia jonkeri*, KERP, 1983), welche Ähnlichkeiten mit den nordamerikanischen Phasmatocycas-Sporophyllen aufweisen. Dabei wurde eine Zugehörigkeit zur makrotaeniopteriden *Taeniopteris (Bjuvia) multinervis* angedeutet.

Anders gelagert ist der Aufbau von *Taeniopteris jejuna*, zumeist aus dem Stephan und dem Untersten Perm stammend. Ihr mehr an Farnwedel erinnernder Aufbau spricht gegen eine Einordnung als Cycadeenvorläufer.

Die Tregiovo-Flora der norditalienischen Südalpen

Die neue entdeckte vielfältige Flora der Tregiovo-Formation (CASSINIS & RONCHI, 2001; MAROCCHI et al., 2008; WACHTLER, 2012) aus den italienischen Dolomiten (Artinskian-Kungurian 276,5 - 274,1 Mya.) lieferte reichhaltiges cycadophytisches Pflanzenmaterial. Als echter Cycadeenvorläufer kann *Nilssonia perneri* (WACHTLER, 2012) betrachtet werden. Unregelmäßig segmentierte Blattwedel im Compound mit vollkommen erhaltenen Knollenstämmen dürften Zeugnis davon ablegen. In den gleichen Schichten gefundene Fruktifikationen erinnern im Aufbau an Cycadeen-Zapfen. Einige Blätter mit deutlich an *Bjuviales* erinnerndem Aussehen wurden als *Bjuvia tridentina* (WACHTLER, 2012) klassifiziert. Nicht geklärt allerdings ist die Einordnung von *Taeniopteris valentinii* (WACHTLER, 2012), welche in diesen unterpermischen Schichten neben den Koniferen (*Ortiseia*, *Cassinisia*, *Walchia* usw.) zu den dominierendsten Pflanzen zählte. Die Blätter waren typisch taeniopteroid-zungenförmig und wurden von einer breiten Spreite durchzogen, von der dicht aneinander gedrängt Seitennerven im 90 Grad Winkel abzweigten. Sie wuchsen aber untypisch für Cycadeen an einer Spreite sich verzweigend in die Höhe, wobei sich immer die Gabeläste in zwei selbstständige Äste teilten. Die im Zusammenhang gefundenen fertilen Organe wiesen zwar gewisse cycadophytische

Eigenschaften auf - indem sie endständig an einem Stil aufsaßen - doch ihr gesamtes Erscheinungsbild kann nur bedingt als cycadeenhaft erachtet werden. Auch fehlt der typische Knollenstamm, der hier durch feine Haltwurzeln ersetzt ist. Allein daraus wird ersichtlich, dass Taeniopterisblätter eine Morphogattung darstellen, welche sie nicht immer in die Nähe der Cycadeen bringt.

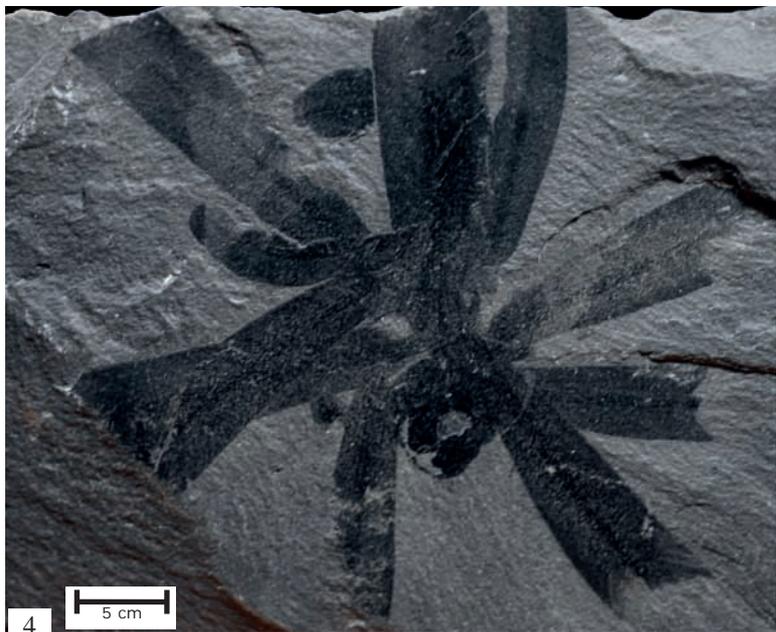
Die oberpermische Zechstein-Flora Deutschlands

Obwohl nie mit korrelierbaren Fruktifikationen gefunden, könnten Compoundfunde (BRANDT, 1997) von *Taeniopteris eckhardtii*-Blättern zu den kleinblättrigen Cycadeenvorläufern gezählt werden. Ihr Habitus spricht jedenfalls dafür.

Triassische Fundstellen

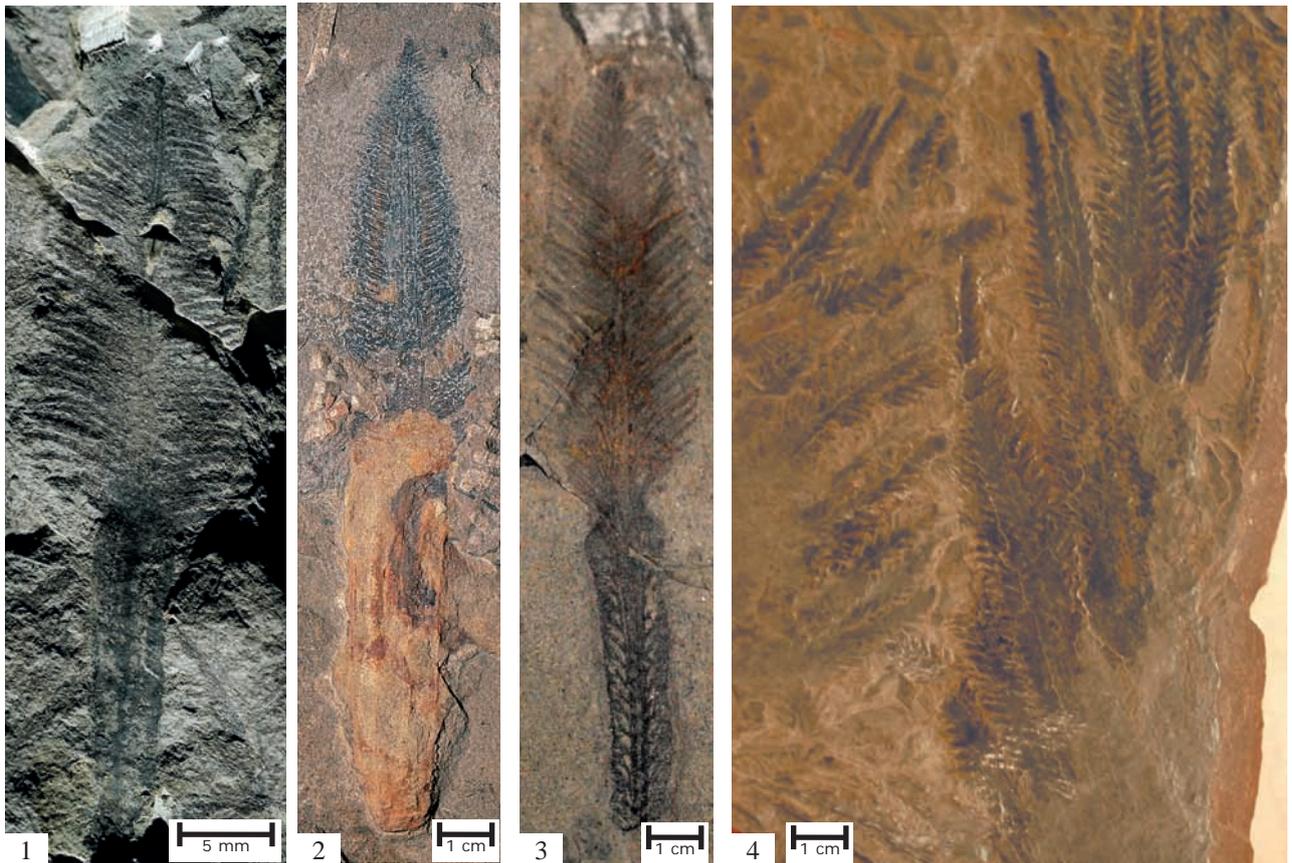
Die früh-mitteltriassische Flora in den Dolomiten

Durch einen besonderen Reichtum an Cycadophyten und außerordentliche Erhaltungszustände zeichnet sich besonders die Fundstelle Piz da Peres in den südöstlichen Alpen aus (WACHTLER, 2010). Zudem stammen viele Compound-Funde aus dieser Gegend. Allein 20 komplett erhaltene weibliche *Dioonitocarpidium*-Schöpfe konnten gefunden werden, dazu noch eine Mehrzahl männlicher und weiblicher Zapfen. Dominiert wird diese Flora von *Bjuvia olangensis*, einem Cycadeenvorläufer mit makrotaeniopterider Beblätterung, der sich in der Folge in anderen Schichten dieser Gegenden bis in die Obertrias und den Unterjura in nur leicht veränderter Form verfolgen lässt. Die Wedel dürften einschließlich Spreite wohl über einen Meter, bei 30 bis 40 cm Breite, erreicht haben, wuchtige Knollenstämme mit 25 x 11 cm Länge konnten mit gefunden werden. Seine Jugendblätter - bis zu 20 cm hoch - zeigten noch ausgeprägt die Einblattstruktur und waren nur einzelt eingerissen. Sie enden gewöhnlich in einem sanft abgerundeten keilförmigen Apex. Weibliche Megasporophylle des Typs *Dioonitocarpidium loretti* (WACHTLER, 2010) mit bis zu 60 sich um eine Spindel spiralförmig windende Sporophylle, an die 40 Samen in zwei Reihen tragend, und in einen federartigen Apex endend, charakterisierten diese Cycadee. Im Verbund gefundene *Androstro-*



Permische Cycadales

1) *Taeniopteris (Nilssonia) abnormis*, Mittleres Rotliegend, Chemnitz Hilbersdorf, Nachlass Otto Weber, Sammlung Museum für Naturkunde, Chemnitz 2) *Bjuvia tridentina*, Unterperm-Artinskian, Tregiovo, Trentino, 3) *Taeniopteris (Bjuvia) multinervis*, Oberhofer Schichten, Oberrotliegend, Oberhof, Sammlung Naturkundemuseum Schleusingen, (Nr. 203), 4) *Taeniopteris eckhardtii*. Compoundfund von Blättern. Obwohl eine Zugehörigkeit zu den Cycadeen nicht erwiesen ist, erscheint sie durchaus plausibel. (Sammlung Geologisch-Paläontologische Universität Halle, Coll. Pangert).



Feststellung: Das Cycas-Fruchtblatt veränderte sich vom Perm an kaum

Trotz fragmentarischer Funde kann ausgegangen werden, dass sich der Habitus schopfförmig angeordneter, fiederförmiger Samenanlagen der heutigen Gattung *Cycas* auf Entwicklungen aus dem Karbon-Perm zurückzuführen sind.

1. *Dioonitocarpidium cycadea* (Anis, Dolomiten), Sammlung Michael Wachtler, Naturmuseum Südtirol, 2. *Dioonitocarpidium moroderi* (Ladin Dolomiten), Heimatmuseum Gröden. 3. *Schozachia donaea*, Unterer Keuper - Ladin, Ilsfeld - Schozachtal, Sammlung Museum für Naturkunde Stuttgart 4. *Pseudoptilophyllum titzei*, Obere Trias - Karn, Lunz, Sammlung Geologische Bundesanstalt, Wien.

bus-Zapfen und viele lose Pollensporophylle zeichnen ein relativ gutes Bild des Aufbaus dieser Pflanze.

Durch das Vorhandensein anhaftender Knollenstämme und *Dioonitocarpidium*-Organe als zu den Cycadeen gehörig bewiesen ist eine Gattung kleiner taeniopterider Blätter, eingeordnet als *Ladinia simplex* (WACHTLER, 2010). Weiters zu den Cycadeen gerechnet werden können *Nilssonia*- und *Pseudoctenis*-Fiederwedel (WACHTLER, 2013). Im Verbund gefundene Zapfen und vor allem lose Makrosporophylle lassen eine Verwandtschaft zu den heutigen Zamiaaceen als wahrscheinlich erscheinen.

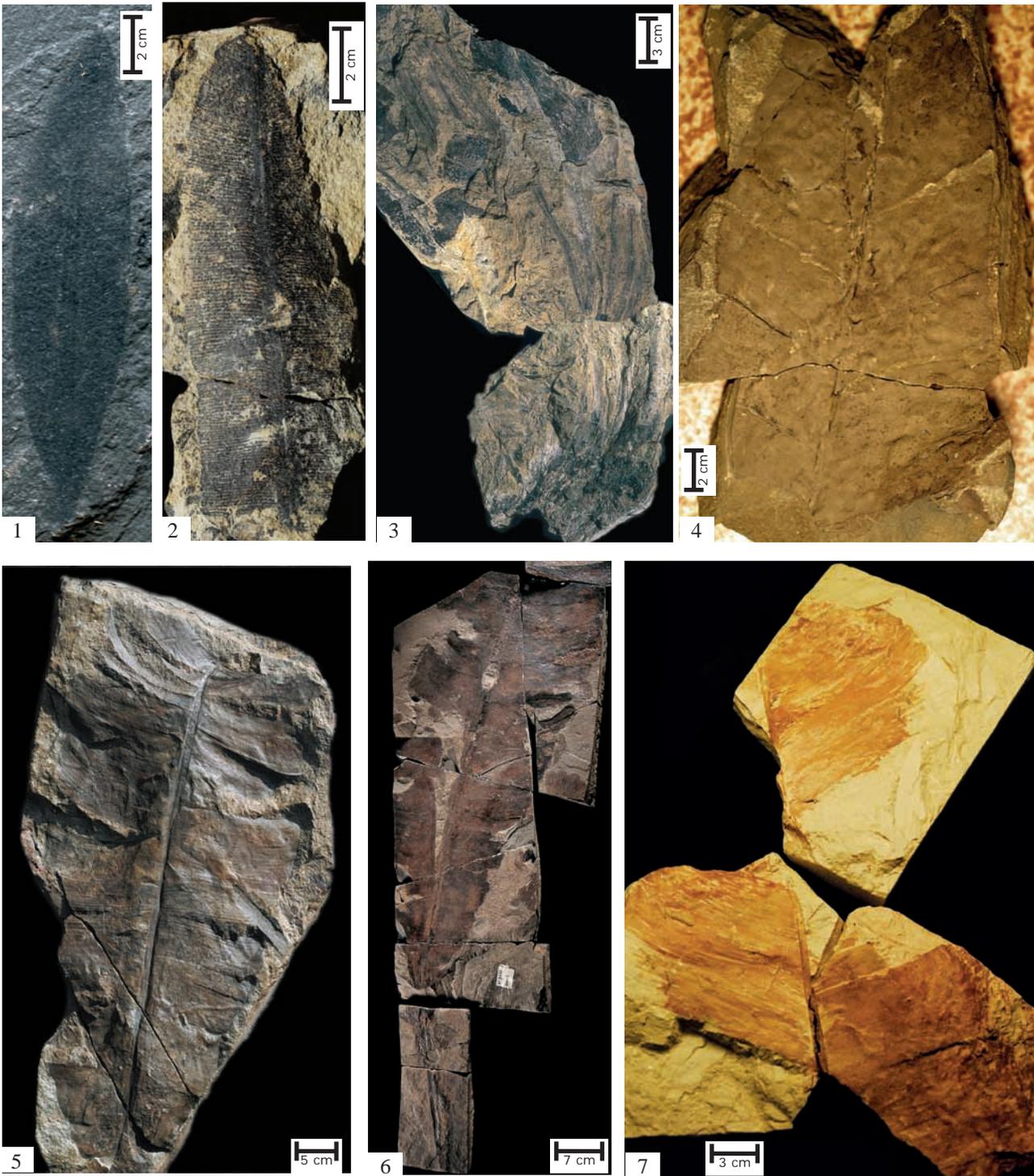
Die früh-mitteltriassische Antarktische Flora

Aus der anisischen Fremouw-Formation der Antarktis stammen permineralisierte Cy-

cadeen-Fossilien welche als *Antarcticycas schopfii* (für die Stammteile) sowie *Yelchophyllum omegapetiolaris* (für Blattwedel) und *Delemaya spinulosa* für in den gleichen Schichten gefundene Mikrostrombilen eingeordnet wurden (HERMSEN ET. AL., 2009). Die frühe Radiation fossiler Cycadeen-Reste belegt eine zum größten Teil abgeschlossene Entwicklung und Ausprägung ab dem Perm. Aus verschiedenen anderen Lokalitäten stammen Cycadophytenreste, vornehmlich taeniopterider Ausprägung.

Die mitteltriassische Ladin-Flora der Südalpen

Die sich direkt an die anisischen Schichten anschließenden Ladin-Cycadeen der Dolomiten werden durch die makrotaeniopteriden *Bjuvia dolomitica* (WACHTLER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., 2000)



Feststellung: Entwicklung aus Ganzblatt-Vorläufern

Verschiedene Zusammenhangsfunde lassen vermuten, dass die Vorläufer aller heutigen Cycas-Arten aus den Reihen der mikro- und makrotaeniopteriden Blattformen mit *Dioonitocarpidium*-Fruchtblättern stammen, obwohl diese Weidelform heute nicht mehr vorkommt.

Kleinblatt-Träger: 1. *Taeniopteris eckhardtii*, Oberperm. Freiesleben-Schacht, Sammlung Geologisch-Paläontologische Universität Halle; 2. *Ladinia simplex*; 3) mit Knollenstamm. Olang Dolomiten. Anis Untere Trias. Sammlung Michael Wachtler, Naturmuseum Südtirol.

Großblatt-Träger: 4. *Taeniopteris (Bjuvia) multinervis*, Unterperm. Oberhof. Sammlung Museum Schleusingen; 5. *Bjuvia olangensis*, Olang Dolomiten, Anis Untere Trias. Sammlung Michael Wachtler, Naturmuseum Südtirol; 6. *Bjuvia dolomitica*, Ladin, Corvo Alto, Museo delle Regole, Cortina d'Ampezzo; 7. *Taeniopteris (Bjuvia) gigantea*, Unterer Jura-Hettangium, Sammlung Hauptmann, Naturmuseum Bayreuth.

dominiert. Die Wedel erreichten beträchtliche Längen von rund einem Meter. Die Blattstruktur ist amphistomatisch aufgebaut mit rechteckigen Epidermal-Zellen auf der oberen Blattseite und geraden bis leicht gewellten Antiklinal-Wänden. Die Spaltöffnungsapparate sind von haplocheilem Typus. Inwieweit die dabei gefundenen *Sphenozamites wengensis*-Wedel unter die Cycadeen (als *Apoldia*) einzuordnen ist, können erst Kutikularanalysen klären.

Die mitteltriassische Madygen-Flora in Zentralasien

Die mittel- bis spättriassische (Ladin-Karn) zentralasiatische Fundstelle Madygen in Kirgisistan, bekannt für seinen Reichtum an Insekten und Vertebraten lieferte neben Bennettiteen (*Pterophyllum*) auch den Cycadeen zuzuordnende Pflanzenteile. Dazu zählt die aus der jurassischen Yorkshire-Flora in England bekannte *Pseudoctenis lanei* (MOISAN ET AL., 2011).

Die mitteltriassische Molteno-Flora von Südafrika

Verschiedene *Pseudoctenis*-Arten - ein weiteres Zeugnis der weltweiten Verbreitung der Cycadeen selbst in der Gondwana-Flora - stammen aus der mitteltriassischen (Ladin) Molteno-Formation von Lesotho. Bekannt wurde diese Fundstelle eigentlich wegen ihrer Vertebraten- und Insektenfossilfunde. Ob es sich bei allen bestimmten Arten (insgesamt 9) wirklich um eigenständige Pflanzen handelt, sei dahingestellt, doch wurden genügend Wedel des *Pseudoctenis*-Typs (*Pseudoctenis belli*, *P. lancifolia*, *P. spatulata* usw.) auch als Zusammenhangsfunde mit *Androstrobus*-Zapfen (*A. peninsiformis*, *A. kraaiovalis*) getätigt, welche eine umfangreiche Präsenz von *Cycas*-Vorläufern rechtfertigen (ANDERSON ET ANDERSON, 2003).

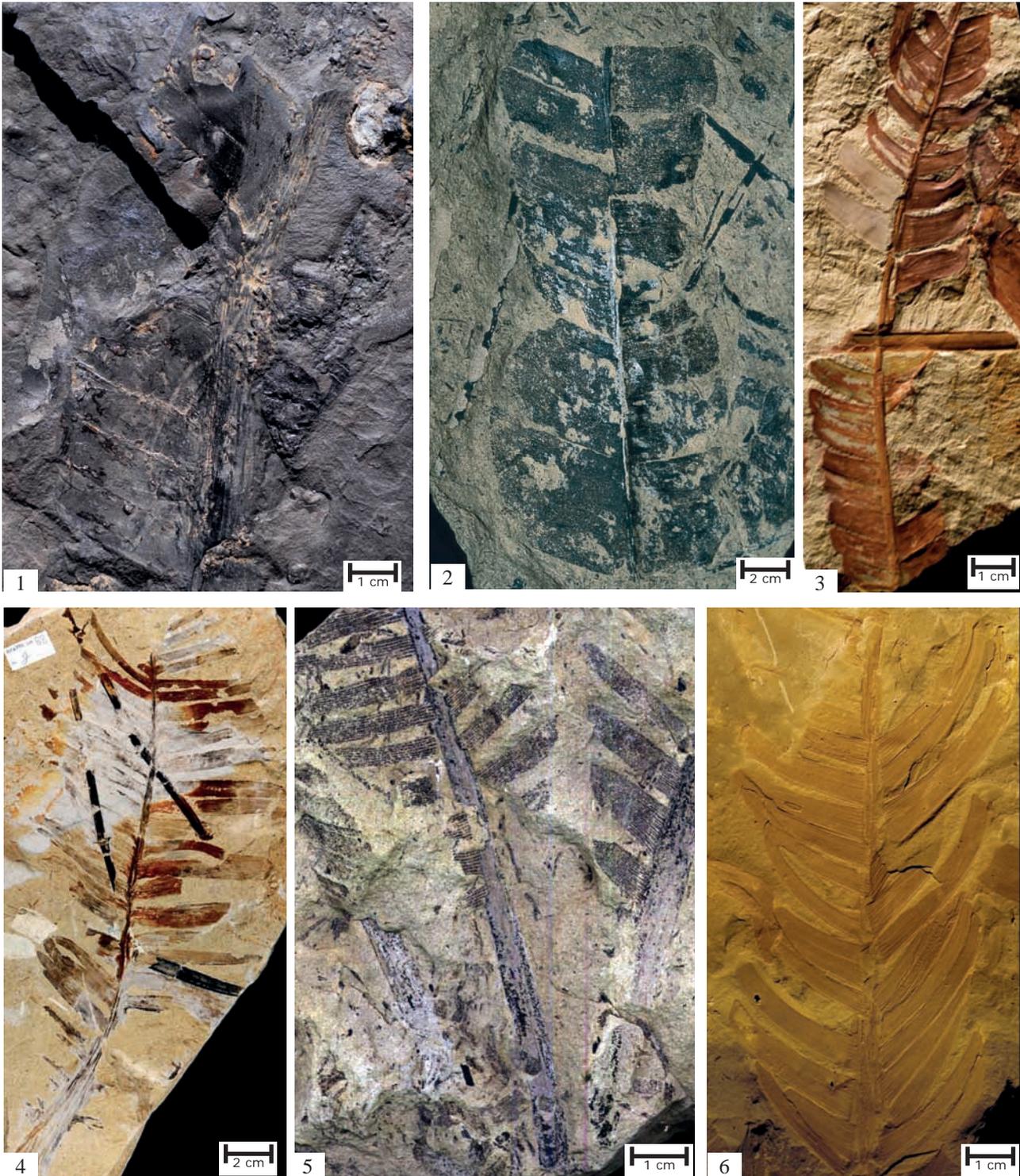
Die mitteltriassische Thale-Flora von Deutschland

Die dem Unteren Keuper (Ladin-Langobardian) angehörenden reichhaltigen Cycadeenreste aus Thale und Bedheim im deutschen Sachsen-Anhalt sind vor allem als Herkunftsort der Erstbeschreibungen von weiblichen Cycadeen-Anlagen bemerkenswert, die als *Dioonitocarpidium* (SCHENK, 1867) RÜHLE VON LILIENSTERN, 1928) Eingang in

die Wissenschaft gefunden haben. Vereinzelt kam es auch zur Entdeckung relativ gut erhaltener männlicher Zapfen eingeordnet als *Androstrobus cycadiformis*, (ROSELT, 1960). An Blattformen kamen vor: *Nilssonia neuberi* (STUR ex POTT ET AL., 2007) besser bekannt aus dem karnischen Fundort Lunz, dazu *Taeniopteris kelberi* (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., 2010), dessen Zuordnung zwar durch keine Kutikularanalysen gesichert zu den Cycadeen wahrscheinlich ist. Es handelt sich um einfache, ganzrandige Blätter, welche in diesem Fall aber lang-lanzettlich enden. Die Seitennerven liegen eng aneinander und zweigen in einem Winkel von 60-80° vom Apex ab. Vorgefunden wurde auch *Bjuvia thalensis* (KUSTATSCHER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., 2010). Sie scheint etwas kleiner als jene aus den Südalpen gewesen zu sein, zudem weist sie als Eigenheit gegenüber anderen *Bjuvia*-Arten Epidermis-Poren mit nur zwei Nachbarzellen anstelle der üblichen 4-6 auf, sodass der Spaltöffnungsapparat eher jenen der Bennettiteen als der Cycadeen ähnelt und damit auf möglicherweise verwandtschaftliche Verhältnisse hinweist. Durch Kutikularanalysen als Cycadales-Gattung bestätigt wurde *Apoldia tenera* (COMPETER 1883) ZIJLSTRA et al. 2009). Die Gattung *Apoldia* (WESLEY 1958) zeichnete sich durch spachtel- bis eiförmige, sich niemals überlappende Wedel mit parallel verlaufenden Seitennerven aus. Manche Arten - wo keine weiteren Analysen möglich waren - werden unter der Formgattung *Sphenozamites* geführt.

Die obertriassische Lunz-Flora (Österreich)

Mit ihrem Reichtum an Cycadeen aber auch Bennettitales gehört sie zu den reichhaltigsten karnischen Cycadophyten-Floren weltweit, obwohl Neufunde aufgrund der Stilllegung der Bergwerke kaum mehr zu erwarten sind. Aufgrund guten kutikularen Materials war es möglich exakte Trennlinien zwischen den makromorphologisch gleich ausschauenden, aber nicht den Cycadeen zugehörigen Bennettiteenwedeln zu ziehen (POTT ET AL. 2007). Zu den Bennettiteen gerechnet werden nunmehr alle *Pterophyllum*-, sowie *Nilssoniopteris*-Wedeln, zu den Cycadales die Gattungen *Nilssonia* und *Pseudoctenis*.



Feststellung: Die Segmentwedel-Cycadeen als frühe Abstammungslinie

Schon ab dem frühen Perm treten klar strukturierte und segmentierte Wedel auf, welche als *Nilssonia* oder *Pseudoctenis* eingestuft wurden. Da Kutikelmateriale erst ab der mittleren Trias vorliegt ist eine genaue Einordnung nicht gesichert. Sie gehörten nicht zu den *Dioonitocarpidium*-Fruchtblatt-Trägern, sondern bildeten schon sehr früh Zapfen heraus, welche in Richtung rezenter Zamiaceen zeigen.

1) *Nilssonia perneri*, Unterer Perm, Tregiovo, Norditalien. Sammlung Valentini-Wachtler, Museo Scienze Naturali, Trento, 2. *Nilssonia primitiva*, Olang Dolomiten. Anis Untere Trias. Sammlung Michael Wachtler, Naturmuseum Südtirol, 3. *Nilssonia acuminata*, Lias Alpha, Bayreuth, leg. Pötzel, Naturmuseum Bayreuth, 4. *Pseudoctenis samchokense*, Unterer Perm, Samchok-Distrikt Südkorea, (aus POTT ET. AL. 2009) 5. *Pseudoctenis braiesensis*, Olang Dolomiten. Anis Untere Trias. Sammlung Michael Wachtler, Naturmuseum Südtirol, 6. *Pseudoctenis prossii*, Lias Alpha, Bayreuth, Sammlung Jürgen Meyer.

Pseudoctenis cornellii mit ihren geschätzte 70 cm großen, bei über 15 cm breiten Wedeln sowie einer massiven Rhachis ausgestattet ergab im Gegensatz zu den paläozoischen und frühmesozoischen gute Kutikeln. Die Blätter sind hypostomatisch, die abaxialen Nachbarzellen setzen sich aus 4 bis 6 Reihen von Epidermiszellen zusammen. Noch umfangreicher ist die Anzahl der Nilssonia-Arten mit *N. sturii*, *N. riegeri*, *N. lunzensis* und *N. neuberi*. Sie unterscheiden sich neben ihrer unterschiedlichen Größe vor allem durch ihre mehr oder weniger ausgeprägte Wedel-Segmente.

Dürftiger ist die Suche nach zuordenbaren fertilen Elementen. Hier stechen einige federartige sterile Wedel von *Pseudoptilophyllum titzei* (KRASSER, 1918) heraus, darunter ein Compoundfund, welche relative Aufbau-Ähnlichkeiten mit *Dioonitocarpidium*-Fiederchen aufweisen, wenn es sich auch um eine etwas massivere Art gehandelt haben dürfte, sowie männliche Zapfen des Typs *Lunzia austriaca* (KRASSER, 1916), welche als *Androstrobus*-Zapfen gedeutet wurden (TAYLOR ET. AL., 2008)

Die obertriassische Yangcaogou-Formation in Liaoning (China)

Perfekte Zusammenhangsfunde auf größeren Platten stammen aus obertriassischen Schichten der Provinz Liaoning. Dazu gehört ein 130 x 82 cm großer Compound eines männlichen Cycadeenzapfens zusammen mit Wedeln des *Pseudoctenis*-Typus. Er wurde als *Holozamites hongtaoi* klassifiziert, wobei Ähnlichkeiten mit den heutigen Zamiaceae abgeleitet wurden (WANG ET. AL., 2009). Aus einer benachbarten Lokalität stammt eine metergroße Platte mit elf *Pseudoctenis-artiger* Wedeln und Stammteil zusammen mit einem weiblichen Zapfen, welcher als *Leptocycas yangcaogouensis* beschrieben und Ähnlichkeiten mit der rezenten Gattung *Dioon* erörtert wurden (ZHANG ET. AL., 2010). Aus dem Aufbau der Pflanze wird ersichtlich, dass die Zamiaceae zumindest in der Obertrias schon annähernd ihren heutigen Aufbau und Aussehen erreicht haben.

Stammfragmente der Art *Leptocycas gracilis* stammen auch aus dem Mittel-Karn der Pekin-Formation in North Carolina. Ein Fund zeigt einen von Kataphyllen besetzten Stamm-Apex mit *Pseudoctenis*-Wedel und



Zwei als *Nilssonia polymorpha* klassifizierte Blätter. Links: Jura, Sammlung Swedish Museum of Natural History, rechts Oberer Keuper, Rhät, Schnaittach; Naturkundemuseum Stuttgart. Deutlich sichtbar wird das Dilemma der reinen blattmorphologischen Bestimmung.

schlecht erhaltenem männlichen Strobilus (DELEVORYAS & HOPE, 1971).

Die spät-triassische Rhät-Flora von Schweden

Spättriassische-mitteljurassische Rhät-Lias-Floren aus dem schwedischen Schonen gelten als klassische Erforschungsorte der Bjuviales, mit der namensgebenden *Bjuvia simplex*, welche von Rudolf FLORIN im Jahr 1933 aus dieser Gegend erstbeschrieben wurde. Ihre Beblätterung ähnelt den früh-mitteltriassischen, sie scheint genauso bis meterlang, durch die Unbilden der Natur vielfach zerschlissene Wedel getragen zu haben. Beim Aufbau der Pflanze dürfte es sich - obwohl vielfach in der Literatur anders dargestellt - um eine Pflanze mit niedrig-wachsenden Knollenstamm und daraus kreisförmig entspringenden Wedeln gehandelt haben.

Jurassische Fundstellen

Die Rhät-Lias-Flora von Bayreuth

Relativ reich an Cycadeen als auch an Bennettiteen ist die obertriassische-unterjurassische (Hettangium) Flora von Bayreuth. Am häufigsten finden sich *Nilssonia polymorpha* (SCHENK, 1867, *Nilssonia acuminata* (PRESL) GÖPPERT



1. *Lunzia austriaca*, möglicher männlicher Cycadeenzapfen, Obere Trias, Karn. Lunz. Geologische Bundesanstalt Wien.

2 + 3. *Dioonitocarpidium pennaeforme* aus der Originalsammlung Hugo Rühle von Liliensterns. Bedheim, Unterer Keuper Lettenkohlsandstein, Langobardian-Oberes Ladin, Immelshausen Coll. Museum für Naturkunde Berlin (Nr. 141, 142). Abbildung 2) trägt zwei anhaftende Samen und diente Lilienstern als Vorlage seiner Rekonstruktionszeichnung

1844), selten auch als Compoundfund mit mehreren Wedeln und *Pseudoctenis prossii* (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. ET. AL., 1998). *Taeniopteris gigantea* dürfte eher unter die Bjuviales einzuordnen sein. Seltener sind wie überall fertile Organe: Einige wenige Reste von *Cycadospadix*, -apikale Endteile von Makrosporophyllen - konnten gefunden werden, dazu kommen als *Bernettia inopinata* klassifizierte Zapfen. Sie ähneln männlichen *Androstrobus*-Fruktifikationen, eigenartig ist nur ein die Zapfen verhüllendes Blatt, ähnlich wie bei den heutigen Maiskolben, aber unbekannt bei den rezenten Cycadeen (TAYLOR ET. AL., 2008).

Die jurassische Yorkshire-Flora

Diese vielfach untersuchte Flora (Pliensbachian-Bathonian) gehört zu den klassischen jurassischen Pflanzenfundstellen (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A., 2008). Häufig auch hier das Vorkommen von Cycadales. Insgesamt neun Arten *Nilssonia*-Arten wurden beschrieben werden, dazu kommen

einige *Pseudoctenis*-Beblätterungen, wie *P. eathiensis* (RICHARDS (SEWARD) oder *Pseudoctenis lanei* mit dicken Kutikeln, an der Oberfläche polygonal isodiametrischen Zellen und dicken antiklinalen gebauchten periklinalen Wänden. Vergesellschaftet gefunden wurden Pollenzapfen (*Androstrobus manis*, *A. prisma*) und weibliche Fruktifikationen benannt als *Beania gracilis* (CARRUTHERS, 1869). Angenommen wurde, dass die Blattorgane *Pseudoctenis lanei* Träger des männlichen Pollenzapfens *Androstrobus prisma* waren (THOMAS ET HARRIS, 1960).

Fazit

Weltweite Verbreitung: Wenn auch Fundstellen fossiler Cycadeenreste auf der Nordhalbkugel dominieren dürfte dies vor allem auf die viel längere und intensivere Forschungsgeschichte zurückzuführen zu sein. Es kann als gegeben erachtet werden, dass Cycadeen-Vorläufer schon zwischen Karbon und Perm eine weltweite Ausbreitung vollzogen, während sie in ihrer Ausprägung im Lauf der Jahrtausende relativ konstant blieben.

Eigenschaften paläozoischer und mesozoischer Cycadales

Die Einordnungen anhand ihrer Beblätterung

Allgemein lassen sich die Blattgestalten zwischen Perm und Jura in Ganzblattträger, welche wiederum in Klein- (z. B. *Taeniopteris*, *Ladinia*) und Großblattcycadeen (*Bjuvia*) eingeteilt werden und in Segmentwedelträger (*Pseudoctenis*, *Nilssonia*, *Apoldia*) gliedern. Es ist anzunehmen, dass es sich bei den Ganzblattwedelträgern, besonders den mikrotaeniopteriden um die ursprünglichste Form handelt, das heißt alle Cycadeen haben sich aus ganzrandigen Einzelblättern entwickelt, wobei allerdings die Wedel-Segmentierung sehr früh einsetzte, da sie schon zumindest ab dem Unteren Perm anzutreffen ist (*Nilssonia perneri*, *Pseudoctenis samchokense*).

Die Ganzblattträger

Es handelt sich dabei entweder um kleine ganzrandige mikrotaeniopteride Blätter, sehr oft schwierig zu deutender Einordnung oder um makrotaeniopteride wuchtige Wedel der Gattung *Bjuvia*, mehr oder minder stark zerschissen, mit undeutlich erkennbarer geometrischer Segmentierung. Diese Ganzblattcycadeen gehörten anhand von Zusammenhangsfunden zu den *Dioonitocarpidium*-Fruchtblattträgern, von der die heutige Gattung *Cycas* abgeleitet werden kann.

Kleinblattwedel-Cycadeen

Zumeist werden kleine ganzrandige, ungeteilte, band- oder zungenförmige Blätter mit von der Rhachis in einem rechten Winkel unverzweigt bis sporadisch verzweigt abgehenden Nervaturen unter der Formgattung *Taeniopteris* geführt (REMY & REMY, 1975). Erste Vertreter tauchten schon im Unterkarbon auf, zahlreicher werden sie im Perm und reichen über die Trias bis in die Kreidezeit. Sicher gehören dabei nicht alle, der 1828 von Adolphe BRONGNIART aufgestellten Gattung, zu den Cycadeen-Vorläufern, doch ist anzunehmen, dass trotzdem einige der fast fünfzig weltweit bekannten Arten die Voraussetzungen hierfür erfüllen. Deshalb soll im Folgenden nur auf jene Mikrotaeniopteriden eingegangen werden, welche durch Zusammenhangsfunde eine Einordnung unter die Cycadales rechtfertigen.

Oberkarbonische und permische Kleinblatt-Cycadeen

Lesleya: Diese Formgattung beinhaltet zungenartige bis 20 cm lange, bis 5 cm breite Blätter, welche vom unterkarbonischen Mississippian bis in den Oberperm reichen und vornehmlich in der nördlichen Hemisphäre gefunden wurden. Unklar ist welche der verschiedenen Arten eventuell zu den Cycadeenvorläufern gezählt werden können.

Phasmatoctycas: Vergesellschaftet mit oberkarbonischen bis unterpermischen Cycadeen-Megasporophyllen der Gattung *Phasmatoctycas* wurden zungenartige *Taeniopteris coriacea*-Blätter gefunden, welche in einem Zusammenhang stehen dürften. Die Blätter konnten relative Längen von 20 cm und mehr, bei 4 cm Breite aufweisen und liefen in einen gerundeten Apex aus. Sie verfügten über eine breite Rhachis, aus der im 90 Grad Winkel parallele Nervaturen abzweigten.

Taeniopteris-Formgattungen: Unsicher ist die Einordnung verschiedener *Taeniopteris*-Formgattungen wie *Taeniopteris valentinii* aus dem Unterperm der Südalpen, deren zungenförmige Beblätterung im Verbund mit nur ganz entfernt an Cycadeenzapfen erinnernde Fruktifikationen sowie Adventivwurzeln anstelle eines Knollenstammes eine Aufnahme unter die Cycadeen-Vorläufer als nicht sinnvoll erachten lassen. Zu den Palmfarn-Vorläufern gestellt werden kann *Taeniopteris eckhardtii* (KURTZE, 1839) aus dem Oberen Perm (Wuchiapingium (269,9–254,2 mya) des deutschen Zechstein. Wenn auch nie anhaftende Blütenorgane gefunden wurden oder Stämme weisen einige Compoundfunde trotzdem auf einen den Cycadeen ähnlichen-Charakter hin.

Triassische und jurassische Kleinblatt-Cycadeen

Ladinia: Hier handelt es sich um kleine ganzrandige Blätter taeniopteriden Typs, deren Einordnung zu den Cycadales aufgrund von Compoundfunden gerechtfertigt ist (WACHTLER, 2010). *Ladinia simplex*-Blätter aus dem Anis der Dolomiten wurden sowohl



Gut erhaltener Blattschopf von *Nilssonia acuminata* und Rekonstruktion, Lias-alpha 1-2, Sammlung Hauptmann, Naturkunde-Museum Bayreuth

im Verbund mit *Dioonitocarpidium*-Samenanlagen, als auch mit Cycadeen-typischen Knollenstämmen gefunden. Einem ungefähr 10 cm großen, leicht gebauchten Stamm mit Blattnarben entsprangen zwischen zehn bis fünfzehn, nicht segmentierte oder nur sporadisch durch Wetterunbilden eingerissene Blattwedeln. Die 3 bis 4 cm schmalen, zungenförmigen Blätter, konnten Längen bis 30 cm erreichen. Sie entsprangen einem kurze Petiol, die Beblätterung stieg basal sanft an, war am Apex gerundet bis leicht spitz, mit von der massiven Rhachis abgehenden, nicht dichotomisierenden Adern. Kutikel konnten, wie auch bei den permischen Phasmatocycadeen nicht gewonnen werden.

Die zarten Blätter wiesen überraschenderweise oft Knabberspuren, Exkrementablagerungen oder andere Hinweise auf die Anwesenheit verschiedener Tiere oder Insekten auf. Daher müsste die Theorie der gemeinsamen Befruchtungssymbiose zwischen Insekten und Pflanzen besonders bei den ersten Cycadeen und wohl auch den Angiospermen wohl noch mehr um den Terminus „Futterlieferant“ ergänzt werden, was auf die allgemein hartblättrigen Farne, Schachtelhalme, Lycopoden und Koniferen jener Zeit nicht zutrifft. Der Aufstieg und Verbreitung dieser Pflanzen könnte in diesem Fall nicht nur mit ihrer Rolle als Pollenlieferant einhergegangen sein, sondern mehr noch als „sich selbst anbietender Futterlieferant“ für eine Unzahl von Tieren und damit einhergehenden evolutiven Vorteils eines größeren Verbreitungsradius der Samen.

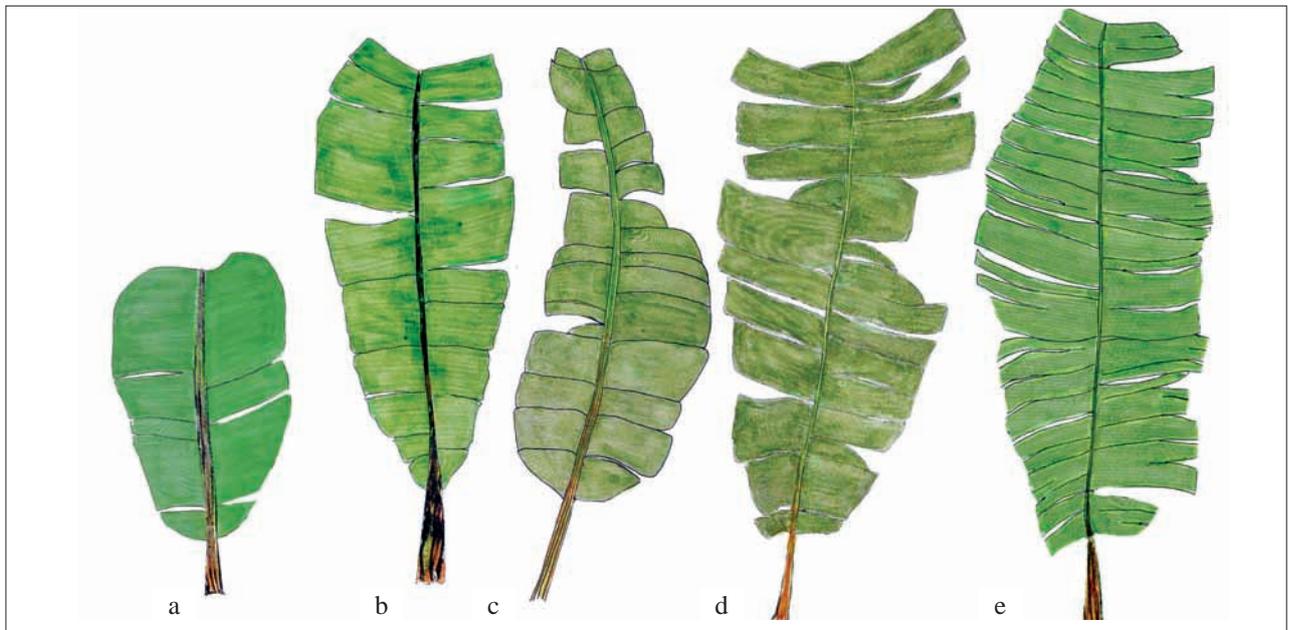
Auch zwischen Ladin und bis in den Oberjura wurden immer wieder mikrotaeniopteride Blätter gefunden, deren Einordnung zu den Cycadeen zwar nicht vollkommen gesichert

(zum Beispiel *Taeniopteris kelberi*), aber plausibel erscheint.

Großblattwedel-Cycadeen

Beginnend vom Unteren Perm bis in den Jura entwickelten sich makrotaeniopteride Blätter, die anhand verschiedener Eigenschaften den Cycadeen-Vorläufern zuzurechnen sind. Sie wurden anfänglich anhand einer rhätoliassischen Flora in Franken unter dem Namen *Macrotaeniopteris* (SCHIMPER, 1869) *gigantea* (SCHENK, 1867) beschrieben. Anhand relativ guter Funde aus dem Rhät der schwedischen Lokalität Bjuv, etablierte Rudolf FLORIN im Jahr 1933 die Blattgattung *Bjuvia*.

Es handelt sich um großblättrige ganzrandige Cycadeen mit wohl meterlangen Blättern, heutigen Bananenwedeln nicht unähnlich. Sie zeigen sich vielfach durch Umwelteinflüsse willkürlich zerschissen, oft sind beide Wedelteile zusammengeklappt. Der Stiel ist massiv, manchmal mit Kutikularfalten ausgestattet, ohne Dornen, die basale Beblätterung weitet sich relativ rasch, um dann bis zu 30 bis 40 cm breite Wedeln zu formen um am Apex etwas gekerbt auszulaufen. Die Blätter sind von zahlreichen parallelen, nicht oder nur vereinzelt an der Basis dichotomisierenden Sekundäradern durchzogen. Die Rhachis ist massiv breit an der Unterseite der Wedel, schmal aufgrund der an der oberen Seite entspringenden Beblätterung. Die Seitenadern waren an der oberen Rhachiskante befestigt. Die Spaltöffnungsapparate sind von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Die Epidermiszellen außerhalb der Spaltöffnungsapparate in den Öffnungstreifen sowie die Zellen der stomatafreien Zonen sind geradwandig, kurz, oft isodiametrisch (FLORIN,



Feststellung: Vielfältige Segmentierungsansätze der Ganzblattträger

Bjuvia olangensis, Kühwiesenkopf. Untere Trias-Anis. Die Blätter konnten sehr variieren. a) Juveniles Blatt mit deutlich erkennbarer Ganzblattstruktur, b-e) ausgewachsene *Bjuvia*-Blätter zwischen geringer und starker Segmentierung. Alle Blätter innerhalb eines Quadratmeterbereiches in der gleichen Schicht am Kühwiesenkopf/Dolomiten geborgen

1933). Es hat sich gezeigt, dass aus permischen Bjuviaceen, selbst noch aus frühtriasischen, kaum bestimmbare Kutikeln gewonnen werden können, erst ab der Mitteltrias werden sie gut mazerierbar, was wohl auf ihren fragilen, papierenen Ursprungsblattcharakter zurückzuführen sein dürfte.

Gesichert ist, dass es sich bei den *Bjuvia*-Arten um *Dioonitocarpidium*-Fruchtblattträger handelte und somit eine Einordnung in die Cycas-Vorläufer gerechtfertigt erscheint.

Permische Großblattblatt-Cycadeen

Erste Bjuviales treten im Unterperm (*Bjuvia tridentina*, WACHTLER, 2012) auf. Sie waren im Gegensatz zu den später folgenden Verwandten der gleichen Gegenden etwas kleiner, bis maximal 30 cm hoch bei 15-20 cm Breite; zudem wäre bei einigen größeren ganzrandigen, manchmal zerschlissenen Blättern aus dem frühen Perm Mitteleuropas wie *Taeniopteris multinervis* eine Einordnung in die Bjuviales wohl zielführender.

Triassische und jurassische Großblatt-Cycadeen

Triassische Bjuviales sind in vielen Unterarten (*Bjuvia olangensis*, *Bjuvia dolomitica*, *Bjuvia thalensis*, *Bjuvia simplex*) vor allem aus Europa bekannt, vereinzelt wurden

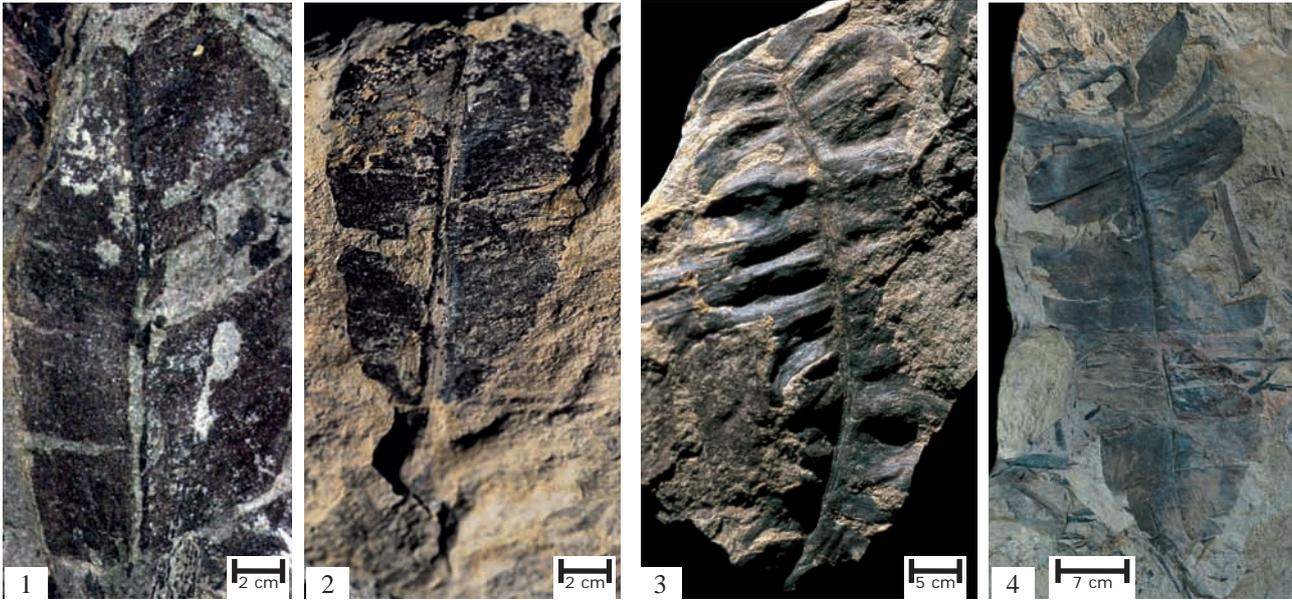
ähnliche Blattreste in Amerika als *Macrotaeniopteris (Bjuvia) magnifolia* (ROGERS) SCHIMPER, 1869) aus dem Newark Basin, sowie *Macrotaeniopteris kokopellia* (ASH, 2005) aus der obertriasischen Chinle-Formation in Arizona beschrieben.

Da besonders auf der Nordhalbkugel großformatige ganzrandige Blätter des Typs *Bjuvia* bis in den Jura reichen, muss die Segmentwedelbildung wie wir sie vom Großteil der heutigen Cycasarten kennen, wohl früher und vielleicht in anderen Regionen der Welt erfolgt sein, deren Fossilienüberlieferung noch nicht so dokumentiert ist wie in Europa oder Nordamerika.

Die Segmentblattwedelträger

Eine im Aufbau und Abstammung etwas andere Cycadeengruppe stellen die Gattungen *Pseudoctenis*, *Nilssonia* und *Apoldia* dar. Es handelte sich um Pflanzen mit mehr oder weniger klar segmentierten Wedeln welche im Oberkarbon erstmals auftraten, im frühen Perm schon ihre ausprägende Entwicklung durchliefen und in der Trias weltweit jene Entfaltungsstufe erreichten, um ihnen einen Vorläuferstatus der heutigen Zamiaceen oder Stangeriaceen einzuräumen.

Nils(s)onia wurde von Adolphe Théodore BRONGNIART im Jahr 1825 aufgrund von S.



Bjuvia olangensis: 1 + 2. Zwei Blätter einer juvenilen Pflanze. Der Apex ist gerundet gekerbt und wenig zerschissen
3 + 4. Zwei adulte Blätter Die Blätter zeigen eine Tendenz zum Einreißen.

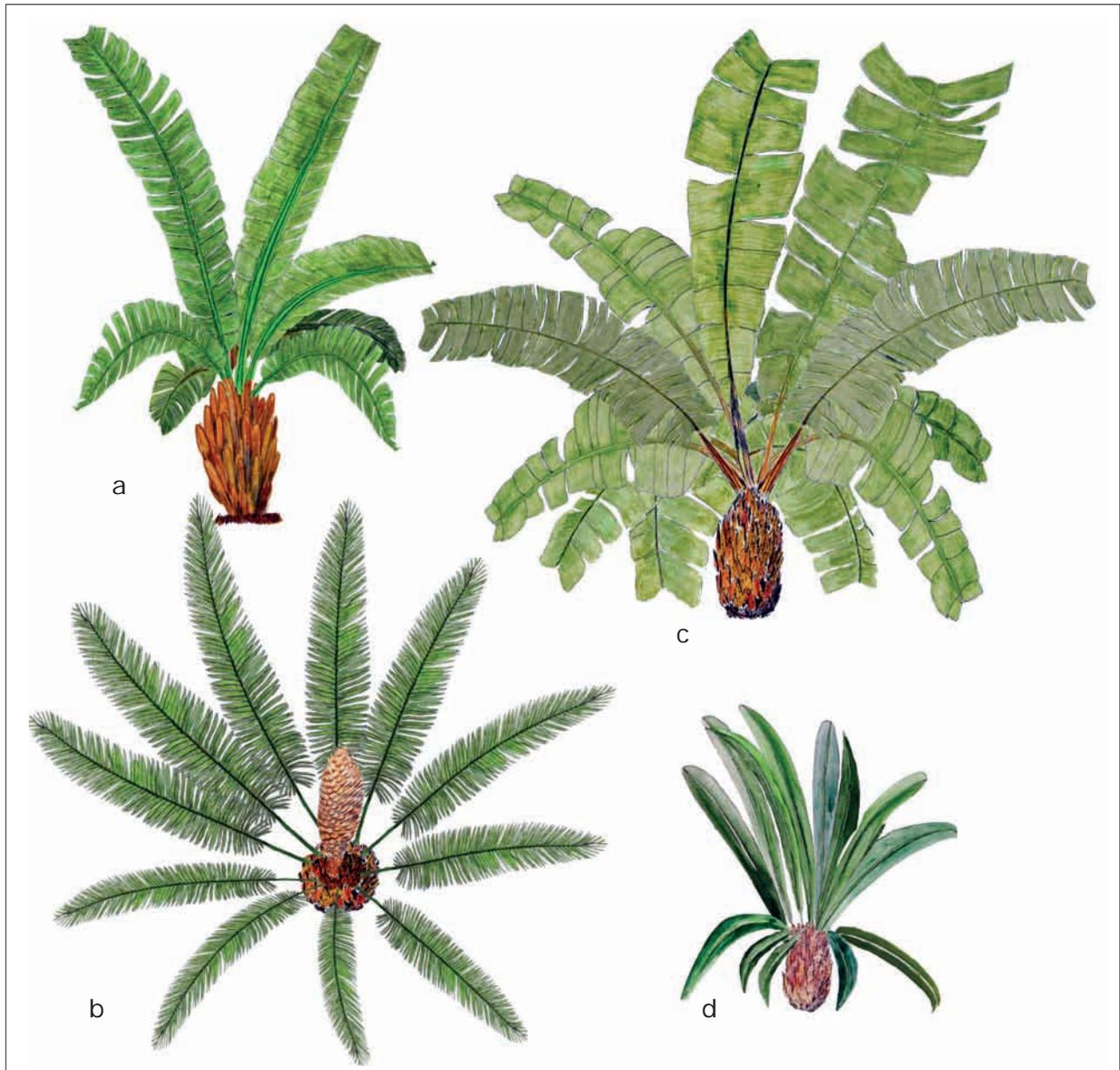


Makrotaeniopteride *Bjuvia*-Blätter vom Unterperm bis in die Obertrias. a) *Bjuvia (Taeniopteris) multinervis*, Unterperm, Oberhof, Deutschland, b) *Bjuvia olangensis*, Untere Trias, Dolomiten, c) *Bjuvia dolomitica*, Mittlere Trias, Dolomiten, *Bjuvia (Taeniopteris) gigantea*, Rhät-Lias, Bayreuth. Blatthöhe alle 2 cm. Die Anzahl der Nerven pro Zentimeter bildet keinen aussagekräftigen Entwicklungstendenz-Indikator.

NILSSON fünf Jahre zuvor aus dem schwedischen Hör nur generell und oberflächlich beschriebener und abgebildeter Funde klassifiziert. Die Gattung *Pseudoctenis* wurde 1911 von Albert Charles SEWARD anhand einer jurassischen Fundstelle im englischen Sutherland für Cycadeen-ähnliche Beblätterung eingeführt und von Thomas Maxwell HARRIS 1964 aufgrund jurassischer Funde in England überarbeitet (POTT ET. AL., 2007). Beide zeichnen sich durch parallel von der Rhachis abzweigende, eventuell am Anfang oder überhaupt nicht dichotomisierende parallel verlaufende Seitennerven aus.

Die Abgrenzung zwischen den Blattgattungen *Nilssonia* und *Pseudoctenis* ist nicht immer leicht. Hauptunterschied sind die bei *Pseudoctenis* lateral in die Hauptrhachis einmündenden Fiedern, die Beblätterung läuft auch im Gegensatz zu *Pseudoctenis* kaum verbreiternd von der Basis bis zum Apex.

Bei *Nilssonia* laufen die segmentierten Blattfiedern auf der oberen Seite, also apikal in die Rhachis, sodass diese von der Oberseite betrachtet kaum auffällt, während sie an der Wedelunterseite massiv erscheint. Auch scheinen die Wedel nicht so klar geometrisch segmentiert wie bei *Pseudoctenis* zu sein. Über Jahrzehnte war allerdings die Einstufung solcher segmentierten Fiederwedel fraglich. Erst durch Kutikelanalysen und Studien der Epidermis und der damit verbundenen Feststellung der Präsenz haplocheiler Spaltöffnungen – in denen die Ursprungszelle unmittelbar als Schließmutterzelle funktioniert, ähnlich den heutigen Cycadeen war es möglich die wahre Natur dieser Wedeltypen festzustellen. Dieser Spaltöffnungstyp wurde zum bestimmenden Unterscheidungsmerkmal zwischen den morphologisch ähnlichen *Pterophyllum*-Blättern, welche aber den Bennettitales zugehörig eingestuft wurden.



Feststellung: Frühe Entwicklung des Knollenstammes

Die einzelnen Cycadeen-Gattungen bildeten bei den Wurzelorganen sehr früh ihre endgültige Gestalt heraus. Belege für den typischen rübenförmigen Knollenstamm gibt es ab dem Unteren Perm.

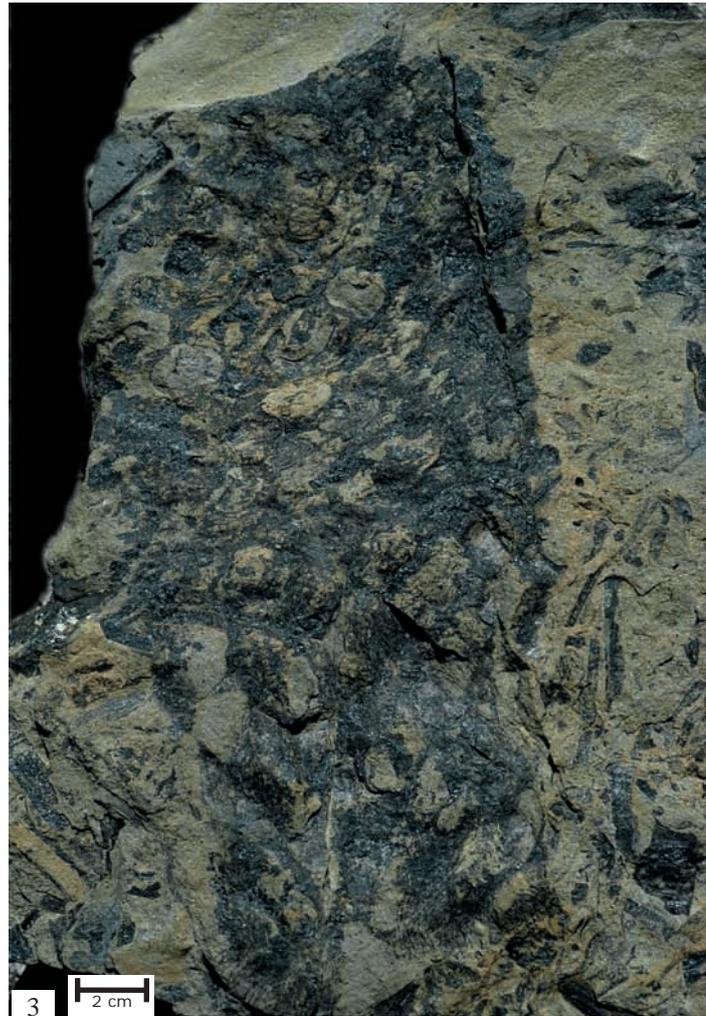
a) *Nilssonia perneri*, Tregiovo, TRE 2, Unterer Perm - Artinskian, b) Pseudoctenisartige *Holozamites hongtaoi*, Yangcaogou-Formation, Lianoning, China Obere Trias, c) *Bjuvia olangensis*, Kühwiesenkopf, KÜH 2218, Untere Trias - Anis, d) *Ladinia simplex*, KÜH 660, Kühwiesenkopf, Untere Trias – Anis

Permische Segmentwedel-Cycadeen

***Pseudoctenis*:** Typische geometrisch segmentierte Wedel klassifiziert als *Pseudoctenis samchokense* (KAWASAKI, 1934, POTT ET. AL. 2009), ähnlich den heutigen Zamiaceen, tauchten schon im Unteren Perm (Artinskian-Kungurian) auf.

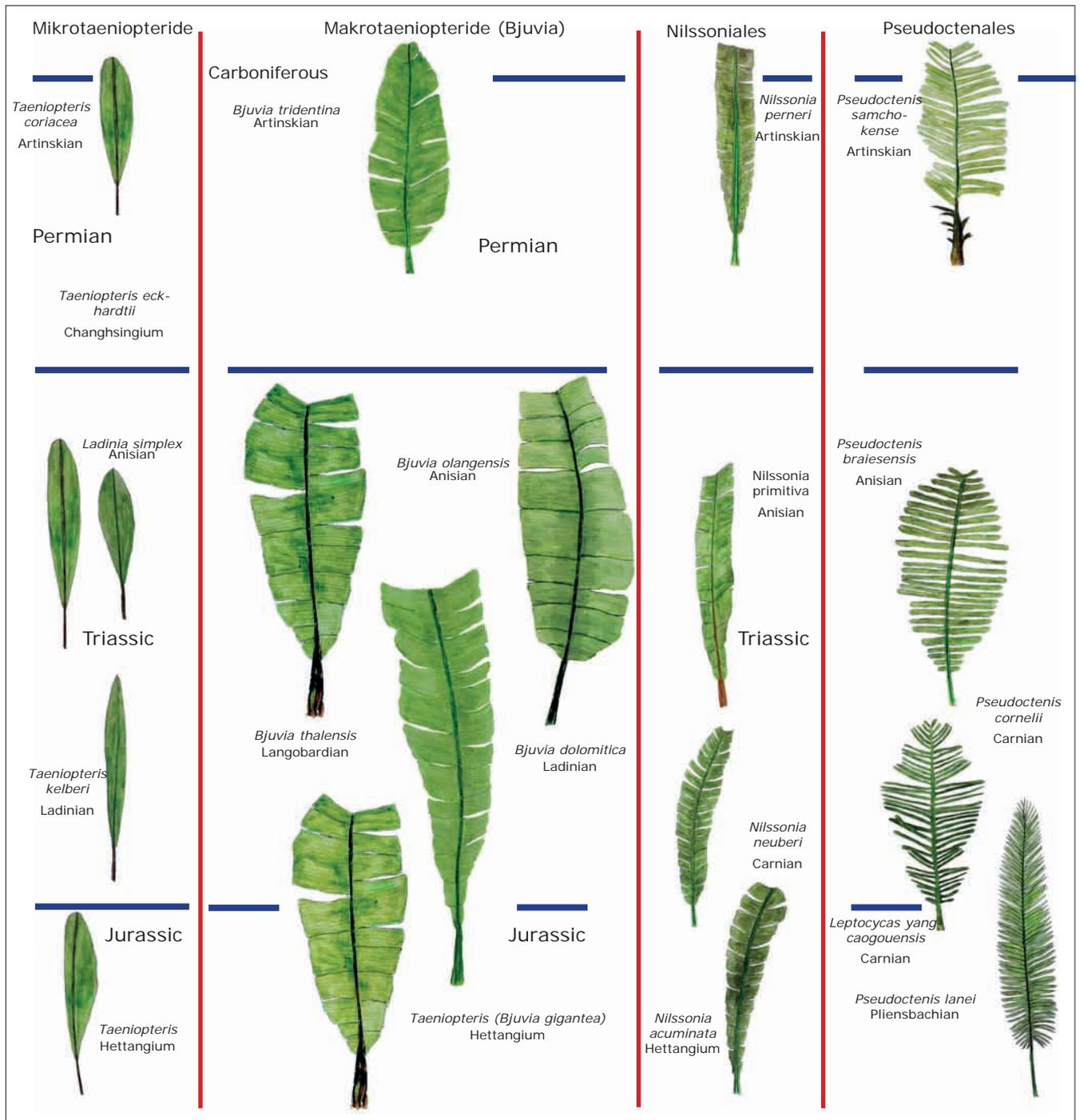
***Nilssonia*:** Dass sich die typische Cycadeen-Ausprägung schon sehr früh entwickelt hat,

ersieht man an einem Compoundfund von *Nilssonia perneri*-Wedeln mit anhaftenden Knollenstamm aus dem Unteren Perm (Artinskian-Kungurian). Somit kann selbst beim typisch rübenförmigen Stamm vieler heutiger Cycadeen kaum eine Entwicklungstendenz festgestellt werden. Die Wedel wiesen schon die Ausprägungen triadischer auf: Aus einer relativ breiten Rhachis (bis 1 cm) entspringen die von parallel verlaufenden, unver-



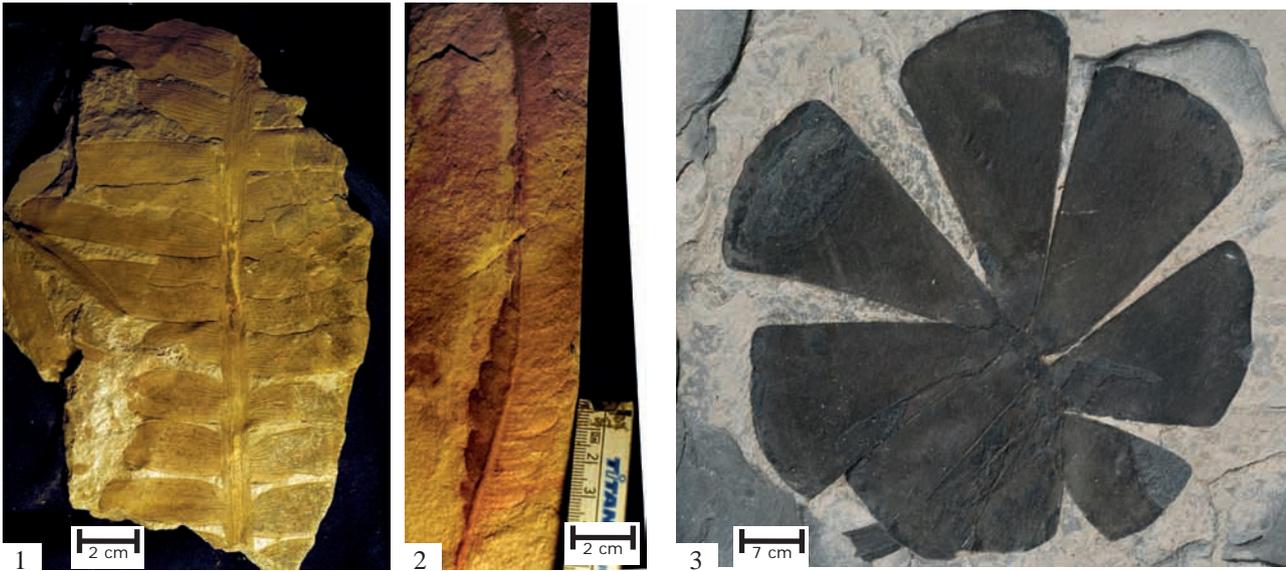
Knollenstämme paläozoischer und mesozoischer Cycadales

1) *Nilssonia perneri*, Stammteil mit anhaftendem Wedel, TRE 2, Unterperm Tregiovo, 2) *Ladinia simplex*, Stammteil einer kleinen Ganzblattcycadee mit anhaftenden Wedeln, KÜH 660, Untere Trias, Dolomiten, , 3 + 4, Dolomiten Stammteil mit koralloiden Wurzeln, KÜH 2218. Beide von *Bjuvia olangensis*, Untere-Mittlere Trias, Anis Kühwiesenkopf - Dolomiten. (Aus WACHTLER, 2010).



Feststellung: Wenige Veränderungen in der Blattgestalt ab dem Karbon-Perm

Fünf Gruppen von Blattformen, welche den Cycadeen zugehörig erachtet werden beherrschten zwischen Perm und Oberem Jura die Erde. Mikrotaeniopteride Blätter (*Phasmatocycas*, *Ladinia*), Makrotaeniopteride (*Bjuvia*), sowie die Segmentwedelträger *Nilssonia*, *Pseudoctenis* und *Apoldia*. Die einzelnen Cycadeen-Gattungen erreichten zwischen Karbon und Perm ihre endgültige Ausprägung, welche sie über viele Millionen Jahre unverändert beibehielten. Obwohl sowohl die mikrotaeniopteride Belaubung, als auch jene von *Pseudoctenis*, *Nilssonia* und *Apoldia* nicht immer eindeutig Indiz echter Cycadeen ist, konnten trotzdem durch verschiedene Zusammenhangsfunde konstante Evolutionslinien bis in den Perm-Karbon verfolgt werden. Relativ gesichert aufgrund ihrer Fruktifikationen und Kutikeln ist, dass die mikro- als auch die makrotaeniopteride Belaubung zu den Cycasartigen der Jetztzeit hinführt, während *Pseudoctenis* und *Nilssonia* zu den Zamiaceen und Stangeriaceen weist.



Blattgestalten der Segmentblattträger: 1. *Pseudoctenia prossi*, 2. *Nilssonia acuminata* (Bayreuth) Unterjura, beide Sammlung Jürgen Meyer, 3. *Apoldia raiblensis*, Raibl, Mittlere Trias, Sammlung Umberto Venier.

zweigigen Nerven durchzogenen Blätter. Sie zeigten sich arttypisch manchmal gefaltet.

Triassische und jurassische Segmentwedel-Cycadeen

***Pseudoctenis*:** Diese Gattung erreichte in der Trias ihr größtes Verbreitungsgebiet und wurde sowohl als Element der Gondwanafloren (Molteno-Formation, Lesotho) als auch aus verschiedenen Lokalitäten der Nordhalbkugel beschrieben. Unsicher war immer die Zuordnung fertiler Elemente. Allerdings weisen *Thydyostrobus*-Zapfen mit typischen schildförmigen Megasporophyllen aus der Untertrias der Dolomiten sowie obertriassische weibliche *Leptocycas yangcaogouensis*-Zapfen im Verbund mit *Pseudoctenis*-Wedeln aus China hin, dass aus solchen Segmentwedelträgern alle rezenten Cycadeen mit Ausnahme der Gattung *Cycas* abzuleiten sind.

***Nilssonia*:** Das gleiche wie für *Pseudoctenis* gilt auch für *Nilssonia*. Obwohl kaum durch Zusammenhangsfunde gesichert weisen die reichlichen *Nilssonia*-Blattfunde (*N. sturii*, *N. riegeri*, *N. lunzensis* und *N. neuberi* (Karn-Obere Trias, *N. polymorpha*, *N. acuminata* (Rhät-Lias), *Nilssonia kendallii*, *Nilssonia compta* (Jura), in der Trias und im Jura weniger zu den *Dioonitocarpidium*-Trägern, sondern mehr in Richtung der Zamiaceen.

***Apoldia*:** Wiederholt wurden im Mesozoikum Wedel gefunden welche sich durch mehr

oder mindergroße spachtel- bis eiförmige, sich nicht überlappende Blattstrukturen auszeichnen. Sie wurden als *Macropterygium* (SCHIMPER, 1870), oft auch als *Sphenozamites* (BRONGNIART, 1849) klassifiziert bis Alan WESLEY im Jahr 1958 anhand von Kuttikularanalysen norditalienischer liassischer Floren erstmals die Gattung *Apoldia (tener)* für sicher Cycadeen-Vorläufern zuzuordnende Blattelemente einführte. Es handelt sich um in mitteltriassischen bis jurassischen Ablagerungen der nördlichen Halbkugel relativ weit verbreitete Cycadeen-Beblätterung.

Cycadeen-Knollenstämme

Verschiedentlich wurden typische an heutige Cycadeen erinnernde rübenförmige Knollenstämme gefunden. Dazu gehören Cycadeenstämme im Verbund mit Wedeln von *Nilssonia perneri* aus dem Unteren Perm der Nordalpen, oder massive Knollen-Stämme mit koralloiden Wurzelorganen aus der Unteren Trias der Dolomiten, welche *Bjuvia olanguensis* zugerechnet werden können. Auch *Ladinia simplex* aus gleichaltrigen Schichten wurde im Zusammenhang mit Knollenstamm-Elementen gefunden (WACHTLER, 2010). Bei *Antarcticycas schopffii* und *Yelchophyllum omegapetiolaris* handelt es sich um Knollenstämme und Wedeln von Cycadeen aus der früh-mitteltriassischen Fremouw-Formation der Antarktis (HERMSEN ET. AL. 2009).

Weibliche Samenanlagen fossiler Cycadeen und deren Entwicklung

Die fossilen weiblichen Cycadeen-Fruktifikationen lassen sich in Fieder- und Schild-Megasporophyllträger einteilen. Die Entwicklung dieser unterschiedlichen Samenanlagen führte bei Ersteren in Richtung heutiger Cycas-Arten, bei den zweiten zu allen anderen rezenten Cycadeengattungen. Diese getrennte Entwicklung dürfte schon früh, auf jeden Fall zwischen Karbon und Perm eingesetzt haben und zu Beginn der Trias in großen Zügen abgeschlossen gewesen sein.

Zu den Fieder-Makrosporophyllträgern gehörten die permischen *Phasmatoxyca*dales, alle sonstigen *Dioonitocarpidium*träger im Perm und der Trias, sowie die *Cycadospadix*- und *Pseudoptilophyllum*-Träger der Oberen Trias und dem Unter-Jura. Sie dürften zum größten Teil den makro- bis mikrotaeniopteriden Ganzblattwedelträgern (*Bjuvia*, *Ladina*) zugeordnet werden.

Zu den Schild-Megasporophyllträgern gehören die permischen *Primocycas*- sowie die triassischen *Thydoostrobus*-Träger. Ihre Belätterung wendete sich schon früh in Richtung der Segmentwedelträger wie *Pseudocotenis* und *Nilssonia*.

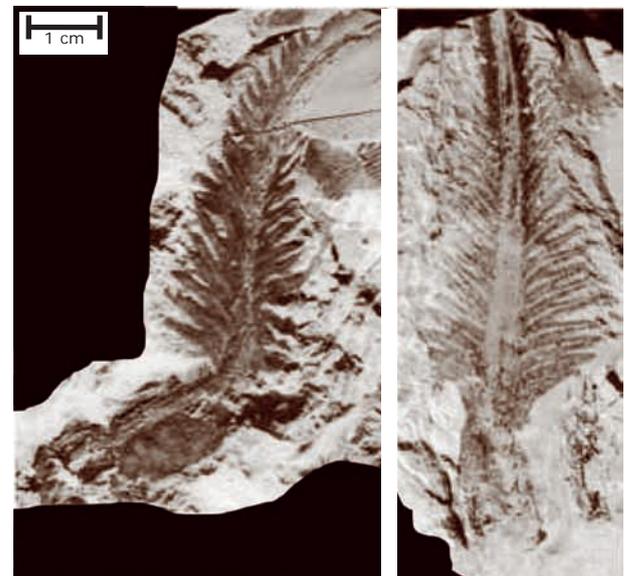
Die Fieder-Samenträger

Ab dem späten Karbon tauchten lang gezogene lineare Fruchtblätter auf, welche in zwei Reihen entlang einer Mittelrhachis einige bis viele Samen umhüllten und von einem mehr oder weniger ausgeprägten sterilen federartigem Wedel abgeschlossen wurden. Diese Art von Megasporophyll lässt sich in verschiedenen Variationen bis in die Jetztzeit und zur rezenten Gattung *Cycas* verfolgen.

Ihre Zugehörigkeit zu den Cycadeen-Vorläufern fiel Forschern schon ab der Mitte des 19. Jahrhunderts (SCHENK, 1867) auf. Wenn auch manchmal bei den fossil überlieferten Fruchtblattträgern der fiederchenartige Appendix nicht oder nur teilweise erhalten oder die Samenanlagen sich nicht sichtbar zeigten, ist dies eher auf die Einbettungsbedingungen oder Zerstörungen bei der Ablagerung zurückzuführen. Zudem müssen juvenile Hüllblatt-Entwicklungen mit adulten Ausprägungen oder Auflösungserscheinungen nach der Reife in Betracht gezogen werden.

Oberkarbonische und permische Cycadeen-Fieder-megasporophylle

***Phasmatoxyca*:** Hier sind vor allem taeniopteride Blätter im Verbund mit Samenanlagen von *Phasmatoxyca* (Synonym *Spermopteris*) oder *Archaeocycas* aus Kansas, Oklahoma und Texas zu nennen. Einigermaßen umfangreiches Material, darunter einige Compound-Funde (MAMAY, 1973, AXSMITH ET. AL., 2003) liegen teilweise aus dem oberkarbonischen Virgilian (Gzechian 303.7-298.9 ma.) als *Phasmatoxyca bridwellii* und der unterpermischen Wellington-Formation (Artinskian 283.5–290.1 mya.) als *P. kansana* vor. Relativ gesicherte Zusammenhänge lassen sich dabei zwischen mikro- bis makrotaeniopteriden Blättern von *Taeniopteris (coriacea)* und den fertilen Teilen von *Phasmatoxyca* darstellen. Die fertilen Organe von *Phasmatoxyca* zeichnen sich durch lang gezogene, lineare Fruchtblätter aus, welche spiralförmig einer zentralen Achse entsprangen. An ihnen saßen in zwei Reihen jeweils 40 bis 50 Samenanlagen, welche vom Fruchtblatt je nach Reifestadium mehr oder weniger umhüllt wurden. Die eiförmig etwas spitz zulaufenden Samen hatten zumeist eine Länge von 5 mm, bei 2,5 mm Breite, zeigten



Dioonitocarpidium sp. aus dem Unterperm von Texas (*Pease River Group*) mit Samenanlagen im Unteren Teil, USNM 508164, 508165. Das Cycadeen-Fruchtblatt entwickelte sich sehr früh und blieb über die Jahrmillionen fast unverändert. Aus DIMICHELE ET. AL., 2001

sich leicht abgeflacht, ausgestattet mit einem apikalen Einschnitt und befestigt im unteren Teil am Zentralnerv des Fruchtblattes. Dieses dürfte sich erst in der Reifephase vollkommen geöffnet haben, um ein Loslösen der voll ausgebildeten Samen zu ermöglichen. Die apikalen arttypischen Fiederchen konnten zwar bei *Phasmatocycas* noch nicht als Anhaftung beobachtet werden, trotzdem liegen aus dem Leonardian (Artinskian-Kungurien) von Kansas und Texas (San Angelo Formation) eindeutige als *Dioonitocarpidium* sp. und *Cycadospadix yochelsoni* klassifizierte Fiederchen vor (MAMAY, 1973, DIMICHELE ET AL., 2001) welche in einen Zusammenhang gestellt werden können.

Archaeocycas: Auch *Archaeocycas whitei* (MAMAY, 1973), aus dem Leonardian (Artinskian-Kungurien) von Kansas und Texas weist ähnliche Charaktereigenschaften auf. Noch klarer sichtbar sind hier die von einem Hüllblatt eingesäumten durch den Druck fast quadratisch verzerrten Samen, welche äußerlich den *Dioonitocarpidium*-Samen der Trias entsprechen.

Sobernheimia: Aus fast gleichaltrigen Schichten in Deutschland wurde *Sobernheimia jonkeri* beschrieben (KERP, 1983), wobei diese Fruktifikation jeweils randständig Samen an einer fertilen Achse trug. In gleichaltrigen Schichten traten *Taeniopteris (Bjuvia) multinervis* als auch andere mikrotaeniopteride Blattgattungen auf, sodass ein Zusammenhang in Betracht gezogen werden kann.

Crossozamia: Ähnlichen Habitus könnte *Crossozamia minor* aus China (ZHU & DU, 1981) aufweisen, wobei eine genaue Einordnung aufgrund des Erhaltungszustandes der spärlichen Funde nicht gesichert ist.

Triassische und jurassische Cycadeen-Fiedermegasporophylle

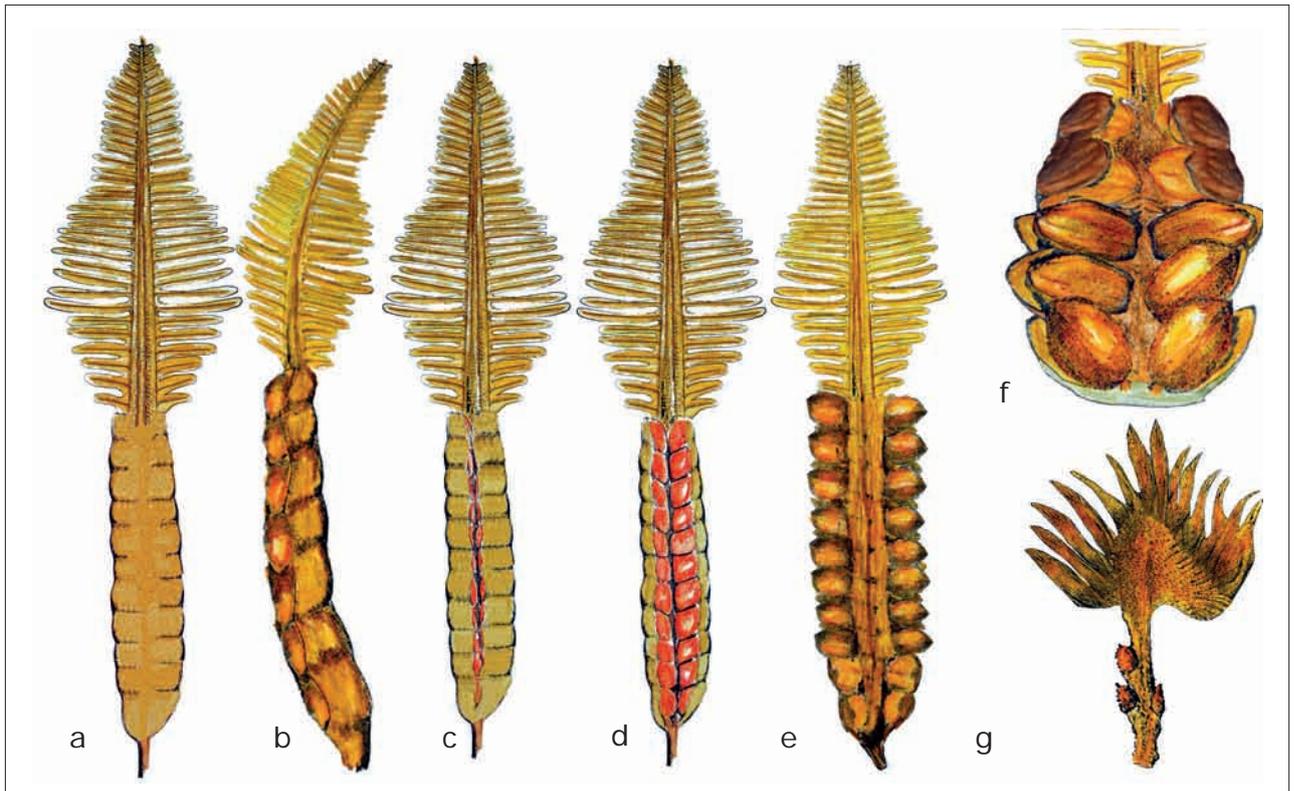
Eng an ihre morphologisch ähnlichen Vorläufer im Perm anschließend, setzen sich in der Trias ganzrandige mikro- bis makrotaeniopteride Blätter mit fiederchenbesetzten Fruchtblättern und Samenanlagen der Formgattung *Dioonitocarpidium* fort. Zumeist können sie mit mehr oder weniger großen ganzrandigen, sehr oft zerschlossenen Blättern der Übergattung Bjuviaceae in Zusammenhang gebracht werden.

Dioonitocarpidium: Als Erster stellte August SCHENK im Jahr 1867 einen Zusammen-

hang zwischen fertilen Elementen rezenter und fossiler Gattungen (aus dem Karn) her: „Vergleicht man den weiblichen Blütenstand von *Cycas revoluta* L. mit *Dioonites pennaeformis*, ... so ergibt sich eine überraschende Ähnlichkeit beider.“ (Bemerkungen über einige Pflanzen der Lettenkohle und des Schilfsandsteines S. 54-55). In einer umfassenden Arbeit über weibliche Cycadeenorgane änderte Hugo RÜHLE VON LILIENSTERN im Jahr 1928 den Namen in *Dioonitocarpidium pennaeformae*, um fe-

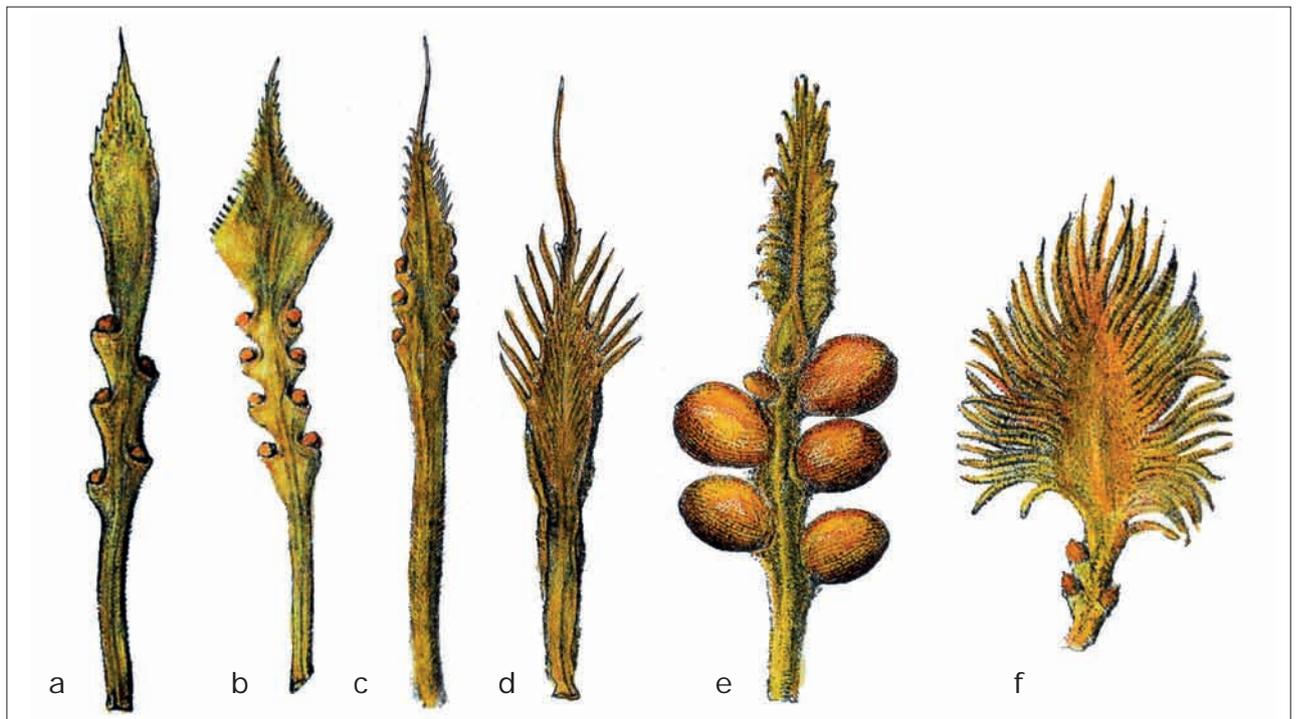


Dioonitocarpidium cycadea aus der Untertrias Anis (KÜH 2108) der Dolomiten. Modellartig zeigt sich die Anordnung der Fruchtblätter rund um eine Spindel. Die Megasporophylle tragen an der Unterseite in zwei Reihen Samenanlagen, während der apikale Teil steril blieb.

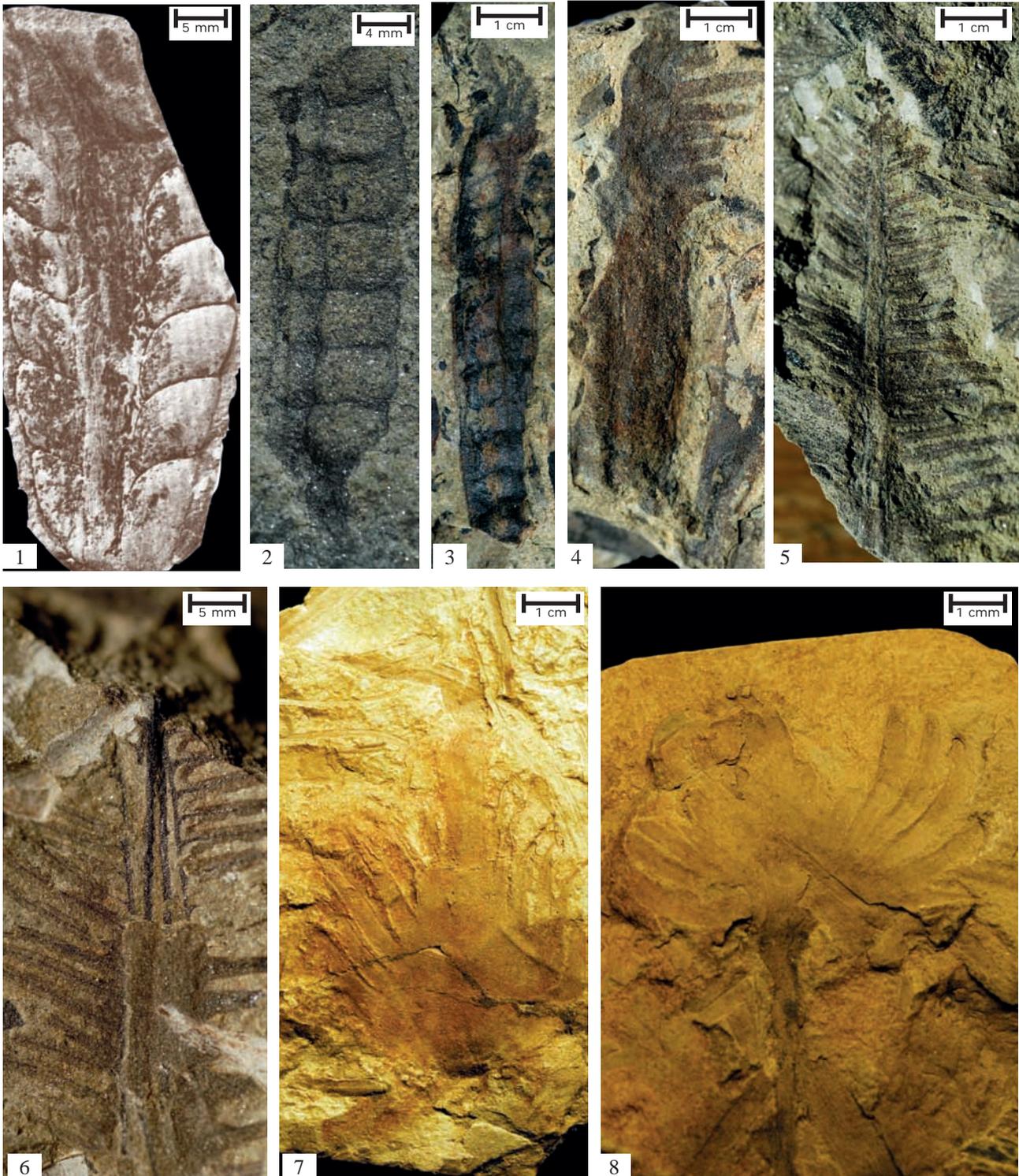


Rekonstruktion des *Dioonitocarpidium*-Megasporophylls aus verschiedenen Blickwinkeln (PIZ 181 + PIZF 6) Untere Trias - Piz da Peres.

a) Oberseite, b) Laterale Ansicht, c) Fast geschlossenes Hüllblatt von der Unterseite gesehen, d) Teilweise geöffnetes Hüllblatt, e) Offenes Hüllblatt reif zur Entlassung der Samen, f) Öffnungsmechanismus des Hüllblattes mit Befestigungsrekonstruktion der Samen, g) *Cycadospadix*, obertriassisches Fruchtblatt als mögliche Fortentwicklung von *Dioonitocarpidium* in Richtung heutiger *Cycas*-arten, Bayreuth, Naturmuseum

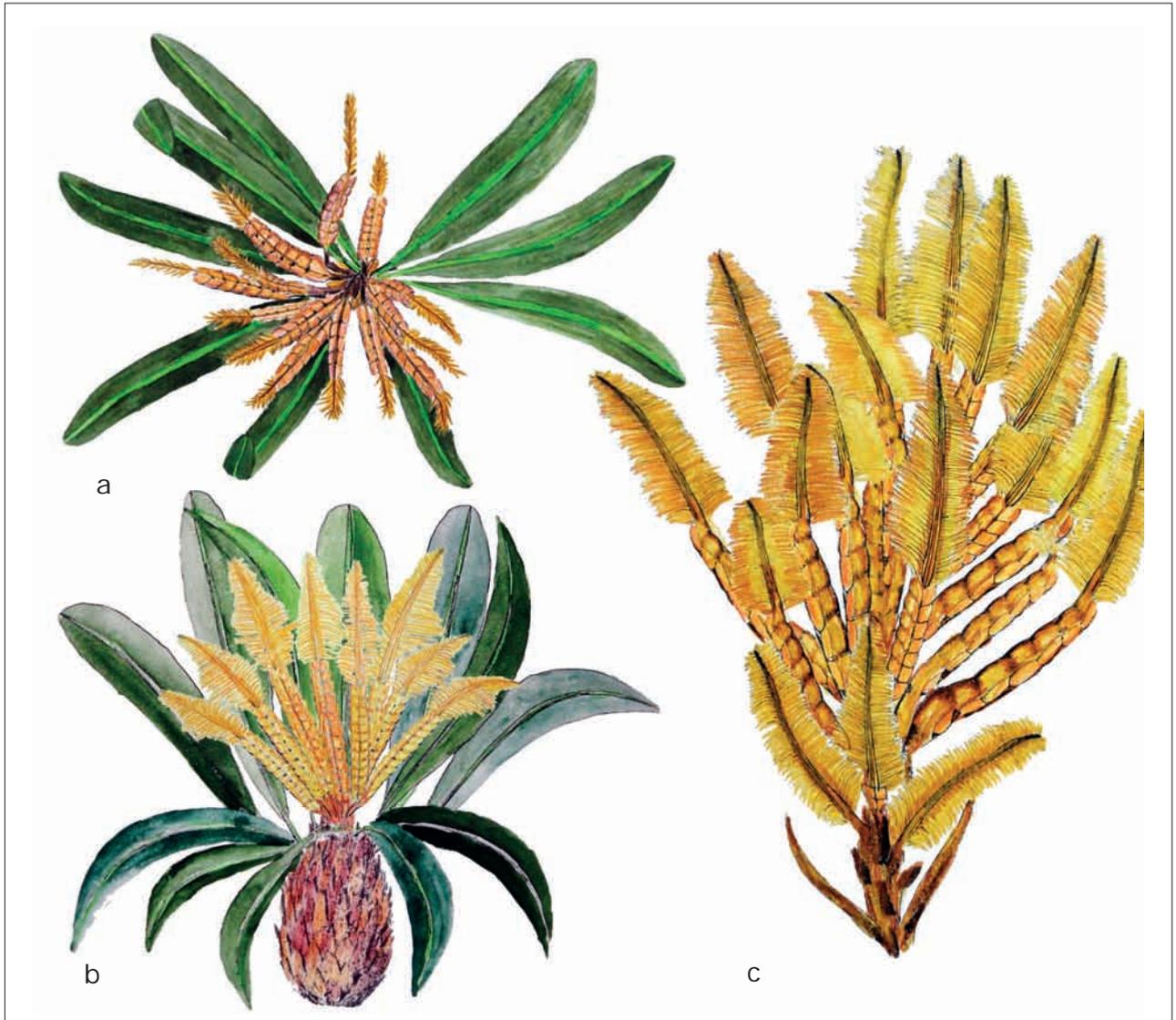


Verschiedene Megasporophylle heutiger *Cycas*-Arten: a + b) *Cycas circinnalis*: Verschiedene Ausbildungen, c + e) *Cycas rumphii*; verschiedene Ausbildungen, d) *Cycas siamensis*, f) *Cycas revoluta*, (nach Julius Schuster, 1932)



Entwicklungen des Cycas-Fruchtblattes

1) *Phasmatocycas* (*Archaeocycas whitei*) aus dem Unterperm Nordamerikas. Die von einem Hüllblatt umgebenden Samen gruppierten sie in zwei Reihen eng aneinander (Aus MAMAY, 1973) 2 + 3), *Dioonitocarpidium cycadea*: Unteransicht mit sichtbaren zweireihig angeordneten Samen welche teilweise vom Hüllblatt umschlossen werden, (KÜH 2108, PIZF 6), 4) Oberseite des Hüllblattes mit durchbrochener Öffnung zu den Samen an der linken Seite (PIZ 18), 5 + 6) Aufbau des sterilen Endfiederchens mit Rhachis und darin mündenden Seitennerven (PIZ 181, PIZ 141), Alle: Untere Trias, Piz da Peres - Dolomiten. 7 + 8) *Cycadospadix* sp. Fruchtblatt obertriassischer-jurassischer Cycadeenarten. Bayreuth, Sammlung Hauptmann



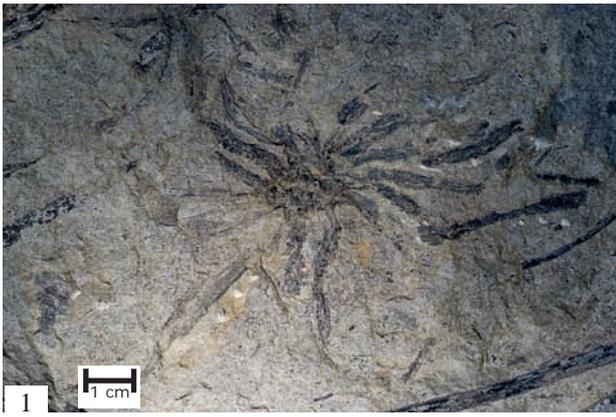
Feststellung: Kleinblattträger als ursprünglichste Cycadeenvorläufer

a) *Ladinia simplex*. Juvenile Pflanze mit aufblühenden Samenanlagen (KÜH 2218), b) *Ladinia simplex* mit reifen Megasporophyllen (PIZ 17, KÜH 2106). c) Im Gegensatz zu *Bjuvia* waren die *Dioonitocarpidium*-Schöpfe von *Ladinia* kleiner und enthielten weniger Samen, KÜH 2108. Alle: Untere Trias, Piz da Peres - Dolomiten.

derchenartigen Pflanzenteile mit mehr oder weniger anhaftenden Samen von ähnlichen aber sterilen Elementen abzugrenzen (*Dioonites pennaeformis*, eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle, S. 91 ff.), was im nachhinein als nicht ganz gerechtfertigt erscheint. In einer Rekonstruktionszeichnung (S.105) verband er sterile Blatteile der Art *Danaeopsis angustifolia* (SCHENK) mit *Dioonitocarpidium*-Wedeln. Wenn auch *Danaeopsis* heute allgemein als Farngattung angesehen wird, stellt LILIENSTERN's Skizze trotzdem richtigerweise Blätter mit nicht dichotomisierenden Nervaturen des Typs *Taeniopteris* dar. So

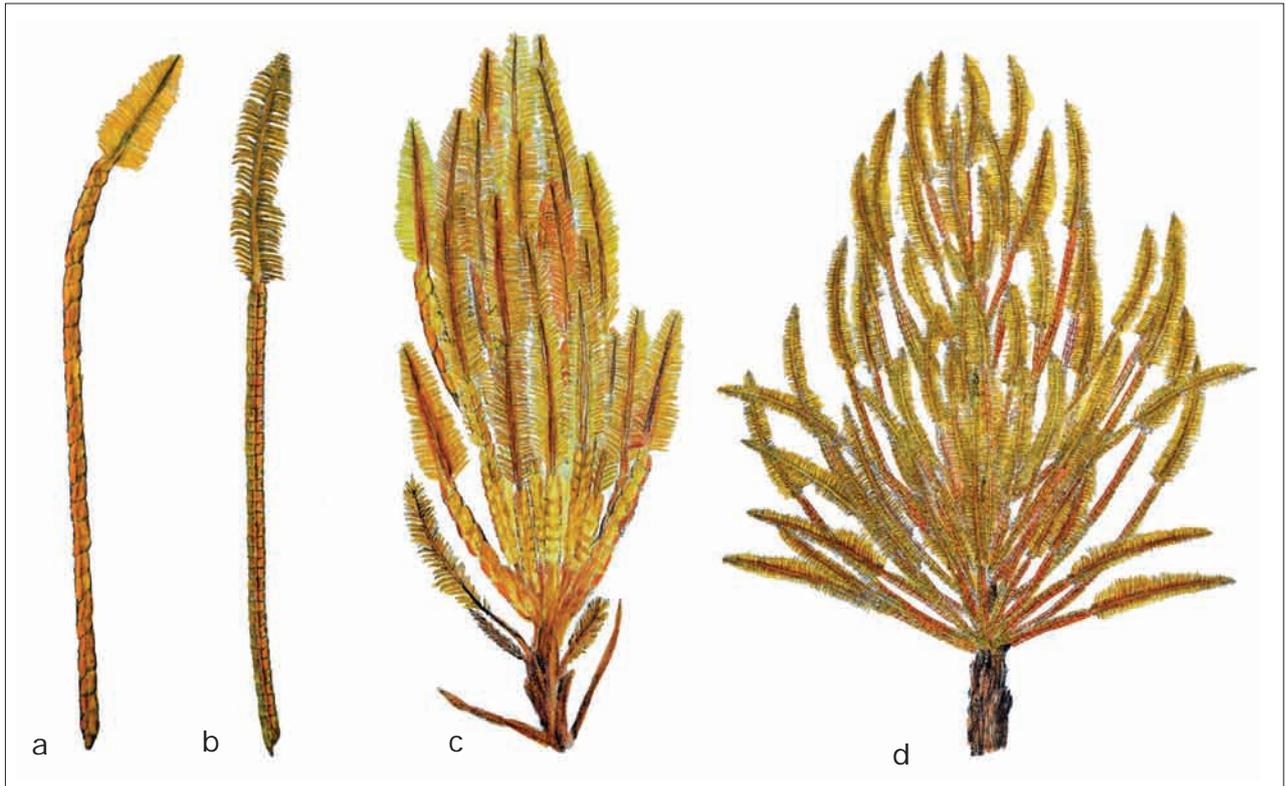
kann der angedachte Aufbau der Pflanze im Großen und Ganzen als richtig erachtet werden, wenn auch die Anzahl der Samen und Länge des samentragenden Fruchtblattes verbesserungswürdig wäre. Da ihm nur unvollständige Exemplare mit zwei anhaftenden Samen vorlagen wurde diese Anzahl als arttypisch angenommen. Spätere Funde widerlegten allerdings diese Annahme.

Im Laufe der Zeit wurden weltweit vom Unterperm an (*Dioonitocarpidium* sp., DIMICHELE, 2001), vor allem aber aus triasischen Schichten verschiedene *Dioonitocarpidium*-Arten beschrieben. So *D. cycadea* und



Wachstumsphasen eines früh-triasischen mikrotaeniopteriden-Cycas-Megasporophylls

1 + 2. Megasporophyll-Schopf eines aufblühenden Megasporophylls mit anhaftenden Blättern von *Ladinia simplex* (KÜH 2218). Die Samen sind dicht unter dem Hüllblatt verborgen, die sterilen Endfiederchen rudimentär entwickelt. 3 + 4. *Dioonitocarpidium cycadea*. Vollkommen entwickelte Megasporophyll-Schöpfe mit sterilen Endfiederchen und sich langsam öffnenden Fruchtblättern (KÜH 753 + KÜH 2107). 5 + 6. In Auflösung befindlicher Megasporophyll-Schopf mit anhaftenden mikrotaeniopteriden *Ladinia simplex*-Blättern PIZ 17 + KÜH 2106). Die Samen stehen frei oder sind schon teilweise herausgelöst.



Feststellung: Große Samenanzahl beim makrotaeniopteriden Cycas-Megasporophyll

a) *Dioonitocarpidium loretzi*-Megasporophyll, Seitenansicht, b) Ansicht untere Seite (KÜH 758), c) junger aufblühender Zapfen (KÜH 534). Man sieht noch deutlich die sterilen Endfiederchen, d) Ausgewachsener Zapfen einer *Bjuvia* (KÜH 758). Die Samenanzahl konnte groß sein. Rekonstruktionen der gegenüberliegenden Seite.

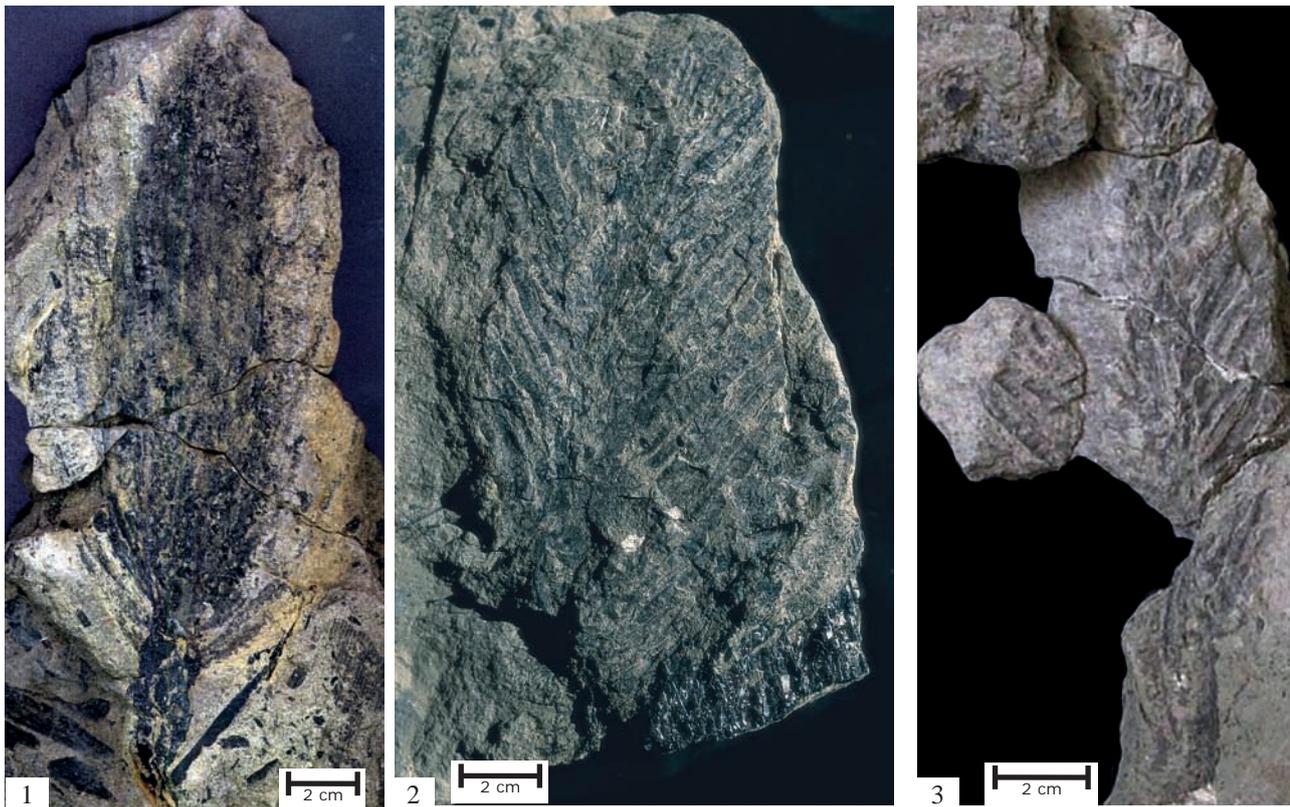
D. loretzi aus der Untertrias der Südstalpen (WACHTLER, 2010), *D. moroderi* (LEONARDI) KUSTATSCHER ET. AL., 2004) aus den Dolomiten, *Schozachia donae* (ROZYNEK, 2008) aus Württemberg, welche wohl genauso als *Dioonitocarpidium*-Element anzusehen ist, beide aus dem Ladin, sowie *D. keuperianum* (KRASSER) KRÄUSEL, 1949) oder *D. liliensterni* (KRÄUSEL, 1949) aus der karnischen Fundstelle Lunz in Österreich.

Allerdings gelangen über lange Zeit keine überzeugenden Compoundfunde, sodass Zusammenhänge zwischen rezenten Cycas-Gattungen über den Jura und die Trias hin zu den ältesten karbon-permischen Vorfahren (*Phasmatocycas*) rein spekulativ blieben.

Erst mit der Entdeckung einer reichhaltigen Cycadeen-Flora aus dem Anis der Südstalpen (WACHTLER, 2010) mit einer Vielzahl an kompletten weiblichen Blütenständen konnten Aufbau und Entwicklung früherer Cycadeen unter einem anderen Gesichtspunkt betrachtet werden. Geborgen wurden dabei - neben anderen an heutige Zamiaaceen erinnernden weiblichen Zapfengebilden - kom-

plette Fruchtstände, sowohl juveniler, adulter als auch im Zerfallstadium befindlicher Ausprägung, welche zumindest zwei bis drei verschiedenen Cycadeenarten dioonitocarpidischer Ausprägung angehört haben müssen. Gesichert ist die Zugehörigkeit durch Zusammenhangsfunde mit einer kleinblättrigen zungenartigen taeniopteroiden Art (*Ladinia*) sowie zu den großen, an zerschlissene Bananenblätter erinnernden *Bjuvia*-Arten. Ob eine dritte *Dioonitocarpidium*-Art mittlerer Wuchsform einer der dort vorkommenden segmentierten *Nilssonia*-Blättern zugehörig ist, konnte bislang nicht eindeutig festgestellt werden. Auf jeden Fall weisen all diese *Dioonitocarpidium*-Arten (*D. cycadea* und *D. loretzi*, WACHTLER 2010) einen ähnlichen Habitus auf.

Die kleinere, *Dioonitocarpidium cycadea* - im Zusammenhang mit der mikrotaeniopteriden Beblätterung *Ladinia simplex* gefunden – hält von 8 bis 15 Megasporophylle, welche zwischen 5 und 10 cm lang werden konnten und zwischen 3 und 10 Samen an jeder Seite in zwei Reihen trugen. Der größere



Entwicklungen des makrotaeniopteriden Cycas-Megasporophylls

Dioonitocarpidium-Megasporophylle einer makrotaeniopteriden Art (*Bjuvia olangensis*) gehörig. 1. Aufblühender Megasporophyll-Schopf, KÜH 534. Die Endfiederchen sind noch rudimentär, die Sporophylle wachsen spiralförmig um ein Achse. 2 + 3 Voll entwickelter Megasporophyll-Schopf, mit bis zu 40 Samen in zwei Reihen (KÜH 758).

Fruchtstand, *Dioonitocarpidium loretzi* – zu *Bjuvia olangensis* gehörig – konnte Schopfgrößen von 30 cm erreichen, mit bis zu 60 Megasporophyllen, welche in zwei Reihen jeweils bis zu 40 Samen ausbildeten.

Die sterilen apikalen Wedel setzten sich aus einer Vielzahl von wechselständig angeordneten ganzrandigen Fiederchen zusammen, deren Größe an der Spitze ausgeprägt abnahm, an der Basis hingegen weniger. Die bis zu 2 cm lang werdenden Einzelfiederchen waren teilweise mit feinen Härchen besetzt, liefen spitz bis dumpf zu, und waren mittels eines an der Basis leicht zurückgebogenen Mittelnervs an den beiden äußeren Venen des vierteiligen zentralen Hauptstranges befestigt.

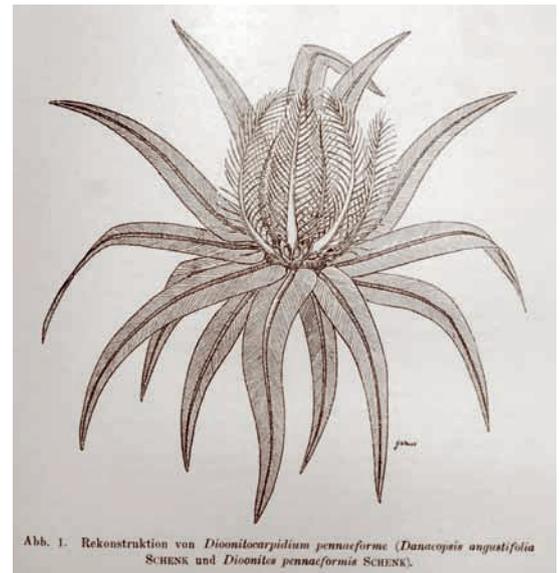
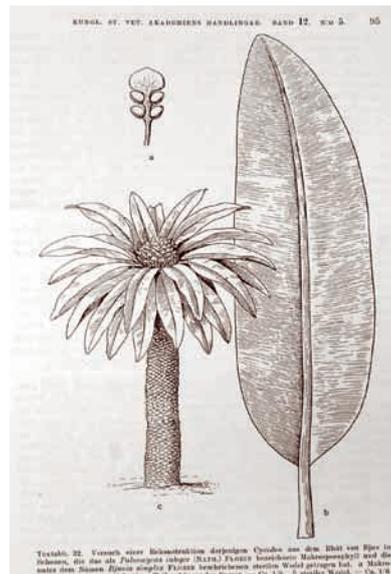
Die Samen bildeten sich auf der Unterseite der Fruchtblätter und blieben im juvenilen Stadium fast vollkommen von diesen umhüllt. Es scheint als handelte es sich bei den Fruchtblättern um dicht aneinandergereihte Einzelwedelchen, also um die fertil gewordene Fortsetzung des apikalen sterilen Teils. Erst während der Reife und der Vergröße-

rung wurde das Fruchtblatt auseinandergedrückt und vollkommen geöffnet um ein Entlassen der Samen zu ermöglichen.

Die Gesamtheit der Funde bewertend kann angenommen werden, dass alle Fruchtblätter ähnlich aufgebaut waren und somit ein steriles Endfiederchen und daran anhängend in zwei Reihen wenige bis viele Samen trugen. Selbst bei den mesozoischen *Dioonitocarpidium*-Arten sind diese arttypischen Fiederchen nur während der Wachstumsphase und bei besonders gutem Erhaltungszustand ersichtlich, während sie im adultem Stadium wahrscheinlich durch Cycasin-Absonderungen oder Zersetzung teilweise bis zur Unkenntlichkeit verschwanden. So kann durchaus mit Berechtigung festgestellt werden, dass selbst die *Phasmatocycas*-Arten mit einem mehr oder minder ausgeprägten fiederchenartigen Appendix ausgestattet sein musste und die abgebildete Rekonstruktion (AXSMITH ET AL. 2003) in dieser Hinsicht verbesserungsfähig wäre.

Wichtig und noch nicht restlos geklärt ist, ob es sich in ihrer Gesamtheit um einen ver-

Rudolf Florins viel abgebildete Rekonstruktion von *Bjuvia simplex*, dem Fruchtblatt *Palaeocycas integer* (Aus: Studien über die Cycadales des Mesozoikums, 1933). Fraglich ist der hoch gewachsene Stamm und die wenig zerschlissenen Blätter. Rechts: Nicht weniger oft wurde H. Rühle von Liliensterns Rekonstruktion eines *Dioonitocarpidium pennaeforme* Fruchtblattes mit dem Blattorgan *Danaeopsis angustifolia* abgebildet. Die Cycadeenfruchtblätter trugen aber sicher mehr Samen. (Aus: Palaeontologische Zeitschrift, S. 105, 1928).



zwergeten fertilen Wedel handelt oder jeweils viele Einzelblättchen einen Blütenstand formten wie er charakteristisch sich bei permischen Koniferen wie den Walchiaceen herausbildete und sich somit eine Verwandtschaft mit den Koniferen in Betracht gezogen werden kann.

Pseudoptilophyllum: *Dioonitocarpidium*-förmigen Charakter weist zudem noch *Pseudoptilophyllum titzei* aus Lunz auf, wobei die Fruchtblätter sowohl einzeln, als auch im Compound mit anderen gefunden wurden. Sie gleichen in vielen Belangen dem Aufbau von *Dioonitocarpidium*-Schöpfen, die Fiederwedel sind jedoch wesentlich robuster.

Cycadospadix: Der Name wurde 1870 von Wilhelm Philipp SCHIMPER für französische Jurafossilien, welche stark an die Megasporophylle heutiger Cycadeen erinnerten eingeführt (*C. hennocquei* und *C. moraeanus*). Später wurden weitere Unterarten wie *C. pasinianus* (Zigno) für norditalienische Appendixes oder *C. integer* (NATHORST), für rhätische aus Südschweden hinzugegestellt. Andere daran erinnernde Reste wurden im Zusammenhang mit *Phasmatocycas* aus dem Unterperm von Kansas entdeckt und als *Cycadospadix yochelsoni* (MAMAY, 1976) beschrieben. Ähnliche Sporophylle waren schon früher, im Jahr 1849, von A. POMEL publiziert und mit dem Namen *Crossozamia* belegt worden. In vielen Belangen entspricht das massig-fleischige Aussehen von *Cycadospadix* einem Übergangsstadium zwischen *Dioonitocarpidium* und den heutigen *Cycas*-Fruchtblättern.

Eine Reduktion des apikalen Fiederchens, verbunden mit einer Tendenz zu fleischig werdender Ausprägung sowie einer Reduktion der Anzahl der Samen, deren Größervermehrung und Insertion in die Rhachis und einem fast vollständigen Verlust des Umhüllungsfruchtblattes scheinen die Entwicklungstendenz gewesen zu sein, wie sie bei *Cycadospadix* aus dem Unteren Jura klar zum Ausdruck kommt. Allerdings kann die so genannte Randständigkeit bei den heutigen *Cycas*-Arten genauso als Insertion in eine breite Spreite interpretiert werden. Der Aufbau des gesamten Fruchtblatt-Schopfes allerdings wurde in der gesamten - fast dreihundert Millionen Jahre andauernden Entwicklungsgeschichte - kaum modifiziert.

Palaeocycas integer: Eine Vielzahl obertriassisches Materials aus Schweden wurde von Rudolf FLORIN (1933) in seiner Arbeit über mesozoische Cycadales vertieft, eindeutig Cycadeen-Vorläufern zugeordnet und die Megasporophyllblätter mit dem etwas verwirrenden Namen *Palaeocycas integer* mit Blättern von *Bjuvia simplex* zusammengeführt. Gewöhnungsbedürftig ist FLORIN's viel abgebildete Rekonstruktionszeichnung. Die *Bjuvia*-Blätter waren in Wirklichkeit sicher stärker zerschlissenen und liefen wie bei den untermitteltriassischen nicht spitz sondern gekerbt bis konkav zu. Es ist unsicher ob sie baumförmige Stämme, wie heute gewisse *Cycas*-, *Dioon*-, *Microcycas*- oder *Ceratozamia*-Gattungen oder was anhand anderer Funde wahrscheinlicher ist, einen Knollen- oder Rübenstamm trugen. Einen Meilenstein in der

Cycadeenforschung stellte FLORIN's Theorie - durch Kutikelanuntersuchungen verifiziert - dar Bjuviablätter mit solchen fertilen Organen in einen Zusammenhang zu bringen. Dabei stellte er fest, dass *Nilssonia*- als auch *Pseudoctenis*-Wedel sowohl von ihren Spaltöffnungsapparaten als auch der Epidermis nicht als Träger von dioonitocarpidiumartigen Sporophyllständen in Frage kommen können. Zielführend seine Deutung: „Der Schluss ist daher berechtigt, dass die sterilen, als *Bjuvia simplex* beschriebenen Wedel zu einer und derselben Pflanzenart gehören wie das als *Palaeocycas integer* bezeichnete Makrosporophyll.“ (FLORIN, 1933, S. 93). Weitere Funde konnten dies nur bestätigen.

Die Schild-Samenträger

Nicht alle paläozoisch-mesozoischen Cycadeen-Fruchtwedel entwickelten fiederchenförmige Samenanlagen des Typis *Dioonitocarpidium*, genauso, wie es sich heute bei allen Arten mit Ausnahme von *Cycas* um zapfenförmige Megasporophyllträger handelt. Innerhalb des fragmentarischen Hinweises permischer und triassischer zapfenähnlicher Gebilde mit schildförmigen Makrosporophyllen scheinen einige Funde höchst bedeutsam zu sein, da sie als Vorläufer der heutigen Zamiaceae und Stangeriaceae eingeordnet werden können. Aus dem Perm ist hier vor allem das *Primocycas*-Fruchtblatt zu nennen, aus dem Mesozoikum die *Thetydoctrobus*-Zapfenträger.

Oberkarbonische und permische Cycadeen-Schildmegasporophylle

Primocycas: Aus unterpermischen Schichten (Artinskian-Kungurian) Chinas stammt *Primocycas chinensis* (ZU JIA-NAN & DU XIAN-MING, 1981). Die Sporophylle sind im Gegensatz zu *Phasmatoctycas* kurzstieliger, das sterile apikale Fiederchen unterscheidet sich durch seine in die Höhe gerichtete Struktur von den *Dioonitocarpidium*-Trägern, während die einzelnen Megasporophylle an jeder Seite ein bis vier mehr oder wenig entwickelte Samen tragen, wobei ein Hang zur Verkümmern bei einigen und gleichzeitiger Ausformungstendenz eines einzigen großen Samens an der dorsiventralen Unterseite des letzten Fiederwedels festzustellen ist. Fruchthüllblätter für die Samenanlagen wie bei den *Dioonitocarpidium*-Arten typisch

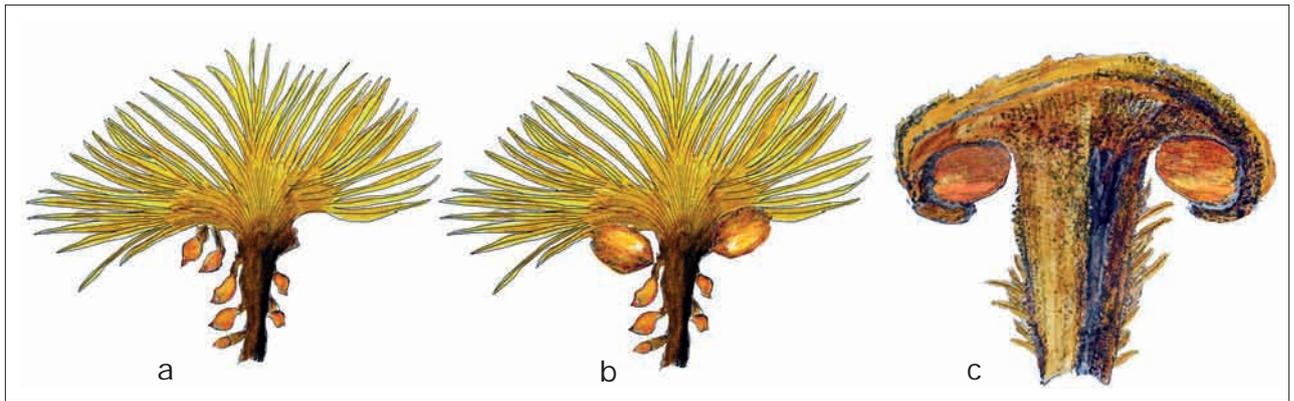
sind keine ersichtlich. In fast gleichaltrigen Schichten wurden *Pseudoctenis samchokense*-Wedel entdeckt (KAWASAKI, 1934, POTT ET. AL. 2009), sodass damit ein Zusammenhang bestehen kann.

Triassische und jurassische Cycadeen-Schildmegasporophylle

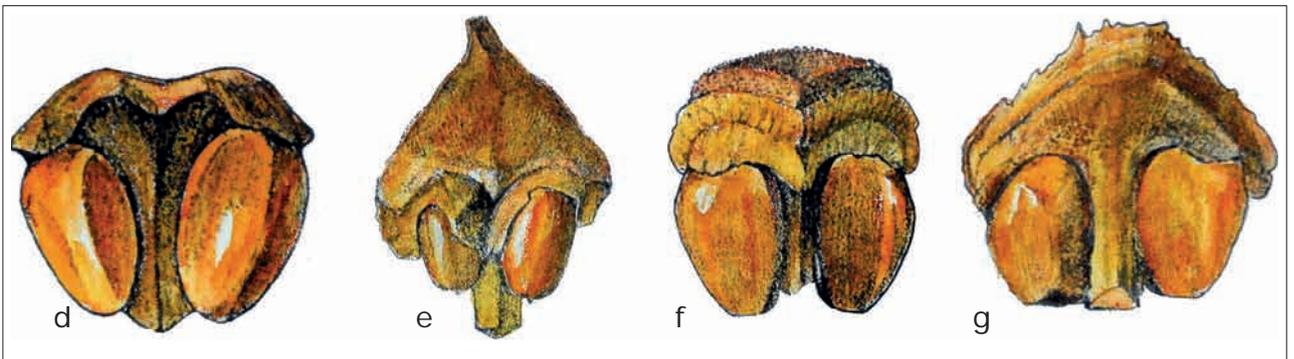
Thetydoctrobus: Als ich die Gattung *Thetydoctrobus* zum ersten Mal beschrieb (WACHTLER, 2010) entging mir, dass relativ ähnliche cycadophyle Zapfen aus dem Anis der Dolomiten von ihrer äußeren Morphologie her sowohl Pollen als auch Samen tragen konnten. Um mich an frühere Nomenklaturen anzupassen, sollen für alle männlichen cycadophytischen Zapfen der schon früher verwendete Organbegriff *Androctrobus* (SCHIMPER, 1870) beibehalten, und nur für isoliert gefundene weibliche Zapfengebilde ungewisser Blattzuordnung der Name *Thetydoctrobus* verwendet werden (WACHTLER, 2013). Zu *Thetydoctrobus* gerechnet werden somit fossile weibliche Cycadeenzapfen oder isoliert gefundene schildförmige Megasporophylle ähnlich der meisten heutigen Cycadeen mit Ausnahme von *Cycas*.

Bei isoliert gefundenen Makrosporophyllen von *Thetydoctrobus* handelt es sich um an Pedicels aufgesetzte schildförmige Appendixes. Jeweils ein Samen sitzt links und rechts im inneren Teil eines schützenden festschließenden Daches. Eine frappierende Ähnlichkeit zu den heutigen *Zamia*-Arten ist damit gegeben.

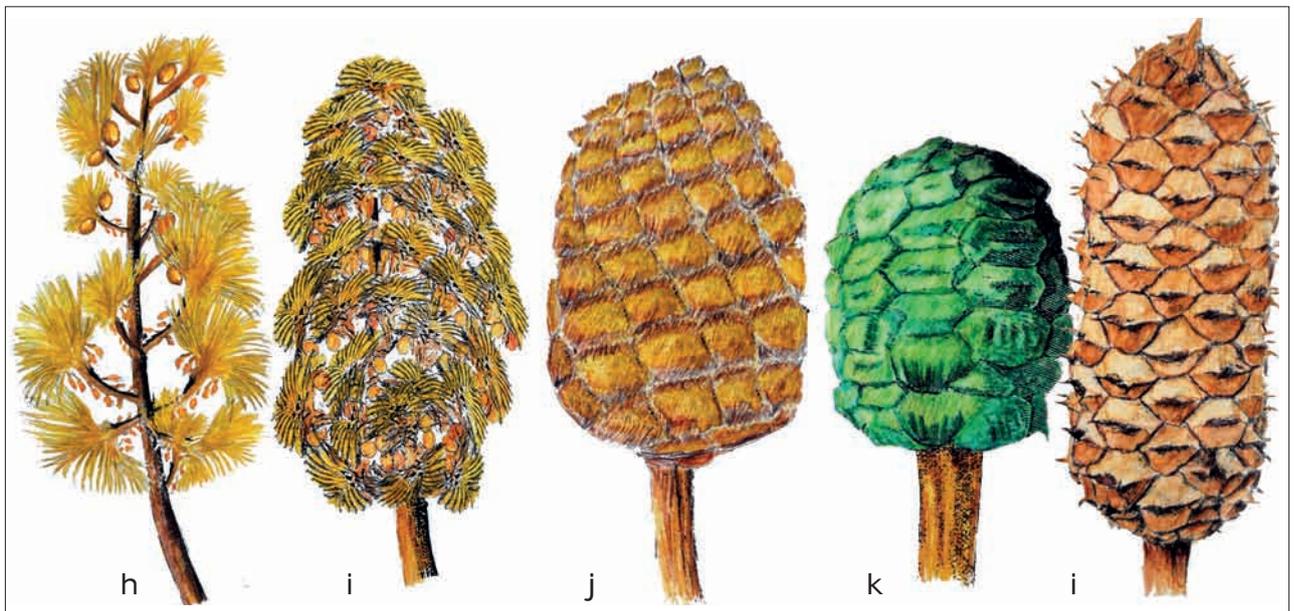
Wie bei den männlichen Pollensporophyllen der gleichen Schichten noch deutlicher ersichtlich entstand das schildförmige Dach durch Umkrümmung nach links oder rechts mehrerer bis vieler klein-reduzierter Mikroblättchen. Die apikalen Samenschuppen von *Thetydoctrobus* zeigen für gewöhnlich keinen oder nur einen geringen härchenartigen Trichombesatz, sie sind im Allgemeinen glatter, größer, während indes die tragende Spreite wuchtiger ausfällt. Somit stellt wie bei den frühen Koniferen des Perms, das Megasporophyll fossiler Cycadeen nichts anderes als einen Fruchtstand bestehend aus vielen sterilen und zwei samentragenden Blattwedelchen dar. Die *Thetydoctrobus*-Zapfen zerfielen genauso wie ihre männlichen Pendants bei der Reife, sodass sehr oft nur samenlose oder einen Samen tragende Makrosporophylle gefunden werden.



a + b) Rekonstruktion der Makrosporophylle von *Primocycas chinensis* Shanxi, China (Unterperm, Artinskian-Kungurian) mit entwickelten und teilweise zurück entwickelten Samenanlagen, c) *Thelydostrobus*-Megasporophyll (Untere Trias, Anis) Ostalpen (ALP 44). Nur mehr fragmentarisch ist die frühere Wedelstruktur erkennbar.

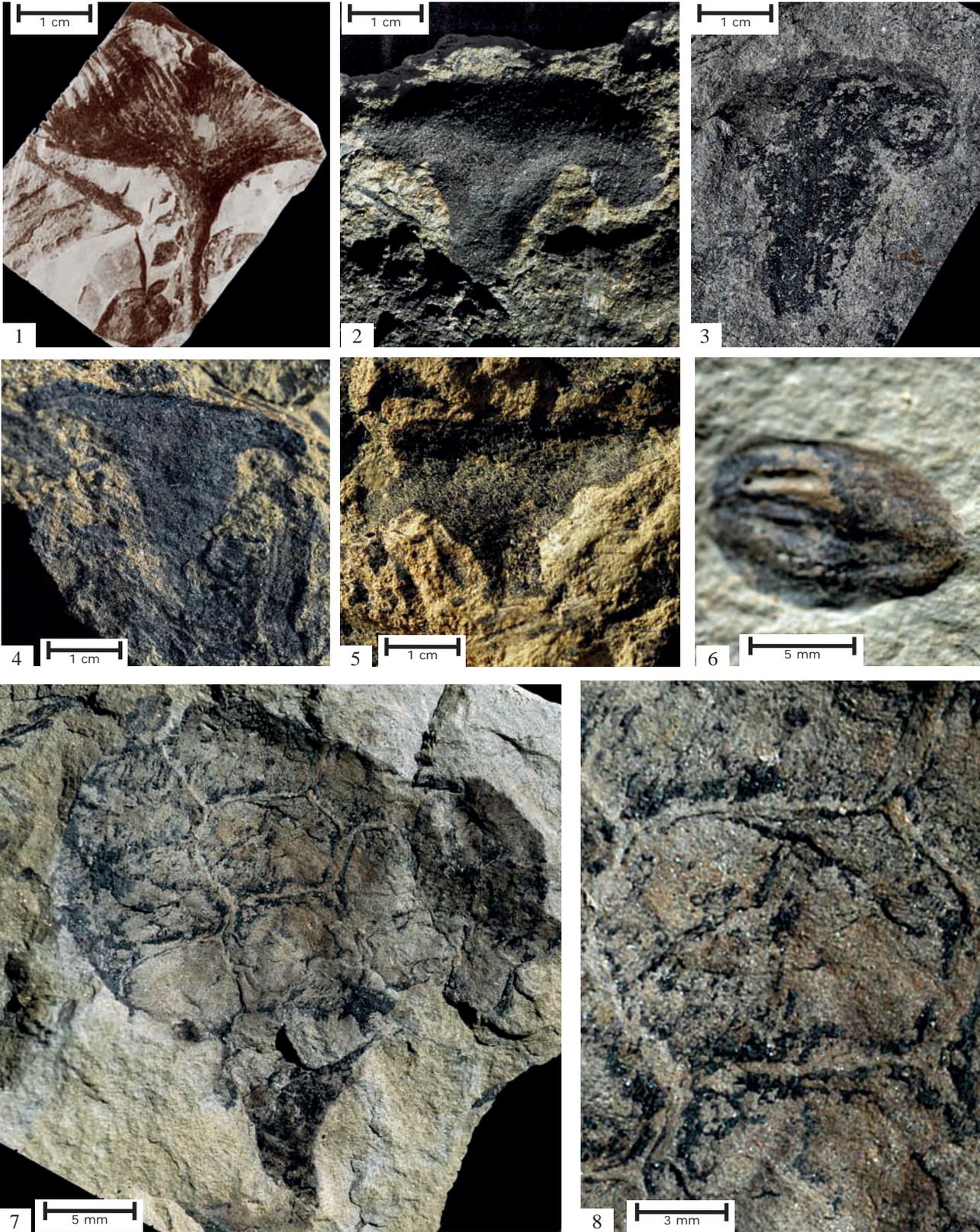


Makrosporophylle rezenter Cycadeen d) *Zamia floridiana*, e) *Lepidozamia peroffskyana*, f) *Encephalartos lehmannii* und g) *Encephalartos villosus*, (nach Schuster, 1932). Die Entwicklung aus einem Wedelcompound war am Übergang Perm-Trias abgeschlossen, die Querlage der Samen in die Senkrechtlage noch nicht.

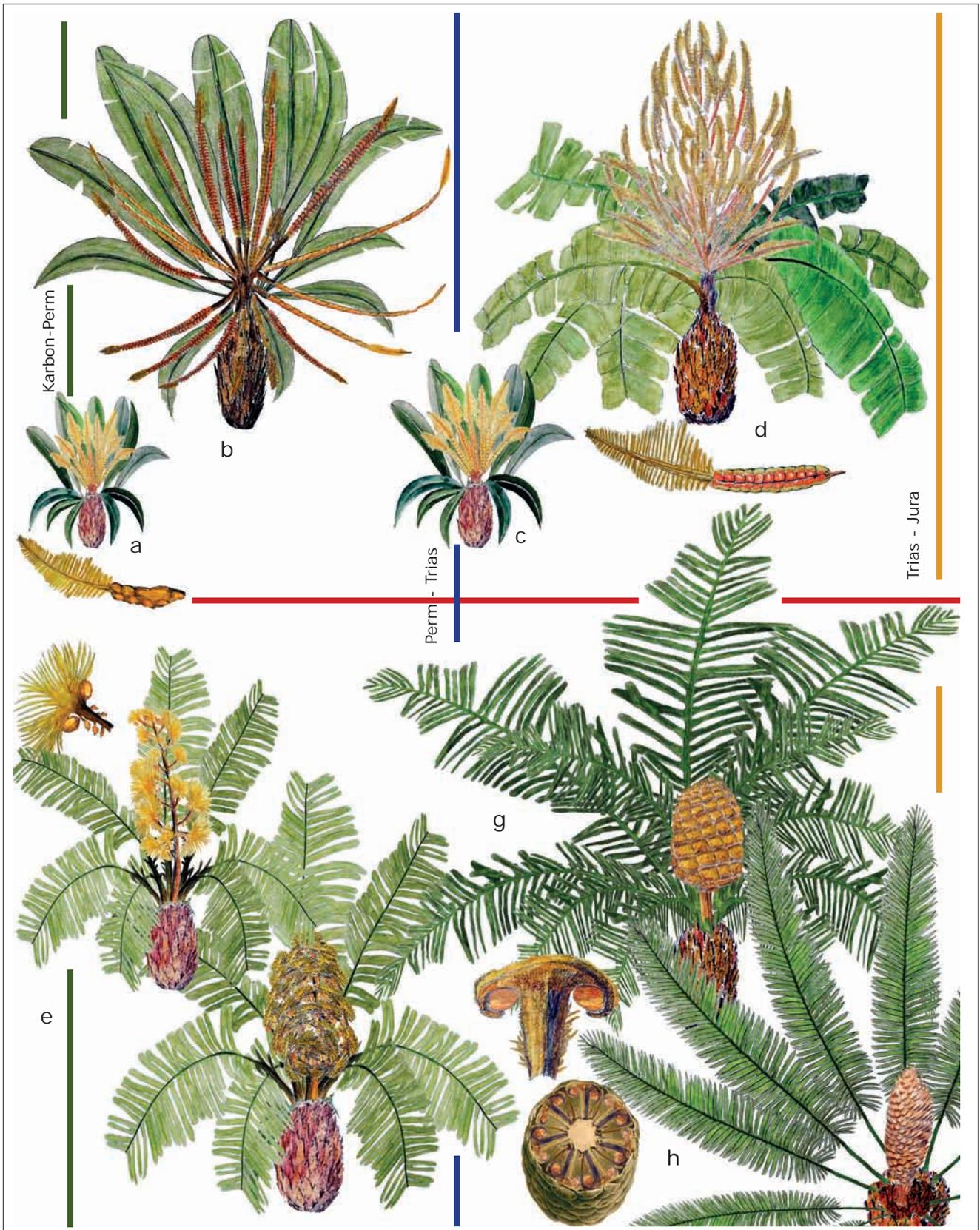


Feststellung: Das Cycas-Makrosporophyll entstand als Wedelcompound

h + j) Wahrscheinliche Entwicklung des weiblichen Zapfens zwischen Karbon-Perm (*Primocycas chinensis*, Unterperm), j) *Thelydostrobus* (Untere Trias, Anis, ALP 44). Fragmentarisch ist noch die frühere Wedelstruktur erkennbar, siehe c, k) *Bowenia spectabilis* rezent, i) *Ceratozamia mexicana* rezent. Entwicklungsstufen in Natur siehe rechte Seite

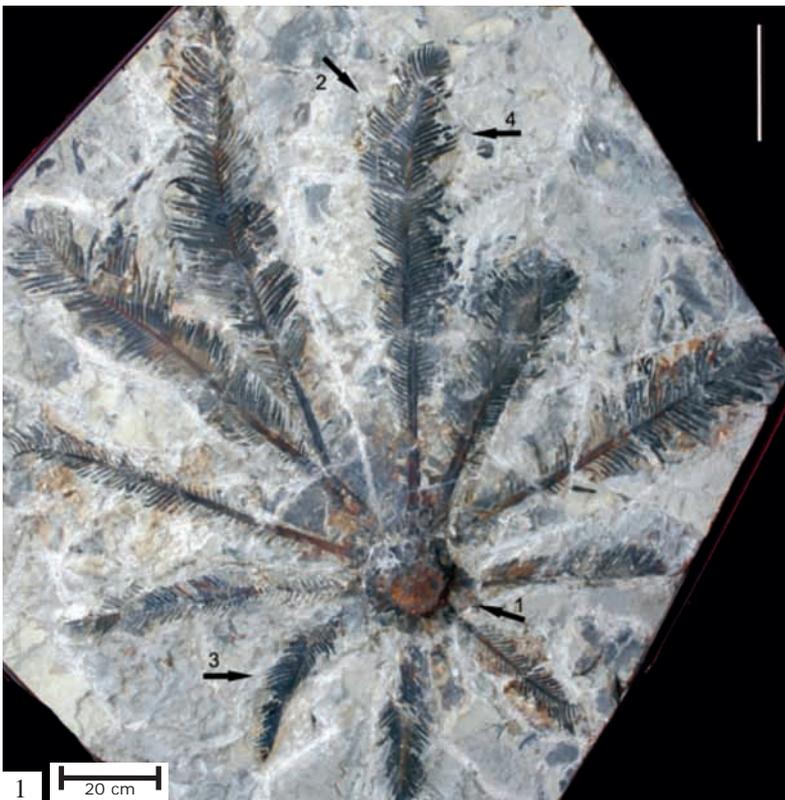


1) Megasporophyll von *Primocycas chinensis* aus dem Unterperm Chinas. Deutlich sieht man unter dem fiederartigen, schildförmigen Gebilde einen großen Samen, während die darunter liegenden nur mehr rudimentär entwickelt sind (Aus ZU & DU, 1981), 2, 3, 4, 5) *Thydoastrobus*-Makrosporophylle mit teilweise anhaftenden Samen, Anis, Ostalpen, 6) loser Cycadeensamen, 7 + 8) *Thydoastrobus*, weiblicher Fruchtzapfen und Detail des äußeren Fruchtschuppenaufbaues, Alle: Anis, Piz da Peres-Dolomiten.



Feststellung: Frühe Trennung zwischen *Cycas* und *Zamia*

a + e) Entwicklung der Cycadeen: Früheste Vorläufer im Karbon. Die Trennung zwischen klein- und großblättrigen Taeniopteriden muss schon im Perm abgeschlossen gewesen sein, genauso wie die Trennung zwischen Cycadaceae und Zamiaceae b) *Phasmatocycas bridwellii* (Oberkarbon - Pennsylvanian). Aufgrund der relativ großen Megasporophylle dürfte es sich um einen Vorläufer der Bjuviales gehandelt haben. c) *Ladinia simplex*, d) *Bjuvia olangensis* mit reifem *Dioonitocarpidium*-Megasporophyll, beide Untere Trias, Dolomiten, e + f) *Primocycas chinensis* mit *Pseudoctenis*-Wedel. g) *Pseudoctenis braiesensis*, Untere Trias, Dolomiten mit weiblichem Thetydostrobuzapfen, h) *Leptocycas yangcaogouensis* mit weiblichem Zapfen, Obere Trias, Liaoning, China



Leptocycas yangcaogouensis mit *Pseudoctenis*-Wedeln und Stammteil. Die Größe der erhaltenen Wedel reicht bis einen Meter. Rechts: Weiblicher Zapfen vom Zamiaceae-Typ. Aus ZANG ET. AL., 2010



Microzamia gibba, weiblicher Cycadeenzapfen aus dem Cenoman der böhmischen Kreide (Sammlung Nationalmuseum Prag) und Rekonstruktion (nach Kvacek, J. 1997).

Da zudem in diesen Schichten mehrhäusige Samenanlagen bestehend aus schildförmigen Pollensporophyllen und schildähnlich reduzierten weiblichen Samenanlagen vorkamen war es zudem noch unumgänglich eine weitere Organgattung namens *Pizperesia* (WACHTLER, 2010), aufzustellen, deren Zuordnung zu den Cycadeen nicht gegeben ist. Eine eindeutige Klassifizierung paläozoischer und mesozoischer cycadophyler Zapfen kann nur mit äußerster Vorsicht vorgenommen werden, wobei Zusammenhangsfunde sicherlich eindeutiger Hinweise ergeben.

Beania: Die Gattung *Beania* wurde von Wilhelm CARRUTHERS im Jahr 1869 für locker gestellte Makrosporophylle mit schildförmiger Abschluss und zwei Samen an der adaxialen Seite, gefunden in mitteljurassischen Sedimenten von Gristhorpe in der Grafschaft Yorkshire, aufgestellt. Die Pedicelli erreichten eine Länge von 12 mm, waren rechtwinklig abstehend oder leicht herab gebogen. Die Samen waren kugelig bei etwa 6 mm Länge. Im Laufe der Zeit wurden einige Unterarten, davon am bekanntesten *Beania gracilis*, aber auch *B. carruthersi* (Oberer Jura von Nord-schottland), *B. mamayi* (aus Argentinien), *B. afghanensis* (Afghanistan) definiert.

Somit könnte es sich bei *Beania* um teilweise zerfallene Cycadeenzapfen, ähnlich den

frühtriassischen *Thetydostrobus*-Gebilden, wenn auch mit etwas ungewöhnlicher Art und Weise des Samenarrangements handeln. *Beania*-Fruktifikationen und Wedel des Typs *Nilssonia* wurden verschiedentlich in den gleichen Schichten angetroffen. Das würde wiederum bestätigen, dass diese Formgattung von Zapfen mit den Segmentwedelträgern und nur mit diesen in Zusammenhang zu bringen sind.

Leptocycas: Aus der obertriasischen Yangcaogou-Formation (Karn) der chinesischen Provinz Liaoning stammen exzellente Zusammenhangsfunde von *Pseudoctenis*-Wedeln mit weiblichen Zapfen, der heutigen Gattung *Dioon* frappierend ähnlich (ZHANG ET. AL., 2010). *Leptocycas yangcaogouensis* trug bis zu einen Meter lang werdende Segmentwedel, der Stamm war mit kurzblättrigen Kataphyllen besetzt, beim anhaftenden Zapfen ist zwar der Innenaufbau nicht ersichtlich, doch die von den Autoren in Zusammenhang gebrachte Ähnlichkeit mit der Gattung *Dioon* ist durchaus plausibel.

Mikrozamia: Weibliche Zapfen des Zamia-ceae-Typs stammen aus dem tschechischen Böhmen. Aus Kreideschichten des Cenoman wurde *Microzamia gibba* (KVACEK, 1997) beschrieben. Es wurde eine Verbindung mit *Pseudoctenis*-artigen Blättern der Art *Jirusia Jirusii* vorgeschlagen.



Beania afghanensis, Coll. Schweitzer, Swedish Museum of Natural History. Rechts: Rekonstruktion von *Beania*. Es dürfte sich um zerfallene weibliche Cycadeenzapfen handeln.

Zusammenfassung

Aus der Entwicklung der weiblichen Samenanlagen, gleich wie den Blattstrukturen wird ersichtlich, dass es schon an der Schwelle von Karbon/Perm zur bestehenden Zweiteilung aller heutigen Cycadeen gekommen sein muss. Die Schildzapfenträger entstanden somit aus einer fortschreitenden Verwachsung fertiler und steriler Wedelchen, welche bei *Primocycas* noch klar ersichtlich ist, bei *Tethyostrobus* in der Unteren Trias nur mehr ansatzweise, und heute nicht mehr erkennbar ist. Die Verwachsung ging einher mit einer Verkümmern und Verminderung der Samen von wenigen auf einen pro Seite.

Durch Zusammenhangsfunde kann als relativ gesichert gelten, dass *Bjuvia* und *Ladinia* zu den Dioonitacarpidium-Trägern gehören, also in Richtung heutige *Cycas* weisen, während die Zapfenträger der Organgattung *Thetydostrobus* zu *Pseudoctenis* und *Nilssonia* zu zählen sind und somit als Vorläufer aller anderen heutigen Cycadeengattungen gelten können.

Männliche Samenanlagen fossiler Cycadeen und deren Entwicklung

Die männlichen Zapfen aller Cycadeen zeigen im Gegensatz zu den weiblichen - in denen es eine offensichtliche Zweiteilung zwischen *Cycas*- und *Zamia*-Artigen gibt - einen ähnlichen Aufbau. Allerdings erweist sich die Fossilüberlieferung noch fragmentarischer als bei den weiblichen. Isoliert gefundene fossile männliche Cycadeenzapfen wurden zumeist als *Androstrobus* (SCHIMPER, 1870) klassifiziert.

Untersuchungen der männlichen Cycadeen-Sporangiophoren rezenter Zamiaceen ergaben schon bisher Folgerungen in Richtung reduzierter Einzelfiederchen mit Synangien auf ihren Unterseiten (MUNDRY & STÜTZEL, 2003). Eindeutig lässt sich diese Hypothese



Androstrobus sp. (TRE 47) Unterperm, Tregiovo

anhand frühtriassischer Sporophylle feststellen. Sowohl bei den männlichen, wie den weiblichen Cycadeenzapfen handelt es sich um nichts Anderes als um einen Verbund verballter Pollenblütenstände.

Oberkarbonische und permische Cycadeen-Pollenorgane

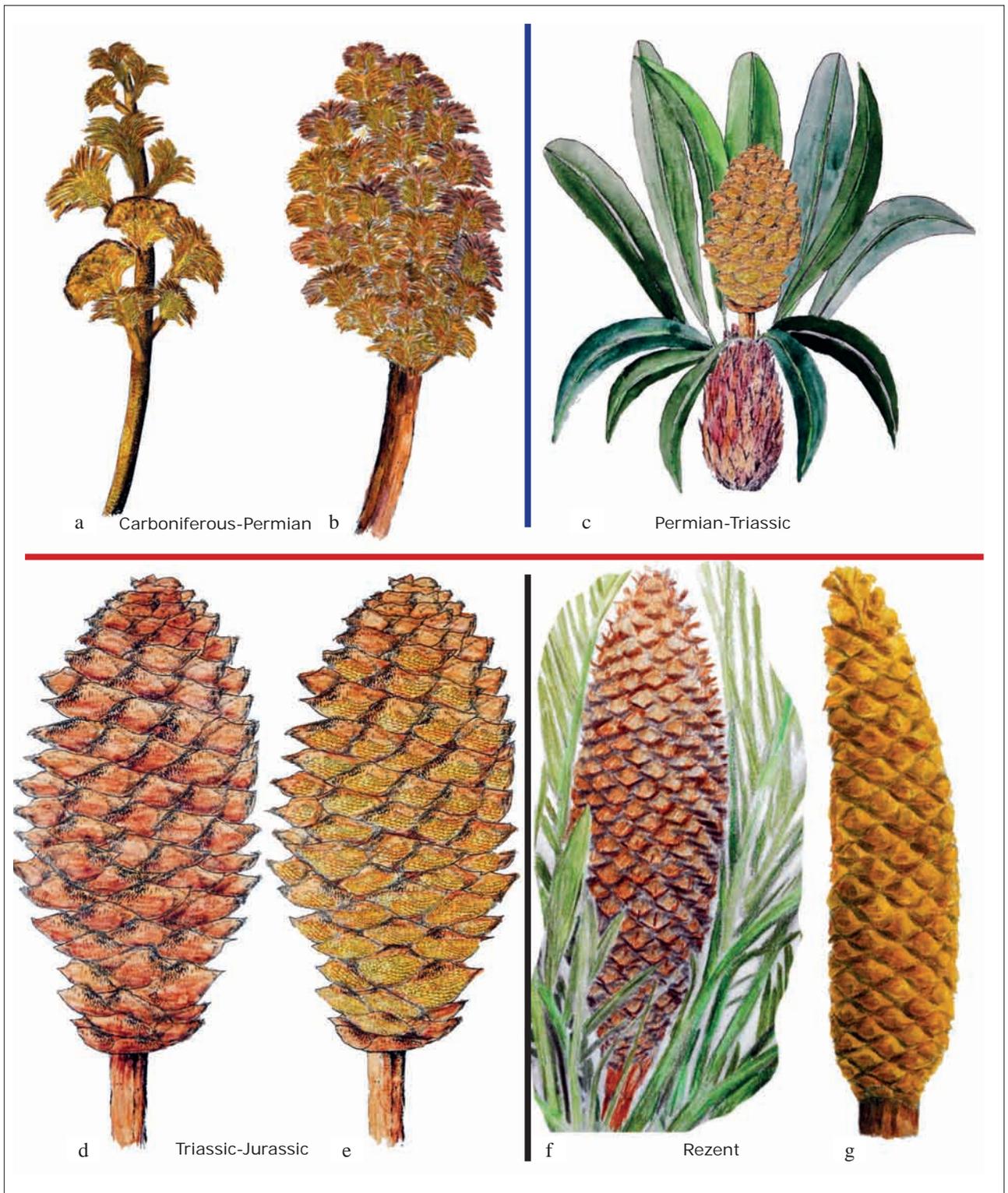
Dürftig sind die Fundsituationen von paläozoischen Pollenorganen. Aus dem Unterperm der chinesischen Shihezi-Formation stammt *Cycadostrobus palaeozoicus* (ZHU ET. AL., 1994). Das Aussehen der Mikrosporophylle ist nicht unbedingt cycadeal.

Ein schlecht erhaltener cycadophytischer Fruktifikation aus dem Unterperm von Tregiovo (Artinskian-Kungurian) in den Dolomiten könnte entweder einen männlichen *Androstrobus*- oder weiblichen *Thydstrobus*-Zapfen, der dort gefundenen Arten *Nilssonia perneri* oder *Bjuvia tridentina* darstellen. Andere Pollenorgane gefunden im Compound mit *Taeniopteris valentinii*-Bättern deuten dagegen in eine nicht cycadeale Richtung hin.

Triassische und jurassische Cycadeen-Pollenorgane

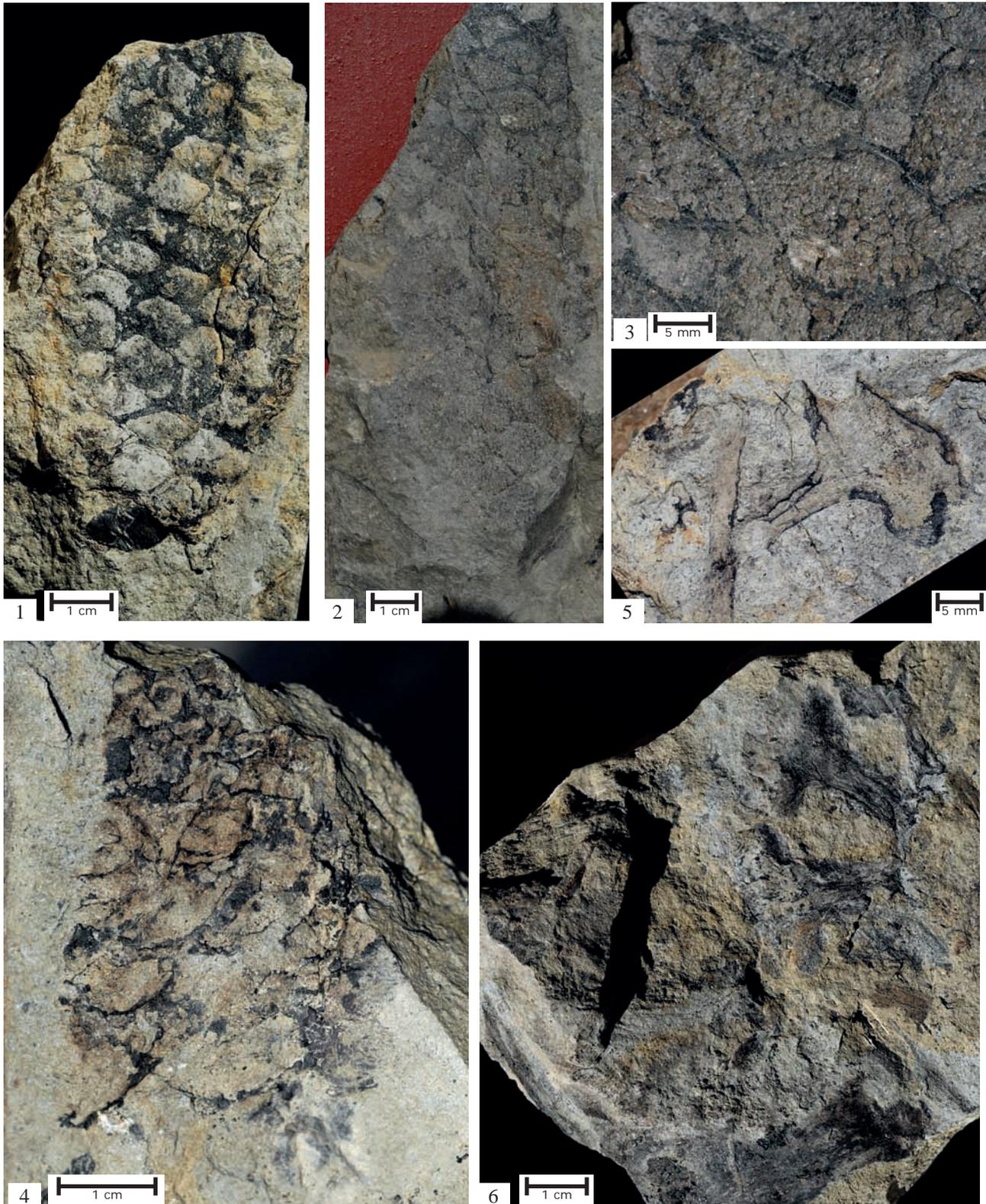
Reichhaltiger, wenn auch immer noch unbefriedigend ist die Situation in der Trias. Verschiedene männliche Cycadeenzapfen wurden im Laufe der Zeit beschrieben, von denen vor allem die Morphogattung *Androstrobus* äußere Ähnlichkeiten sowie pollenspezifische Verwandtschaften mit den heutigen Cycadeen aufweist.

***Androstrobus*:** Der Organname *Androstrobus* (*balduini*) wurde 1870 durch Wilhelm Philipp SCHIMPER für mitteljurassische, (Bathonian 168,3 -166,1 Mio.J.) zylindrische Zapfen begründet und schon damals richtigerweise aufgrund der schwach rhombischen, oben etwas zugespitzten Sporophylle in die Verwandtschaft der Cycadeen gerückt. Bei *Androstrobus* handelt es sich um zapfenförmige Pollenorgane mit schraubig um eine Achse angeordneten, dicht stehenden Staubblätter, welche an der Unterseite Pollensäcke mit Mikrosporangien tragen. Die Mikrosporophylle sind im apikalen Bereich schuppen- bis schildförmig, während sie im basalen mit einem Pedicel an der zentralen

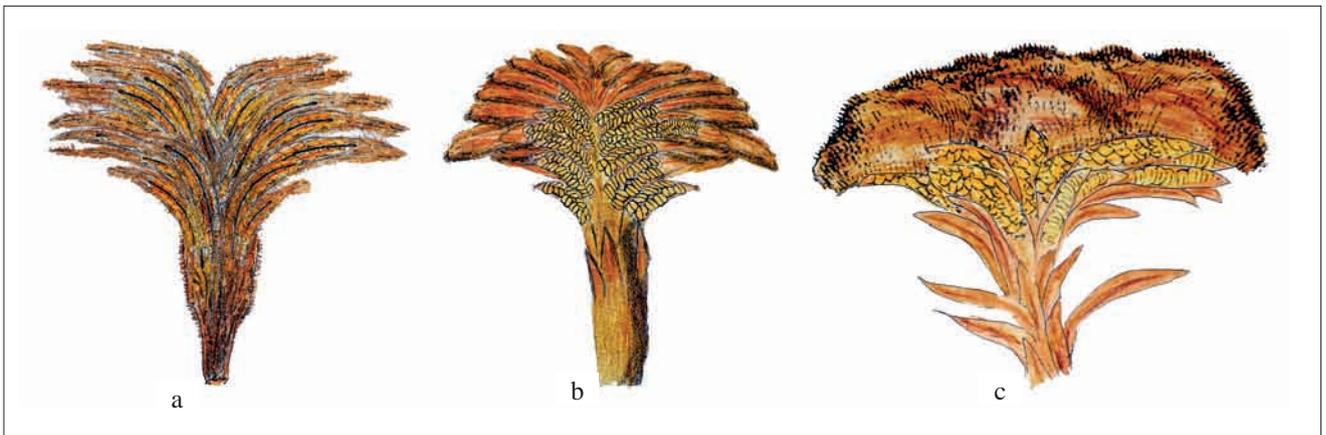


Feststellung: Das Cycas-Mikrosporophyll entstand als Wedelcompound

a, b) Wahrscheinliche Entwicklung des männlichen Cycadeenzapfens aus einem losen Wedelcompound zwischen Karbon-Perm, c) *Ladinia simplex* mit *Androstrobus*-Zapfen, Untere Trias, Piz da Peres (PIZ 53), d, e) Unterschiedliche Reifestadien eines Pollenzapfens von *Androstrobus marebbei* zu *Bjuvia olangensis* gehörig, Anis, Piz da Peres (PIZ 101 geschlossene Mikrosporophylle, KÜH 2222 offen mit deutlich sichtbaren Pollensäcken an der Unterseite, f) Rezente *Cycas revoluta* mit männlichem Zapfen, g) *Encephalartos villosus*, rezent. Augenscheinlich gab es ab dem Unteren Perm keine auffällige Evolutionstendenzen mehr.

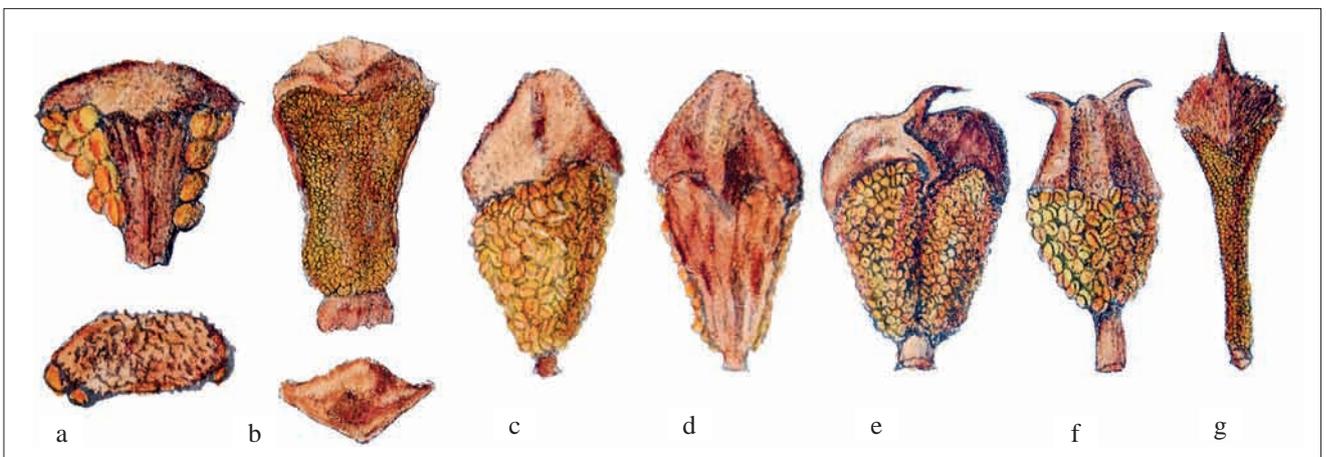


Männliche Cycadeenzapfen aus dem Anis der Dolomiten. Zu welchen der Cycadophyten-Gattungen sie gehörten ist noch unsicher. 2, 3, 5 +6 wahrscheinlich zu *Bjuvia*, 4) zu *Ladinia*; 1. *Androstrobus marebbei*, kompletter Zapfen (PIZ 101) 2 + 3 *Androstrobus marebbei* Zapfen und Details der offenen Pollensäcke KÜH 2222). 4. *Androstrobus* mit offenen Pollensäcken an der unteren Seite und deutlicher ausgeprägter Wedelstruktur von *Ladinia* (PIZ 53); 5. + 6 Zerfallene *Androstrobus*-Zapfen mit Mikrosporophyllen (PIZ 62, PIZ 155).



Feststellung: Das Cycas-Mikrosporophyll entwickelte sich als Wedelcompound

Androstrobus. Verschiedene Einzel-Mikrosporophylle mit deutlicher Wedelstruktur a) PIZ 155, b) PIZ PIZ 617 + PIZ 557, c) PIZ 111. Noch in der frühen Trias ist dieses Merkmal deutlich ersichtlich, heute ist es fast zur Gänze verschwunden



Mikrosporophylle und apikaler Part von a) *Zamia furfurcaea*, b) *Encephalartos villosus*, c, d) Vorder- und Rückseite von *Microcycas calocoma*, Mikrosporophylle von e) *Dioon purpusii*, f) *Ceratozamia mexicana* und g) *Cycas revoluta*. (Aus Schuster, 1932)

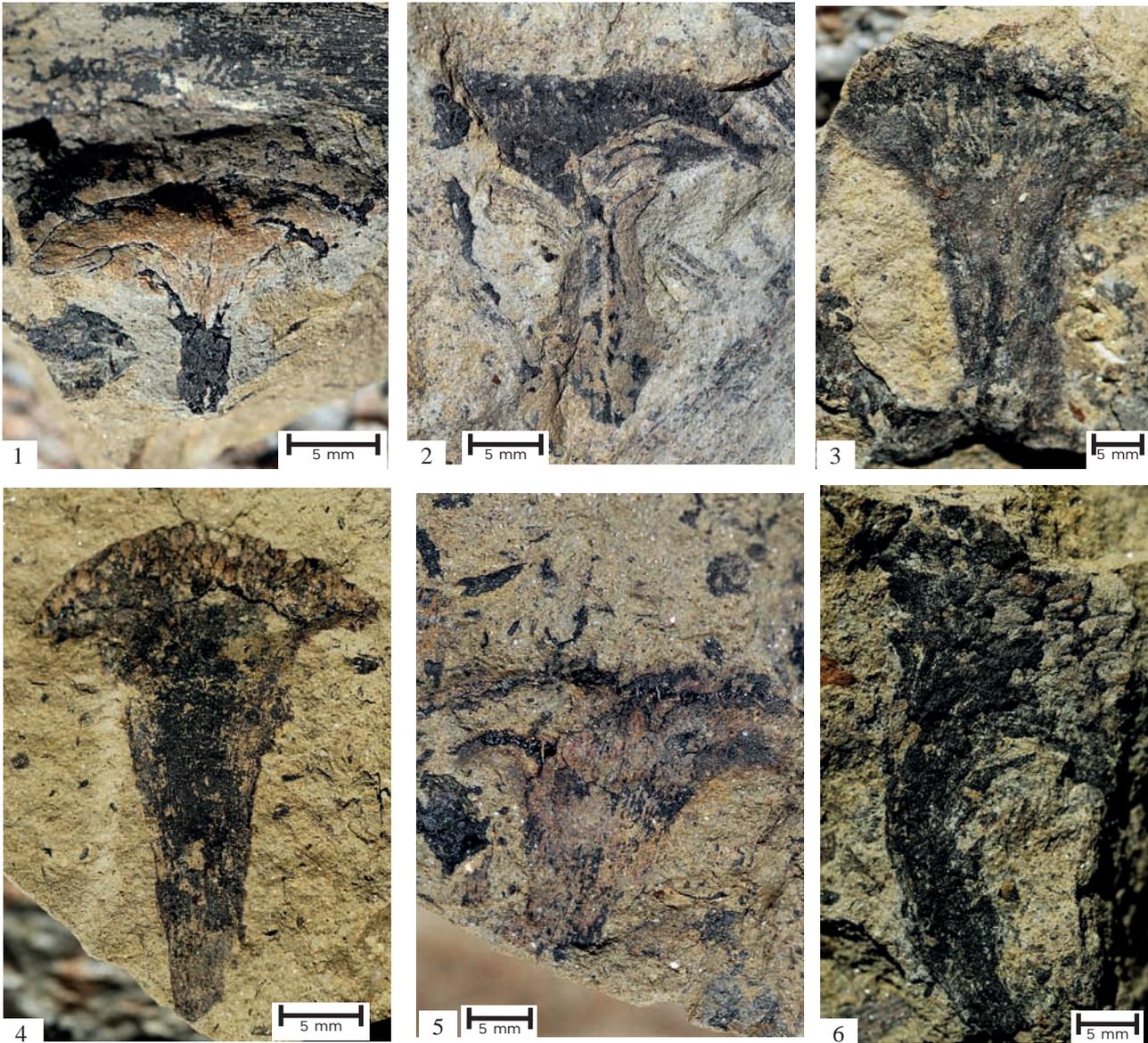
Spreite befestigt sind. Sie können mehr oder weniger dicht gedrängt einen geschlossenen Zapfen bilden, oder - im reiferen Stadium - teilweise geöffnet sich offenbaren, sodass die an der unteren Seite sich befindlichen Pollensäcke sichtbar werden.

In der Folge konnten - wenn auch nur vereinzelt - in verschiedenen triassischen bis jurassischen Schichten gut erhaltene zapfenförmige Pollenorgane gefunden werden, welche durchaus den heutigen männlichen Cycadeenzapfen entsprechen und in verschiedene Arten aufgliedert wurden.

Androstrobus cycadiformis (ROSELT, 1960) aus der Mittleren Trias (Langobardium, Ladin) Deutschlands stellt Teile eines ca. 17 cm langen, bei 4 bis 4,5 cm Breite, fast vollständig erhaltenen schlanken Zapfens dar, der dicht mit spiralg angeordneten

Sporophyllen besetzt ist. Die Stirnseiten der Sporophylle sind rhombisch, 1 bis 1,2 cm groß, an der Unterseiten sind teilweise Pollensäcke ersichtlich der innere Aufbau des Zapfens dagegen ist nicht erkennbar. Da in der Nähe *Dioonitocarpidium*-Fruchtblätter gefunden wurden ist eine Zuordnung zu mikro- oder makrotaeniopteriden Ganzrandwedeln wie *Bjuvia* oder *Ladinia* in Betracht zu ziehen.

Androstrobus prisma (HARRIS, 1941), wurde Cycadeenzapfen der Art *Pseudoctenis lanei* zugeordnet. Auch *Androstrobus manis* aus dem Jura von Yorkshire weist auf einen ähnlichen Aufbau hin (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT & MORGANS, 1999); er ist oval bei 5 cm Länge, mit spiralg um eine Achse angeordneten Mikrosporophyllen mit apikaler rhombischer Schildausprägung.

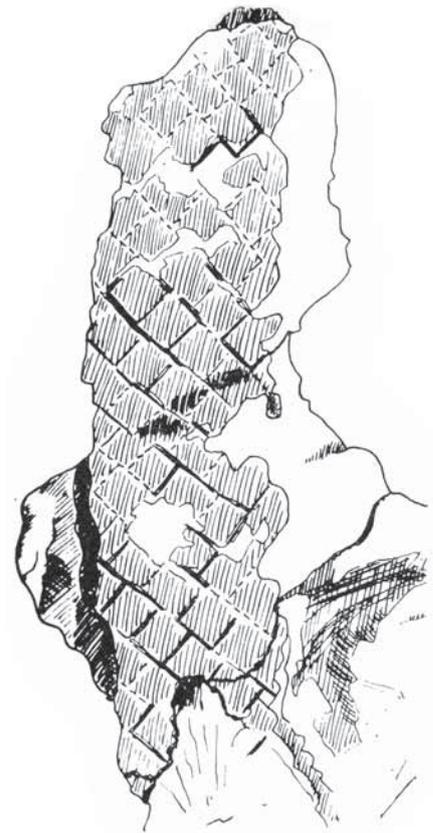


Androstrobus. Einzelne Mikrosporophylle in mehr oder weniger reifen Zustand. Teilweise offenbaren sie noch ihre frühere Natur als Wedelcompound, zusammengesetzt aus mehreren fertilen Einzelblättchen (2 (PIZ 617), 5 (PIZ 614), 6 (PIZ 557)). Andere zeigen deutlich Trichomhaare, Merkmal vieler heutiger Cycadeen (1 (PIZ 111)+ 3 (PIZ 155)), oder die leeren Pollensäcke (4 (PIZ 209)). Untere Trias (Anis), Dolomiten

Besser bekannt, da zahlreicher sind männliche Cycadeen-Zapfen aus dem Anis der Südalpen (WACHTLER, 2010). Hier sind sowohl äußere Strukturen erhalten, darüberhinaus konnten genügend isolierte Mikrosporophylle aufgesammelt werden. Bei *Androstrobus marebbei* handelt es sich um bis zu 15 - 20 cm lang, 4 bis 5 cm breit werdende männliche Cycadeenzapfen. Die relativ großen Pollensäcke liegen an der Unterseite der Sporophylle, die Stirnseiten sind rhomboedrisch, und dicht mit feinsten Härchen überzogen (WACHTLER, 2013).

Auch kleinere ovale Zapfengebilde voraussichtlich einem anderen Cycadeen angehörend wurden geborgen. Sie werden von einem relativ langen, bis zu 5 cm lang werdenden Stil gehalten. Als Blattwedel kommen hauptsächlich *Bjuvia olangensis* für die größeren Zapfen, sowie *Ladinia*, *Nilssonia* oder *Pseudoctenis* für die kleineren in Frage. Während komplette Zapfen in den durch ihre Cycadeen-Vielfalt auffallenden anisischen Schichten der Dolomiten selten sind, finden sich fast zur Gänze nach der Reife zerfallene Zapfen, mit nur mehr einzeln anhängen-

Androstrobus cycadiformis. Männlicher Zapfen aus dem Oberen Ladin. ca. 17 cm Länge, 4 bis 4,5 cm Breite, Bedheim Süd-Thüringen (aus ROSELT, 1960).



genden Mikrosporopyllen oder noch häufiger isolierte Mikrosporophylle (WACHTLER, 2010). Sie ergeben einen guten Einblick über den Aufbau frühtriassischer Cycaden-Pollenorgane. Für gewöhnlich sind sie 2 bis 2,5 cm lang, im apikalen Teil aufgrund eines bauchigen Daches ebenso breit. Der dieses Schild tragende Pedicel macht dabei ungefähr 1 cm Länge aus. Für gewöhnlich sind die Mikrosporophylle an der Stirnseite dicht mit feinsten Trichomhärchen besetzt, wobei einzelne Pollensäcke immer wieder darin ersichtlich sind. Mehr oder weniger ersichtlich ist ihre zusammensetzende Struktur aus vielen kleinen an der Unterseite Sporangien tragenden Blättchen. Die Gestalt dieser Blättchen ist apikal lanzettlich-zugespitzt.

Delemaya: Permineralisierte Pollenzapfen stammen aus früh-mitteltriassischen Schichten der Fremouv-Formation in der Antarktis. Sie wurden als *Delemaya spinulosa* (KLAVINS ET. AL., 2003) klassifiziert und zusammen mit *Antarcticycas schopfii*-Stämmen gefunden. Es handelt sich um 3 cm

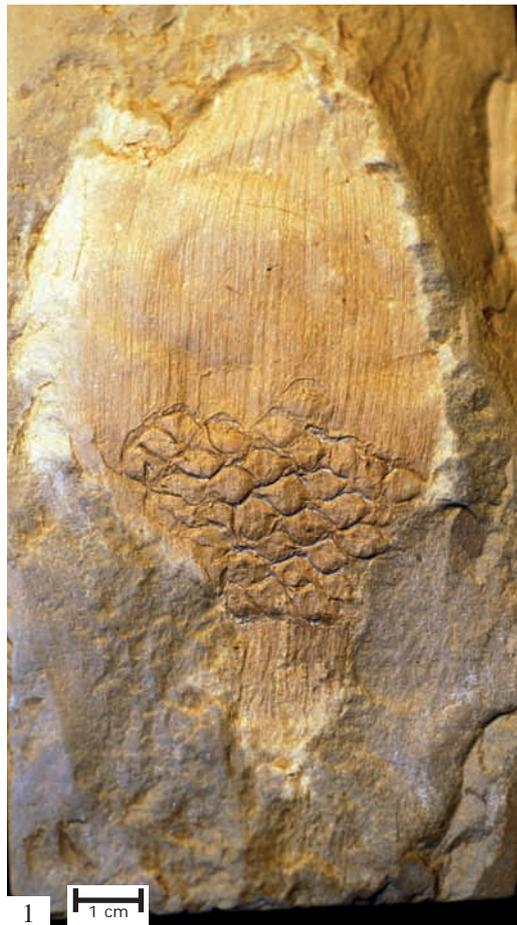
große Pollenorgane mit 8 bis 16 Pollensäcke tragenden Mikrosporophyllen.

Leptocycas: Aus der obertriassischen Pekin-Formation in North Carolina wurden *Pseudocycas*-Blätter mit Stammteilen und anhaftenden Pollenzapfen als *Leptocycas gracilis* beschrieben (DELEVORYAS ET HOPE, 1971). Die schlechte Erhaltung des Zapfens lässt aber wenige weitere Folgerungen zu.

Juraastrobus chenii: Obertriassische (*Holozamites hongtaoi*) (WANG ET. AL., 2009) wie unterjurassische Pollenzapfen (*Juraastrobus chenii*) (WANG ET. AL., 2006) stammen aus der chinesischen Provinz Liaoning. Gerade bei reinen Außenansichten ist eine eindeutige Zuordnung nicht immer leicht, da es sich genauso um weibliche Zapfen des *Zamia*-Typs handeln könnte.

Bernetia inopinata: Aus dem Untersten Jura (Hettangium) Deutschlands stammen ursprünglich als *Bernetia inopinata* klassifizierte Fruktifikationen. Sie werden nunmehr als männliche *Androstrobus*-Zapfen gedeutet, wenn auch die sie vor der Reife überziehenden Hüllblätter (definiert als *Chlamy-*

Schwierig zu deuten sind diese als *Bennettia inopinata* klassifizierten Fruktifikationen aus dem Lias Deutschland. Sie werden als männliche *Androstrobus*-Zapfen betrachtet. Welche Funktion die sie häufig überziehenden Hüllblätter inne hatten ist noch ungeklärt. Naturmuseum Bayreuth, Sammlung Hauptmann



dolepis lautneri) für Cycadeen ungewöhnlich sind (TAYLOR ET AL., 2008). In der Nähe gefundene cycadophytische Blattreste wurden als *Desmiophyllum gothanii* eingeordnet. Der typisch wabenförmige Aufbau der Sporophylle ähnelt heutigen Cycadeen-Zapfen, die evolutionstechnische Entwicklung der Hüllblätter muss dagegen erst geklärt werden.

Zusammenfassung

Die Grundentwicklung des männlichen Cycadeenzapfens muss sich schon zwischen Karbon und Untersten Perm und dann vom Untersten Perm bis in die Neuzeit relativ unverändert geblieben sein, wobei diese Annahme für die Entwicklung der gesamten Pflanze gilt. Allerdings ist die Zweiteilung der Cycadeen in *Cycas*- und *Zamia*-Artige bei der Evolution des Pollenzapfens nicht feststellbar.

Anhand dessen kann die Theorie aufgestellt werden, dass es sich bei den Pollenorganen aller Cycadeen-Zapfen um nichts anderes als um eine Zusammenballung kleiner fer-

tiler Mikrowedeln handelt und somit der Blütenstandscharakter bestätigt wird. Dies gilt sowohl für die männlichen als auch für die weiblichen Sporophylle, da in den anisischen Schichten der Dolomiten sowohl blütenstandsreduzierte Pollenorgane, als auch ihnen ähnelnde weibliche Sporophylle mit zwei großen, an der Unterseite des schildförmigen Daches angewachsenen Samen die Regel sind. Rein äußerlich unterscheiden sich die Mikro-, als auch die Makrosporophylle nur unwesentlich von den rezenten, wobei allerdings bei den heutigen die zusammengesetzte Blättchenstruktur kaum oder nicht mehr erkennbar ist.

Neben den Cycadeen trifft diese Blütenstandstheorie auch auf die ursprünglichsten Koniferen (Walchier) zu, wobei sie bei den weiblichen durch die Untersuchungen des schwedischen Paläobotanikers Rudolf FLO-RIN (1931) schon früh erkannt wurde. Sie müsste allerdings auch auf die männlichen Pollenorgane der Walchier und Voltzien ausgedehnt werden, welche in Richtung der heutigen Araukarien führen.

Zusammenfassende Entwicklungstendenzen der Cycadeen

Folgende teilweise überraschenden Ergebnisse über den Ursprung und die Entwicklung der Cycadeen vom Karbon bis in die Jetztzeit konnten festgestellt werden.

Schnelle Entwicklung im Karbon und Millionen Jahre lange Stagnation: Zwischen Mississippian und Pennsylvanium tauchten erste Blattfragmente auf, welche Cycadeen-Vorläufern zugehörig erachtet werden können. Sie erreichten schon im Perm ihre vollkommene gattungsspezifische Ausprägung, womit die Annahme berechtigt ist, dass zwischen Karbon und Perm in rascher Folge die Cycadeen-typischen Blattstrukturen, Rübenstämme und fertilen Teile geformt wurden, welche sich dann über viele Jahrtausende fast unverändert bis auf den heutigen Tag erhielten.

Enigma: Ursache der raschen Entstehungsbedingungen: Die Evolutionsexplosion zwischen Karbon und Perm scheint vielfach im Pflanzenreich zu gelten. Bei den Lycophyten kennen wir ein Nebeneinander verschiedener kleinwüchsiger *Selaginella*-Gattungen, aber auch *Isoetes*, bei den Sphenophyten hat sich die Gattung *Equisetes* im Laufe der Jahrtausende auch nur unwesentlich verändert und selbst die Koniferen tauchten am Übergang Karbon-Perm wie aus dem Nichts und in fast vollständiger Ausprägung auf, um sich über die nächsten 300 Millionen Jahre kaum mehr zu wandeln. Es scheint sogar als würde das Dogma der langsamen Entwicklung in ihren Grundzügen in Frage gestellt.

Ursprünge aus ganzrandblättrigen Vorfahren. Alle heutigen Cycadeen lassen sich aus Vorfahren mit ganzrandigen, zungenartigen, so genannten taeniopteriden Blättern ableiten. Obwohl bis jetzt fossile Nordhalbkugelfunde von Amerika über Europa nach China dominieren, muss eine weltweite Radiation und Ausbreitung schon früh zwischen Karbon und Perm erfolgt sein.

Knollenförmige Stämme. Vom Perm an über die Trias setzten sich rübenförmige Knollenstämme mit koralloiden Sekundärwurzeln als cycadeentypisch und ursprünglich durch. Die verlängerten Stämme bestimmter heutigen Cycadeen sind daraus hervorgegangen.

Frühe Abspaltungen. Zwischen Karbon und Perm kam es zu einer Abspaltung zwi-

schen den sterilen Endfiederchen tragenden *Dioonitocarpidium*-Megasporophyllträgern mit ihren schopfartigen Fruchtbländen und den *Thydoastrobus*-Zapfenträgern. Ersterer können als Vorfahren der Gattung *Cycas* betrachtet werden, letztere führen zu allen anderen heutigen Gattungen wie den *Zamia*-ceen und *Stangeriaceen*. Eine langsame Entwicklungs- und Reduktionstendenz von *Cycas*- in Richtung *Zamia*-Sporophyllen oder evolutionäre Entwicklungen der Beblätterung nach dem Perm kann ausgeschlossen werden.

Ableitung von Ganzblattträgern in Richtung *Cycas*. Merkmale der zu den *Cycas*-arten hinführenden Fieder-Megasporophyll-Träger bildeten über lange Zeit mehr oder weniger wuchtige ganzrandige Wedeln (*Phasmatocycas*, *Bjuvia*, *Ladinia*). Da bei den heutigen *Cycas*-arten keine Ganzblattwedelträger vorkommen, muss angenommen werden, dass sich die typische segmentierte Wedelstruktur isoliert herausbildete.

Ableitung von Segmentblattträgern in Richtung *Zamiaceen*. Paläozoische Segmentwedelträger der Belaubungsgattungen *Pseudocycas* und *Nilssonia* können dagegen als Vorläufer aller heutigen *Zamiaceen* und *Stangeriaceen* angesehen werden. Dahin gehende Blattformen sind seit dem Unterperm (zum Beispiel *Pseudocycas samchokense*) vorhanden.

Verzweigte Mikro-Blütenstände als Pollenzapfen. Die Mikrosporophylle aller Cycadeen lassen sich – obwohl diese Entwicklung heute kaum mehr erkennbar ist – aus komprimierten wedelförmigen Blütenständen ableiten, welche sich in Zapfenform aggregierten. Die sich zu dachförmig überstehenden Gebilde aggregierenden Mikrowedeln trugen auf der Unterseite die Pollensäcke.

Komprimierte Megasporophyllwedel und Zweisamenreduzierung. Wenn auch ab der Unteren Trias kaum mehr feststellbar, bildete sich der weibliche Zapfen aller heutigen Cycadeen außer *Cycas* durch die gleiche Blütenstandskomprimierung wie bei den männlichen heraus. Ab der unterpermischen Organgattung *Primocycas* verminderte sich bei den einzelnen Megasporophyllen die Anzahl der Samenanlagen auf die Heraus-

bildung eines einzelnen pro Spreitenseite, der an der unteren Seite eines schildförmigen Schutzdaches befestigt war. Diese Zapfenform kann als ursprünglich bei den Segmentwedelträgern wie *Pseudoctenis* oder *Nilssonia* betrachtet werden.

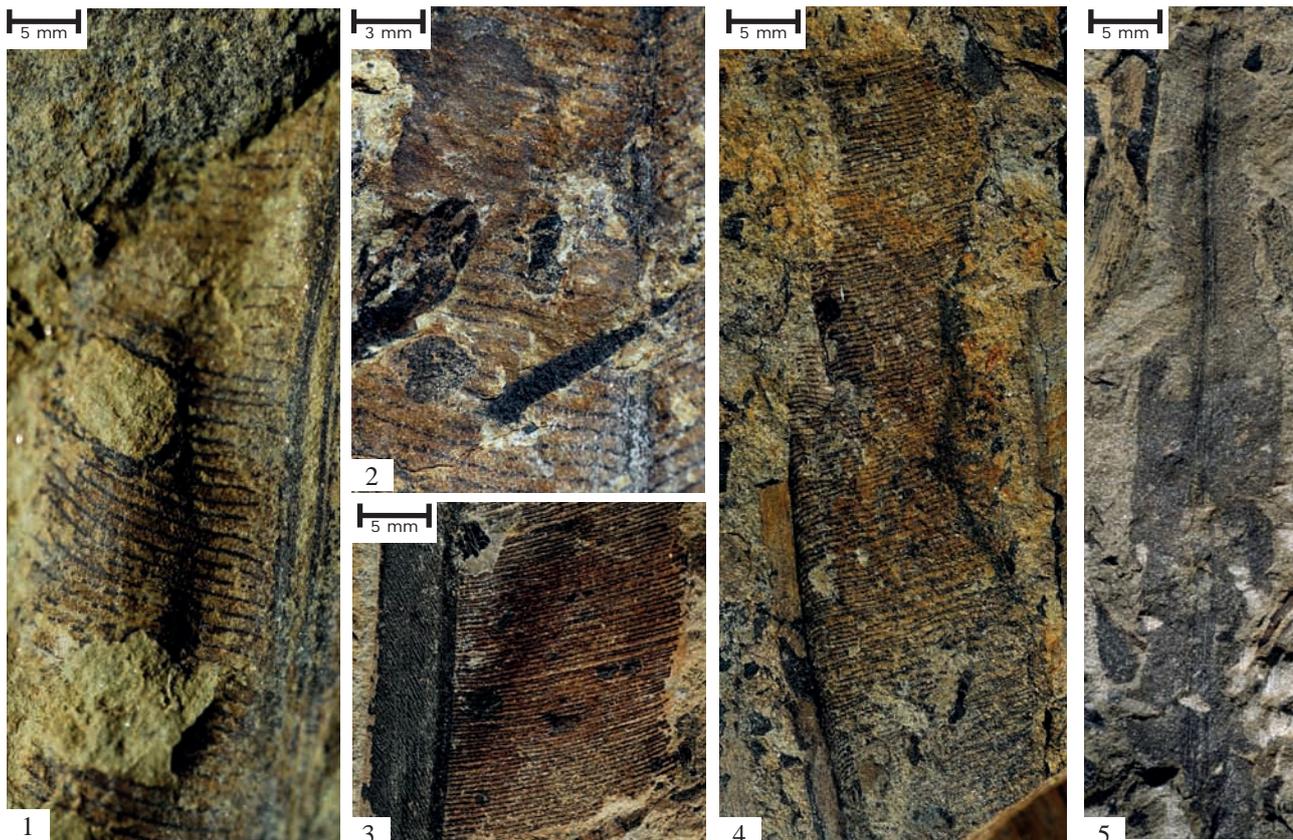
Federartige Megasporophylle mit Samenhüllblättern. Charakteristisch für die Ganzblattträger, wie *Bjuvia* oder *Ladinia* waren schopfartig angeordnete Fruchtblätter mit einem apikalen, federartigen sterilen Appendix und basalen Fruchtblättern welche entlang einer Rhachis in zwei Reihen eine mehr oder minder große Anzahl von Samenanlagen umhüllten. Erst während des Reifeprozesses wurden diese Hüllblätter so weit gedehnt, um ein Entlassen der Samen zu ermöglichen.

Tiersymbiosen. Wie bei keiner anderen paläozoischer und mesozoischen Blattstruktur fallen vor allem bei den mikrotaeniopteriden Ganzblattträgern Pflanzen-Tiersymbiosen auf. Diese offenbarten sich in Form des Futterlieferanten wie auch in der Rolle

als Pollenträger und Samenverbreiter. Ein wechselseitiger Evolutionsvorteil bietet sich zwingend an.

Verwandtschaftsverhältnisse mit den Koniferen. Sowohl in der Art der sterilen Beblätterung als auch durch ihre fertilen Organe ergeben sich eindeutiger Verwandtschaftsverhältnisse zu Koniferenvorläufern als zu den oft in Erwähnung gebrachten Farnsamern wie den Medullosaceen.

Beginnende Karpelbildung und Entwicklung des Hüllblattes zur Angiospermie. Die neotenische Umhüllung der Samen durch ein Fruchtblatt, wie auch der schildförmig verzweigte Pollenwedel könnte als Beginn der Angiospermie interpretiert werden. Zusammenhangsfunde zweigeschlechtlicher fertiler Organe aus der Untertrias weisen auf eine solche Entstehungsmöglichkeit der Blütenpflanzen hin. Ihre Ursprünge müssen aber hier genauso schon zwischen Karbon und Perm liegen, da es sonst eines Evolutionsprunges bedurft hätte.



Mikrotaeniopteride Blätter mit Fraßspuren oder Tierhinterlassenschaften. Keine andere Pflanze zog so massiv verschiedenste Lebewesen an wie diese zart strukturierten Blätter.

Kurzer Exkurs über die Cycadophyten als Angiospermen-Vorläufer

Verschiedentlich wurden Vorläufer der Cycadeen als Urahnen der Bedecktsamer in Betracht gezogen. (MEEUSE, 1987, 1992; DANERT ET. AL., 1993). Ziel dieser kurzen Abhandlung ist es mögliche gemeinsame Evolutionstendenzen zwischen Cycadeen und Angiospermen aufzuzeigen und in einer späteren Arbeit weiter zu vertiefen.

Vorgreifend kann erwähnt werden, dass gemeinsame Entwicklungsähnlichkeiten wirklich - und wie bei keiner anderen paläozoischen oder mesozoischen Pflanzengruppe - existieren und sich frappante Gemeinsamkeiten eröffnen.

Erster Vergleich: Stamen und Pollen-sporophyll. Der männliche Zapfen aller Cycadeen besteht aus einer Verballung einzelner an einer Hauptachse befestigter Pedicel mit apikalen schildförmigen Mikrosporophyllen. Sie sind - wie noch bei paläozoisch-mesozoischen Cycadeen ersichtlich - durch eine Verwachsung verzweigter Pollenwedelchen entstanden.

Das Andrözeum (Staubblatt) der Angiospermen besteht aus einem teilweise ungewöhnlich lang gestrecktem und schlankem Filament mit lateraler bis apikal traverser Anthere. Ausgeprägt findet sich diese heute noch bei den Liliengewächsen, aber auch bei vielen anderen kleinblütigen Bedecktsamern. Die in die Höhe gerichteten Antheren vieler Angiospermen - im Gegensatz zu den lateral angeordneten der Trias bilden noch keinen Widerspruch. Sie lassen sich trotzdem von senkrecht in die Höhe gerichteten Mikrowedelchen ableiten.

Zweiter Vergleich: Samenanlage und Fruchtblatt. Das Makrosporophyll der heutigen Cycasarten besteht aus einem Fruchtblatt mit zweireihig versenkten Samenanlagen. Die Fruchtblätter der Cycadeen-Vorläufer im Paläozoikum und Mesozoikum (*Dioonitocarpidium*) bestanden aus einem apikalen sterilen Fiederanhang sowie einem basalen Fruchtblatt welches bis zur Reife in zwei Reihen angeordnete Samen vollkommen umhüllte und sich erst im maturem Stadium öffnete.

Das Gynözeum der Bedecktsamer besteht aus der apikal angesiedelten Narbe, einem Stylus (Griffel), sowie einem umhüllenden

Fruchtknoten (Ovarium), in dessen Inneren sich die Samenanlagen befinden. Sehr oft sind die Samen, wie bei den Lilien zweireihig angeordnet.

Fraglich ist, ob die teilweise mit Trichomhaaren besetzten Blättchen, welche die Samenanlagen von *Pizperesia* umhüllen als Sepale aufzufassen sind, oder ob basale Blätter diese Hüllfunktion übernahmen. Vermutlich weisen die Kelchblätter der weiblichen Samenanlagen von *Pizperesia* auf deren Ursprungscharakter hin.

Dritter Vergleich: Eingeschlechtlichkeit und Zweigeschlechtlichkeit. Alle heutigen Cycadeenarten sind eingeschlechtlich mit Samenanlagen und Pollenzapfen auf verschiedenen Pflanzen.

Die meisten heutigen Blütenpflanzen dagegen sind zweigeschlechtlich und nur einige wie die Kiwifrucht, Hanf, Brennessel, die Weide und verschiedene Gräser sind eingeschlechtlich. In dem könnte eigentlich der größte Widerspruch einer gemeinsamen Abstammung oder Verwandtschaft von Ur-Cycadeen und Ur-Angiospermen liegen. Erstaunlicherweise fanden sich in frühtriassischen Schichten der Dolomiten, klar zweigeschlechtliche Fruktifikationen mit typischen cycadophytischen an langen und schlanken Pedicels befestigten schildförmigen Mikrosporophyllen, sowie Samenanlagen umhüllende Makrosporophylle (*Pizperesia*, WACHTLER, 2010). Die Pollen tragenden Sporophylle trugen längere Pedicels und hoben sich so über die Makrosporophylle, wobei beide aber von einer gleichen Stammbasis dick geballt entsprangen (siehe Abbildung *Pizperesia tannae*). Sie weisen nur bedingte Ähnlichkeit mit den typischen Cycadeenfruktifikationen dieser Zeit auf, obwohl Gemeinsamkeiten nicht zu verleugnen sind.

Vierter Vergleich: Maschennervatur und Querven. Die meisten heutigen wie früheren Cycadeen setzen sich aus Wedeln mit parallel und unverzweigt einer Mittelrhachis entspringenden Seitenvenen zusammen.

Die meisten heutigen Angiospermen zeichnen sich durch eine ausgeprägte Maschennervatur aus. Es finden sich aber in der Unteren Trias schon cycadophytische Be-

blätterungen bei denen sich die Leitbündel der Mittelnerven in einer Gabelungsphase befinden. Sollten verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Ur-Cycadeen und Ur-Angiospermen bestätigt werden, dann dürfte dieses Charakteristikum durch eine Aufgabelung der Mittelnerven erfolgt sein.

Fünfter Vergleich: Frühestmögliche Abspaltungszeit. Es bestünde die theoretische Möglichkeit einer Abspaltung zwischen Cycadeen und Urangiospermen in der frühen Trias. Die Hüllblattfunktion des *Dioonitocarpidium*-Fruchtwedels und der Antherencharakter des Cycadeen-Mikrosporophylls hätten Grundvoraussetzung dafür sein können. Trotzdem hätte die Eingeschlechtlichkeit der Urcycadeen in Richtung Zweigeschlechtlichkeit eines Evolutionssprunges bedurft. Wahrscheinlicher ist deswegen die Entwicklung und Abspaltung der Ur-Bedecktsamer schon zwischen Karbon und Perm aus einer „Zwitter-Cycadee“ und die Vertreter der Unteren Trias wie *Pizperesia* schon einen Millionen Jahre langen Evolutionsweg beschritten haben. Unterstützt wird diese Hypothese, dass das Ovulum von *Pizperesia* kaum mehr Ähnlichkeit mit cycadeenartigen *Dioonitocarpidium*-Megasporophyllen aufweist, sondern Ähnlichkeiten mit den Samenanlagen der Bedecktsamer zeigt. Die fast geschlossene Samenanlage mit nur mehr einer kleinen Übereinanderschubung der Narbe im oberen Teil spricht dafür.

Sechster Vergleich: Abstammung von einem einzigen Vorfahren. Wird als gegeben genommen, dass alle Angiospermen einen gemeinsamen Vorfahren haben, müssen die Urahnen zumindest hypothetisch alle Möglichkeiten der folgenden tragen. Dies gilt für Magnolien- Malven- die Liliengewächse und alle anderen. Nichts spricht tatsächlich gegen die Zwittercycadophyten als Urgruppe. Ob die Vielzahl von Gynözeen und Andrözeen der Magnolien, oder deren Mehrzahl bei Lilien mit einem einzigen Gynözeum, die laterale Anordnung der Staubblätter bei den Malvengewächsen, oder die Miniaturblüten bei vielen anderen Blütenpflanzen: Sie alle lassen sich auf mehr oder weniger miniaturisierte Fertilcompounds zurückführen.

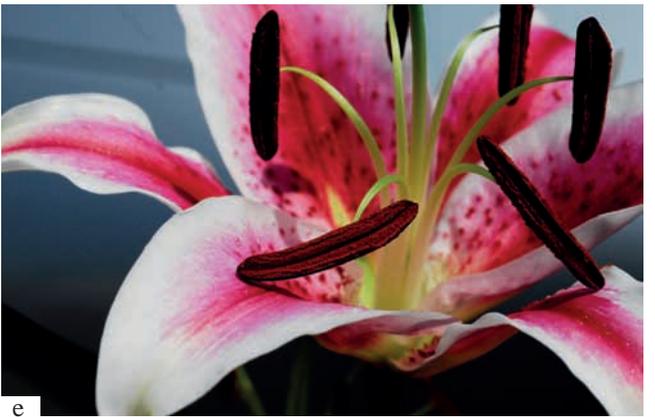
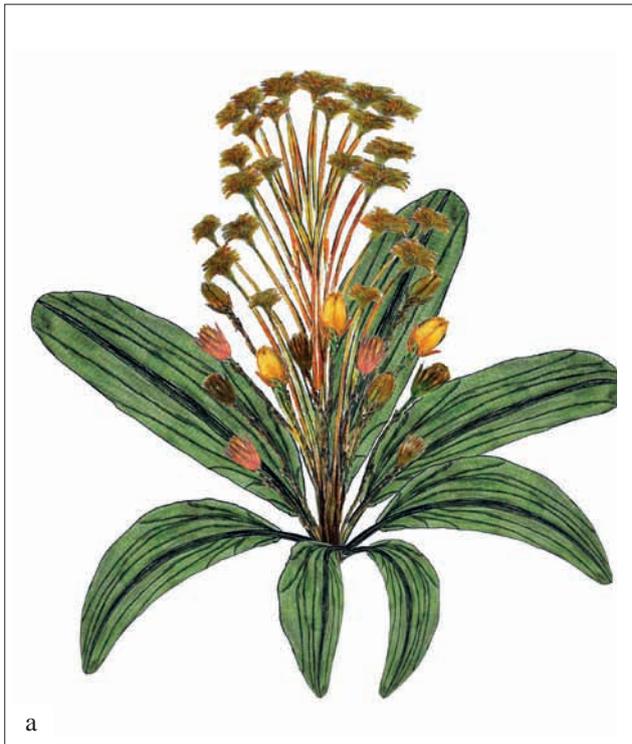
Siebter Vergleich: Miniaturisierung und Verschmelzung. Wie bei anderen Pflanzengruppen des Paläozoikums, vor allem den Lycophyten und Sphenophyten setzte vom

Karbon eine Miniaturisierungstendenz ein. Zwischen Mesozoikum und Kreide verzweigten sich die Urangiospermen weiter, sodass viele Urmerkmale kaum mehr erkennbar wurden. Dafür allerdings wurden diese verzerrten Fortpflanzungsanlagen zu wahren Sexbomben und optimalen Samenverbreitungsstrategen.

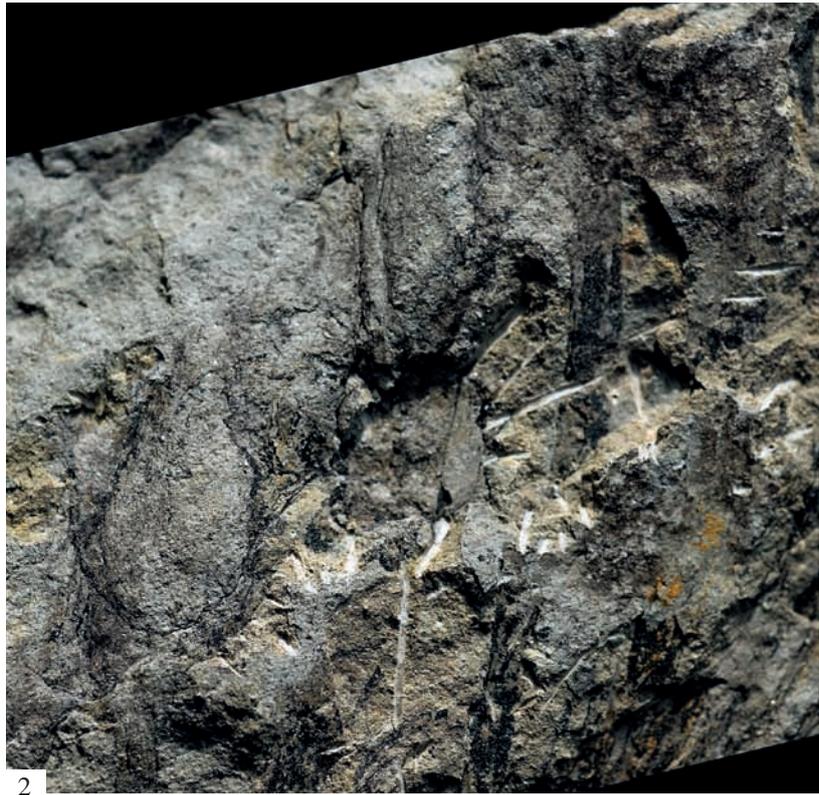
Achter Vergleich: Pflanzen- und Tier-symbiosen. Mehr als bei irgendeiner anderen Pflanzengruppe setzten die Urbedecktsamer ihre „Gefressen werden zur Fortpflanzung“ und „Essenslieferant zur Variationserweiterung“ ein. Ihre stachelig-ledrigen Vorfahren mutierten zu Darbiertern zarter, leicht verdaulicher Blätter. Beispiele in der frühen Trias dafür gibt es genug. Die Vielzahl leicht erreichbaren, proteinreichen Pollenmaterials sowie die Verspeisbarkeit der Samen trug zu einer Weiterverbreitung bei.

Fazit: Plausible Beweise einer direkten Urcycadeen-Urangiospermen-Verwandtschaft. Wenn auch den frühtriassischen Angiospermen-Vorläufern noch ein weiter Weg in Richtung lehrbuchmäßiger Bedecktsamerbildung bevorstand gibt es genügend Argumente aus der Art und Weise und dem Aufbau der männlichen als auch weiblichen Fruktifikationen Entwicklungstendenzen in Richtung Blütenpflanzen herzustellen. Von allen bisherigen Theorien kann hiermit am plausibelsten Evolution und Aufbau sowohl des Gynözäums als des Andrözeums erklärt werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Der Ursprung der Blütenpflanzen liegt in cycadophytischen zweigeschlechtlichen Vorfahren, welche sich zwischen Karbon und Perm abspalteten. Das Andrözeum aller heutigen Angiospermen entstand durch die Verballung kleiner Pollenwedelchen. Das Gynözeum dagegen entwickelte sich aus einem die Samen umhüllenden Fruchtblatt. Die Maschenneratur vieler heutiger Angiospermenblätter vollzog sich durch eine Aufgabelung der einzelnen Leitbündel der Mittelnerven. Eine parallel ähnliche Entwicklung zwischen Urcycadeen und Ur-Angiospermen ist bis in die Untere Trias verfolgbar. Anschließend setzte beim Bauplan der Blüte der frühen Bedecktsamerartigen ein Miniaturisierungseffekt ein, welcher Evolution und Aufbau der Urangiospermen zum größten Teil verwischte.



a) Rekonstruktion von *Pizperesia tannae* (siehe Abb. 1), b) Fruchtknoten von *Pizperesia tannae*, siehe Abb. 2 + 5 (mit Hüllblättern) und Innenansicht. c) Ovarium einer Lilie in dessen Inneren sich zweireihig die Samenanlage befinden, d) Aus diesem früh-triassischen cycadophyten „Zwitteraggregat“ lassen sich alle heutigen Angiospermen ableiten, von Lilien (links) bis Magnolien (rechts), e) Blüte der Prachtlilie (*Lilium speciosum*) und f) Detail des Staubblattes. 3) Pollensporophyll von *Pizperesia*. Die Ähnlichkeiten sind frappierend.



Feststellung: Zweigeschlechtliche Cycadophyten als Angiospermenvorläufer

Neben richtigen Cycadeen gab es in der Untertrias auch zweigeschlechtliche Cycadophyten (*Pizperesia tannae*). Sowohl die Pollensporophylle als auch die Samenanlagen wurden von extralangen Pedicels getragen (Abb. 1). Sie vereinten sich im basalen Teil. Das Pollenorgan zeigte noch verwandtschaftliche Beziehung mit jenem der Cycadeen (Abb. 2 rechtes männliches Sporophyll, zum Vergleich Abb. 4 ein *Androstrobus*-Pollensporophyll). Der Fruchtknoten umhüllte vollkommen die Samenanlagen (Abb. 2 links und war nur im oberen Teil marginal geöffnet; im Vergleich Abbildung der *Dioonitocarpidium*-Samenanlage einer frühtriassischen Cycadee. Der Fruchtknoten war teilweise von trichombesetzten Kelchblättern umhüllt (Abb. 5). Die Blätter gabelten sich im Laufe der Zeit von den Leitbündeln abzweigend.

„General conclusions“. Allgemeine Schlussfolgerungen.

Als ich ein Mann mit jugendlicher Kraft war, übermittelten mir Freunde neben anderer wissenschaftlicher Publikationen einen dünnen Auszug mit dem Titel „THE FOSSIL CYCADS“. Erschienen war er im März 1961 und stammte aus der Feder von TOM M. HARRIS. Er handelte davon, dass nicht jede Pflanze cycadeenartigen Aussehens auch tatsächlich Cycadee war, was heute gleich gilt und vor Jahrmillionen noch ausgeprägter war.

„*With modern plants you may consider a particular organ or even just a small part of it, but you never forget that it belongs to a certain whole plant,*“ stellte der bedeutende britische Paläobotaniker weiter fest. „*Bei heutigen Pflanzen betrachtest du oft einzelne Organe oder sogar nur einen kleinen Teil von ihnen, aber du vergisst niemals, dass sie einer vollständigen Pflanze angehören.*“ Und weiter: „*With fossils you take that you have, that is some isolated organs, and you engage in thoughts about them without having any whole plant at all, though you may create one as a hypothesis. This sort of thought has always fascinated the fossil botanist and no doubt always will, but it is very dangerous and I think he could have used his mind to better advantage.*“ „*Bei Fossilien nimmst du, was du hast; das sind zumeist einzelne Teile und so verfällst du in Gedanken. Weil dir die Gesamtheit fehlt, erschaffst du dir hypothetisch neue. Diese Gedankengänge haben seit je her den Paläobotaniker - und nicht nur ihn - fasziniert. Dies ist gefährlich, und ich denke er hätte seinen Geist zu besseren Gewinn verwendet.*“

Ich staunte über seine Philosophien. „*Nur eine vollständige Pflanze ist eine Pflanze!*“ Anschließend erörterte Tom Harris einige Cycadeenvorläufer, und prüfte inwieweit Sammler und Forscher es geschafft hatten, daraus komplette Cycadeen zu formen. Es waren wenige. *Bjuvia simplex* mit der Samenanlage *Palaeocycas integer* gehörten seiner Meinung nach dazu, dann noch *Benania* mit Blättern von *Nilssonia*, und der von Harris selbst studierte Pollenzapfen *Androstrobus prisma* zusammen mit *Pseudoctenis lanei*-Wedeln. Thomas Maxwell Harris starb im Jahr 1983.

In jenen Jahren machte ich mich in meine heimatlichen Berge - den Dolomiten - auf,

weil ich es eines Menschen angebracht fand, neben Vermögen aufzubauen, auch seine kurze Lebenszeit höheren Zielen der Allgemeinheit zur Verfügung zu stellen. Ich hatte auch nicht im Sinn Körper und Geist wie mein Vater als Dorfpolitiker zur Verfügung zu stellen. Obwohl mich alle warnten, die Dolomiten wären zur Gänze erforscht, beschloss ich gerade dort anzusetzen. Es stimmt, ich ging viele Monate umsonst. Ich fand keinen Zugang zur Natur und ihren Angeboten. Doch eines Tages entdeckte ich eine versteinerte Pflanze und ein Blatt einer Cycadee ähnlich. Alleine hätte ich es nie geschafft, weiter reichende Schlüsse zu ziehen, aber eine liebevoll holländische Forscherin mit dem unaussprechlichen Namen Han VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT öffnete mir die Augen und führte mich alsbald in den Dschungel paläobotanischer Forschung. Meine Cycadee ähnelte FLORIN's jurassischer *Bjuvia simplex*, sagte sie, aber sie wäre nicht wie diese und selbst ihre Blattkutikeln wären anders. So erhielt mein Blatt den Namen *Bjuvia dolomitica*, denn sie entstammte der Mittleren Dolomiten-Trias.

„*I will now summarize.*“ „*Ich fasse zusammen,*“ schrieb der fast sechzigjährige Harris, so als wolle er seine Lebenserfahrungen in wenige Sätze vereinen. „*The fossil Cycads consist of a good many genera of isolated organs classified on more or less good evidence as Cycadales, a very few genera with two known organs and one genus with more than two organs.*“

„*Die fossilen Cycadeen bestehen aus einer guten Vielzahl von isolierten Teilen, welche man mit mehr oder weniger Beweisen als Cycadales eingeordnet hat, viel weniger Gattungen mit zwei verbundenen Organen und bisher ist nur eine Gattung mit mehr als zwei zusammenhängenden Teilen bekannt.*“ Er folgerte: „*... we can say that by Jurassic times the family had probably completed its evolution.*“ „*Es kann festgestellt werden, dass sie wahrscheinlich schon im Jura ihre Evolution zu Ende brachten.*“

Ich ging weiter in die Berge. Waren die Cycadeen erst vor 150 Millionen Jahren zu richtigen Cycadeen geworden? Oder schon viel früher? „*General conclusions*“, „*Allgemeingültige Schlussfolgerungen*“, nannte

Tom Harris das Vermächtnis dieser Publikation, in der er die Erfahrungen seines Lebens auf drei Kernaussagen vereinen wollte.

„The first point is that in fossil botany we have very broken knowledge. We have separate bits of knowledge about a very large number of separate bits of plants. These separate bits are the ones to which the fossil botanist gives names. Until recently the great majority were the names of leaf species, but now there is an uncontrolled flood of pollen-grain species. I have described quite a number of these one-organ species myself and they are useful and necessary.“

„Die erste Kernaussage ist, dass wir in der fossilen Botanik bloß zerstückelte Erkenntnisse haben. Wir verfügen über einzelne Wissenshäppchen einer sehr großen Anzahl verschiedener Pflanzenteile. Diesen gaben die Paläobotaniker Namen. Bis jetzt benannten wir eine Unzahl von Blattarten, dann erfolgte eine unkontrollierte Flut von Pollenkorn-Spezies. Selbst ich beschrieb eine Unzahl von Ein-Organ-Arten und es war wichtig und gut.“ Aber welche Erkenntnisse lassen sich daraus ziehen, und sind diese richtig?

In der Folge fand ich an einem wuchtigen, lang gezogenen Dolomitberg mit dem bezeichnenden Namen Piz da Peres - Berg aus Stein – eine Unzahl von Organteilen von Cycadeen. Ich benannte sie. Einige Male zerrten mich Polizisten direkt von der Fundstelle zur Wache. Ich verstand sie einigermaßen. Wer sich an einem Arbeitstag mit der freien Natur beschäftigt muss suspekt sein. Mit seinem Tun und Handeln erwirtschaftet er nichts welches er in Form von Steuern den Herrschenden abliefern könnte. Je mehr die Regierenden und die dafür beauftragten Beamten beobachteten, wie ein Mann unzählige Tage im Jahr nichts anderes tat, als in den ausgesetzten Bergen die Natur zu betrachten und sich über alle vernünftige Maßen hinaus an winzig kleinen Kohleabdrücken vor Jahrmillionen lebender Pflanzen erfreute, desto unwirscher setzten sie die Allmacht der Potentaten ein. Als erstes verboten sie mir mit offiziellen Schreiben - vielerlei Gründe anführend - das Forschen. Mir wurde also verwehrt weiterhin in meine heimatlichen Berge zu ziehen. Als sie zu ihrem Erstaunen bemerkten, dass meine kindliche Natur-Freude andauerte, forderten sie mit Polizeigewalt Eingang in mein Haus, wo sie

alle Versteinerungen, welche ich als Schätze - wie andere Gold und Diamant empfand - beschlagnahmten und alles hurtig aus meinen Räumen entfernten. Viele tausend unansehnliche Stücke, wie die mehrere Dutzend Beamten feststellten, waren darunter. Um diese viele tausend unerforschten und zu erforschenden Kleinodien trante mein Auge.

„My second general point is that the great botanical need is to put together plants out of these organ species. Even a plant with only two known organs is of immensely greater value than the organs taken separately, and after this every item of additional information enhances the value of the whole. In the end, as we approach the whole plant, we get a thing which we can discuss in just the same way as the morphologist discusses his plants: he may consider single organs but he has the whole plant firmly in the background. To be sure there is a drawback; the synthesized fossil plant is the product of an argument based on circumstantial evidence and there is a risk of error. But as fossil botanists know, they have the risk of error always with them.“

„Mein zweite Schlussfolgerung ist, dass eine allumfassende Botanik darauf angewiesen ist, Pflanzen zusammenzubringen ohne nur auf einzelne Organe aufbauen zu müssen. Eine Pflanze mit bloß zwei zusammenhängenden Segmenten ist um vieles wertvoller als jedes einzelne Teil für sich genommen und jede zusätzliche Information erhöht den Wert des Gesamten. Am Ende - wenn wir imstande sind die ganze Pflanze zusammenzufügen - erreichen wir jenen Punkt um in gleicher Weise diskutieren zu können wie der Morphologe über seine Pflanzen: Er betrachtet zwar einzelne Organe, aber er hat immer die gesamte Pflanze im Hintergrunddenken. Um es klar zu sagen gibt es auch hier ein großes Hindernis: die synthetisierte fossile Pflanze ist das Produkt einer willkürlich-persönlichen Zusammenfügung und dabei kann es zu Fehlern kommen. Aber wie alle Paläobotaniker wissen, tragen sie immer das Risiko des Fehlers in ihrer Arbeit mit sich.“

Erstaunlicherweise war mein Charakter gefestigt genug und meine Psyche stark – oder ein unsichtbarer Gott der Natur – wobei ich den vielen von Menschenhand erschaffenen Götter nie rechten Glauben schenken woll-

te - leitete mich an die tiefen Geheimnisse der Natur für all jene auszubreiten, die Gefallen daran fänden. So stand ich vor dem Richter und man forderte mich auf, meinen Forschungen abzuschwören wie Galileo Galilei seinen. Ich fand es für mich unangebracht dies zu tun. Wenn ich am Piz da Peres tagelang saß, dröhnten unten Bagger und schwere Raupenfahrzeuge immer näher dorthin, was als Dolomiten-Weltnaturerbe der Menschheit erachtet wurde. Überall wurden Skipisten und fürchterliche Schneisen in die Landschaft geschlagen. Es wurden immer mehr. In meinem ganzen Leben hatte ich nie mehr Steine bewegt, als ein Bagger in wenigen Minuten. Für mich hatte ich wertvolle Erkenntnisse gesammelt, aber die Gesellschaft gab Vergnügungen mehr Wert. Niemand würde mehr imstande sein die sich in mir immer eindeutiger zusammenfügenden Bilder der Blätter, Knollenstämme, Pollenzapfen oder Samenfruchtschöpfen zu tilgen. Zu viel tief gehendes Naturwissen hatte sich mittlerweile in meinem Geist angesammelt. Ich dachte an den alten Professor Tom HARRIS. Noch gründlicher übernahm ich seine zweite Weisheit. Obwohl mir durch die Beschlagnahme und den damit verbundenen Abtransport all meiner in mühseliger Arbeit zusammengesuchten Fundstücke fast alles fehlte, puzzelte ich aus alten Aufzeichnungen, früheren Fotos, vergangenen Gedankengängen das Bild einstiger Cycadeenwälder zusammen. Mit dem wenigen was mir trotz aller Wegnahme zur Verfügung stand, suchte ich mehr denn je nach verbindenden Organteilen: Dort ein Blatt das noch fragmentarisch am Fruchtblatt anhaftete, dort einen fast zerfallener Zapfen verbunden mit einzelnen Pollensporophyllen. Eines Tages stieß ich auf einen von allen verlassenen alten Waldmenschen und Kräutersammler, namens Ferruccio Valentini, genannt Féro. Wie ich von ihm über die Heilkraft der Pflanzen lernte und er meine Interesse an Steinen erkannte, führte er mich zu einer unbekannt gebliebenen Stelle. Bald hielt ich Cycadeenblätter in Verbindung mit Knollenstämmen vor Augen und Zapfen mit Blättern. Als ich zuhause das Alter der Schichten in geologischen Büchern suchte, stellte ich zu meinem Erstaunen fest, dass sie aus dem Unteren Perm stammten.

„The known Jurassic genera are no more primitive than the living ones,“ hatte Har-

ris geschrieben und ich musste hinzufügen: „Selbst die fast 300 Millionen Jahre alten Cycadeen waren nicht primitiver als die heutigen“.

Und wie ich oft und öfter vor dem Richter stand, von dem die Gesellschaft forderte, dass er mich aufgrund meiner Forschungen und Erkenntnisse zu einer langjährigen Haftstrafe verurteilte, wurde mir bewusst, dass nicht er, sondern ich zum Richter geworden war: Zum Richter über eine Gesellschaft welche die Natur zerstörte, und es damit rechtfertigte, dass es einzig dem sinnlosen Vergnügen diene. Zum Richter war ich geworden über eine Gesellschaft welche Beobachtung und Erkenntnis über die Entwicklung unseres Lebens als gering erachtete und Gelddenken als einzigen erstrebenswerten Inhalt eines Seins schätzte.

“My third point is that such work as a rule needs special material as well as special laboratory procedure. A preliminary collection may give you just what you want; but more likely it just offers a suggestion. It is the same with a collection made by someone else, perhaps years ago. It seldom happens that an early collector know what specimen is a small and unattractive fossil organ. Then if you want to use the evidence of association, you must go into the field and look and not rely on an uninformed collector. In fact you must collect, work in the laboratory, and then go back into the field and collect selectively.”

„Meine dritte Schlussfolgerung ist, dass eine solche Arbeitweise zur Regel ausgesuchtes Material genauso benötigt wie Untersuchungen im Laboratorium. Eine schon bestehende Aufsammlung kann dich vorerst zufriedenstellen; noch mehr aber vermittelt sie dir Anregungen. Sie ist gleich wie eine Kollektion die von Irgendjemanden, möglicherweise viele Jahre zuvor getätigt wurde. Selten erkannte ein früherer Sammler die Wichtigkeit eines kleinen und unattraktiven fossilen Organteils. Wenn es dich dazu treibt Zusammenhänge zu finden kannst du dich nicht mehr auf den uninformierten Sammler verlassen, sondern musst dich aufraffen ins Gelände zu gehen, um zu suchen. In der Tat musst du selbst sammeln, im Labor arbeiten und dann wieder ins Gelände zurückkehren, um noch gründlicher und gezielter zu beobachten.“

Immer öfter hielt ich Tom HARRIS dürre Publikation vor Augen: Nicht der Pollen macht

die Pflanze, nicht die Epidermiszellen, nicht das Einzelblatt: Die „gesamte Pflanze“ ist es. Mochten die Behörden mir verhindern Kutikel- und Pollenanalysen zu fertigen, so reichte es mir zur Befriedigung am Piz da Peres einen neuen Kontinent entdeckt zu haben, wie einst Kolumbus Amerika. Wer die Tomate oder die Kartoffel von dort brachte dem mochte es einerlei sein, ob sie jenen Pollen trug oder ihre Kutikel sich von ihren Verwandten ein wenig unterschieden. Die Erkenntnis der „Gesamtpflanze“ musste ich über allem stehend vor Augen haben und ihren Platz in der Entwicklung von ihrem Anbeginn bis zum Heute. Und damit hatte mich die Natur einem Füllhorn gleich beglückt wie wenige zuvor. Wie füllend und erkenntnisreich waren doch all die einsamen Tage in freier Natur und Wildnis gewesen und wie zu vergessen unbedeutend die Tage vor Gericht und in Gesellschaft.

Dank

Ein besonderer Dank gilt all jenen, welche ihre Sammlungen öffneten oder mir Hintergrundwissen zur Verfügung stellten.

Dazu gehören: Geologische Bundesanstalt, Wien, Museum für Naturkunde Berlin - Sammlung H. Rühle von Lilienstern, Sammlung Museum für Naturkunde Chemnitz, Sammlung Naturkundemuseum Schleusingen, Sammlung Geologisch-Paläontologische Universität Halle, Sammlung Pangert, Heimatmuseum Gröden - Sammlung Moroder, Sammlung Museum für Naturkunde Stuttgart, Museo delle Regole, Cortina d'Ampezzo - Sammlung Rinaldo Zardini, Naturmuseum Bayreuth - Sammlung Sepp Hauptmann, Sammlung Jürgen Meyer, Lichtentanne (Zwickau), Sammlung Silvio Brandt, Swedish Museum of Natural History, Sammlung Pfeifhofer Sebastian, Sexten (Südtirol), Sammlung Umberto Venier, Domanins (Udine), Ferruccio Valentini, Tuenno (Trentino).

Darüber hinaus standen mir verschiedene Personen durch ihre Anregungen, Literaturrecherchen und Ratschläge nahe. Besonders bedanke ich mich dabei bei: Dr. Thomas Perner (Bad Homburg), Dr. Barbara Mohr (Berlin), Dr. Rudolf Daber (Berlin), Dr. Giuseppe Cassinis (Pavia), Dr. Silvio Brandt (Halle), Jürgen Meyer, Lichtentanne.

Literatur

- ANDERSON, J.M. & ANDERSON, H.M. 2003. Heyday of the gymnosperms: systematics and biodiversity of the Late Triassic Molteno fructifications. *Strelitzia*, 15: 1-398
- AXSMITH, B. J., SERBERT, R., KRINGS, M., TAYLOR, T. N., TAYLOR, E. L. & MAMAY, S. H. 2003. The enigmatic Paleozoic plants Spermopteris and Phasmatocycas reconsidered. *American Journal of Botany*, n. 90, pp. 1585–1595.
- BARTHEL, M. 2006. Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Teil 4: Farnsamer und Farnlaub unbekannter taxonomischer Stellung.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleus., Band 21: 33 - 72; Schleusingen.
- BRANDT, S. 1997. Die Fossilien des Mansfelder und Sangerhäuser Kupferschiefers. Schriftenreihe Mansfeld-Museum (N. F.), 2: 1-68
- BOERSMA, M & Fritz, A. 1990. Die Paläofloren Kärntens: Ober-Karbon/Unter-Perm Carinthia II Jahrgang 100 S.133-172 Klagenfurt
- BROGLIO-LORIGA C., FUGAGNOLI A., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A., KUSTATSCHER E., POSENATO R., WACHTLER M., 2002. The Anisian Macroflora from the Northern Dolomites (Kühwiesenkopf/Monte Prà della Vacca, Braies): a first report. - *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 108 (3): 381-389.
- CARRUTHERS W. 1869. On Beania, a New Genus of Cycadean Fruit, from the Yorkshire Oolites *Geological Magazine / Volume 6 / Issue 57* pp 97-99 Cambridge University Press
- CASSINIS, G. & RONCHI, A., 2001. Permian chronostratigraphy of the Southern Alps (Italy) an update, Contribution to Geology and Palaeontology of Gondwana in honour of Helmut Wopfner, Cologne p. 73-87.
- CRANE P., 1988. Mayor Clades and Relationships in the "Higher" Gymnosperms – Origin and evolution of gymnosperms, edited by Charles B. Beck. 218-272.
- DANERT, S., FUKAREK F., HANELT P. 1992. *Urania Pflanzenreich; Moose, Farne, Nacktsamer*. Urania Verlag, ISBN-3-332-00495-6
- DANERT, S., FUKAREK F., HANELT P. 1993. *Urania Pflanzenreich, Blütenpflanzen: Bd. 3 Urania, Freiburg*, ISBN-10: 3332004964
- DELEVORYAS T., HOPE R.C. 1971. A new Triassic cycad and its phylogenetic implications. 1971. *Postilla*, New Haven, 150: 1-21
- DELEVORYAS, T. 1982. Perspectives on the origin of cycads and cycadeoids. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 37: 115–132.
- DOUBINGER, J., 1956. Contribution à l'étude des flores autuno-stephanienses. - *Mém. Soc. géol. Fr.*, 35:1-180.

- DIMICHELE, W.A., CHANEY, D.S., DIXON, W.H., NELSON, W.J. HOOK, R.W. 2000. An Early Permian Coastal Flora from the Central Basin Platform of Gaines County, West Texas, *Palaios*, 15:524-534
- FLORIN, R., 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Sv. Vet.-akad. Handl. 111. 10: 1-588. pls. 1-58. [Classic treatment of vegetative anatomy of the conifers; Pinaceae, 93-111, 306-347, pls. 34-39; generic relationships and classification of the Pinaceae, 476-483.]
- FLORIN, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums (Bennettitales, pp. 12-30). – Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 12: 4-134
- FRENTZEN, K. 1914. Die Flora des Bundsandsteins Badens. Mitteilungen des Großherzoglichen Badischen Geologischen Landesanstalt, 8, 63-158.
- GÖPPERT, H. R., 1843. Ueber die fossilen Cykadeen überhaupt, mit Rücksicht auf die in Schlesien vorkommenden Arten. – Uebersicht der Arbeiten und Veränderungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur: 114-144.
- GRIMM, GW., 1999. Phylogenie der Cycadales. Graduation-Thesis, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen, Germany, p. 82.
- HALLE, T.G. 1927. Palaeozoic plants from Central Shansi. *Palaeontologia Sinica*, Series A 2: 1-316.
- HARRIS, T. M. 1941. Cones of Extinct Cycadales from the Jurassic Rocks of Yorkshire. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 231:75-102 [N. Nagalingum/N. Nagalingum]
- HARRIS, T.M. 1961. The fossil cycads. *Palaeontology* 4: 313-323.
- HARRIS, T.M. 1964. The Yorkshire Jurassic flora, volume II: Caytoniales, Cycadales, and Pteridosperms. British Museum of Natural History, London.
- HERMSEN, E. J., TAYLOR, E. L., TAYLOR, T. N., 2009. Morphology and Ecology of the Antarctic cycad plant, *Rev. Palaeobot. Palynol.* n. 153, pp. 108-123.
- JIAN-WEI ZHANG, JIAN-XIN YAO, JIA-RUI CHEN AND CHENG-SEN LI, 2010. A new species of *Leptocycas* (Zamiaceae) from the Upper Triassic sediments of Liaoning Province, China (pages 286-301), *Journal of Systematics and Evolution* 48 (4): 286-301 DOI: 10.1111/j.1759-6831.2010.00079.x
- JONES, J., 2002. *Cycads of the World: Ancient plants in today's landscape*, Canberra, Smithsonian Institution Press.
- KAWASAKI, S. 1934. The flora of the Heian System—Part 2. *Bulletin of the Geological Survey of Chosen (Korea)* 6: 47-311.
- KELBER, K. P. 1990. Die versunkene Pflanzenwelt aus den Deltasümpfen Mainfrankens vor 230 Millionen Jahren, *Beringeria*, Sonderheft 1, pp. 1-67.
- KELBER, K. P., HANSCH, W., 1995. Keuperpflanzen – Die Enträtselung einer über 200 Millionen Jahre alten Flora, *Museo*, 11, pp. 1-157.
- KERP, J.H.F. 1983. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. I. *Sobernheimia jonkeri* nov. gen., nov. sp., a new fossil plant of cycadalean affinity from the Waderner Gruppe of Sobernheim. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38: 173-183.
- KLAVINS, S.D., TAYLOR, E.L., KRINGS, M. & TAYLOR, T.N. 2003. Gymnosperms from the Middle Triassic of Antarctica: the first structurally preserved cycad pollen cone. - *Int. J. Plant Sci.*, 164: 1007-1020.
- KRASSER, F., 1909. Zur Kenntnis der fossilen Flora der Lunzer Schichten. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt* 59, 1-26.
- KRÄUSEL, R., 1953. Ein neues *Dioonitocarpidium* aus der Trias von Lunz. *Senckenbergiana* 34, 105-108.
- KRASSER, F., 1917. Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer-Schichten: Mikrosporophylle und männliche Zapfen. – *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Wien)*, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 94: 489-553.
- KUSTATSCHER, E., WACHTLER, M., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. 2004. A number of additional and revised taxa from the Ladinian Flora of the Dolomites, Northern Italy. – *Geo.Alp*, 1: 57-69.
- KUSTATSCHER E., WACHTLER M. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A., 2004. Some additional and revised taxa from the Ladinian Flora of the Dolomites, Northern Italy. – *Geo.Alp*, 1: 57-70.
- KUSTATSCHER E., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A., 2010. Seed ferns and Cycadophytes from the Triassic Flora of Thale (Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 258(2): 195-217.
- KVACEK J., 1997. *Microzamia gibba* (Reuss) Corda: a cycad ovulate cone from the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic--micromorphology and a reinterpretation of its affinities, *Review of Palaeobotany and Palynology*, Volume 96, Number 1, March 1997, pp. 81-97(17)
- LUNDBLAD, A.B., 1950. Studies in the Rhaeto-Liassic floras of Sweden. I. Pteridophyta, Pteridospermae and Cycadophyta from the mining district of NW Scania. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Fjärde Serien 1, 1-82.
- MAMAY, S. H., 1973. *Archaeocycas* and *Phasmatocycas* – new genera of Permian cycads, *Journal of Research, U. S. Geological Survey*, 1, pp. 687-689.

- MAMAY, S. H., 1976). Paleozoic origin of cycads. U. S. Geological Survey Professional Paper, n. 934, pp. 1–48.
- MAROCCHI, M., MORELLI, C., MAIR, V., KLÖTZLY, U. & BARGOSSO, G.M., 2008). Evolution of large silicic magma systems: new U/Pb zircon data on the NW Permian Athesian Volcanic Group (Southern Alps, Italy). *Journal of Geology*, 116, pp. 480-498.
- MEEUSE, A. D. J., All about Angiosperms. 221 S. mit 9 Abb. Eburon, Delft 1987
- MEEUSE ADJ. 1992. Angiosperm evolution: No abominable mystery . Eburon-Delft. Melchior H, ed.
- MOISAN, P., VOIGT, A., POTT, C., BUCHWITZ, M., SCHNEIDER, J.W., KERP, H., 2011. Cycadalean and bennettitalean foliage from the Triassic Madygen Lagerstätte (SW Kyrgyzstan, Central Asia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 164; 93-108.
- MUNDRY, M. & STÜTZEL, TH. 2003: Morphogenesis of male sporangiophores of *Zamia amblyphylidia* Stev. – *Plant. biol.* 5(3): 297-310
- NATHORST A. G., 1902. Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten, Kongl. Svenska Velevskaps Akad. Handl. vol. xxxvi. No. 4
- POMEL, A. 1849): Matériaux pour servir à la flore fossile des terrains jurassiques de la France. - Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte, Berichte, 25, September 1847: 332-354.
- POTT, C., KERP, H., KRINGS, M., 2007A). Morphology and epidermal anatomy of *Nilssonia* (cycadalean foliage) from the Upper Triassic of Lunz (Lower Austria). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 143, 197–217.
- POTT, C., KERP, H., KRINGS, M., 2007B. *Pseudoctenis cornelii* nov. spec. (cycadalean foliage) from the Carnian (Upper Triassic) of Lunz, Lower Austria. *Annalen 2006 des Naturhistorischen Museums Wien*, vol. 108A, pp. 39–55.
- POTT, C., MCLOUGHLIN, S. LINDSTRÖM, A., 2009. Late Palaeozoic foliage from China displays affinities to Cycadales rather than to Bennettitales necessitating a reevaluation of the Palaeozoic Pterophyllum species, *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (1): 157–168.
- REMY, W., REMY, R., 1975. Beiträge zur Kenntnis des MorphoGenus *Taeniopteris* Brongniart. *Argumenta Palaeobotanica* vol. 4, pp. 31–37.
- ROSELT, G., 1960. Neue Cycadophyten-Reste aus dem Unteren Keuper. – *Senckenbergiana lethaea*, 41(1): 121-137.
- ROZYNEK, B. 2008. *Schozachia donaea* n. gen., n. sp., a new megasporophyll from the Middle Triassic (Ladinian) of Southern Germany. *Palaeodiversity*, Volume 1: 1-18
- RUEHLE VON LILIENSTERN, H., 1928. *Dionites pennaeformis*, Schenk, eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle, *Paläontologische Zeitschrift*, vol. 10, pp. 91–107.
- SAPORTA, G. de: *Plantes jurassiques* 2 und 4.
- SCHENK, A., 1864. Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation. *Ber. Nat. Forsch. Ges. Bamberg* VII, 1–91.
- SCHENK, A., 1865–1867. Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. *Kreidel*, Wiesbaden.
- SCHENK, A., 1867b. Bemerkungen über einige Pflanzen der Lettenkohle und des Schilfsandsteines. – *Würzburger naturwissenschaftliche Zeitung*, 6: 49-63.
- SCHIMPER, W.P., 1870. *Traité de Paléontologie Végétale*, vol. 3.
- SCHIMPER, W. PH, 1872. *Tratte de Paleontologie vegetale*, 2 (Paris. 1870–1872). *Paläophytologie*, p. 211 IT. 9. SCHMIDT, M., 1928 and 1938. Die Lebewelt unserer Trias. *Hohenlohe'sche Buchhandlung*, Öhringen.
- SCHUSTER, J. 1932. *Cycadaceae*. In: H. G. A. Engler, ed. 1900-1953. *Das Pflanzenreich*. Berlin. Vol. 99[IV,1], pp. 1-168.
- STEVENSON, D. W. 1990. Morphology and systematics of the Cycadales. – *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 57: 8–55.
- STUR, D., 1885. Die obertriadische Flora der Lunzer-Schichten und des bituminösen Schiefers von Raibl. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* 3, 93–103.
- STUR, D., 1888. Die Lunzer (Lettenkohle-)Flora in den "older mesozoic beds of the Coal-Field of Eastern Virginia". *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt Wien* 10, 203–217.
- TAYLOR, T. N., TAYLOR E. L., KRINGS, M., 2008. *Paleobotany: The Biology And Evolution Of Fossil Plants*, Academic Press.
- THOMAS, H. H., BANCROFT, N. 1913. On the Cuticles of some. Recent · and Fossil Cycadean Fronds." *Trans. Linn. Soc. Lond., Bot. ser. 2*, vol. viii. pt. 5, p.
- THOMAS, H.H., HARRIS, T.M., 1960. Cycadean cones of the Yorkshire Jurassic. *Senckenbergiana Lethaea* 41, 39–16
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A. 1968). *Androstrobus major*, A new male cycad cone from the Jurassic of Yorkshire (England), *Igitur* Archief - Utrecht Publishing and Archiving Service.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A., SCHMEISSNER, S., HAUPTMANN S. 1998. Neue Ergebnisse zu *Ctenozamites wolfiana* (Peridiospermae) und *Pseudoctenis prossii* nov.spec. (Cycadophyta) aus dem Unteren Lias (Jura, Bayern) , *Dokumenta* 117 S.13-33 6 Taf. München

- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A., MORGANS H.S., 1999. The Jurassic flora of Yorkshire. Palaeontological Association. Field guide to fossils, no. 8. The palaeontological Society, London.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A., 2008. The Jurassic fossil plant record of the UK area. Proceedings of the Geologists' Association 119: 59-72.
- WACHTLER M., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A., 2000. The fossil flora of the Wengen Formation (Ladinian) in the Dolomites (Italy) Beiträge zur Paläontologie, Wien No. 25, p. 105-141.
- WACHTLER, M., 05/2010. About the origin of Cycads and some enigmatic Angiosperm-like fructifications from the Early-Middle Triassic (Anisian) Braies Dolomites (Northern Italy), Dolomythos, 1: 3-55, Innichen.
- WACHTLER, M. 2012. The Genesis of Plants. Preliminary researches about the Early-Middle Triassic Fossil Floras from the Dolomites. A Compendium. DoloMythos – Innichen. ISBN 978-88-904127
- WACHTLER, M. 2012. The latest Artinskian-Kungurian (Early Permian) Flora from Tregiovo - Le Fraine in the Val di Non (Trentino - Northern Italy) - Preliminary researches, Dolomythos, 3-56 Innichen. ISBN 978-88-904127
- WANG, Z. Q., 1986. *Liulinia lacinulata*, a new male cone of cycads from latest Permian in Shanxi. Acta Palaeont Sin, vol. 25, pp. 610-616.
- WANG, Y. D., ZHANG, W., ZHENG, S. L., 2005. New discovery of fossil cycad-like plants from the Middle Jurassic of west Liaoning, China. Chinese Science Bulletin, vol. 50, pp. 1804-1807.
- WANG, X., LI., N., WANG, Y. D., AND S. ZHENG. 2009. The discovery of whole-plant fossil cycad from the Upper Triassic in western Liaoning and its significance. Chinese Science Bulletin, vol 54: 3116–3119. doi: 10.1007/s11434-009-0384-z
- WEISS, C. E. 1869. Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete. Verlag A. Henry, Bonn: 250 pp.
- ZGURSKI, J.M., RAI H.S., FAI, Q.M. BOGLER D.J, FRANCISCO-ORTEGA J., GRAHAM S.W. 2008. How well do we understand the overall backbone of cycad phylogeny? New insights from a large, multigene plastid data set ..., Mol. Phylogenet. Evol. doi:10.1016/j.ympev.2008.03.002
- ZHU, J., DU, X., 1981. A new cycad – *Primocycas chinensis* n. gen., n. sp. discovers from the Lower Permian in Shanxi, China and its significance. – Acta Botanica Sinica, vol. 23, pp. 401–404.
- ZHU JIA-NAN, ZHANG XIU-SHENG, MA JIE, 1994. A New Genus and Species—*Cycadostrobus paleozoicus* Zhu of Cycadaceae from the Permian of China, Acta Phytotaxonomica Sinica Volume 32 Issue 4, Pages 340-344.



Cycadeenlandschaft in der Unteren Trias vor 242 Millionen Jahren

Michael Wachtler
Ursprünge und Entwicklung der Cycadeen

Ursprünge und Entwicklung der Cycadeen oder Palmfarne haben seit je her die paläobotanische Forschung fasziniert. Einmal wohl wegen ihrer frühen Ursprünge - mit Vorläufern welche mehr als 300 Millionen Jahre in den Karbon zurückreichen - andererseits, dass sich aus ihnen oder parallel entstandenen Linien Erkenntnisse über die Entstehung der Blütenpflanzen ableiten lassen könnten.

Edition Dolomythos
ISBN 978-88-904127

