

Bocheński Tadeusz.

O owocowaniach (szyszkach) niektórych lepidofytów znalezionych w karbonie produktywnym Pol. Zagłębia Węgl.

(Tablice II—VII i 5 figur w tekście).

(Über Sporophyllstände [Blüten] einiger Lepidophyten aus dem produktiven Karbon Polens).

(Tafel II—VII und 5 Textfiguren).

Einleitung.

Seit mehreren Jahren beschäftige ich mich, anfangs im Auftrage der Polnischen Geologischen Staatsanstalt, später im Auftrage der Bergakademie in Kraków und des Schlesischen Museums mit den Problemen der Stratigraphie des produktiven Karbons im Polnischen Steinkohlenbecken. In dieser Zeit bot sich mir die Möglichkeit, eine ansehnliche Anzahl von Karbonpflanzen zu sammeln. Darunter befinden sich viele sehr gut erhaltene Fruktifikationsorgane, sowohl der Pteridophyten, d. h. der *Lycopodinae*, *Articulatae* und *Filicinae*, wie auch der Pteridospermen und Kordaiten.

An erster Stelle wären hier zu erwähnen herrliche Blütenzapfen baumförmiger Lepidodendronen und Sigillarien, die oft eine beträchtliche Grösse besitzen. So sind die Lepidodendronzapfen häufig über $\frac{1}{2}$ m lang. Ihr Erhaltungszustand in Form sogenannter „Abdrücke“, die als zusammengepresste und inkohlte Exemplare vorkommen, ist im allgemeinen sehr gut. Nur selten jedoch finden wir in ihnen Sporen.

Diese Zapfen fielen nämlich während des Heranreifens der Sporen leicht auseinander, so dass wir auf Schiefer gewöhnlich einzelne Zapfenachsen, Sporophylle (mit oder ohne Sporangien) oder Sporen antreffen, ohne jedoch die Zusammengehörigkeit der einzelnen Teile feststellen zu können.

Die vollständigen Zapfen wiederum stellen grösstenteils junge Exemplare dar, die noch keine gut entwickelten Sporen enthalten, was zur Folge hat, dass wir bei Inkohlung den Eindruck gewinnen, als wären sie steril. Es ist nämlich ausgeschlossen, in ihnen mit Hilfe der bei ihrer Untersuchung angewendeten Methoden das Vorhandensein von Sporen festzustellen. Im Zusammenhang mit der Vervollkommnung der mikroskopischen Technik bearbeitete und verbesserte man in den letzten Jahren um ein Beträchtliches die Untersuchungsmethoden der inkohlten Pflanzenreste der Floren vergangener Epochen. Viele wichtige, die Morphologie, Anatomie und Systematik ausgestorbener Pflanzengruppen betreffende Fragen wurden gelöst.

Was die Karbonflora und damit selbstverständlich auch die oben erwähnten Zapfen anbelangt, so wäre zu bemerken, dass wir unsere bisherigen Kenntnisse über den inneren Bau der Karbonpflanzen in erster Linie sehr gut erhaltenen Exemplaren aus den Dolomitknollen (Torfdolomiten) verdanken, die wir ziemlich häufig in den Steinkohlenlagern der paralischen westeuropäischen Becken antreffen. Bei uns kommen sie viel seltener vor, und dann ist ihr Auftreten ausschliesslich auf die Schichten der Randgruppe beschränkt. Das Pflanzenmaterial unterlag in diesem Falle noch im Torfstadium der Dolomitisierung, d. h. der sogenannten Intuskrustation, was eine durchaus genaue Erhaltung des anatomischen Baues der damaligen Pflanzen zur Folge hatte.

Die Untersuchung des in Form von sogenannten Pflanzenabdrücken, d. h. zusammengepressten und inkohlt aufgefundenen Materials stösst auf bedeutend grössere Schwierigkeiten und erfordert die Anwendung von besonderen, häufig sehr mühseligen Methoden. Trotzdem kann man auch aus einem so deformierten und inkohnten Materiale — wenn man eine entsprechende Methode anwendet — viele recht interessante Einzelheiten, sowohl über den makro- wie auch den mikroskopischen Bau kennen lernen.

Das Interesse für die Paläobotanik nahm in den letzten Jahren im Zusammenhange mit der Entwicklung der Kohlenpetrographie besonders stark zu. Bei den petrographischen Untersuchungen der Stein- und Braunkohle wendete man neue Methoden an, die eine tiefere Kenntnis des Baues und der

Struktur der einzelnen makro- und mikroskopischen Bestandteile der Kohle ermöglichten. Die auf dem Gebiete der Kohlenpetrographie arbeitenden Forscher mussten sich auch, da sie es doch in der Kohle mit Fragmenten von Pflanzen zu tun hatten, mit rein botanischen Fragen beschäftigen, wie dies aus den einschlägigen Arbeiten deutlich zu ersehen ist. Besonders deutlich tritt dies bei den jüngst begonnenen Untersuchungen über die Mega- und Mikrosporen der Pteridophyten für stratigraphische Zwecke hervor (Bode, Ibrahim, Loose, Stach, Wicher, Zerndt, Potonié u. a.). Sowohl Mega- als auch Mikrosporen treten in der Kohle sehr zahlreich auf und bilden manchmal sogar ihren Hauptbestandteil (Durit, Kännelkohle). Dank der ausserordentlichen Widerstandsfähigkeit des Exospors gegen äussere Einflüsse lassen sie sich leicht bei Mazeration der Kohle mit Hilfe von entsprechenden chemischen Reagentien isolieren, ohne dabei ihre sehr charakteristischen Eigenschaften der äusseren Skulptur einzubüssen.

Ein beträchtlicher Teil der neuen Mega- und Mikrosporenarten wurde bereits beschrieben. Hierbei strebte man danach, die Leitfossilien zu finden, welche die Feststellung der stratigraphischen Lage der angetroffenen Schichten ermöglichen würden. In dieser Hinsicht besonders hervorragende Resultate erzielte Zerndt. Zum Gegenstand seiner Untersuchungen wählte er lediglich die Megasporen und dank einer verbesserten Mazerationsmethode isolierte er ca 50 neue Megasporenarten, beschrieb sie und wies in seinen zahlreichen Arbeiten auf ihren grossen Wert als Leitfossilien für die Schichten des produktiven Karbons hin. Diese Sporen sind grösstenteils mit den ihnen entsprechenden Fruktifikationsorganen nicht verbunden. Daher sind ihre Grössenschwankungen innerhalb der Fruktifikationsorgane wie auch ihre Zugehörigkeit zu einer entsprechenden Pflanzengruppe meistens unbekannt geblieben.

In der vorliegenden Arbeit gebe ich die Beschreibung von drei Lepidophytenzapfen, die die grössten aller bisher bekannten Megasporen, und zwar von *Triletes giganteus* Zerndt, *Sporites varius* Wicher und *Triletes l. Kidston*, enthalten.

Untersuchungsmethoden.

Günstige Ergebnisse bei den Untersuchungen sind beim Pflanzenmaterial, das in inkohltem Zustande erhalten ist, durchaus von der Wahl der entsprechenden Methode abhängig. Die angewendete Methode muss um so mehr von vornherein günstige Resultate in Aussicht stellen, da es sich um sehr selten anzutreffende Exemplare handelt, deren Verlust sich so leicht nicht wieder gutmachen lässt.

Bei der Untersuchung der erwähnten Zapfen wurden, um möglichst viele Kenntnisse über die Einzelheiten des Baues der Fruktifikationsorgane zu gewinnen, folgende Methoden zur Anwendung gebracht: 1) Die Präparation, 2) die Mazeration und 3) die Konservierung der herausmazerierten Objekte.

1) Die P r ä p a r a t i o n gebrauchte ich überall da, wo es sich um gründliche Kenntnisse über die Besonderheiten der Morphologie der Fruktifikationsorgane handelte, wie z. B. über die Befestigung der Sporophylle an die Zapfenachse, der Sporangien an die Sporophylle und die Lage der Sporen in den Sporangien. Ich präparierte die Objekte mit Hilfe von scharfen Nadeln, indem ich allmählich die feinen Vitritschichten der inkohlten Fruktifikationsfragmente entfernte, welche die schwer wahrnehmbaren Teile, um die es sich hier handelte, verhüllten. Eine solche Präparation erfordert grosse Übung und Ausdauer, da doch die präparierten Gegenstände äusserst fein sind und manchmal kaum über einige Mikronen dick sind. Freilich lassen sich jedoch die bei Anwendung dieser Methode erzielten Resultate auf keinem anderen Wege gewinnen. Wenden wir die Mazeration an, so unterliegen alle Vitritteile des inkohlten Pflanzenfragments der Zerstörung und Auflösung, die häufig sogar vollständig sein kann. Es bleiben nur die Exospore von Mega- und Mikrosporen, die wahrscheinlich aus Sporopollenin gebaut sind, und nicht selten auch die Kutikula der Blätter. Wie wir sehen, ist die Herstellung von Präparaten aus solch einem Material recht schwierig. So schreibt B o d e (1928), als er einen neuen Zapfen untersucht hatte, dass er bei Anwendung der Mazeration keine Resultate erhalten habe, da nicht nur die inkohlten

Teile, sondern auch die Sporen, die ja, wie wir bereits wissen, ein widerstandsfähiges Exospor besitzen, zerfielen.

2) Die M a z e r a t i o n. Um die Sporen zu isolieren und die Zellstrukturen deutlich sichtbar zu machen, mazerierte ich die einzelnen Teile der Fruktifikationsorgane in Schulzes Gemisch. Diese bekannte Methode erwies sich als sehr vorteilhaft. Bei dieser Mazeration läuft man Gefahr, wie ich bereits erwähnte, dass die Humusbestandteile, also in diesem Falle die Vitritschichten, sich vollkommen auflösen können. Eben in Form von solchen Vitritschichten sind die Pflanzenfragmente erhalten. Die Auflösung tritt nämlich ganz leicht ein, wenn das untersuchte Material, schon mit Schulzes Gemisch oxydiert, der Einwirkung, sei es auch stark verdünnter Alkalien unterworfen wird.

Da ich nun Präparate der Zellstrukturen dieser Vitritfragmente, wie z. B. der Sporangien, erhalten und vor allem das Prothalliumgewebe vor Zerstörung bewahren wollte, das ich ausgekeimt im Inneren der grossen Megasporen zu finden hoffte, änderte ich die Mazerationsweise insofern, als ich Schulzes Gemisch in der Mehrzahl der Fälle hauptsächlich zum Bleichen und Aufhellen der einzelnen Fragmente gebrauchte.

Die untersuchten Zapfenteile legte ich samt dem Schiefer auf ein Uhrgläschen, beschüttete dies mit Kaliumchloratkristallen und begoss sie mit konzentrierter Salpetersäure. In bestimmten Zeitabständen untersuchte ich, nachdem ich vorher die Säure mit Wasser weggespült hatte, den Aufhellungsgrad der Vitritschichten unter einem Präpariermikroskop und brach in einem günstigen Augenblick die Mazeration ab. Nachher entfernte ich mit Nadeln die schon stark gelockerten und geplatzten Vitritschichten und bereitete aus ihnen, sowie aus den mechanisch den Sporangien entnommenen Sporen, Präparate. So also gelang es mir, die Zellstrukturen zu erhalten, die in der zweiten allgemein angewandten Phase der Bearbeitung des Materials, d. i. bei Behandlung mit Laugen oder Ammoniak, unbedingt der Zerstörung hätten unterliegen müssen.

3) Die K o n s e r v i e r u n g. Das herausmazerierte Material muss so schnell als möglich konserviert werden, da es nach dem Austrocknen sehr spröde wird und gewöhnlich

der Vernichtung unterliegt. Zur Zubereitung der mikroskopischen Dauerpräparate gebraucht man am besten Glycerin-gelatine, denn so erhält man leicht eine Flüssigkeit, in welcher die Regulierung der Lage der Objekte im Präparate leicht durchzuführen ist. Besondere Schwierigkeiten bereitet die Gewinnung von Präparaten aus kleinen Vitritfragmenten, da sie während der Mazeration zusammenschrumpfen und ihre Oberfläche gefaltet wird. Wegen ihrer ausserordentlichen Gebrechlichkeit darf man das Deckglas nicht aufdrücken, sondern es muss mit seinem eigenen Gewicht aufliegen. Um das Material im trockenen Zustand aufbewahren zu können, vor allem die grössten Sporen und die Kutikulen der Blätter, tauchte ich sie in Paraffin, das in Xylol aufgelöst war, und entfernte dabei den Überschuss dieser Flüssigkeit mit Löschpapier.

Lepidostrobos major Brongn.

Hierhin gehören zwei Exemplare. Das eine ist länglich platt gedrückt, 5.5 cm lang und stellt den unteren Teil des Zapfens dar (T. II, 1), das andere veranschaulicht den Querschnitt des Zapfens (T. II, 3 und Textf. 1).

D e r B a u d e s Z a p f e n s. Das erste Exemplar (T. I, 1) bildet den unteren Teil eines jungen, noch nicht ganz reifen Zapfens von ca 20 mm Durchmesser und nicht näher bekannten Länge. Ursprünglich war sein Inneres von Sporophyllresten bedeckt. Bei der Untersuchung jedoch gelang es sowohl die Zapfenachse wie auch die Lage der Sporophylle, die Sporangien und die in letzteren eingeschlossenen Sporen freizulegen. Die Zapfenachse von 3 mm Durchmesser ist mit Blattspurnarben bedeckt, die in einer Spirale von ungefähr 60° von der linken nach der rechten Seite zu geordnet sind (T. II, 2). Der Narbenabstand an der Spirale entlang beträgt 1.5 mm. Der sporangientragende (adaxiale) Teil des Sporophylls, der sogenannte Pedikulus, ist unter einem rechten Winkel an die Achse angewachsen, während dagegen der obere, sterile, freie Teil, d. h. die Spreite (lamina), fast senkrecht nach der Spitze aufgerichtet und etwas nach aussen gebogen ist (T. II, 1, 4; T. V, 30 u. 33). Auf dem pedikularen Teil befinden sich beutelförmige, längliche Sporangien (Megasporangien) von 8 mm Länge und 3.5 mm Höhe. Sie sind mit schma-

len Streifen an die Achse des Sporophylls an seiner oberen (ventralen) Seite angewachsen. In den Sporangien befinden sich gewöhnlich nur vier in eine Tetrade verbundene Sporen, von welchen die eine längs der Achse des länglichen Sporangiums gelegen und zu ausserordentlicher Grösse in dem beschriebenen Zapfen entwickelt ist. Die gut entwickelte Megaspore ist oval-eiförmig, ca 5 mm lang, 2.5 mm hoch, während die drei übrigen verkümmert, von kugelförmiger Gestalt und 0.5 mm gross sind. Sie sind der grossen Spore angeheftet und sind dem abaxialen Ende des Sporangiums zugewendet (T. II, 2, 6; T. V, 30 u. 33).

Auf dem zweiten Exemplar (T. II, 3) ist der Querschnitt des Zapfens sichtbar. Sein Durchmesser beträgt 35 mm, ist also fast zweimal so gross, wie der oben beschriebene Zapfen. Seine Achse ist 6 mm dick. Von der Achse gehen strahlenförmig zahlreiche Sporophylle aus, die in der Regel spiralförmig angebracht sind. Infolge Zusammenpressens befinden sich ca 20 Sporophylle in einer Ebene (T. II, 3 u. Textf. 1).

Auf den Pedikulartheilen der Sporophylle von ca 12 mm Länge sind grosse Sporangien angebracht, die, genauso wie in dem bereits oben beschriebenen ersten Zapfen, Megasporentetraden von *Triletes giganteus* Z e r n d t enthalten. Die grosse Megaspore erreicht eine Länge von 9 mm, die drei anderen dagegen sind verkümmert und messen kaum 0.4 mm. Sie sind der grossen Megaspore an der Aussenseite des Zapfens (abaxial) angewachsen.

In der Zapfenachse treten die Bestandteile konzentrisch hervor (T. II, 3 u. Textf. 1), so wie es auch bei den von B o w e r beschriebenen Zapfen der Fall ist. In der Mitte sehen wir das Vitriträdchen, das dem Mark entspricht (und an der Aussenseite das Leitgewebe einschliesst, das sogenannte gemischte Mark), nachher den helleren Tonring, der dem lakunösen Gewebe entspricht und den inneren Teil der pri-

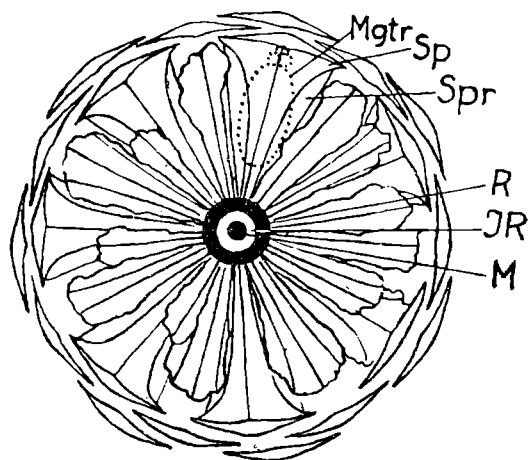


Fig. 1. Zapfen querzusammengedrückt (T. II, 3) schematisch gezeichnet; M — Mark, IR — innerer Teil, R — äusserer Teil der primären Rinde, Sp — Sporophyll, Spr — Sporangium, Mgtr — Megasporentetrade von *Triletes giganteus* Zerndt.

mären Rinde bildet, die von einer Vitritschicht umgeben ist. Letztere entstand aus den äusseren Schichten der primären Rinde und der Blattpolsterzone, von der die Sporophylle strahlenförmig auslaufen.

D i e S p o r o p h y l l e. Anhand der mir zur Verfügung stehenden Zapfen konnte ich nur im wesentlichen die Gestalt und Grösse der Sporophylle erkennen, da die Zapfen zusammengepresst und die Sporophylle nur fragmentarisch erhalten waren. Auf dem Schiefer, in dem die Zapfen eingeschlossen waren, wie auch auf anderen Schieferstücken fand ich eine erhebliche Anzahl von Sporophyllen samt den Sporangien, die die Tetraden von *Triletes giganteus* Z e r n d t besassen. Die Sporophylle sind in zwei verschiedenen Lagen erhalten, und zwar:

1) Das ganze Sporophyll ist platt gestreckt (T. II, 6) so, dass die Spreite (lamina) und der sporangientragende Teil, d. i. der Pedikulus, die im Zapfen einander rechtwinklig gegenübergestellt sind, in eine Ebene verlegt wurden. Eine solche Erhaltungsform mit ihrer charakteristischen Gestalt und Grösse der Spreite (lamina) des betreffenden Sporophylls ermöglicht uns die sofortige Feststellung, mit welcher Pflanzenart wir es zu tun haben.

2) Das Sporophyll kann von der Seite aus eingedrückt sein, so dass die Spreite und der Pedikulus samt dem Sporangium ihre ursprüngliche rechtwinklige Lage behalten haben. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass die Spreite nur im transversalen Längsschnitt sichtbar ist, während der Pedikulus samt dem Sporangium von der Seite aus gesehen, die Art seines Anliegens an den Sporophyll zeigt (T. II, 4, 5; T. V, 29, 31). Diejenigen Sporophylle, die den letzteren Erhaltungszustand aufweisen, sind nur schwer im Schiefer zu erkennen, weshalb sie auch gewöhnlich unserer Aufmerksamkeit inmitten anderer zahlreicher Pflanzenfragmente entgehen. Auch die Verbindung verschiedener Sporophylle in diesen zwei Erhaltungsarten zu einer und derselben Art ist nur dann möglich, wenn wir in den Sporangien dieselben Sporen festgestellt haben. Die zweite Erhaltungsart ist bei *Lepidostrobophyllum majus* B r o n g n. viel häufiger. Es genügt wohl zu erwähnen, dass die Sporophylle, die eine Megaspore *Triletes giganteus* Z e r n d t enthalten, zu einigen Zehn auf einem Schieferstück

in dieser Lagerungsweise anzutreffen sind, während dagegen die schön plattgestreckten Sporophylle verhältnismässig selten auftreten. Infolge ihres gut sichtbaren und leicht zugänglichen Sporangiums erleichtert die zweite Erhaltungsart, wie wir sehen werden, die Untersuchungsarbeiten am Sporangieninhalt mit Hilfe von Präparation.

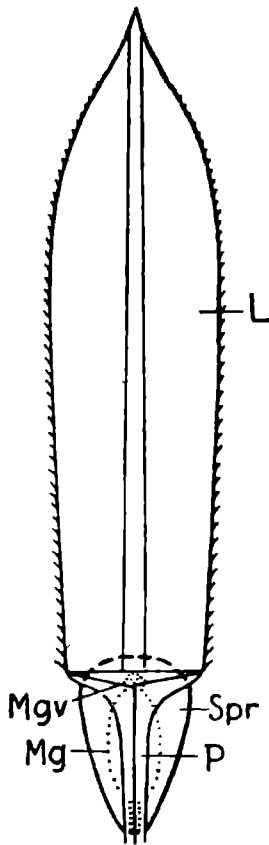


Fig. 2.

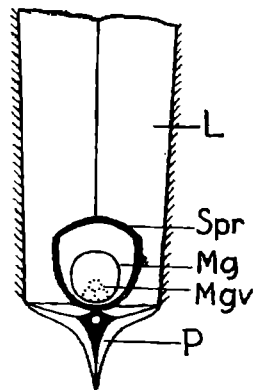


Fig. 3.

Fig. 2. Junges plattgestrecktes Sporophyll von *Lepidostrobus major* Bronn. von unten gesehen: L — Lamina, P — Pedikulus, Spr — Sporangium, Mg — grosse Megaspore *Triletes giganteus* Zerndt, Mgv — drei verkümmerte Megasporen, die der grossen Megaspore an der abaxialen Seite angewachsen sind.

Fig. 3. Querschnitt durch den pedikularen Teil des Sporophylls von *Lepidostrobus major* Bronn.: L — Lamina, P — Pedikulus, Spr — Sporangium, Mg — grosse Megaspore *Triletes giganteus* Zerndt, Mgv — drei verkümmerte Megasporen.

Lepidostrobophyllum majus Bronn., das zum *Ortholepidostrobus* Arber gehört, zeichnet sich durch eine bedeutende Grösse, die jedoch in erheblichen Grenzen

schwankt, aus. In meinem Material besitzen die kleinsten Blätter 3.5 cm und die grössten 11.5 cm Länge. Die länglich-lanzettliche, an der Spitze scharf auslaufende Spreite (lamina) ist 3.5 bis 5 mal länger als der pedikulare, sporangientragende Teil (T. II, 5, 6, Textf. 2), wobei der Unterschied umso grösser ist, je grösser das Sporophyll ist. Die Spreite wuchs also bedeutend schneller, als der Pedikulus. Ihre grösste Breite erreicht die Spreite des Sporophylls fast genau in der Mitte (Textf. 2), doch kann auch manchmal eine Verschiebung zur Spitze hin eintreten und schwankt zwischen 6.5 und 19 mm. Gegen den unteren Teil zu tritt eine allmähliche Verschmälerung ein, so dass die Spreite hier 1—2 mm schmaler wird. Wie aus Längsschnitten der Spreite zu ersehen ist, war sie wahrscheinlich höchstens 1—2 mm dick. Den mittleren Teil der Spreite bildet ein median verlaufender Nerv, der kräftig entwickelt ist. Dem Mittelnerv parallel verläuft an der Oberseite der Spreite beiderseits des Nervs eine Rinne, die an der unteren Seite der Spreite als eine Rippe hervortritt. Bei einem der grössten Sporophylle beträgt der Abstand zwischen den beiden Rinnen im unteren Teil der Spreite 2.5 mm und gegen das spitzige Ende der Spreite nur noch 0.8 mm.

Sowohl an der oberen als auch unteren Seite weist die Spreite eine zarte Behaarung auf, die Ränder dagegen sind mit haarartigen Fransen von 10—15 μ Länge verziert (Textf. 2).

Der Pedikulus besitzt im horizontalen Aufriss eine pfeil- oder spiessförmige Gestalt. Während sein spitziges Ende die Richtung gegen die Zapfenachse einnimmt, ist sein breiter Teil mit der Spreite verbunden. Im Querschnitt hat er die Gestalt eines Deltoids (Textf. 3), dessen plattem, mehr nach oben gerichtetem Teile das Sporangium anliegt, und dessen entgegengesetzter, keilförmig ausgezogener Teil dagegen sich zwischen die unten gelegenen Sporangien einschiebt. Dort, wo die Krümmung der Spreite nach oben beginnt, besitzen die Sporophylle einen Auswuchs, der nach unten gerichtet ist und die weiter unten liegenden Sporangien schützt. Sowohl G o e b e l wie H i r m e r leiten die Entstehung der Fruktifikationen vom Bärlappgewächstypus (*Lycopodiales*) mit nur einem Sporangium auf der Oberseite des Sporophylls von den Sporophyllständen (Blüten) der *Equisetales* ab, bei denen

einige Sporangien an den schildförmigen Sporophyllen ringsherum verteilt sind, u. zw. sollte es durch Reduktion der Anzahl der Sporangien, die Verschiebung des übriggebliebenen der Zapfenachse zu und dann die Umbildung der schildförmigen Spreite in einen länglichen, nach oben sich ziehenden, blattförmigen Teil und einen Auswuchs nach unten hin zustande kommen. So wäre also der Auswuchs des Sporophylls nach unten zu nur ein Überrest eines primären *Equisetum*-Typus. Die Länge des Pedikulartheiles beträgt 8—20 mm, wobei die grösste Breite an die Umbiegungsstelle fällt und 4.5—16.5 mm misst; an der Basis des Sporophylls beträgt seine Breite 0.5—1.5 mm.

Die Megasporangien. Wie ich schon bei der Beschreibung des Zapfens und der Sporophylle erwähnte, sind am Pedikulartheil der Sporophylle, und zwar an ihrer oberen Seite beutelförmige, längliche Sporangien angebracht. Im vertikalen Längsschnitt haben sie die Gestalt eines Trapezes mit abgerundeten Ecken (T. II, 4, 5, T. V, 29, 30, 31, 33) und im Horizontalschnitt dagegen eine oval-eiförmige (Textfig. 2), die sich der Zapfenachse zu stark zusammenzieht. An seiner unteren Seite wächst das Sporangium seiner ganzen Länge nach mit einem schmalen Streifen an die Achse des Pedikulartheiles des Sporophylls, hinten wiederum an das Blattpolster an. Die Sporangiengrösse ist in Abhängigkeit von der Grösse des Sporophylls verschieden und schwankt in meinem Material zwischen 8—16 mm Länge und 3.5—7 mm Höhe. Die grösste Breite der zusammengepressten Sporangien, die nur an plattgestreckten Sporophyllen sichtbar ist, entspricht gewöhnlich der des Pedikulartheiles des Sporophylls. Der Pedikulartheil samt dem Sporangium nimmt in solchem Erhaltungszustand die Gestalt eines Dreiecks (T. II, 6, Textfig. 2) an, in dessen Mitte an der unteren Seite des Sporophylls sich der Pedikulus abhebt. Dieser ist aus länglichen Zellen gebaut, im Gegensatz zu der Sporangiumwand, deren Zellen reguläre, vieleckige Gestalt haben, was ich schon bei geringer Vergrösserung beobachten konnte. Die Sporangiumwand ist einschichtig. Diese Schicht besteht aus 15—25 μ breiten Zellen (T. IV, 26). Der obere Teil des Sporangiums ist abgeplattet und besitzt ringsherum einen deutlich hervortretenden Rand, der wahrscheinlich durch das enge Anliegen des

Sporangiums innerhalb des Zapfens an die darübergelagerten Sporophylle entstand (T. II, 4, 5, T. V, 29, 30, 31).

Die Megasporen — *Triletes giganteus* Zern dt. Jedes Sporangium enthält gewöhnlich nur eine Sporentetrade. Eine der Sporen, nämlich die an der Längsachse des Sporangiums, ist sehr stark entwickelt und erreicht in meinem Material die Länge von 3.2—11.5 mm und die Höhe von 2.2—5.1 mm, die drei anderen dagegen sind verkümmert, rundlich und 0.4—0.6 mm gross. Die grosse Megaspore ist im Horizontalschnitt oval, im Längsschnitt dagegen erinnert sie infolge Abplattung des unteren Teiles, der sich auf die untere Sporangiumwand stützt, an einen Radabschnitt (T. II, 7, T. V, 29, 30, 33). An den Megasporenpol, der im vorderen Eck dieses Radabschnittes liegt, sind die drei verkümmerten Megasporen angeheftet, doch kommt das nur dann vor, wenn die grosse Megaspore noch nicht ganz reif ist; im Reifezustand des Sporangiums fielen sie ab und man trifft sie gewöhnlich losgerissen, vereinzelt daliegend an (T. V, 29).

Nach Abfall der verkümmerten Megasporen bleiben auf der grossen Megaspore Spuren einer Tetradenmarke (T. II, 9) zurück. Sie sind im Verhältnis zu der Megaspore nur ganz klein, in der Richtung gegen die untere Sporangiumwand verschoben und bestehen aus dreieckigen Kontaktflächen, deren äusserer Rand ausgebogen ist, und aus drei Y-förmig zusammenlaufenden Leisten, an denen entlang die Megaspore während der Keimung aufplatzt. Die Y-förmigen Leisten besitzen durchschnittlich eine Länge von 230 μ (T. II, 9). Der Abstand vom Mittelpunkt der Y-Leisten bis zu den äusserst gelegenen Punkten des Bogens beträgt bis 350 . Die Bogenkrümmung ist stark ausgebuchtet. An der Spitze ist manchmal ein kleiner Auswuchs bemerkbar.

Die Anheftungsweise der Megasporen *Triletes giganteus* Zern dt an die Sporangiumwand. Im adaxialen Teil besitzen die Megasporen *Triletes giganteus* Zern dt einen bis 2.5 mm langen, flügel förmigen Auswuchs des Exospors, der den Ansatz an den adaxialen Teil der Sporangiumwand bildet (T. II, 7, 8, 9, 10, T. V, 29, 30, 33). Der Auswuchs ist in seinem unteren Teil stark verdickt und bildet einen Stiel, der die Megaspore an die Sporangiumwand befestigt.

Der Stiel ist lediglich eine Verdickung des Auswuchses des Exospors und enthält kein Leitgewebe, das die Megaspore mit der Mutterpflanze verbindet. Ich konnte das leicht feststellen, da ich in einem Sporangium eine abnormal entwickelte Megaspore (T. II, 8) fand von rundlichem Aussehen und einem Durchmesser von 3.7 mm. Im hinteren (adaxialen) Teil besass sie einen Auswuchs des Exospors von 2.7 mm Länge, der also verhältnismässig beträchtlich war. In diesem Auswuchs fehlte die gewöhnliche starke Stielverdickung; an deren Stelle wies diese Megaspore nur eine sanfte, längliche Verdickung auf, die als Verdunklung zu erkennen war; sie war an dieser Stelle durch eine verminderte Durchsichtigkeit des Auswuchses hervorgerufen. Letzteres zeugt vom Beginn einer Bildung des Stiels. Da dieser Stiel durchsichtig war, konnte ich feststellen, dass er keine Zellstruktur hatte.

Sowohl im vorderen Teil als auch in der Mitte der Megaspore ist das Exospor glatt, im hinteren Teil dagegen ist es mit kleinen Warzen bedeckt, die, je näher dem Stiele, desto grösser sind. Der Stiel ist am stärksten mit ihnen bedeckt (T. II, 9).

Sehr interessant stellt sich der Bau des Exospors dar, der als filzfädenähnliche Struktur bezeichnet wird (Z e r n d t, W i c h e r). Es ist dies ein weitmaschiges Raumnetz, das aller Wahrscheinlichkeit nach aus Sporopolleninfasern gebaut ist (T. IV, 23, 23a, 24, 24a). Die Netzfaser sind im Vorderteil der Megaspore sehr fein, kaum $1.2\ \mu$ dick und nach ihrer Verbindung bilden sie sehr feine Maschen von 1.5—5 Breite. Das Geflecht ist daher sehr engmaschig und je näher es den Y-Leisten ist, umso undurchsichtiger ist es, in erster Linie deshalb, weil seine Dicke gegen die Y-Leisten zu immer bedeutender wird. Dem hinteren (adaxialen) Teile der Megaspore zu wächst die Breite der Maschen schnell an (T. IV, 23, 24). Ebenso verlängern sie sich in der Längsachse der Megaspore, und zugleich nimmt auch die Stärke der Fasern zu. In der Mitte der Megaspore erreichen die Maschen einen Durchschnitt von $30\ \mu$, dem hinteren Ende zu vergrössern sie sich sogar bis $80\ \mu$. Gleichzeitig schwellen die Fasern in der Mitte bis zu einer Dicke von $11\ \mu$, und am Ende der Megaspore bis zu $15\ \mu$. Direkt im Hinterteil der Megaspore bilden grobe Fasern ein dichtes knotiges Geflecht, demzufolge ist auch

hier die Megaspore fast undurchsichtig. Nicht wenig trägt auch noch die warzenförmige Struktur des Exospors in diesem Teil dazu bei. Anhand von Megasporenexemplaren, die ich auf mechanischem Wege gewonnen habe, stellte ich fest, dass dies eben die ursprüngliche Struktur ist; sie wurde also nicht durch die Mazeration in Salpetersäure verursacht. Die Netzmaschen füllt eine kutinartige Substanz aus, die weniger dicht als das Geflecht und daher leichter bei starker Einwirkung von konzentrierten Reagenzien auflösbar ist. So kann man durch die Mazeration das blossе Netz isolieren. Der Auswuchs des Exospors, mit dem sich die Megaspore an die adaxiale Sporangienwand anheftet, hat denselben Bau wie das Megasporenexospor, nur sind die Maschen klein, von 6—9 μ und die Geflechtäden fein, 1—2 μ dick.

Die Megasporenkeimung und die Mikrosporenübertragung. Die durch den erwähnten Ansatz an die Sporangienwand befestigten Megasporen *Triletes giganteus* Z e r n d t fielen aus dem Sporangium nicht heraus, sondern keimten nach ihrer Reife noch im Innern des Sporangiums (auf den Sporophyten?) weiter und bildeten das Prothalliumgewebe. Unter dem mir zur Verfügung stehenden zahlreichen Material fand ich keine einzige Megaspore *Triletes giganteus*, die lose auf dem Schiefer lag, wie es doch bei anderen Sporen so häufig der Fall ist. Dagegen enthielt jedes Sporangium, das stets an das Sporophyll angeheftet war, die Spore *Triletes giganteus*, die sogar ohne Mazeration makroskopisch im Sporangium im Umriss sichtbar war. Bei Anwendung der entsprechenden Methode gelang es mir in zahlreichen Fällen, im Innern der Megasporen den sehr gut erhaltenen äusseren Teil des Prothalliumgewebes mit seinen grossen charakteristischen Zellen anzutreffen. Das Prothalliumgewebe füllte die ganze Megaspore von der Spitze bis zum adaxialen Teil aus. Die Grösse der Zellen ist überall durchschnittlich dieselbe und beträgt 50—70 μ (T. IV, 27, 28).

Die reifen Sporangien enthielten bereits geöffnete Megasporen, die an der Spitze längs der Y-Leisten in drei Lappen geplatzt waren (T. II, 7). Die Oeffnung ist gewöhnlich länger als die Y-Leisten und beträgt 1.2—1.4 mm. Die abortiven Schwestermegasporen, von der grösseren losgelöst, liegen in

diesem Falle vereinzelt im Sporangium (T. V, 29). Hin und wieder nur kann man eine von ihnen auf einem Läppchen an die grosse Megaspore angeheftet finden. Bei ungeöffneten (unreifen) Megasporen bilden drei abortive Sporen mit der grossen eine Tetrade (wie z. B. in dem zuerst beschriebenen Zapfenexemplar — T. II, 2, 10, T. V, 32), doch fallen sie während der Mazeration gewöhnlich ab.

Obgleich die untersuchten Sporangien dicht verschlossen zu sein scheinen, so treffen wir nach der Mazerierung der Megaspore auf, an das Exospor festgeklebte, Mikrosporen verschiedener Art (häufig in grösserer Anzahl). Besonders zahlreich treten sie im adaxialen Teil des Megasporangiums auf. Im Schiefer, in dem die Sporangien eingeschlossen waren, traf ich nur selten auf Mikrosporen. Die Ansammlung der Mikrosporen in den Megasporangien muss daher eingetreten sein, bevor noch die Sporangien samt den Sporophyllen auf Sumpfboden fielen, also noch auf den Sporophyten.

Auf welche Weise das Megasporangium platzte, lässt sich nicht herausfolgern. An den Seiten und von oben weisen die Sporangien keine Risse auf. Die Spalte musste also im vorderen (abaxialen) Teil des Sporangiums, nahe der Ansatzstelle an den Pedikulus, gelegen sein. Für diese Annahme spricht auch die Entwicklungsweise der Megaspore, bei welcher die Y-Leisten, an denen entlang sie während der Keimung platzt, nicht in der Mitte angebracht, sondern stark gegen die untere Sporangienwand verschoben sind (T. II, 7, 10, T. V, 29, 30, 33.). Infolgedessen erinnert die Gestalt der Megaspore an einen Radabschnitt, an dessen einem Ende sich der Pol mit den angehefteten abortiven Sporen, bzw. den Y-Leisten befindet, am anderen der Stiel des Auswuchses; der platte Teil der Megaspore dagegen ruht auf der unteren Sporangienwand. Die so niedrig angebrachten Y-Leisten würden nun nach der Oeffnung der Megaspore das Aufhalten von den auf den Sporophyll vom Wind gebrachten und dann mit Regenwasser heruntergespülten Mikrosporen erleichtern. Dass die Mikrosporen auf diesem Wege in die Makrosporangien gelangten, dafür spricht ihre Ansammlung im hinteren (adaxialen), becherförmigen Teil des Megasporangiums.

Die Megasporenaussaat. Auf Grund der grossen Sporenanzahl *Triletes giganteus* Zern dt, die man

immer in den an die Sporophyllen angesetzten Sporangien antrifft, liegt die Annahme nahe, dass die Megasporenaussaat mit wahrscheinlich schon voll entwickeltem Prothallium durch Loslösung der Sporophylle vom Zapfen erfolgte. Die lange platte Spreite (lamina) dürfte die Flügel ersetzt haben, welche die Megasporenaussaat auf eine grössere Entfernung erleichterten.

Bei normaler Sporangienentwicklung des *Lepidostrobis major* Brongn. entstand lediglich eine Tetrade, von der jedoch nur die an der Längsachse des Sporangiums gelegene Megaspore ihre volle Entwicklung erreichte, während die drei anderen dagegen verkümmerten und nach der Reife der grossen abfielen. Manchmal traf ich auf eine anormale Sporentwicklung, wie ich es bei einigen Sporangien feststellen konnte. So fand ich in einem Sporangium ausser der ganz grossen, normal entwickelten Megaspore nur eine abortive, in einem anderen wiederum nur zwei. Ist die Anzahl der verkümmerten Sporen klein, so stellen wir gewöhnlich einen etwas grösseren Durchmesser der abortiven Sporen (bis 1 mm und mehr) fest. In einem anderen Sporangium dagegen fand ich anstatt einer normal entwickelten Tetrade mit einer grossen und drei abortiven Megasporen, 16 verkümmerte (T. V, 31, 31a). Die eine Megaspore, welche 2.7 mm lang und 1.7 mm breit und deren Exospor dünn war, dürfte die in ihrer Entwicklung zurückgebliebene grosse Megaspore sein. In der Nähe ihres Pols liegen zwei andere von 1 mm grossem Durchmesser, die als ihre Schwestersporen zu betrachten sind. Die übrigen Sporen sind 0.4—0.6 mm gross. Vier von ihnen sind noch in einer Tetrade verbunden, die anderen liegen einzelt umher.

Aehnliche Vorgänge, wie in der oben beschriebenen Entwicklungsweise des Sporangiums des *Lepidostrobis major* Brongn., können wir auch bei rezenten Selaginellen beobachten, bei welchen im sporogenen Zellkomplex des Megasporangiums von den Sporenmutterzellen am häufigsten sich nur eine voll entwickelt und imstande ist, eine aus vier Megasporen bestehende Tetrade zu bilden. Die anderen Sporenmutterzellen unterliegen einer stufenweisen Desorganisation und geben ihren Substanzinhalt zu Gunsten der sich entwickelnden Tetrade auf. Auch können wir bei vielen *Selagi-*

nella-Arten ein weiteres Reduktionsbestreben der Megasporenanzahl feststellen.

Über die Reduktion von vier Megasporen zu drei gleich grossen und einer verkümmerten berichtet Mitchell (1910) bei *Selaginella cuspidata*, *S. molliceps*, *S. Kraussiana*, *S. Braunii*, und *S. oregana*; bei *S. Bakeriana* treffen wir stets nur drei Megasporen in einem Sporangium an. Eine ähnliche, wenn auch nur sporadisch auftretende Erscheinung stellte E. Kainradl (1912) bei *Selaginella helvetica* fest. Eine Reduktion zu zwei gleich grossen Megasporen wurde von Mitchell (1910) bei *Selaginella molliceps*, *S. patula* und *S. flabellata* beobachtet; bei *Selaginella rupestris* treten normalerweise fast stets nur 2 Megasporen auf. Eine weitere Reduktion bis auf eine verhältnismässig grosse Megaspore, tritt nach Mitchell bei *Selaginella sulcata*, *S. molliceps* und *S. rupestris* auf. Eine genaue Beschreibung der Reduktionsweise der Megasporenanzahl bei der Sporangienentwicklung von *Selaginella rupestris* wie auch bei *S. apus* bringt F. M. Lyon (1901). Die Megasporenanzahl bei *Selaginella rupestris* kann nämlich verschieden sein. Entweder entwickeln sich aus der Mutterzelle vier Schwesterzellen, von denen jedoch lediglich eine oder zwei heranreifen, während die anderen degenerieren, oder es erfolgt nur eine Teilung des Kerns der Mutterzelle und es entstehen so nur zwei Sporen, oder aber es entstehen nach der abermaligen Teilung nur einer der beiden Zellen drei Megasporen, von welchen nur eine oder zwei die volle Reife erreichen. Es kommt auch vor, dass sich nur eine Megaspore entwickelt und keine Spuren von abortiven Sporen vorhanden sind. Daraus wäre zu folgern, dass die Megasporenmutterzelle ungeteilt blieb und selbst zu einer vielleicht diploiden oder sogar tetraploiden Megaspore ausgebildet wurde.

Folgende zwei Erscheinungen sind also *Lepidostrobis major* Brongn. und Selaginellen gemeinsam: 1) die Reduktion der Anzahl der Mutterzellen, die zur Tetradenbildung fähig sind, bis auf eine; 2) in der durch die Teilung der Mutterzelle entstandenen Tetrade erfolgt eine weitere Reduktion, da sich nur eine Megaspore, die eine ausserordentliche Grösse erreicht, vollkommen entwickelt, während die im Wachstum zurückgebliebenen verkümmern. Bei den Selaginellen freilich tritt

dieser Vorgang nur sporadisch auf, bei *Lepidostrobus major* war das eine regelmässige Erscheinung. Aehnlich ist es heute bei den Wasserfarnen (*Hydropterides*), bei welchen sich im Megasporangium nur eine von den, durch die Teilung der Mutterzellen entstandenen, Megasporen entwickelt. Diejenigen Mutterzellen in den Sporangien des *Lepidostrobus major*, welche normal einer Zerstörung und Auflösung unterliegen, haben manchmal die Fähigkeit sich zu teilen behalten, wovon der Fall, in welchem ich 16 Megasporen in einem Sporangium angetroffen habe, bezeugt (T. V, 31, 31a). Einen Beweis für das Vorkommen solcher Fälle bei rezenten Formen erbrachte K a i n r a d l (1912) für *Selaginella helvetica*, wo sich in einem Megasporangium sogar vier gut entwickelte Megasporentetraden, abgesehen schon von den abortiven, befanden. Diese Erscheinung, die wir als Atavismus deuten können (G o e b e l, K a i n r a d l), zeugt davon, dass die Mikro- wie auch die Megasporen homologische Gebilde sind und von einer ursprünglichen isosporen Grundform herzuleiten sind.

In der Phylogenie der Archegoniaten bemerken wir, dass mit der Herausbildung der Heterosporie schrittweise eine immer stärkere Verminderung der Teilungsbestrebungen des Archespors in den die Makrosporen entwickelnden Organen eintrat, während es sich dagegen die Mikrosporen hervorbringende Organe gerade entgegengesetzt verhalten. Dies führte schliesslich dazu, dass in den weiblichen Sporangien eine einzige Megaspore, in den männlichen Sporangien aber eine grössere Anzahl von Mikrosporen sich entwickelt.

Wie aus obiger Beschreibung hervorgeht, trat die Reduktion bis auf eine Megaspore, wie man sie bei einigen Selaginellen, vor allem aber bei den Wasserfarnen antrifft, schon bei manchen Arten der Karbonlepidophyten auf. Diese Entwicklungsstufe der Megasporangien bei den Selaginellen und Wasserfarnen sieht G o e b e l für eine Annäherung an das Verhalten der Samenpflanzen an. Umsomehr dürfte dies für den *Lepidostrobus major* B r o n g n. gelten, bei welchem, wie das von mir zum ersten Mal festgestellt wurde, die Megaspore mittels eines Ansatzes mit dem adaxialen Teil der Sporangiumwand zusammengewachsen ist. So hätten wir es mit einem Übergangsstadium von den Archegoniatengattungen und -arten mit lose liegenden Megasporen zu bisher unbe-

kannten Formen mit Megasporen, die morphologisch, ja sogar physiologisch mit dem basalen Teil des Sporophylls verbunden sind, zu tun. *Lepidostrobis major* Bron gn. würde nun in der phylogenetischen Entwicklungsreihe ein Verbindungsglied zu *Lepidostrobis Lomaxi* Sc o t t darstellen. Freilich fehlt hier zwar das Integumentindusium, doch die Tatsache, dass die Megaspore an die Sporangiumwand angewachsen ist und dass sie innerhalb des Megasporangiums auf der Mutterpflanze keimt, spricht um so stärker für die Annahme *Lepidostrobis major* Bron gn. als Übergangsform zu den *Lepidocarpaceae* zu betrachten.

Lepidostrobis Bohdanowiczii n. sp.

Das einzige sehr gut erhaltene Exemplar eines unteren Zapfenteiles und eine grosse Anzahl von lose liegenden Sporophyllen fand ich im Hangenden des Flözes Nr. XIII. in der „Brzeszcze“-Grube (Orzeszer-Schichten) (T. III, 13, 14).

B e s c h r e i b u n g des Z a p f e n s. Der 55 mm breite Zapfen besitzt auf der ca 5 mm dicken Achse Sporophylle, die dicht nebeneinander in spiraliger Ordnung angebracht sind. Der Winkel zwischen den Parastichen und die Abstände der Blattspurnarben lassen sich nicht messen. Bei den Sporophyllen des Typus *Eulepidostrobis* Arber, bei dem der Pedikularteil und die Spreite fast gleich lang sind, ist ersterer rechtwinklig auf der Achse angebracht, letztere dagegen richtet sich fast senkrecht zur Zapfenspitze empor (T. V, 35). Auf dem Pedikularteil sind, wie bei *Lepidostrobis major*, an der oberen Seite des Sporophylls lange, sackförmige Sporangien angewachsen (T. III, 18, 20, 21, 22, T. V, 35). Diese enthalten immer nur vier Megasporen, von denen sich lediglich eine voll entwickelt und die beträchtliche Grösse bis zu 11.5 mm erreicht, während dagegen die verkümmerten 0.8—1.4 mm, am häufigsten 1.1 mm gross sind und mit der grossen eine Tetrade bilden; sie liegen im Sporangium an der adaxialen Seite der grossen Megaspore angeheftet, d. h. in der Richtung zur Zapfenachse (T. III, 14, 18, 22, T. V, 34, 35, 37). Die Sporophyllspreite besitzt dort, wo die Krümmung nach oben beginnt, einen nach unten gerichteten Auswuchs, der die weiter unten gelegenen Sporangien bedeckt (T. V, 35).

Die S p o r o p h y l l e. Die Sporophylle trifft man,

ähnlich wie die von *Lepidostrobus major*, in zwei Lagen erhalten an: entweder sind sie platt gestreckt (T. III, 18, 19, 20, 22. Textf. 4) oder seitlich eingedrückt (T. III, 21). Der erste Erhal-

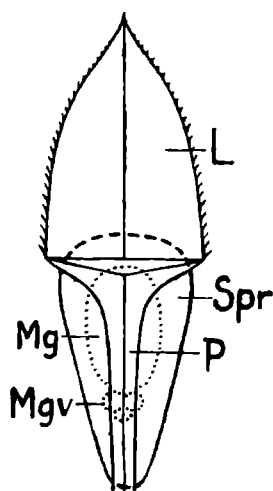


Fig. 4. Plattgestrecktes Sporophyll von *Lepidostrobus Bohdanowiczii* n. sp. von unten gesehen: L — Lamina, P — Pedikulus, Spr — Sporangium, Mg — grosse Megaspore „*Sporites varius*“ Wicher, Mgv — drei verkümmerte Megasporen „*Triletes Typus 30*“ Zerndt, die der grossen Megaspore an der adaxialen Seite angewachsen sind.

tugszustand ist bei *L. Bohdanowiczii* häufiger anzutreffen. Er ermöglicht eine genaue Erkennung der Gestalt der Spreite und des sporangientragenden Pedikulartheils, die sich scharf voneinander unterscheiden. Die Sporophylllänge beträgt 14—32 mm, die Breite dagegen 5—11 mm, wobei der Pedikulus und die Spreite fast gleich lang sind, nur dass sich bei kleineren Sporophyllen dieses Verhältnis zugunsten des Pedikulartheils ändert. Der sporangientragende Teil besitzt, wie der bei *Lepidostrobus major*, die Form eines an den Seiten eingebuchteten Spießes. Während sein spitziger Teil an die Zapfenachse angewachsen, ist sein breiter Teil mit der Spreite verbunden. Im Querschnitt besitzt der sporangientragende Teil die Gestalt eines Deltoids, dessen unterer, keilförmiger, verlängerter Teil sich im Zapfeninnern zwischen die weiter unten gelegenen Sporangien einschiebt. Die grösste Breite besitzt die Spreite (und so auch das Sporophyll) an der Verbindungsstelle mit dem Pedikulartheil. Die Dicke der Spreite ist hier nicht grösser als 1.5 mm. Die Spreite entlang zieht sich ein median verlaufender Nerv hin, der sie in symmetrische Hälften teilt. Auf der oberen Seite der Spreite läuft längs des Nervs eine seichte Rinne. Die Oberfläche der Spreite ist sehr fein behaart, ihre Ränder dagegen sind mit Wimpern von bis 50 μ Länge verziert (Textf. 4).

Die Megasporengien. Die mit dem Pedikulartheil des Sporophylls an seiner oberen (ventralen) Seite längs

des schmalen Streifens verbundenen Sporangien besitzen ähnliche Gestalt, wie die des *Lepidostrobis major* B r o n g n. Im Längsschnitt haben sie die Gestalt eines Trapezes (T. III, 21, T. V, 35), im Horizontalschnitt aber eine länglich-eiförmige, die sich der Zapfenachse zu stark zusammenzieht (T. III, 18, Textf. 4). Die Sporangien sind 7—14 mm lang und 3—4.5 mm hoch. Die grösste Breite besitzt das Sporangium dort, wo der Pedikulus am breitesten ist, wodurch er samt dem Sporangium, falls sie horizontal zusammengepresst sind, die Gestalt eines Dreiecks annehmen. Im oberen Teil sind die Sporangien, so wie die des *Lepidostrobis major* B r o n g n., leicht abgeplattet und besitzen ringsherum einen sich deutlich abhebenden Rand, der, wie ich annehme, im Zapfeninnern durch das enge Anliegen des Sporangiums an darübergelagerte Sporophylle entstand.

D i e M e g a s p o r e n. In jedem Megasporangium befinden sich gewöhnlich nur vier Megasporen, die eine Tetrade bilden. Aber nur die an der Längsachse des Sporangiums gelegene erreicht ein sehr grosses Ausmass von 3—11.5 mm Länge und 1.6—5.7 mm Breite (T. III, 17, T. V, 34, 35, 37), während die an der adaxialen Zapfenseite des Sporangiums gelegenen und der vollentwickelten Megaspore angehefteten drei abortiven eine Grösse von nur 0.85—1.4 mm erreichen. Die vollentwickelte Megaspore besitzt eine eiförmige, bzw. eiförmig-längliche Gestalt. Am Pol besitzt sie an Stelle der Y-Leisten einen fast dreistrahligen Auswuchs von spongiöser Struktur (T. V, 36). Seine Strahlen sind 220—470 μ lang und 95—157 μ breit und an den Aussenrändern 25 μ hoch. Die Höhe des Auswuchses wächst im Zentrum der grossen Megaspore bis 500 μ und mehr an. Die Kontaktflächen der Tetradenmarke konnte ich nicht wahrnehmen, da sich die Megasporen mit Hilfe des beschriebenen Auswuchses derart verbinden, dass sie dabei ein wenig von einander abstehen. Sie treten wahrscheinlich nur bei jungen Exemplaren auf (vergl. Z e r n d t, 1932), deren Auswuchs noch nicht vollkommen entwickelt ist. Auf welche Weise die Megasporen aufplatzten, konnte ich nicht feststellen, da ich keine einzige geöffnete Megaspore antraf.

Die Oberfläche der grossen und kleinen (verkümmerten) Megasporen ist mit kleinen Warzen (T. V, 36, 37) bedeckt,

wodurch die Megasporen ein mattes Aussehen annehmen. Die abortiven Megasporen besitzen eine rundliche bis dreieckige Gestalt (T. III, 15, T. V, 37). Ihr Exospor ist gewöhnlich, besonders in der Nähe des dreistrahligen Auswuchses, stark gefaltet. Die Struktur des Exospors der grossen Megasporen ähnelt der des *Lepidostrobis major* B r o n g n., doch erreichen die Maschen des Geflechtes nie die Grösse, die wir bei *Triletes giganteus* antreffen. Ausserdem weisen sie in der ganzen Megaspore ungefähr dieselbe Grösse von 2—10 μ (T. IV, 25) auf. Am Pol ziehen sich die Maschen zusammen, das Exospor wird dicker und daher auch undurchsichtiger.

Die Mikrosporen. In einem an ein im Schiefer lose liegendes Sporophyll angewachsenen Sporangium fand ich eine Menge von Mikrosporen von rundlicher Gestalt und 35 μ Grösse. Die Struktur ihres Exospors ist netzförmig mit einer Maschengrösse von 0.5—1.0 μ (T. III, 16). Die Länge der strahlenförmigen Leisten liess sich nicht feststellen.

Anmerkungen und allgemeine Folgerungen.

Lepidostrobis major B r o n g n. war bisher nur aus vereinzelt charakteristischen langen Sporophyllen, die man als *Lepidophyllum majus* B r o n g n. bezeichnete, bekannt. G o t h a n erwähnt zwar bei der Beschreibung des *Lepidophyllum majus* B r o n g n. (G ü r i c h-Leitfossilien, 3. Lief.), dass zusammenhängende, doch selten anzutreffende Stücke in Zapfenform bekannt sind, doch gibt er nicht an, ob und von wem sie beschrieben worden sind. A r b e r bringt unter der Bezeichnung *Lepidostrobis major* (B r o n g n.) lediglich die Beschreibung von losen Sporophyllen (sporophylls detached) und vergleicht sie mit den Sporophyllen eines von W h i t e als *Lepidostrobis missourensis* D. W h i t e beschriebenen Zapfens, doch lässt er die Frage ihrer Identität unbeantwortet. Während A r b e r die Sporophyllgrösse bis 12 cm lang, 1.5 cm breit als normales Merkmal betrachtet, stellte ich an meinem Beobachtungsmaterial bedeutende Grössenschwankungen der Sporophylle, der Sporangien und der entwickelten Megasporen fest. Auch aufgefundene Zapfenfragmente sprechen für eine Grössenschwankung je nach dem Entwicklungs- und dem Reifezustand der Zapfen. Die Spor-

phylle ein und desselben Zapfens unterscheiden sich in ihrer Grösse von einander, wobei ihre Lage, sei es im unteren oder im oberen Teil, ausschlaggebend ist.

Die Sporophylle *Lepidostrobyllum majus* Brongn. besitzen stets ein dem Pedikulartheil anhaftendes Sporangium, so dass gewöhnlich bei der Beschreibung des Sporophylls Bemerkungen über das Sporangium erforderlich sind. Häufig wird jedoch das Sporangium unrichtig beschrieben, was vom Erhaltungszustand des gerade vorliegenden Exemplars abhängig gewesen sein dürfte. Oft kommt es bei den im plattgestreckten Zustand erhaltenen Sporophyllen vor, dass ihr Pedikulartheil, der ursprünglich im Querschnitt die Gestalt eines unten keilförmig verlängerten Deltoids besitzt, das Sporangium durch Einpressung in symmetrische Hälften teilt (T. II, 6, Textf. 2). Nun hat es den Anschein, als wären an der oberen Seite des Pedikulartheils des Sporophylls symmetrisch zwei längliche Sporangien angebracht.

Zu interessanten, wenn auch nicht sehr überzeugenden Resultaten über die Art der Sporangienlagerung und ihrer Zahl auf dem Sporophyll bei einigen Lepidophyten kam Bassler (1919). Er beschreibt eine Reihe von Sporophyllarten der Lepidophyten (Lepidodendronen) mit Sporangien, die er in zahlreichen, sowohl platt, als auch seitlich gepressten Exemplaren besass, und gelangte zur Überzeugung, dass es zwei Sporangien gibt, die an den Seiten des spreitenähnlichen Sporangiphors angebracht sind. Dieser Sporangiphor ist nach ihm in radialer Richtung zur Achse an der oberen Seite des Sporophylls entwickelt. Diesen neuen Fruktifikationstypus nannte Bassler „*Cantheliophorus*“. Bei dem *Cantheliophorus* würden also die Sporangien auf den Sporangiphoren, ähnlich wie in den Fruktifikationsorganen der Calamiten des Typus *Palaeostachya*, bzw. *Calamostachys*, angebracht sein. Nur ist nach Bassler der Sporangiphor bei *Cantheliophorus* an den Pedikulartheil des Sporophylls angewachsen. Seine Annahmen stützt Bassler auf eine gerade nicht überzeugende Interpretation der von ihm untersuchten Sporophylle. Wie sich nämlich aus den von ihm beigefügten Zeichnungen und Abbildungen folgern lässt, ist dieser Fruktifikationstypus mit dem oben beschriebenen des *Lepidostrobus major* Brongn. oder *Lepidostrobus Bohdanowiczii*

m. identisch. Auf allen von ihm beschriebenen Sporophyllen (*Cantheliophorus linearifolius*, *C. grandis* u. s. w.) sieht man, genau so wie bei meinen Exemplaren, ein an den Pedikulartheil angeheftetes Sporangium und in diesem sind die Umrisse einer sehr grossen Megaspore deutlich sichtbar. Das eigentliche Megasporangium betrachtet *Bassler* als das angeblich zwischen zwei länglichen Sporangien herausragende Sporangio-phor, die grosse Megaspore dagegen hält er für eines der Sporangien. Diese Auslegungen sind nun so zu erklären, dass man damals das Vorkommen von solchen grossen Megasporen, die eine Grösse von 11 mm und noch mehr erreichten, garnicht für möglich hielt. Dazu müsste sich noch das *Bassler* zur Verfügung stehende Material, wie es aus den Abbildungen zu ersehen ist, in keinem guten Erhaltungszustand befunden haben, was genaue Beobachtungen erschwerte. Erst *Zerndt's* Entdeckung der grossen Megaspore *Triletes giganteus* trug viel zum richtigen Verständnis dieses Typus von sporangientragenden Zapfen bei. Wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, treten die Fruktifikationen des Typus *Cantheliophorus*, zumindest in den von ihm beschriebenen Fällen, nicht auf. Die Rekonstruktion der Fruktifikation, die er auf seiner T. 11, F. 34, 35 u. 37 gibt, dürfte nicht den wahren Verhältnissen entsprechen. *Bassler* führt bei der Beschreibung der oben erwähnten Sporophylle als eine ihrer charakteristischen Eigenschaften den offenen Winkel zwischen der Spreite und dem Pedikulartheil des Sporophylls an. Bei einigen Sporophyllen erreicht dieser Winkel sogar fast 180°, so dass die Spreite wie eine Verlängerung des Pedikulartheils aussieht. Daraus folgert nun *Bassler*, dass der Zapfen gespreizt abstehende Sporophylle besass und sein Durchmesser bis 25 cm (*Cantheliophorus linearifolius*) gross war. Im Zapfen war der Winkel zwischen der Spreite und dem Pedikulartheil stets von \pm gleichem Ausmass. Nur während der Reifezeit vergrösserte er sich wohl ein wenig infolge des Auseinandergehens der Sporophyllspreiten, doch ob er 180° erreicht hatte, könnte man bezweifeln. In dem mir zur Verfügung stehenden Material ist dieser Winkel auf den losen seitlich gepressten und von Zapfen abgefallenen Sporophyllen (reifen) nur etwas grösser als 90°. Grössere Neigungen werden schon durch starke Deformierung infolge von Pressung ver-

ursacht. Es ist also nicht richtig, wenn man auf Grund der lose herumliegenden Sporophylle gleich auf die Grösse des Durchmessers eines Zapfens schliesst, da dies zu ganz unzutreffenden Schlüssen führen kann. Aus dem von B a s s l e r angeführten Material geht hervor, dass seine *Cantheliophorus*-Arten, die in Wirklichkeit also nur ein Sporangium besitzen mit einer übergrossen, gut entwickelten und wahrscheinlich drei verkümmerten Megasporen, aus dem Unterkarbon (Pocono, Spitzbergen), dem unteren (Serie Pottsville, U. S. A.; Waldenburgische Schichten, Niederschlesien) und mittleren produktiven Karbon (Serie Allegheny, U. S. A.) stammen. Letzteres, wie auch das Auftreten der von mir beschriebenen Arten, würde nun darauf hinweisen, dass die Fruktifikation dieses Typus sich verhältnismässig früh ausgebildet hat, worauf ich noch zurückkommen werde.

In dem mir zur Verfügung stehenden Material fand ich viele Sporophylle mit in zwei Hälften geteilten Sporangien, doch ist dies nur eine durch Einpressung des Sporophylls verursachte Deformierung. Die Zeichnung des *Lepidophyllum majus* B r o n g n. in G ü r i c h s Leitfossilien (Lfg. 3, S. 136) stellt nicht richtig, was den Pedikulartheil mit dem Sporangium anbelangt, die wirklichen Verhältnisse dar. Untersucht man ein Sporophyll, das seitlich eingedrückt ist, seine Spreite also in diesem Falle nur im transversalen Längsschnitt sichtbar ist, so wird man der Täuschung unterworfen, als hätte man zwei, an der oberen und unteren Seite des Pedikulus fast wie symmetrisch angebachte Sporangien vor sich (T. II, 4). Diese Täuschung wird dadurch hervorgerufen, dass das Sporangium durch den hineingepressten Nerv des Pedikulus in zwei Teile geschieden wurde, was den Anschein erweckt, als wären es zwei an der oberen und unteren Seite des flachen Pedikulartheiles angewachsene Sporangien.

Bei den Sporophyllen des *Lepidostrobis major* B r o n g n. und *Lepidostrobis Bohdanowiczii* m. stellte ich zum ersten Mal sehr feine Behaarung der Sporophyllspreite, deren Ränder winzige Fransen aufweisen, fest.

Die sowohl grossen wie verkümmerten, von mir im Zapfen des *Lepidostrobis major* B r o n g n. und in den lose herumliegenden Sporophyllen gefundenen Sporen, wurden zum

ersten Male von Z e r n d t (1930) als Typus I. unter dem Namen *Triletes giganteus* beschrieben. Die von ihm beschriebenen grossen Megasporen erreichen eine Grösse von 2.54—6.44 mm, wobei die durchschnittlichen eine Länge von 4.23 mm haben, die abortiven dagegen zeigen eine Breite von 0.44—1.06 mm (durchschn. 0.63 mm). In einer anderen Arbeit stellt derselbe Verfasser (1934) eine grosse Veränderlichkeit der Megasporen *Triletes giganteus* fest und unterscheidet Megasporen, die eine ansehnliche Grösse und ein feines Exospor besitzen, und solche, die viel kleiner sind und ein dickes Exospor aufweisen. Die Megasporen mit einem dünnen Exospor haben eine durchschnittliche Länge von 4200 μ , die mit einem dicken Exospor einen durchschnittlichen Durchmesser von 700 μ , wobei die kleinste 386 μ hatte. W i c h e r (1934) gibt für die grossen Megasporen eine Länge von 2.5—10 mm, für die kleinen einen Durchmesser von 0.38—1.06 mm an. In meinem reichen Beobachtungsmaterial schwankt die Länge bei den gut entwickelten Megasporen in den Grenzen zwischen 3.5—11.5 mm, wobei ich nur die Sporangien von höchstens 13 mm Länge mazeriert habe. Auf Grund des Vorkommens der Sporangien von 16 mm Länge, die ich aber wegen der Knappheit des Materials nicht mazeriert habe, könnte man folgern, dass die Megasporen *Triletes giganteus* noch grösser als 11.5 mm sein können. Die Grössenunterschiede bei den verkümmerten Megasporen schwanken in nur ganz kleinen Grenzen von 0.4—0.6 mm. Ihre Grösse ist nicht von der Grösse der vollentwickelten grossen Megaspore abhängig. Grössere verkümmerte Megasporen befinden sich nur in den anormal entwickelten Sporangien, was jedoch zur Seltenheit gehört.

Was den *Lepidostrobus Bohdanomiczii* anbelangt, so besaßen wir bisher nur Beschreibungen der Sporen und zwar von Z e r n d t (1930) der abortiven, von W i c h e r (1934) sowohl der abortiven wie auch der vollentwickelten Megasporen, während solche von Zapfen und Sporophyllen fehlten. Z e r n d t beschrieb die abortiven Sporen als Typus 30 und zählte sie, da sie am Pole der Spore anstatt der Y-Leisten einen „granulösen“ Auswuchs besitzen, anfangs nicht zu den *Triletes*, sondern nahm an, dass sie zu den Pollen gehören. Erst W i c h e r löste diese Frage, nachdem es ihm gelungen

war grosse und auch verkümmerte Megasporen, die am Pol den erwähnten, dreilappigen „granulösen“ Auswuchs aufweisen, zu isolieren. Für die grossen Megasporen gibt W i c h e r eine Länge von 3—4 mm, für die kleinen eine solche von 0.5—<1 mm an. Da er nur ein an Exemplaren armes Material zur Verfügung hatte, ist W i c h e r der Ansicht, dass die Megasporen *Sporites varius* hinsichtlich ihrer phylogenetischen Entwicklung eine Übergangstellung einnehmen, u. zw. von den Tetraden, die sich normal entwickeln und aus vier gleichgrossen Sporen bestehen, zu denjenigen, bei welchen in der Tetrade drei Megasporen völlig verkümmern. Als Endresultat entstand eine Art von Sporen (Samen) des Typus *Lepidocarpon Lomaxi* S c o t t. W i c h e r meint, dass das Auftreten der Megasporen *Sporites varius* in normal entwickelten Tetraden mit vier gleichgrossen Megasporen nicht ihre einzige Erscheinungsart ist, sondern dass auch Aborterscheinungen von bisweilen ein oder zwei, ja sogar von drei Megasporen vorkommen sollen, wie es z. B. in den Sporangien bei *Calamostachys binneyana* der Fall ist.

Auf Grund der von W i c h e r angegebenen Grössenverhältnisse könnte man wohl schliessen, dass die Megasporentetraden noch nicht ganz entwickelt und die Grössenunterschiede zwischen den verkümmerten und grossen Megasporen gering waren. W i c h e r gibt jedoch selbst zu, dass diese Angelegenheit wegen seines geringen Materials auch weiterhin offen bleibe.

Und wirklich beweisen die Tatsachen etwas ganz anderes. Wie es wohl die Ausführungen über den Zapfen bei *Lepidostrobus Bohdanowiczii* m., der Sporangien mit Megasporen *Sporites varius* W i c h e r besitzt, und die zahlreichen, vereinzelt liegenden Sporophylle mit den Sporangien und Megasporen derselben Art zeigen, handelt es sich bei der Sporangienentwicklung von *Lepidostrobus Bohdanowiczii* um eine stets eintretende Aborterscheinung von drei Megasporen zugunsten einer vierten, die, genau so wie bei *Lepidostrobus major* B r o n g n., eine sehr bedeutende Grösse erlangt. Während die verkümmerten Megasporen kaum 0.8—1.4 mm, häufigstens 1.1 mm lang sind, erreicht die sich auf ihre Kosten entwickelnde Megaspore die ansehnliche Länge von sogar 11.5 mm.

Der wichtigste Unterschied in der Sporangienentwicklung bei *Lepidostrobos Bohdanowiczii* und *Lepidostrobos major* beruht darauf, dass 1) bei *L. Bohdanowiczii* die verkümmerten Megasporen an der adaxialen Seite der grossen befestigt sind, also umgekehrt wie bei *L. major* und 2) dass die grosse Megaspore bei *L. major* mit einem Auswuchs des Exospors an die adaxiale Wand des Megasporangiums angewachsen ist, während die grosse Megaspore bei *L. Bohdanowiczii* vollkommen frei im Sporangium steckt.

Aehnliche Verhältnisse wie bei *L. Bohdanowiczii* treffen wir bei dem von W i c h e r beschriebenen *Porostrobos Benholdi* B o d e, wo die verkümmerten Megasporen ebenfalls eine dem Zapfeninnern zugekehrte Lage aufweisen. Wie bekannt, machte nun W i c h e r die Annahme, dass die an der Aussenseite des Zapfens liegende Megaspore infolge ihrer günstigen Lage die besten Entwicklungsmöglichkeiten besass. Diese Ansicht ist für den *Lepidostrobos major* nicht annehmbar, da hier die grosse Megaspore gerade am adaxialen Sporangienteil liegt. W i c h e r, der sich sowohl auf die Ausführungen Z e r n d t s über die Erscheinung der Verkümmern von drei Megasporen bei *Triletes giganteus* zugunsten der vierten stützt, wie auch ihre Ähnlichkeit in der Entwicklung mit den Megasporen bei *Lepidocarpon Lomaxi*, *Sporites varius* und *Porostrobos Benholdi* in Betracht zieht, versucht, wie folgt, ihre phylogenetische Bedeutung zu erklären: 1) als erster Entwicklungsschritt von Homo- zur Heterosporie sind die Schwankungen in der Sporengrösse der anfangs homosporen Arten anzusehen, die schliesslich zur Teilung in männliche und weibliche Sporen führten. Nachher kam eine Teilung des Zapfens in einen weiblichen und männlichen Teil, bzw. in männliche und weibliche Zapfen. Den Höhepunkt in der Heterosporie stellt die Entstehung einer Tetrade von vier wohlausgebildeten Megasporen in einem Megasporangium dar, im Mikrosporangium dagegen die Entwicklung einer sehr grossen Anzahl der Mikrosporen.

2) Hier setzt dann die Weiterentwicklung mit deutlicher Richtung auf die Samenpflanzen zu dadurch ein, dass eine, zwei oder drei Megasporen eines Megasporangiums verkümmern und nur die vierte auf Kosten der vorigen sich übergross entwickelt. Das Endstadium der phylogenetischen Entwick-

lung bildet das Einschliessen des Megasporangiums mit nur einer übergrossen Megaspore durch ein Integument.

3) Die Megaspore verlässt den Zapfen nicht mehr, sondern bildet im Innern des Megasporangiums ein Prothallium. Es erfolgt hier auch die Befruchtung, indem die Mikrosporen durch die Mikropyle (vergl. *Lepidocarpon Lomaxi* S c o t t) in das Innere des Megasporangiums gelangen. Ebenfalls die Entwicklung des Embryo findet noch im Megasporangium statt.

Es fehlen noch in dieser phylogenetischen Entwicklungsreihe der Archegoniaten einige Stadien, nach denen die Paläobotanik suchen muss.

Bei rezenten Selaginellen geht mit der Reduktion der Makrosporenanzahl in einem Makrosporangium zugleich eine Ansammlung einer grossen Menge von Nährstoffen in den Megasporen vor sich, was eine Prothalliumbildung unabhängig von den äusseren Bedingungen ermöglicht. Die Reduktion bis auf eine Megaspore kommt bei ihnen nur sporadisch und unregelmässig vor. Dieselbe Tendenz beobachten wir auch bei Wasserfarnen, wo zwar mehrere Megasporen angelegt werden, aber nur eine von ihnen die Vollentwicklung erlangt, so dass die Pflanze in dieser Megaspore die zur Weiterentwicklung notwendigen Nährstoffe in genügender Menge ansammeln kann.

Etwas anders stellt sich die Megasporenentwicklung und -keimung bei den von mir oben beschriebenen Fruktifikationen der Karbonlepidophyten dar. Wir haben nämlich bei *Lepidostrobis major* eine Entwicklungsstufe vor uns, in der die wohlausgebildete Megaspore mittels eines Exosporauswuchses an die adaxiale Sporangienwand festgewachsen ist und inmitten des Megasporangiums auf der Mutterpflanze keimt. So stellt der *Lepidostrobis major* B r o n g n. ein Übergangsstadium zwischen dem *Lepidostrobis Bohdanowiczii* und *Poro-strobis Benholdi* B o d e einerseits, und *Lepidocarpon Lomaxi* S c o t t andererseits dar.

Auffallend ist es, dass die verkümmerten drei Megasporen bei *Lepidostrobis major* fast die gleiche Grösse, unabhängig davon ob sie der reifen wohlausgebildeten Megaspore oder einer noch unreifen entstammen, aufweisen, was auf eine Einheitlichkeit in der Entwicklung der Sporangien hindeutet.

Bei *Lepidostrobus Bohdanoviczii*, wo die grosse Megaspore an die Sporangienwand nicht angewachsen ist, sind die Grössenschwankungen der verkümmerten Sporen grösser. Die verkümmerten Megasporen von *L. major*, *L. Bohdanoviczii* und *Porostrobus Benholdi* besitzen eine Grösse, wie sie keine Megaspore der rezenten Pteridophyten erreicht, und unter den Megasporen der Karbonpflanzen gehören sie auch zu den grossen. Bei den Fruktifikationen dieser drei Lepidophyten fällt eine Eigentümlichkeit auf, die sie alle drei gemeinsam besitzen: die Megasporentetraden sind im Sporangium immer so gelagert, dass die Längsachse der grossen Megaspore mit der des Sporangiums zusammenfällt. Die verkümmerten Megasporen wiederum sind in einem Winkel von 120° an die grosse angeheftet, liegen jedoch bei *Lepidostrobus Bohdanoviczii* und *Porostrobus Benholdi* an ihrer adaxialen, bei *Lepidostrobus major* dagegen an der abaxialen Seite, also an der Aussenseite des Zapfens. Bei letzterer Art ist abweichend von den zwei zuerst genannten, die grosse Megaspore an der adaxialen Seite durch den Auswuchs des Exospors an die Sporangienwand angewachsen.

Wenn wir nun diese Tatsachen berücksichtigen, wie auch den Umstand, dass diese Entwicklungsstufe des Sporangiums phylogenetisch frühzeitig erreicht war¹⁾, so liegt die Annahme nahe, dass die Sporangienentwicklung und die Megasporenreduktion bei diesen Lepidophyten auf ganz anderem Wege verlaufen sind, als wir dies heute z. B. bei den Selaginellen sehen, und die Tatsachen, die uns zu Parallelen veranlassen, müssen lediglich als Konvergenzerscheinung betrachtet werden.

Nach der Erreichung einer Entwicklungsstufe, in der aus einer Mutterzelle vier gleichgrosse Megasporen gebildet werden, kam als nächstes oder vielleicht paralleles Stadium in der phylogenetischen Entwicklungsreihe die Verkümmerng von drei Megasporen und volle Ausbildung nur einer aus der

¹⁾ Es treten doch *Triletes giganteus* und *Sporites varius* nach Zern dt im ganzen Oberkarbon, (was mit dem Auftreten des *Lepidostrobophyllum majus* Bron gn. übereinstimmt) und *Porostrobus Benholdi* Bode im Unterkarbon des Moskauer Steinkohlenbeckens auf, und ebenfalls die von B assler beschriebenen „*Cantheliophorus*“ - Arten kommen im Unter- sowie im unteren Teil des Oberkarbons vor.

Tetrade. Dies wurde vermutlich dadurch verursacht, dass eben nur eine der Tetradenzellen in der Längsachse des Sporangiums lag, während die drei Schwesterzellen gegen diese, gegen die Achse der sich entwickelnden Tetradenzelle und zueinander unter einem Winkel von 120° gestellt waren. Diejenige Schwesterzelle, welche in der Längsachse des Sporangiums liegt, nimmt die günstigste Lage ein und entwickelt sich zu einer übergrossen Megaspore, während die drei anderen nach dem Erlangen einer bestimmten Grösse verkümmern.

Für eine solche Interpretation dürfte auch die bereits erwähnte Tatsache sprechen, dass in einem Megasporangium 16 Megasporen aufgefunden wurden. Fünfzehn von ihnen besaßen die Grösse verkümmelter Megasporen, und die sechzehnte erreichte die Grösse (2.7 mm) einer fast wohlausgebildeten Megaspore. Das weist darauf hin, dass die Megasporenschwesterzellen nur die Grösse der abortiven Sporen erreichen konnten und nur eine einzige von ihnen, die eine günstigere Lage in der Längsachse des Sporangiums besass, sich zu so grossen Ausmassen entwickeln konnte.

Sigillariostrobus Czarnockii n. sp.

Die *Z a p f e n*. Das erste Exemplar von 12.5 cm Länge und 2.2 cm Breite stellt einen unvollständigen Zapfen dar, dem Stiel und Scheitel fehlen (T. VI, 40). Der Scheitel ist in dem anderen Teil des Schiefers zurückgeblieben, wurde aber auch untersucht. Der Zapfen war ursprünglich mit Sporophyllen bedeckt; nach ihrer Entfernung enthüllte sich das Innere, welches vollkommen mit dicht beieinanderliegenden Sporen ausgefüllt war, so dass ausser diesen keine anderen Bestandteile des Zapfens sichtbar waren (T. VI, 40, T. VII, 52). Wie die Zapfenachse und die Anheftungsweise der Sporophylle an sie ausgesehen haben, lässt sich nicht herausfolgern. Anhand eines Fragments aber, auf dem sich die Sporophylle verhältnismässig gut erhalten haben, konnte ich feststellen, dass sie in vertikalen Reihen angeordnet waren (T. VI, 47).

Die Sporophylle haben in ihrem oberen Teil die Gestalt eines länglichen, scharf auslaufenden Spießes, im unteren dagegen die eines Dreiecks, dessen eine Basalecke abgerundet

ist (T. V, 38, 39, T. VI, 48, Textf. 5). Die Länge des Sporophylls beträgt bis 24 mm; die grösste, stark nach unten vorgeschobene Breite dagegen bis 7 mm. Sporangien fand ich nicht vor. Glatte Sporen des Typus I. K i d s t o n füllen vollkommen

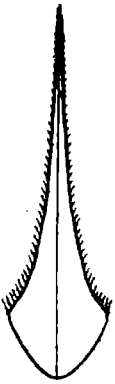


Fig. 5.
Plattgestrecktes
Sporophyll von
Sigillariostrobus
Czarnockii n. sp.

das Zapfeninnere aus. Der Durchmesser der entwickelten Megasporen beträgt gewöhnlich (0.44) 1.2—2.7 mm, am häufigsten 2.2 mm. In dem unter der Zapfenspitze gelegenen Teil werden die Megasporen sichtbar kleiner, so dass sie kaum eine Grösse von 0.44 mm erreichen, doch ist ihre Anzahl verhältnismässig klein. Ausser den normal ausgebildeten Megasporen treffen wir auch verkümmerte von dreieckiger Gestalt mit einem 35—50 μ dicken Exospor, deren Durchmesser in den Grenzen zwischen 0.4 mm bis 1.4 mm schwankt (T. VI, 46, 49). Bei den grossen, normal entwickelten Megasporen beträgt die Dicke des Exospors gewöhnlich 25—30 μ ;

in der Nähe der Y-Leisten wächst sie bis auf 40—60 μ an.

Der zweite Zapfen (T. VII, 50) bildet eine Ergänzung des oben beschriebenen, obgleich auch ihm der Scheitel fehlt. Dieses Exemplar ist 10 cm lang und ungefähr 2.5 cm breit. Der erhalten gebliebene Teil des Zapfenstiels ist 6 cm lang. Drei Zentimeter seines oberen Abschnittes sind mit ca 2 cm langen sterilen Blättern bedeckt, die ein wenig schmaler sind als die Sporophylle. Weiter unten ist der Stiel unbeblättert und mit winzigen Warzen bedeckt. An zwei Stellen ist die ca 7 mm breite Achse bemerkbar, auf der in Quirlen angeordnete Blattspurnarben sichtbar sind. Da von den Sigillarienzapfen die Sporophylle abfielen, treffen wir eine grosse Anzahl von solchen nackt liegenden Achsen auf dem Schiefer an. Die Blattspurnarben nach den Sporophyllen sind im allgemeinen genau so angeordnet wie die Blattpolster auf dem Stamm, d. h. spiralförmig in Parastichen und in vertikalen Reihen. Die dichte Anordnung der Sporophylle auf einem kleinen Raum der Zapfenachse verursacht die Bildung von fast regelmässigen Quirlen, die manchmal leicht zur Achse geneigt sind (vgl. B o d e 1928, Abb. 1, wie auch T. VII, 51). Der Abstand zwischen den Blattspurnarben im Quirl beträgt 1.5 mm, der zwi-

schen den Quirlen selbst dagegen 3—3.5 mm. In einem Quirl befinden sich 9 Blattspurnarben. Angaben über die Gestalt und die Grösse dieses Zapfens erübrigen sich, da diese mit den bereits über den ersten Zapfen gebrachten übereinstimmen. Auch hier traf ich im Zapfeninnern keine Sporangien an, da es vollkommen, ähnlich also wie beim ersten, mit lose umherliegenden Sporen ausgefüllt war (T. VII, 50).

Die Sporen *Triletes I. K i d s t o n* sind in diesem Zapfen etwas grösser als in dem vorher behandelten. Hier sind Grössenschwankungen von 2.9 mm im unteren Teil bis 0.45 mm am Scheitel zu verzeichnen. Am häufigsten trifft man Sporen von einer Grösse von 2.2—2.4 mm an.

Auf diesem Zapfen sieht man, wie die Sporophylle zur Zapfenachse angeordnet sind. Es hat den Anschein, als wären sie der Achse zugeneigt, zunächst im adaxialen Teil sanfter, später nach der Aussenseite des Zapfens zu schräg in einem Winkel von 125° (T. V, 38, T. VII, 50). Auf beiden Zapfen sind die Sporophylle schwer zu beschreiben. Sehr gut sichtbar dagegen sind sie auf zahlreichen zerfallenen Exemplaren, wo sie lose in der nächsten Umgebung des Zapfens liegen. Bei ihnen ist die scharfe Trennung in zwei Hälften, und zwar in eine adaxiale, sporangientragende und eine abaxiale, sterile Spreite (lamina) nicht zu bemerken (T. V, 39, T. VI, 48, Textf. 5). Der obere 2 cm lange Teil, der die Gestalt eines stark langgestreckten und scharf auslaufenden Spießes besitzt, verbreitert sich sehr bedeutend in seinem unteren Teil und geht in den verhältnismässig breiten, doch kurzen (0.5 cm) dreieckigen, löffelförmig eingebuchteten adaxialen Teil des Sporophylls über. An der Übergangsstelle vom oberen zum unteren Teil entstehen an den Rändern des Sporophylls zwei Ecken (Textf. 5). Die Sporophyllspreite weist sowohl an der oberen wie auch an der unteren Seite eine feine Behaarung auf, die längs des Nervs an der unteren Sporophyllseite etwas stärker ist. Die Ränder des oberen Teils sind mit Fransen (Wimpern) verziert. Diese sind an den Ecken der Spreite am stärksten entwickelt und erreichen hier die Grösse von 0.4 mm; nach oben zu werden sie immer kleiner (Textf. 5). Der adaxiale Teil hat glatte Ränder. Auf vielen von der unteren Seite aus betrachteten Sporophyllen stellte ich im unteren Teile eine Ausbuchtung und an dem Ansatzrand des Spo-

rophylls einige Ritze fest, die infolge Pressung durch Zerreißen des löffelförmigen unteren Teils des Sporophylls entstanden sind. In diesem löffelförmigen Teil dürfte sich das Sporangium befunden haben. Die lose liegenden Sporophylle zeigen keine Spur von einer Verwachsung mit dem Sporangium, was davon zeugen dürfte, dass die Sporangien an die Achse festgewachsen waren, und zwar in den Blattachsen unmittelbar am Zapfenstengel; wie es heute bei den Selaginellen der Fall ist.

Die S p o r a n g i e n. Im Innern der beiden Zapfen fand ich in grosser Anzahl Sporen, die teils noch in Tetraden, teils lose lagen; letztere waren infolge Pressung des Zapfens durcheinandergeschoben. Doch traf ich auf keine Sporangien. Während der Untersuchungen der zahlreichen Zapfenfragmente, die ich ausser den beiden beschriebenen Exemplaren fand, gelang es mir in zwei Fällen Sporen, die noch in einem Sporangium eingeschlossen waren, anzutreffen. Die Sporangien sind eiförmig, 4—7 mm lang und 2—4.5 mm breit. Sie lassen sich leicht samt den Sporen isolieren (T. VI, F. 45). Sie enthalten 12 Sporen, die sich unter der Sporangiumwand sehr stark abheben. Die Sporen haben während ihrer Reifezeit infolge ihres Wachstums das Sporangium gesprengt; man trifft sie im Innern reifer Zapfen bereits losgelöst und zum Aussäen bereit an.

Die S p o r e n. Im Innern der Zapfen wie auch in Tausenden von im Schiefer lose liegenden Exemplaren, fand ich Sporen *Triletes I. K i d s t o n*. Es sind glatte Sporen (Gruppe: *Laevigati*), die eine glänzende Oberfläche und sehr gut ausgebildete Tetradenmarken besitzen (T. VI, 41, 42, 43, T. VII, 52, 53, 54). Letztere werden von den hervortretenden Y-Leisten und Bogenleisten begrenzt. Die Y-Leisten, an denen entlang die Sporen während der Keimung aufplatzen, ragen 10—15 μ , in der Mitte aber 20 μ hervor. Das Exospor hat im wesentlichen dieselbe Dicke, die 20—30 μ beträgt, inmitten der Y-Leisten wächst sie bis auf 60 μ an. Hier heben sich in jedem Winkel drei oder vier Falten ab, die strahlenförmig von der Mitte ausgehen und 150—200 μ lang sind. Dies ist jedoch keine ständig auftretende Eigenschaft. Man trifft viele völlig glatte Sporen an. Diese Falten sind wahrscheinlich infolge Pressung entstanden, da hier das Exospor dicker ist und nicht

so leicht der Zusammenpressung unterlag. Das Exospor einiger Sporen zeigt eine zellenähnliche Struktur (T. VI, 44). Bei diesen Sporen ist diese Struktur entweder durch Abdruck der die Sporangienwand bildenden Zellen infolge Pressung hervorgerufen, oder aber die Sporangienwand ist noch an das Exospor festgeklebt. (Alle untersuchten Exemplare gewann ich nicht mit Hilfe der Mazeration sondern auf mechanischem Wege). Die Grösse der aus dem Schiefer ausgeschlemmten Sporen schwankt in den überaus zahlreichen Exemplaren zwischen 0.44—2.7 mm (aus der „Artur“-Grube) und 1.2—3.0 mm (aus der „Aleksander“-Grube). Die grössten Sporen liegen im Zapfeninnern in den unteren Teilen der Zapfen, der Spitze zu werden sie allmählich kleiner, bis sie in den Scheitelteilen kaum mehr die Grösse von 0.44 mm erreichen. Diese Grössenabstufungen ermöglichen uns die Aufstellung einer Reihe, die die Sporen in allen Grössen von der kleinsten bis zur grössten enthält (T. VII, 54). Ausser den normal entwickelten Sporen fand ich im Innern der beiden Zapfen verkümmerte, die ganz deutlich die Gestalt eines Dreiecks besaßen (T. VI, 46 49, T. VII, 53). Der Verkümmernng unterlagen eine, zwei oder drei Sporen in einer Tetrade, doch fand ich ganze Tetraden in verkümmertem Zustande an. (T. VI, 49, T. VII, 53). Die Grösse der verkümmerten Sporen schwankt zwischen 0.4—1.4 mm. Sie besitzen ein dickeres Exospor als die normal entwickelten Sporen und dieses erreicht eine Dicke bis 50 μ . Sowohl die Y-Leisten wie auch die Bogenleisten sind deutlich wahrnehmbar, da sie stark hervortreten. Die Oberfläche des Exospors ist oft stark gefaltet (T. VI, 46, 49). Die verkümmerten Sporen unterscheiden sich schon allein durch ihre Farbe von den normal ausgebildeten. Während nämlich im ersten Zapfen letztere braun, im zweiten schwarzbraun sind, weisen erstere immer eine schwarze Farbe auf. Die Farbe des Exospors ist für die gegebene Art nicht massgebend und hängt von der Inkohlungsstufe und bei der Mazeration teilweise vom Einwirkungsgrad der Reagenzien ab.

Die B e m e r k u n g e n. Beide oben beschriebene Zapfen von *Sigillariostrobus Czarnockii* m. enthalten lediglich Megasporen. Mikrosporen traf ich in keinem der von mir gefundenen (auch fragmentarischen) Exemplare an. Auf Grund der verhältnismässig bedeutenden Länge und des kleinen

Durchmessers der beschriebenen Zapfen könnte man folgern, dass man es mit weiblichen, d. h. nur Megasporen enthaltenden Zapfen zu tun hat und die männlichen, d. h. Mikrosporen bildenden sich als besondere Sprosssteile oder sogar auf anderen Individuen gebildet haben.

Die Sporen und ihre charakteristischen Eigenschaften beschrieb Kidston (Bennie and Kidston 1886) unter dem Namen *Triletes I.* Die von ihm angegebenen Grössen sind bedeutend kleiner, denn nur 1.65 mm. Einige neue Ergänzungen brachte Zern dt (1930). Zeiller (1884) beschrieb einige Sigillarienzapfen, von denen zwei, und zwar *Sigillariostrobus Tieghemi* und *S. strictus* Megasporen mit glattem Exospor enthielten. Bei *Sigillariostrobus Tieghemi* erreichen die Megasporen eine Grösse von 2 mm, bei *S. strictus* ist ihr Durchmesser nur 1—1.2 mm breit. Sowohl was den Bau des Zapfens, wie auch die Gestalt der Sporophylle betrifft, unterscheiden sich die beiden Arten stark von *Sigillariostrobus Czarnockii*. *Sigillariostrobus Tieghemi* besitzt auf dem Zapfenstiel typische Sigillarienblattpolster, was ich bei *Sigillariostrobus Czarnockii* nicht bemerkt habe. Die Sporophylle des *S. Tieghemi*, deren basaler Teil von dreieckiger Gestalt mit gradlinigem Rand von dem oberen kantenförmig abgegrenzt ist, sind eher dem *Lepidostrobus*-Typus ähnlich. Ihr oberer Teil ist nicht mit Fransen verziert (Zeiller 1884, T. 11, F. 4 u. 4 a).

Auch die von Zeiller (1884) beschriebenen Zapfen von *Sigillariostrobus strictus* sind von völlig anderer Gestalt als bei *S. Czarnockii*.

Die anderen Sigillariostroben Zeillers (1884), und zwar *S. Souichi*, *S. nobilis* und *S. Goldenbergi* enthalten Megasporen mit warzen- oder stachelförmigem Exospor und kommen daher beim Vergleich mit *S. Czarnockii* nicht in Betracht.

Kidston beschreibt (1898) gut erhaltene Zapfen von *Sigillariostrobus rhombibractiatus* und *S. ciliatus*. *Sigillariostrobus Czarnockii* ist ihnen, was den Bau des Zapfens und die Gestalt der Sporophylle betrifft, ziemlich ähnlich, ihre Sporen dagegen haben ein warzenförmiges Exospor. Bei *Sigillariostrobus ciliatus* treten nach Kidston Sporangien auf, die einen Hohlraum im basalen Teil des Sporophylls

(er vergleicht sie mit *Isoëtes*) einnehmen. Es ist mir gelungen bei *Sigillariostrobus Czarnockii* Sporangien herauszupräparieren und ich konnte feststellen, dass sie achselständig der Zapfenachse angewachsen sind, so dass sie eher heutigen Selaginellen ähneln. Nur die Aussaatweise der Sporen durch Zerfall der Sporangienwand scheint dem *Isoëtes* ähnlich zu sein. Dieselbe achselständige Anheftungsweise des Sporangiums im Zapfen bemerkte ich auch bei denjenigen Sigillariostroben, die mit Warzen bedeckte Sporen besitzen und die ich noch in Bearbeitung habe.

B o d e (1928) beschrieb einen Zapfen von *Sigillariostrobus Gothani*, der, was die Morphologie der Achse und Sporophylle anbetrifft, an den Zapfen *Sigillariostrobus Czarnockii* erinnert. Die von ihm beschriebenen Sporophylle weisen nur im unteren Teil eine Fransung auf. Auf jedem Sporophyll ruhen nach ihm anscheinend nur drei nackte Megasporen, was wenig wahrscheinlich ist, da man eine ständige, regelmässige Verkümmern der vierten Spore in der Tetrade annehmen müsste. **B o d e** gibt uns keine Charakteristik der Sporen, was für die Bestimmung der Art geradezu unentbehrlich ist.

Für die Unterscheidung der Sigillariostroben von den Lepidostroben scheint die Tendenz der Sporophylle sich in Quirlen anzuordnen die charakteristische Eigenschaft der Sigillarien zu sein, obgleich manchmal die Quirle nicht ganz senkrecht im Verhältnis zur Achse verlaufen. Auch bei anderen Sigillarien-Zapfen, mit denen ich mich augenblicklich beschäftige, lässt sich dies feststellen.

Sehr interessant stellt sich die Entwicklungsweise der Sporangien dar. Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass die Sporangien nicht an die Sporophylle angeheftet waren, da das Sporophyll in diesem Falle irgendeine Spur einer Anheftung aufweisen würde, sondern dass sie achselständig angewachsen waren, so wie es heute bei den Selaginellen der Fall ist. Die Sporen haben während der Reife die Sporangien gesprengt, so dass man sie in den reifen Zapfen in ihrem Innern lose liegend antrifft.

Es wäre zu betonen, dass sowohl bei den von **Z e i l l e r** (1884) und **K i d s t o n** (1898) beschriebenen Zapfen wie auch bei *Sigillariostrobus Czarnockii* die Blattspurnarben auf der

Zapfenachse stets zu neun in fast regulär verlaufenden Quirlen angeordnet sind. Wäre dies vielleicht ein für die bisher bekannten Sigillariostroben charakteristisches Merkmal? Wie bekannt, ist nach Zeiller der lange, charakteristische Zapfenstiel, mittels welchen der Zapfen dem Stamm angewachsen ist, das unterscheidende Kennzeichen der Sigillariostroben.

ZUSAMMENFASSUNG.

1) In den Sporophyllständen von *Lepidostrobis major* Brongn. fand ich in den Sporangien am häufigsten nur vier Megasporen, von welchen drei stets verkümmerten, eine aber, die seinerzeit unter dem Namen *Triletes giganteus* von Zern dt (1930, 1934) beschrieben wurde, eine ausserordentliche Grösse erreichte. Die verkümmerten sind der Megaspore an ihrer abaxialen Seite angewachsen. Die grosse Megaspore ist mit Hilfe des Exosporauswuchses an die adaxiale Sporangienwand angeheftet. Die Megaspore keimte im Sporangiuminnern (noch auf den Sporophyten?).

Somit wurde ein neues Verbindungsglied in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der Lepidophyten, und zwar zwischen den *Lepidodendrales* und *Lepidospermae* entdeckt.

2) In den Sporophyllständen von *Lepidostrobis Bohdanowiczii* m. befanden sich im Sporangium ebenfalls immer nur vier Megasporen, von denen drei, die als *Triletes* Typus 30 von Zern dt (1931, u. a.) beschrieben wurden, verkümmerten; die vierte unter dem Namen *Sporites varius* von Wicher (1934) beschriebene war übergross entwickelt. Doch war die letztere an die Sporangienwand nicht angeheftet, sondern lag frei im Sporangiuminnern. Die drei verkümmerten Megasporen waren der grossen Megaspore an ihrem adaxialen Pol angewachsen. *Lepidostrobis Bohdanowiczii* m., wie auch *Porostrobis Benholdi* Bode, stellen eine hohe Entwicklungsstufe der Heterosporie bei den Pteridophyten dar, bei welcher die ständige Reduktion der Megasporen im Sporangium bis auf eine einzige, die sich voll entwickelt, auftritt, während die übrigen drei Megasporen der Tetrade stets verkümmern. Diese Entwicklungsstufe wurde schon im Unterkarbon erreicht.

3) Bei *Sigillariostrobus Czarnockii* m. wurden Megasporen in den Zapfen gefunden. Alle vier Megasporen jeder Tetrade wurden voll entwickelt. Die Sporangien sind in den Zapfen meistens nicht mehr vorhanden. Es ist nur gelungen auf zwei lose liegenden Zapfenfragmenten Sporangien zu finden. Jedes Sporangium enthält 12 Megasporen. Die Sporangien unterlagen während des Heranreifens der Sporen der Vernichtung. Die Megasporen gehören dem *Triletes I. K i d s t o n* und zeigen innerhalb des Zapfens erhebliche Schwankungen ihrer Grösse. Die grössten treten im unteren Teil, die kleinsten dagegen im Scheitelteil des Zapfens auf. Man trifft auch die Abortiverscheinungen, wobei eine, zwei, drei oder sogar alle vier Megasporen der Tetrade der Verkümmierung unterlagen. Die Sporangien waren achselständig der Zapfenachse angewachsen.

Das Material habe ich in der naturhistorischen Abteilung des Schlesischen Museums zur Untersuchung vorbereitet. Die Bearbeitung des Materials wurde im Institut für Anatomie u. Zytologie der Pflanzen der Jagellonischen Universität in Kraków unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. Kazimierz P i e c h, dem ich für vielfache Unterstützung zum wärmsten Dank verpflichtet bin, ausgeführt. Dem Leiter der naturhistorischen Abteilung des Schlesischen Museums, Herrn Dr. Wiktor N e c h a y schulde ich grossen Dank für liebenswürdige Erleichterungen bei der Arbeit. Herrn Dr. Jerzy L i l p o p danke ich dafür, dass ich seine wertvolle Büchersammlung benutzen durfte.

Institut für Anatomie und Zytologie der Pflanzen der Jagellonischen Universität in Kraków.

Die Arbeit wurde im Juli 1936 abgeschlossen.

T a f e l II.

Lepidostrobos major B r o n g n.

- Fig. 1. Junger Zapfen. Nat. Gr.
Fig. 2. Ein Teil desselben Zapfens $2\frac{1}{2}$ -mal vergrössert. *A* — Zapfenachse
Mg — Megasporen *Triletes giganteus* Z e r n d t, *Mgv* — verküm-
merte Megasporen.
Fig. 3. Ein anderer Zapfen, der quer zusammengepresst wurde. Etwas
verkleinert.
Fig. 4. Sporophylle mit von der Seite eingedrückten Sporangien. *A* — Za-
pfenachse, *Spr* — Sporangium, *P* — Pedikulus, *L* — Sporophyll-
spreite (lamina). Nat. Gr.
Fig. 5. Sporophyll (*Lepidostrobophyllum majus* B r o n g n.) von der
Seite zusammengepresst. *L* — Sporophyllspreite, *Spr* — Sporan-
gium. Nat. Gr.
Fig. 6. Junges Sporophyll (*Lepidostrobophyllum majus* B r o n g n.)
von oben gesehen. *L* — Lamina, *P* — Pedikulus, der in das Spo-
rangium — *Spr* von unten eingedrückt wurde. *Mgv* — verküm-
merte Megasporen. Vergr. $1.5 \times$.
Fig. 7. Aus den Sporangien herausmazerierte Megasporen *Triletes gi-*
ganteus Z e r n d t. Nat. Gr.
Fig. 8. Eine verkümmerte grosse Megaspore *Triletes giganteus* mit stark
entwickeltem Ansatzauswuchs des Exospors. Nat. Gr.
Fig. 9. Megaspore *Triletes giganteus* Z e r n d t (vorderer, abaxialer
Teil und hinterer, adaxialer Teil), *trm* — Tetrademärke. Vergr.
 $15 \times$.
Fig. 10. Megasporentetrade von *Triletes giganteus* Z e r n d t. *Mg* —
grosse Megaspore, *Mgv* — drei verkümmerte Megasporen, *B* —
Auswuchs des Exospors, *St* — Stiel des Auswuchses. Vergr. $8 \times$.

T a f e l III.

Lepidostrobos major B r o n g n.

- Fig. 11. Verkümmerte Megasporen. Vergr. $25 \times$.
Fig. 12. Adaxialer Teil einer Megaspore *Triletes giganteus* mit den Re-
sten der Sporangienwand, welche eine Zellstruktur aufweist, be-
deckt; von dem Auswuchs des Ansatzes blieb nur der Stiel übrig.
Vergr. $15 \times$.

Lepidostrobos Bohdanomiczii n. sp.

- Fig. 13. Zapfen etwas von unten eingedrückt. Nat. Gr.
Fig. 14. Ein Teil desselben Zapfens zweimal vergrössert. *Mg* — grosse Me-
gaspore (*Sporites varius* W i c h e r), *Mgv* — verkümmerte Mega-
sporen (*Triletes Typus 30* Z e r n d t).
Fig. 15. Verkümmerte Megasporen (*Triletes Typus 30* Z e r n d t). Ver-
gröss. $15 \times$.
Fig. 16. Mikrosporen. Vergr. $550 \times$.
Fig. 17. Grosse Megasporen (*Sporites varius* W i c h e r) in verschiedenen
Entwicklungsstadien. Nat. Gr.

- Fig. 18. Plattgestrecktes Sporophyll, von unten gesehen, mit noch anhaftendem Sporangium, *L* — Lamina, *P* — Pedikulus, *Spr* — Sporangium. Man sieht auch die Umrisse der grossen Megaspore, die in dem Sporangium eingeschlossen ist. Vergr. 1.5 ×.
- Fig. 19. Plattgestrecktes Sporophyll ohne Sporangium. *P* — spießförmiger Pedikulus, *L* — Sporophyllspreite (lamina). Nat. Gr.
- Fig. 20. Pedikularer Teil eines Sporophylls. *P* — Pedikulus, *Spr* — Sporangium, dessen Zellstruktur wahrnehmbar ist. Vergr. 2¹/₂ ×.
- Fig. 21. Megasporangien von der Seite zusammengepresst. Vergr. 1¹/₂ ×.
- Fig. 22. Pedikularer Teil des Sporophylls mit dem Sporangium, in dem sich diejenige Megasporentetrade befindet, die nachträglich isoliert wurde und die auf der Fig. 34 — links dargestellt ist. Vergr. 2¹/₂ ×.

T a f e l IV.

Lepidostrobis major B r o n g n.

- Fig. 23 u. 24. Struktur des Exospors von *Triletes giganteus* Z e r n d t
Fig. 23 — adaxialer Teil, Fig. 24 — abaxialer Teil (zugleich Restteil) derselben Makrospore. Vergr. 60 ×.
- Fig. 23a. Ein Ausschnitt aus Fig. 23 100-mal vergrössert.
- Fig. 24a. Ein Ausschnitt aus Fig. 24 100-mal vergrössert.
- Fig. 25. Mikroskopische Struktur des Exospors der grossen Megaspore „*Sporites varius*“. Vergr. 60 ×.
- Fig. 26. Zellstruktur der Sporangiumwand. Vergr. 40 ×.
- Fig. 27. Prothalliumgewebe der im Innern des Sporangiums gekeimten Megaspore *Triletes giganteus* Z e r n d t. Vergr. 15 ×.
- Fig. 28. Ein Teil des Prothalliumgewebes 90-mal vergrössert.

T a f e l V.

Lepidostrobis major B r o n g n.

- Fig. 29. Megasporangium. *Mg* — die grosse Megaspore *Triletes giganteus* Z e r n d t, *B* — der Auswuchs des Exospors an die adaxiale Sporangiumwand angeheftet, *St* — Stiel des Auswuchses, *Mgv* — abortive Megasporen, *P* — Pedikulus, *A* — Achse. Vergr. 3 ×.
- Fig. 30. Rekonstruktion eines Sporophylls mit dem Sporangium. *P* — Pedikulus, *L* — Sporophyllspreite (lamina), *W* — unterer Auswuchs des Sporophylls, *A* — Achse, *Spr* — Sporangium, *Mg* — vollentwickelte Megaspore *Triletes giganteus* Z e r n d t, *Mgv* — verkümmerte drei Megasporen, *B* — Auswuchs des Exospors, *St* — Stiel des Ansatzes. Vergr. 3 ×.
- Fig. 31. Anormal entwickeltes Sporangium — *Spr*, das 16 verkümmerte Megasporen enthält. *P* — Pedikulus. *A* — Zapfenachse. Vergrößerung 3 ×.
- Fig. 31a. Dasselbe Sporangium, schematisch gezeichnet. *A* — Zapfenachse, *Spr* — Sporangium, *Mg* — grosse Megaspore, die aber nicht vollkommen entwickelt ist, *Mgv* — 15 verkümmerte Megasporen, *tr* — eine Tetrade von verkümmerten Megasporen. Vergr. 3 ×.

- Fig. 52. Megasporentetraden von *Triletes giganteus* Z e r n d t. *Mg* — ein Teil der grossen Megaspore. *Mgv* — drei verkümmerte Megasporen. Vergr. 15 ×.
- Fig. 53. Schematischer Längsschnitt durch einen Teil des Zapfens. Nat. Grösse.

Lepidostrobus Bohdanowiczii n. sp.

- Fig. 54. Megasporentetraden von *Sporites varius* W i c h e r. *Mg* — grosse Megaspore, *P* — pedikularer Teil des Sporophylls, *Mgv* — drei verkümmerte Megasporen. Vergr. 4 ×.
- Fig. 55. Rekonstruktion eines Sporophylls mit dem Sporangium. *A* — Achse, *P* — Pedikulus, *L* — Spreite (lamina), *W* — Sporophyllwulst, *Spr* — Sporangium, *Mg* — vollentwickelte Megaspore, *Mgv* verkümmerte Megasporen. Vergr. 3 ×.
- Fig. 56. Grosse, vollentwickelte Megaspore „*Sporites varius*“ W i c h e r mit dreilappigem spongiösem Auswuchs am Pol, an Stelle von Y-Leisten. Vergr. 15 ×.
- Fig. 57. Megasporentetrade (*Sporites varius* W i c h e r und *Triletes Typus 50* Z e r n d t). Vergr. 15 ×.

Sigillariostrobus Czarnockii n. sp.

- Fig. 58. Rekonstruktion eines löffelförmigen Sporophylls — *Sp*, der noch an die Zapfenachse — *A* angewachsen ist, *Spr* — achselständiges Sporangium, *Bln* — Blattspurnarben nach den Sporophyllen.
- Fig. 59. Sporophylle mit langgestrecktem, spiessförmigen oberem Teil.

T a f e l VI.

Sigillariostrobus Czarnockii n. sp.

- Fig. 40. Zapfen mit Megasporen *Triletes I.* K i d s t o n vollgestopft. Natürl. Grösse.
- Fig. 41. Megaspore *Triletes I.* K i d s t o n, die den Y-Leisten entlang aufplatzte. Vergr. 25 ×.
- Fig. 42. Megasporen aus dem Scheitel des Zapfens. Vergr. 25 ×.
- Fig. 43. Megaspore, die vier Tetradenleisten besitzt. Vergr. 25 ×.
- Fig. 44. Megaspore mit der, auf der Oberfläche des Exospors hervortretenden Zellstruktur des Sporangiums. Vergr. 25 ×.
- Fig. 45. Megasporangien, welche Megasporen *Triletes I.* K i d s t o n zu zwölf einschliessen. Vergr. 3,5 ×.
- Fig. 46. Verkümmerte Megasporen. Eine von ihnen besitzt vier Tetradenleisten. Vergr. 25 ×.
- Fig. 47. Zapfenfragment, das mit verhältnismässig gut erhaltenen Sporophyllen bedeckt ist. Man sieht, dass die Sporophylle in vertikalen Reihen angeordnet sind. Nat. Grösse.
- Fig. 48. Plattgedrückte Sporophylle. Nat. Grösse.
- Fig. 49. Tetrade von vier verkümmerten Megasporen — isoliert. Vergrößerung 25 ×.

T a f e l VII.

Sigillariostrobus Czarnockii n. sp.

- Fig. 50. Ein anderer Zapfen derselben Art mit oberem Teil des Zapfenstiels — *St*, der oben mit sterilen Blättern — *Br* bedeckt ist. Nat. Grösse.
- Fig. 51. Teil einer Zapfenachse. *Bln* — Blattspurnarben nach den Sporophyllen.
- Fig. 52. Ein Teil des ersten Zapfens (Fig. 40) 4.5-mal vergrössert. *Mgv* — verkümmerte Megasporen.
- Fig. 53. Eine Tetrade, deren alle vier Megasporen — *Mgv* (I, II, III und IV) verkümmert sind und die zwischen den normal entwickelten Megasporetetraden im Innern des Zapfens (Fig. 40) liegt. Vergröss. 25 ×.
- Fig. 54. Megasporen in einer Reihe von den grössten (2.7 mm Durchmesser), bis zu den kleinsten (0.44 mm Durchmesser), zusammengestellt. Vergr. 4 ×.

LITERATURVERZEICHNIS.

- A r b e r, E. A. N. 1922/24. Critical Studies of Coal-Measure Plant-Impressions. A Revision of the British Upper Carboniferous Species of the Genus *Lepidostrobus* Brongn. Preserved as Incrustations. Journ. Linn. Soc. Bot. 46.
- B a s s l e r H. 1919. A Sporangiphoric Lepidophyte from the Carboniferous. Bot. Gaz. 68.
- B e n n i e J. and K i d s t o n R. 1886. On the Occurrence of Spores in the Carboniferous Formation of Scotland. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh 9. Sess. 115.
- B o d e H., 1928. Ein neuer Sigillarienzapfen: *Sigillariostrobus Gothani* n. sp. Jahrb. Preuss. G. L. A. 49.
- B o w e r F. O. 1893. On the Structure of the Axis of *Lepidostrobus Brownii* Schimper. Ann. Bot. 7.
- B r o n g n i a r t A. 1837. Histoire des Végétaux Fossiles. T. II. Lycopodiacées.
- C a m p o s J. D. 1925. A New Specimen of *Lepidostrobus foliaceus*. Bot. Gaz. 79.
- C o u l t e r J. M.—L a n d W. J. G. 1921. A Homosporus American *Lepidostrobus*. Bot. Gaz. 72.
- F r e y—W y s s l i n g A. 1935. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.
- G o e b e l K. 1915. Organographie der Pflanzen, T. II. Spezielle Organographie.
- G ü r i c h G. 1923. Leitfossilien. Lief. 3. Karbon. Pflanzen von W. Gothan.
- H a n n i g E. 1911. Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, 103. H. 4.

- H a r t u n g W. 1933. Die Sporenverhältnisse der Calamariaceen. Arb. Inst. Paläob. G. L. A. 3, H. 1.
- H i r m e r M. 1925. Zur Kenntnis der Organstellung und der Zahlenverhältnisse in der Gattung *Calamostachys* S c h i m p e r. Flora 118—119.
- H i r m e r M. 1927. Handbuch der Paläobotanik I. Bd.
- H i r m e r M. 1931. Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. Planta 14. H. 1.
- I b r a h i m A. 1933. Sporenformen des Aegirhorizonts des Ruhr-Reviers. Diss. Techn. Hochschule. Berlin.
- K a i n r a d l E. 1912. Über ein Makrosporangium mit mehreren Sporentetraden von *Selaginella helvetica* und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Makrosporangien unserer einheimischen Selaginellen. Sitzber. Akad. der Wiss. in Wien. 121. Abt. 1.
- K i d s t o n R. 1896. Fossil Flora of the Yorkshire Coal Field. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. 39, Part. 1.
- K o w a l e w s k a - M a ś l a n k i e w i c z o w a Z. 1932. Megaspory z pokładu Elżbieta (warstwy Łaziskie) w Sierszy. Acta Soc. Bot. Pol. 9.
- K r ä u s e l R. 1929. Die paläobotanischen Untersuchungsmethoden.
- L y o n F. M. 1901. A Study of the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella apus* and *Selaginella rupestris*. Bot. Gaz. 32.
- M i t c h e l l G. 1910. Contribution towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella* S p r. Part. V. The Strobilus. Ann. Bot. 24.
- N ě m e j c F. 1931. A Study on the Systematical Position of the Fructification called *Sporangioctrobis* B o d e. Bull. Acad. d. Sc. de Bohême.
- N o w a k J. und Z e r n d t J. 1936. Zur Tektonik des östlichen Teiles des Polnischen Steinkohlenbeckens. Bull. Acad. Pol. d. Sc. et d. Lettres, Cl. math.-nat., Sér. A. 1936.
- P o t o n i é H. 1921. Lehrbuch der Paläobotanik, II. Aufl. von G o t h a n W.
- P o t o n i é R.—L o o s e Fr.—W i c h e r C. 1934. Zur Mikrobotanik der Kohlen und ihrer Verwandten. Arb. Inst. Paläob. G. L. A. 4.
- R e n a u l t B. 1893—99. Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac.
- S c h w e n d e n e r S. 1878. Mechanische Theorie der Blattstellungen.
- S e c k t H. 1901. Mechanische Theorie der Blattstellungen. Naturwiss. Wochenschr. B. 16. Nr. 27.
- S e i t z und G o t h a n. 1928. Paläontologisches Praktikum.
- S t a c h E. u. Z e r n d t J. 1931. Die Sporen in den Flamm-Gasflamm- und Gaskohlen des Ruhrkarbons. „Glückauf“. 35.
- W e t t s t e i n R. 1933. Handbuch der systematischen Botanik, 1.
- W h i t e D. 1899. Fossil Flora of the Lower Coal Measures of Missouri. Monogr. U. S. Geol. Survey 37.
- W i c h e r C. A. 1934. Über die Aborterscheinungen bei fossilen Sporen und ihre phylogenetische Bedeutung. Arb. Inst. Paläob. G. L. A. 5.
- Z e i l l e r M. R. 1884. Cones de fructification des Sigillaires. Ann. des Sc. Nat., Bot. Sér. VI. T. 19.

- Z e r n d t J. 1930. Petrograficzne badania węgla z pokładu „Izabella“ w Trzebini. Przegląd Górn.-Hutn. 1930.
- Z e r n d t J. 1930. Megaspory z pokładu Izabella (warstwy Łaziskie) w Trzebini. Rocznik Pol. Tow. Geol. T. 6. 1929.
- Z e r n d t J. 1930. Megasporen aus einem Flöz in Libiąż (Stephanien). Bull. Acad. Pol. Sc. et Ltrrs. Sér. B. I. 1930.
- Z e r n d t J. 1930. *Triletes giganteus* n. sp. eine riesige Megaspore aus dem Karbon. Bull. Acad. Pol. Sc. et Ltrrs. Sér. B. I. 1930.
- Z e r n d t J. 1931. Megasporen als Leitfossilien des produktiven Karbons. Bull. Acad. Pol. Sc. et Ltrrs. Sér. A.
- Z e r n d t J. 1932. Megasporen aus dem Zwickauer und Lugau-Oelsnitzer Karbon. Jahrb. für Berg- u. Hüttenwesen in Sachsen.
- Z e r n d t J. 1932. Über das Alter einiger karpatischen Kohlengerölle auf Grund von Megasporenstudien. Bull. Acad. Pol. Sc. et Ltrrs. Sér. A. 1932.
- Z e r n d t J. 1934. Les Mégaspores du Bassin Houiller Polonais. I-re Partie. Acad. Pol., Comité des Public. Silésiennes, Trav. géol. Nr. 1.
- Z i m m e r m a n n W. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen.

S t r e s z c z e n i e.

W pracy niniejszej podaję opis szyszek trzech gatunków lepidofytów karbońskich, a mianowicie: *Lepidostrobus major* B r o n g n., *Lepidostrobus Bohdanowiczii* n. sp. i *Sigillariostrobus Czarnockii* n. sp. zawierających największe znane dotąd zarodniki: *Triletes giganteus* Z e r n d t, *Sporites varius* W i c h e r i i *Triletes* I. K i d s t o n. Szyszki lepidofytów spotyka się na ogół w karbonie produktywnym dość pospolicie, rzadko jednak natrafia się na okazy zawierające zarodniki. Dojrzałe bowiem szyszki ulegały szybko rozpadowi, tak że zazwyczaj spotyka się osobno osi szyszek, osobno zaś sporofyle i zarodniki. Szyszki młode albo zarodników nie zawierają, albo też zarodniki z powodu słabo jeszcze rozwiniętego egzosporu uległy całkowicie owęgleniu i nie dadzą się wyodrębnić, a tym samym stwierdzić. Przy badaniu znalezionych szyszek stosowałem w pierwszym rzędzie preparowanie, aby móc poznać ich budowę bez użycia niszczących cenny materiał odczynników chemicznych. W wielu wypadkach udało mi się dzięki preparowaniu poznać szczegóły budowy, które przy maceracji znanymi metodami musiałyby ulec zniszczeniu. Przy maceracji poszczególnych fragmentów stosowałem metodę S c h u l z e g o. Posługiwałem się nią jednak

z największą ostrożnością i głównie w celu wyjaśnienia i uzyskania większej przezroczystości preparatów. Przy sporządzaniu preparatów używałem żelatyny rozpuszczonej w glicerynie, na sucho zaś konserwowałem wymacerowany materiał, głównie megaspory, przez zanurzenie go w roztworze parafiny w ksylolu.

Lepidostrobus major B r o n g n. Szyszka ta posiada na osi spiralnie ustawione sporofyle, znane od dawna pod nazwą *Lepidophyllum majus* B r o n g n. Sporofyle te cechują się znaczną wielkością (do 11cm długości) i są wybitnie zróżnicowane na dwie części: zarodnionośną (*pediculus*) i blaszkę płoną (*lamina*). Część pedikularna ustawiona jest do osi pod kątem prostym, blaszka zaś zagina się prawie prostopadle ku szczytowi szyszki. Blaszka jest zwykle około pięć razy dłuższa niż pedikulus. Powierzchnia blaszki pokryta jest delikatnymi włoskami, brzegi zaś ozdobione ma frędzelkami. Na części zarodnionośnej, przyczepione do niej wąskim paskiem, spoczywają wydłużone workowate zarodnie, zawierające normalnie tylko jedną tetradę megaspor, z których jedna ułożona wzdłuż osi zarodni rozwinięta jest do ogromnych rozmiarów, do 11.5 mm długości i 5.1 mm wysokości (w spłaszczeniu), trzy zaś pozostałe są zronione, kształtu okrągłego i osiągają zaledwie 0.4—0.6 mm średnicy. Megaspory te zostały opisane przez Z e r n d t a (1930) pod nazwą *Triletes giganteus*. Megaspory zronione leżą w zarodni po stronie zewnętrznej (abaksjalnej) szyszki, przy dojrzewaniu zaś dużej megaspory zwykle od niej odpadały i spotyka się je zwykle, leżące luźno w zarodni. Megaspory duże posiadają w części tylnej (przyosiowej) wyrost błony egzospory ze stylikowatym zgrubieniem. Wyrostem tym przyczepia się megaspory duża do przyosiowej ściany zarodni. Megaspory duża *Triletes giganteus* Z e r n d t kielkowała wewnątrz zarodni, co wielokrotnie udało mi się stwierdzić, i to prawdopodobnie jeszcze na sporofycie, jeśli weźmiemy pod uwagę doskonały zwykle stan zachowania sporofyli i zarodni je zawierających. U *Lepidostrobus major* B r o n g n. mielibyśmy więc do czynienia ze stadium przejściowym od rodzajów i gatunków rodniowców o megasporach luźno leżących w zarodni do form, u których megaspory złączone są fizjologicznie ze sporofylem. Byłby

to w rozwoju filogenetycznym człon pośredni od lepidodendronów do lepidospermów (*Lepidocarpon Lomaxi* S c o t t).

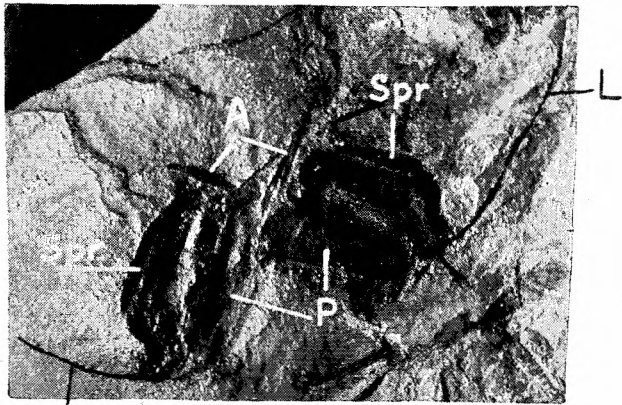
Lepidostrobos Bohdanowiczii n. sp. Na osi szyszki ustawione są spiralnie, podobnie jak u *L. major* B r o n g n., sporofyle długości do 3 cm, a szerokości do 11 mm. Sporofyle różnicowane są również na część pedikularną i blaszkę płoną (*lamina*), przy czym obie części są sobie równe. Sporofyle należą więc do grupy *Eulepidostrobos* według podziału A r b e r a (1922). Do części pedikularnej sporofyli ustawionych pod kątem prostym do osi szyszki, przyrastają wąskim pasem workowate wydłużone zarodnie, zawierające podobnie jak u *L. major* B r o n g n. tylko cztery megaspory, z których jedna, ustawiona wzdłuż osi zarodni, osiąga, tak jak u *L. major* B r o n g n. ogromną wielkość do 11.5 mm, trzy zaś zronione, złączone z dużą w tetradę, są kształtu okrągło-trójkątnego i osiągają wym. 0.85—1.4 mm. Duża megaspora leży jednak w zarodni luźno, trzy zaś zronione przyczepione są do dużej po stronie przyosiowej zarodni, a więc przeciwnie niż u *L. major* B r o n g n. Megaspory zronione zostały opisane przez Z e r n d t a jako *Triletes Typus 50* (1931), duża zaś jako *Sporites varius* przez W i c h e r a (1934). U *Lepidostrobos Bohdanowiczii* m. mamy do czynienia z wysoko posuniętym rozwojem heterosporii, cechującym się stałą redukcją megaspor w zarodni do czterech, złączonych w tetradę, z których następnie rozwija się w pełni tylko jedna megaspora, osiągająca wielkie rozmiary, trzy zaś pozostałe po osiągnięciu mniej więcej stałej wielkości, zostają zronione. Jest to początkowe stadium rozwoju w kierunku lepidofytów nasienych typu *Lepidocarpon Lomaxi* S c o t t, którego członem pośrednim jest opisany powyżej typ owocowania *Lepidostrobos major* B r o n g n. o megasporze dużej, przyczepionej do ściany zarodni i o trzech megasporach zronionych, leżących w zarodni po stronie zewnętrznej szyszki. W sporangium na jednym luźno leżącym sporofylu zostały znalezione również mikrospory, co nasuwa przypuszczenie, że szyszka była heterosporowa.

Sigillariostrobos Czarnockii n. sp. Sporofyle łyżeczkowate o górnej części kształtu ostro zakończonego grotu, a dolnej rozszerzonej i wklęsłej, ustawione są na osi szyszki w okółkach po dziewięć. Sporofyle nie są tak ostro różnicowane na

dwie części jak u lepidostrobofyli, gdyż część górna przechodzi łagodnie w dolną bez żadnych krawędzi lub załamania. Górna część sporofyli jest delikatnie owłosiona, brzegi zaś ozdobione są frędzelkami. W kątach u nasady sporofyli przystają do osi szyszki zarodnie kształtu owalnego, zawierające zwykle po 12 megaspor *Triletes I. K i d s t o n*. Sposób przyłączenia zarodni zbliża się do spotykanego współcześnie u widliczki (*Selaginella*). W szyszkach dojrzałych nie spotyka się zazwyczaj zarodni, gdyż zostają one w miarę wzrostu i dojrzewania zarodników rozerwane i zniszczone. Wielkość megaspor *Triletes I. K i d s t o n* waha się w jednym okazie szyszki *Sigillariostrobus Czarnockii* od 2.7 mm u dołu szyszki do 0.44 mm przy szczycie, w drugim zaś okazie od 3—1.2 mm (brak szczytu). W sporangiach zachodzą zjawiska zronienia megaspor, przy czym zronieniu ulega 1, 2, 3 a nawet cała tetrada megaspor. Znalezione fragmenty szyszek, czasem znacznej długości, zawierają tylko megaspory, co nasuwa przypuszczenie, że szyszki były homosporowe, t. j. zawierające tylko zarodniki żeńskie, męskie zaś tworzyły się prawdopodobnie w osobnych szyszkach.

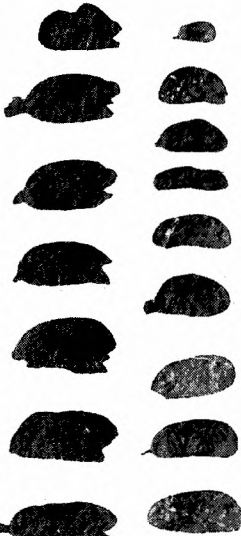


1

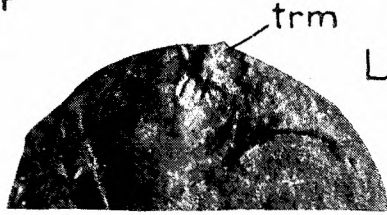


L

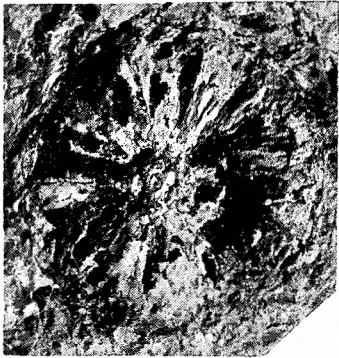
4



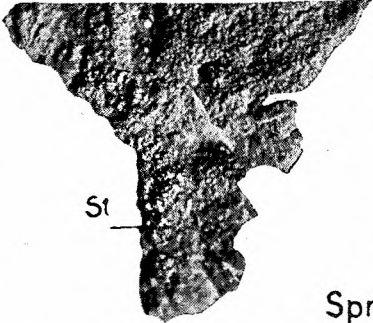
7



L



3



St

9



Spr

5



Mg
Mgv

Mg

Mgv

A

2



L

Mgv

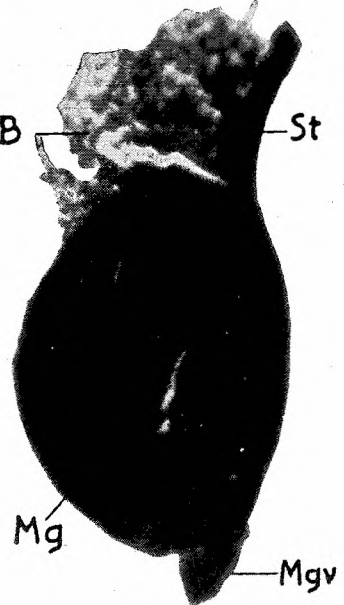
Spr

P

6



8



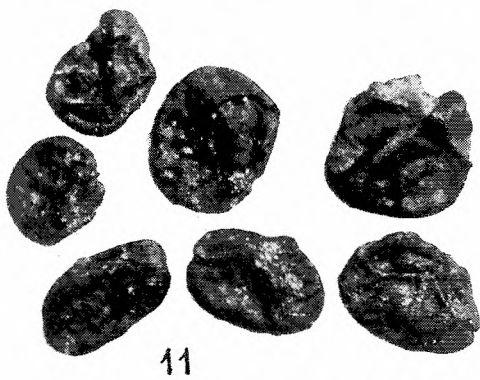
B

St

Mg

Mgv

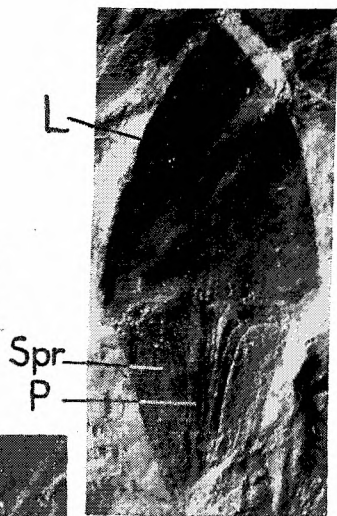
10



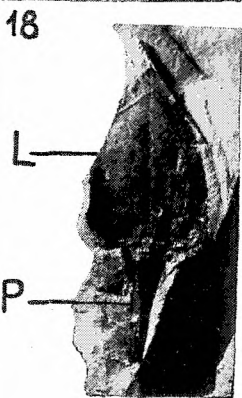
11



12

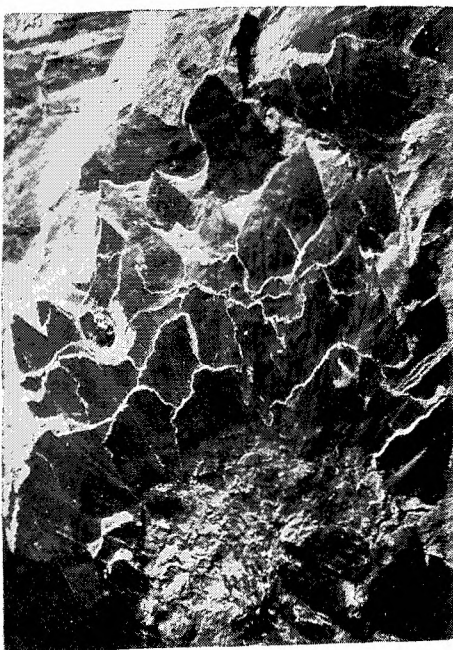


Spr
P

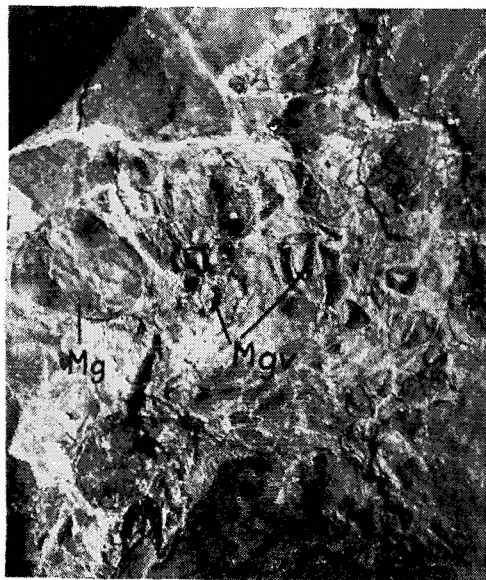


18

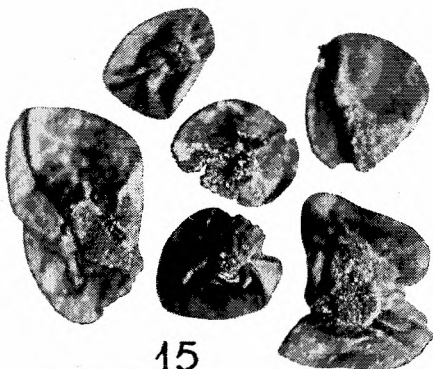
19



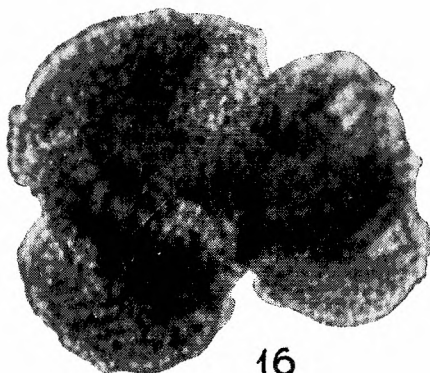
13



14



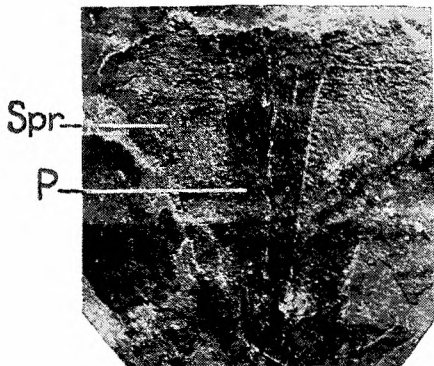
15



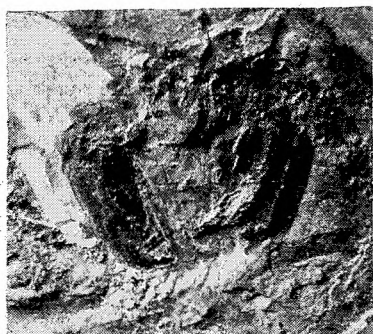
16



17



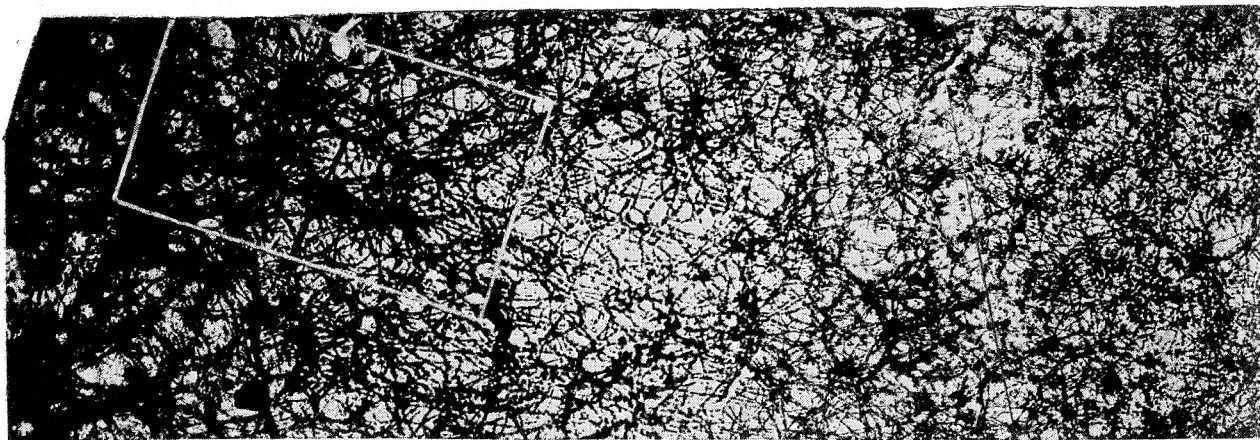
20



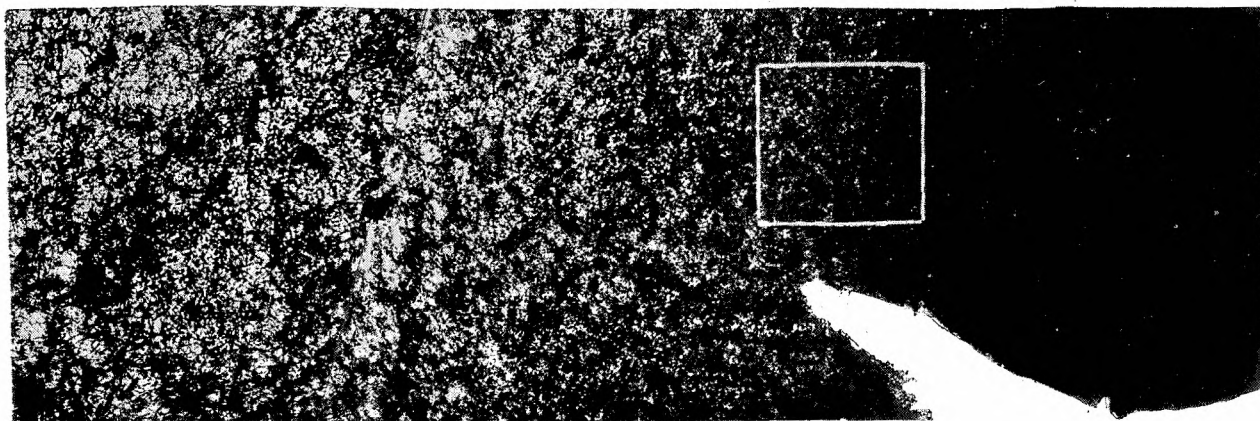
21



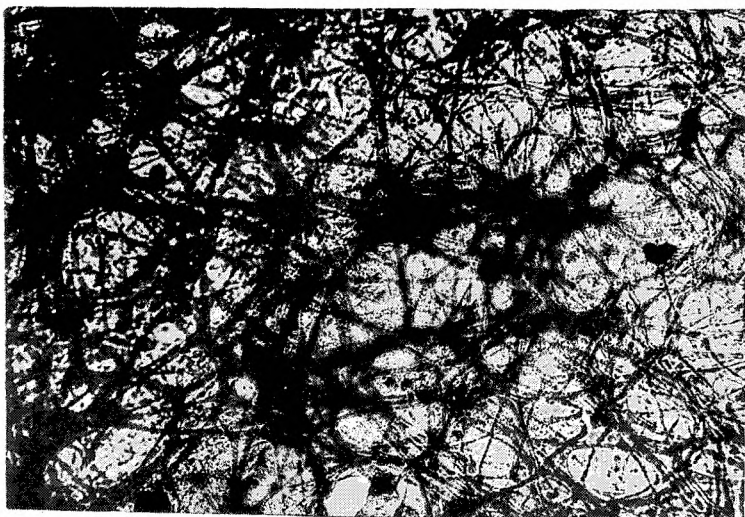
22



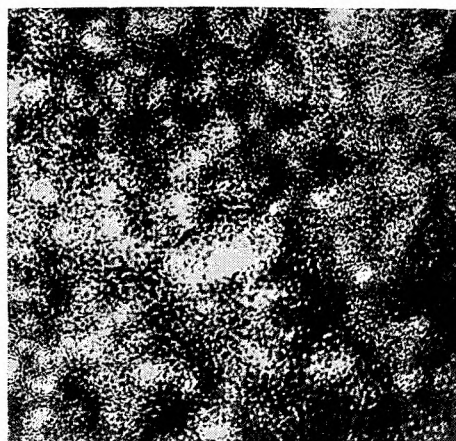
23



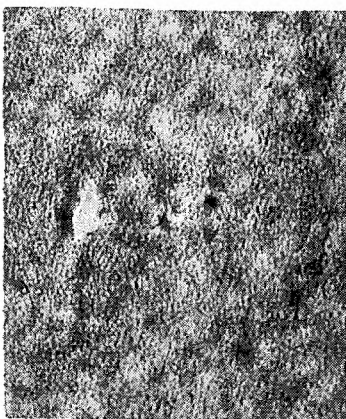
24



23a



24a



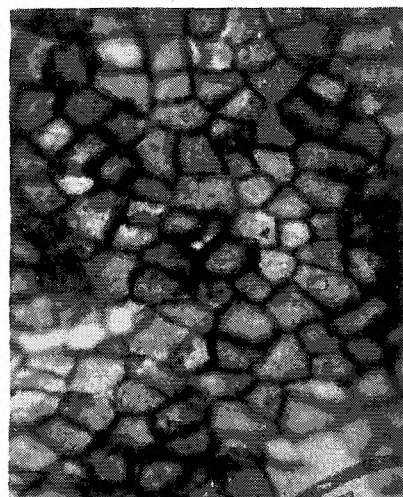
25



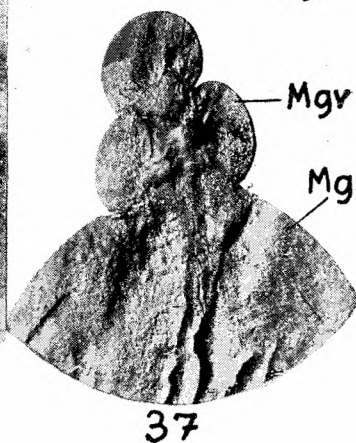
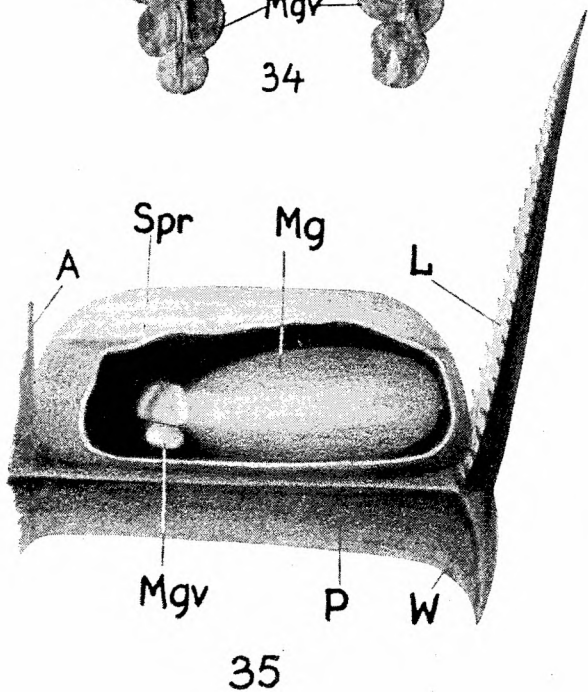
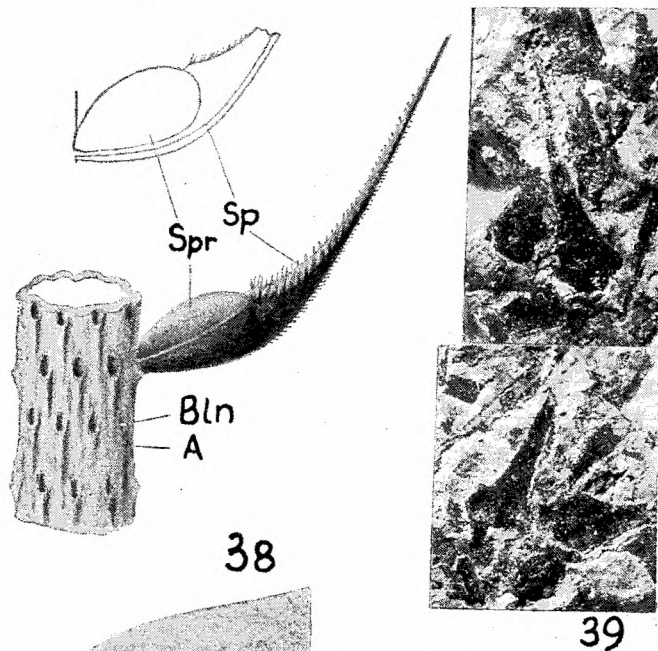
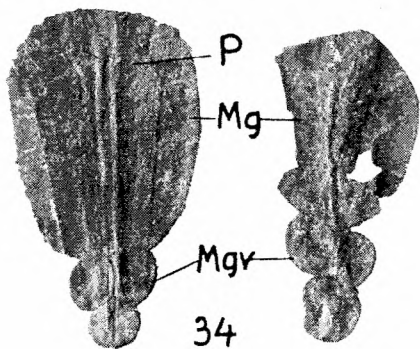
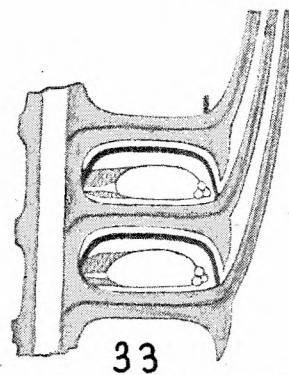
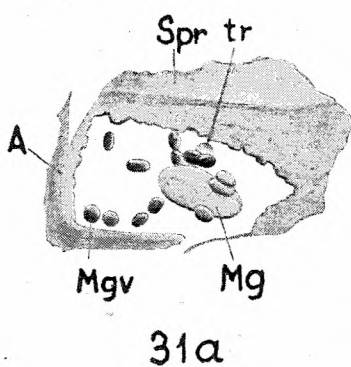
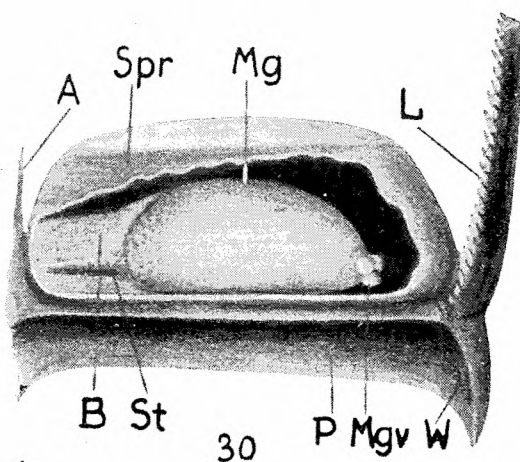
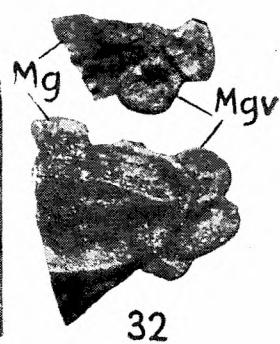
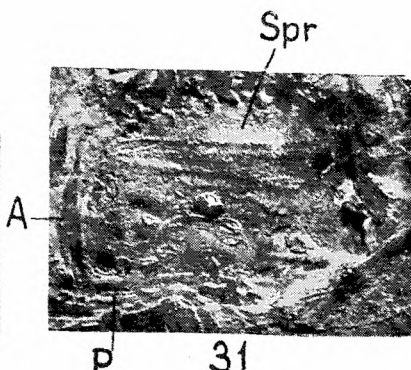
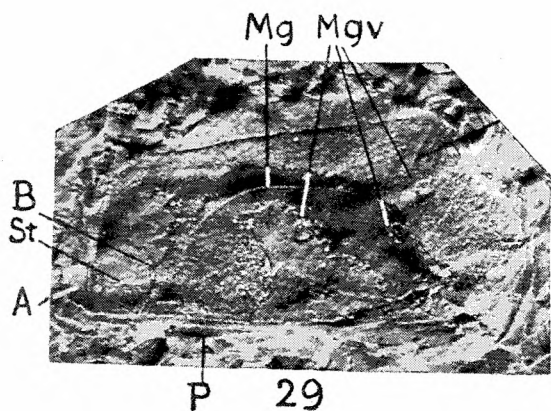
26

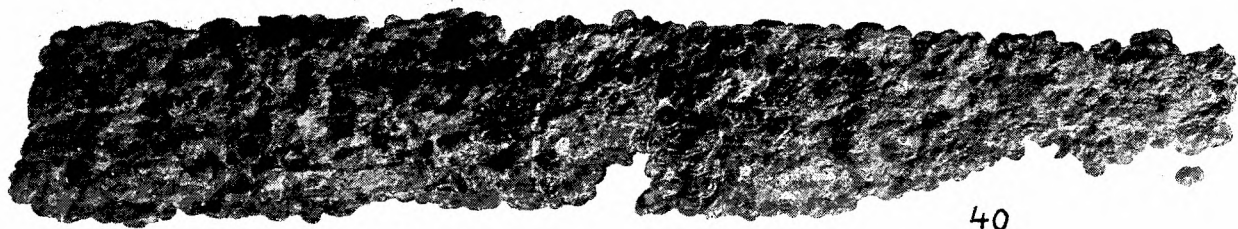


27

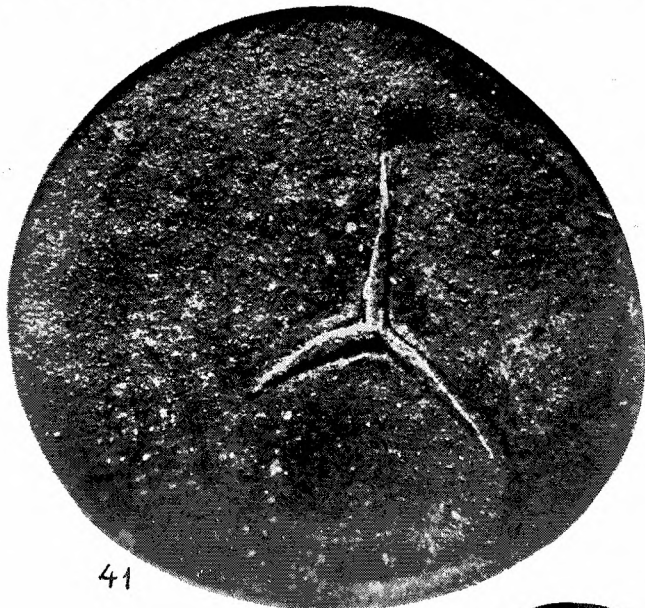


28





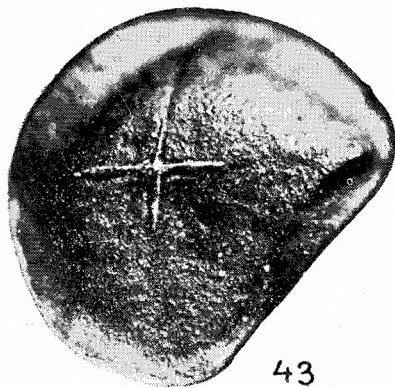
40



41



42



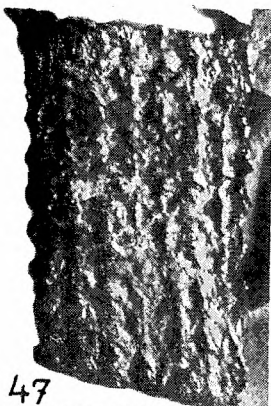
43



44



46



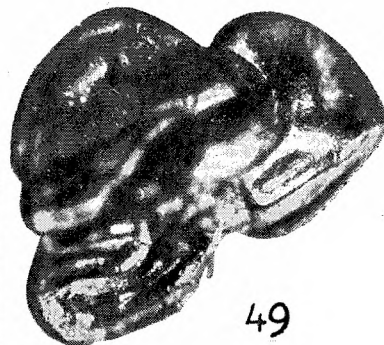
47



45



48



49

