

Das  
**Pflanzenreich**  
Regni vegetabilis conspectus

Im Auftrage der Preuss. Akademie der Wissenschaften

herausgegeben von

A. Engler (†)

Fortgesetzt von

L. Diels

IV. 1.

**Cycadaceae**

Mit 323 Einzelbildern in 20 Figuren,  
5 Tafeln und einer Verbreitungskarte

von

J. Schuster

Ausgegeben am 12. Juli 1932

Neudruck 1956

Im Veriag von H. R. Engelmann (J. Cramer) Weinheim/Bergstr.

# CYCADACEAE

von

J. Schuster.

[*Cycadaceae* Lindl. Nat. Syst. ed. 2. (1836) 312; Lindl. Veg. Kingd. (1847) 223; Endl. Gen. pl. (1836—1840) 70 et Suppl. 1. (1842) 1852; Benth. et Hook. f. Gen. pl. III. (1880) 443. — *Cycadeae* L. C. Richard in Pers. Syn. II. (1807) 630; Richard, Comm. de Conif. et Cycad. 171 t. 24—28; R. Brown, Prodr. Fl. Nov. Holl. (1810) 346; Isis (1819) 884; App. Capt. Kings Voyage (1784) 549; Brongniart in Ann. sc. nat. 1. sér. XVI. (1829) 389; Kunth in Humb. et Bonpl. Nov. Gen. et Sp. II. (1817) 1; C. F. Meissn. Gen. pl. vasc. II. (1836—1843) 264; H. Mohl in Denkschr. Bayer. Akad. X. (1832) 399; Miquel, Monogr. Cycad. (1842) 1, Gen. et spec. Cycad. in Linnaea XVII. (1843) 675, Prodr. Cycad. 1861; Regel in Bull. Soc. nat. Mosc. (1857) 163; Eichler in Mart. Fl. Bras. IV. 1. (1863) 410; Corda, Beiträge (1845) 37; Reichenb. Consp. (1828) 40; Bartling, Ordin. natur. pl. (1830) 93. — *Cycadinae* Engl. Führer Bot. Gart. Breslau (1886) 14. — *Cycadales* (Classis) Engl. Syllab. (1892) 60. — *Cycadariae* Aschers. et Graebn. Syn. Mitt. Fl. 2. Aufl. I. (1913) 258. — *Tympanochetae* Mart. Consp. (1835) 11 p. p. — *Filicum* div. Juss. Gen. (1789) 16. — *Filicum* et *Palmarum* gen: Adans. Fam. II. (1763) 24, 25. — Ordo inter *Filices* et *Palmas* Vent. Tabl. règne vég. II. (1835) 68. — *Filicibus* aut *Palmis*? affines Juss. et Rich. in Du Petit-Thouars, Hist. vég. (1804) 12.]

**Wichtigste Literatur.** A. Morphologie, Anatomie und Physiologie. — Rheede tot Drakenstein, Hortus Indicus Malabaricus III. (1682). — L. C. Richard, Commentatio botanica de *Coniferis* et *Cycadeis* opus posthumum ed. ab Ach. Richard fil. Stuttgartiae [Cotta] (1826). — R. Brown in Appendix zu Capt. Kings Voyage, Character and description of *Kingia*, On the structure of the female flower in *Cycadeae* and *Coniferae* (1784) 22; Verm. Schrift. IV. (1830) 103; Ann. sc. nat. 1. sér. VIII. (1826) 240. — Van Tieghem, Anat. comp. Cycad. et Conif. in Ann. sc. nat. 5. sér. X. (1869) 269. — A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen, erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs, Monatsber. Akad. Wiss. Berlin (1875) 241—267, 289—377. — Eichler, Blütendiagr. I. (1875) 54. — Warming, Recherches et remarques sur les Cycadées, Ofversigt Vidensk. Selsk. Forh. (1877); Contributions à l'histoire naturelle des Cycadées, Ofversigt Vidensk. Selsk. Forh. (1879); Ein Paar nachträgliche Notizen über die Entwicklung der Cycadeen, Bot. Zeitg. XXXVI. (1878) 37. — Treub, Recherches sur les Cycadées, Ann. de Buitenzorg II. (1882) 32—53; IV. (1884) 1—11. — Coulter and Chamberlain, Morphology of Gymnosperms, 2. Aufl. (1916) 91—162; 1. Aufl. (1910). — Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. III. (1922) 1217, 1236, 1343, 1494, 1501, 1505, 1538, 1554; Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen 2. Aufl. (1924) 271—273. — Schürhoff, Die Zytologie der Blütenpflanzen (1926) 193. — E. Ch. Jeffrey, The anatomy of woody plants (1927) 292—304. — Worsdell, The structure and origin of the *Cycadaceae*, Ann. of Bot. XX. (1906) 129—159; Berichtigung, Flora XCIV. (1905) 380—381. — Matte, Sur le développement morphologique et anatomique de germination des Cycadées, Mém. Soc. Linn. Normandie XXIII. (1908) 35—94; Sur la morphologie et la structure des Cycadées et leur importance au point de vue phylogénétique, Compt.-rend. Congrès

Sociétés savantes (1910) 164. — Seward, Notes on cycads, Proc. Cambridge Phil. Soc. XIII. (1906) 293–302. — Pilger, Über Verzweigung und Blütenstandbildung bei den Holzgewächsen, Bibl. Bot. XC. (1922). — Chamberlain, *Dioon spinulosum*, Bot. Gaz. XLVIII. (1909) 401–413; Morphology of *Ceratozamia*, Bot. Gaz. LIII. (1912) 1–18; *Stangeria paradoxa*, Bot. Gaz. LXI. (1912) 353–372. — Pavolini, *La Stangeria paradoxa* Th. Moore, Nuovo Giorn. Bot. Ital. XVI. (1909) 335–351. — Caldwell, *Microcycas calocoma*, Bot. Gaz. XLIV. (1907) 118–141. — Lawson, A contribution to the life history of *Bowenia*, Proc. Roy. Soc. Edinb. LIV. (1926) 357–394. — Linsbauer, Über einen Fall vorzeitigen Blühens bei *Zamia integrifolia*, Österr. Gartenzeitg. III. (1908) 178–182. — Coulter and Chrysler, Regeneration in *Zamia*, Bot. Gaz. XXXVIII. (1904) 452–458. — Yoshimura, Stickstoffquelle bei *Cycas revoluta*, Bull. Kagoshima Imp. College Agric. and Forestry V. (1922) 35–39. — Burkill, *Catachrysops pandava* Horst, a butterfly destructive to cycads, The Gardens Bull. Straits Settlements II. (1918) 1–2.

B. Morphologie der Vegetationsorgane. — Du Petit-Thouars, Histoire des végétaux recueillis sur les îles de France I. (1804) 1. — Poiteau in Ann. Inst. horticole de Fromont I. (1829) 215–216. — Miquel in Linnaea XXI. (1848) 563–566. — A. Braun, Bemerkungen über einige Cycadeen, Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde (1876) 113–125. — Bower, On the comparative Morphology of the leaf in the vascular Cryptogams and Gymnosperms, Phil. Trans. Roy. Soc. London CLXXV. 2. (1884) 565–615. — Maria Fiore, Contributo alla morfologia delle foglie delle Cycadee, Bull. Orto Bot. Napoli VIII. (1925) 145–180. — Domin, Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXIV. (1911) 134. — Solms-Laubach, Die Sproßfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen, Bot. Zeitg. XLVIII. (1890) 177. — Stopes, Adventitious budding and branching in Cycads, The New Phytologist IX. (1910) 235. — Francis Grace Smith, Morphology of the trunc and development of the microsporangium of cycads, Bot. Gaz. XLIII. (1907) 187–204. — Dorety (Sister Helen Angela), The seedling of *Ceratozamia*, Bot. Gaz. XLVI. (1908) 202–220. — Wigglesworth, The cotyledons of *Ginkgo biloba* and *Cycas revoluta*, Ann. of Bot. XVII. (1903) 789–791. — Faldermann, Vermehrung der Zamien, Trans. Hort. Soc. London VI. (1826) 501.

C. Anatomie der Vegetationsorgane. — Schacht, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Wurzel, Flora XXXVI. (1853) 257–267. — Reinke, Parasitische *Anabaena* in Wurzeln der Cycadeen, Gött. Nachr. (1872) 107; Beiträge zur Kenntnis der Gymnospermenwurzel, Morphol. Abhandl. (1873); Zwei parasitische Algen, Bot. Zeitg. (1879) 473–478. — Alb. Schneider, Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with *Cycas revoluta*, Bot. Gaz. XIX. (1894) 25–32. — Life, The tubercle-like roots of *Cycas revoluta*, Bot. Gaz. XXXI. (1904) 265–271. — Zach, Studien über Phagozytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen, Österr. Bot. Zeitschr. LX. (1910) 49–55. — Spratt, The root nodules of the *Cycadaceae*, Ann. of Bot. XXIX. (1915) 619–626; Some observations on the life-history of *Anabaena Cycadeae*, Ann. of Bot. XXV. (1911) 369. — Chaudhur and Akhtar, The coral like roots of *Cycas revoluta*, *C. circinnalis* and *Zamia floridana* and the algae inhabiting them, Journ. Indian Bot. Soc. X. (1931) 43. — Göhre, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln der *Cycadaceae*, *Ginkgoaceae*, *Taxaceae* mit Rücksicht auf ihre Systematik, Göttinger Diss. (1914). — Watanabe, Studien über die Koralloide von *Cycas circinnalis*, Bot. Mag. Tokyo XXXVIII. (1924) 165–187; Über die Kontraktion und daraus verursachte Anomalie in der Wurzel von *Cycas revoluta*, Japan. Journ. Bot. II. (1925) 293–297. — Dorety (Sister Helen Angela), Vascular anatomy of the seedling of *Microcycas calocoma*, Bot. Gaz. XLVII. (1908) 139–147. — Thiessen, The vascular anatomy of the seedling of *Dioon edule*, Bot. Gaz. XLVI. (1908) 357–380. — Hill and De Fraine, On the seedling structure of gymnosperms, Ann. of Bot. XXIII. (1909) 433–458. — Matte, Sur la structure de l'embryon et la germination du genre

*Zamia* L., Bull. Soc. Sci. et Méd. de l'Ouest XVIII. (1909) n. 2 et 3. — Hatfield, Anatomy of the seedling and young plant of *Macrozamia Fraseri*, Ann. of Bot. XXXV. (1921) 565—583. — A. Brongniart, Recherches sur l'organisation des tiges des Cycadées, Ann. Sci. Nat. Bot. 1. sér. XVI. (1829) 289—402. — Mohl, Über den Bau des Cycadeenstammes, Abhandl. Akad. München I. (1832) 397—424; Vermischte Schriften (1845) 195—211. — Miquel, Über den Bau eines erwachsenen Stammes von *Cycas circinalis*, Linnaea XVIII. (1844) 125—144. — Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abh. Sächs. Ges. Wiss. Math.-Phys. Kl. VII. (1861) 567—608. — Vrolik, De *Cycas* stam met bollen vergeleken, N. Verh. 1. Kl. XII. (1846) 193—201. — Strasburger, Histologische Beiträge III. (1891). — Worsdell, Anatomy of stems of *Macrozamia* compared with that of other genera of *Cycadaceae*, Annals of Botany X. (1896) 601—620. — Karsten, Organographische Betrachtung der *Zamia muricata*, Abhandl. Akad. Wiss. Berlin (1856) 193—219. — Chiffot, Sur les canaux sécréteurs gommifères des racines des Cycadées et plus particulièrement ceux du *Stangeria paradoxa*, C. R. Acad. Paris CLXXI. (1920) 257—259. — Worsdell, The comparative anatomy of certain genera of the *Cycadaceae*, in Journ. Linn. Soc. Bot. XXXIII. (1898) 437—457. — Chamberlain, The adult cycad trunk, Bot. Gaz. LII. (1911) 81—104. — W. S. Miller, Polyxylic stem of *Cycas media*, Bot. Gaz. LXVIII. (1929) 208—221. — Worsdell, The anatomical structure of *Bowenia spectabilis*, Ann. of Bot. XIV. (1900) 159. — South and Compton, On the anatomy of *Dioon edule*, New Phytol. VII. (1908) 222—229. — Langdon, Stem anatomy of *Dioon spinulosum*, Bot. Gaz. LXX. (1920) 110—125. — Marsh, Notes on the anatomy of *Stangeria paradoxa*, New Phytol. XIII. (1914) 18—20. — Matte, Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadées, Mém. Soc. Linn. Normandie (1914); Le mériphyte chez les Cycadées, C. R. Acad. Paris CXXXVII. (1903) 90; Compléments à la structure mériphytaire du *Bowenia spectabilis*, Compt.-rend. Assoc. franç. avancement sciences (1905) 409—416. — Sifton, Some characters of xylem tissue in cycads, Bot. Gaz. LXX. (1920) 425—435; On the occurrence and significance of «bars» or «rims» of Sanio in the Cycads, Bot. Gaz. LXX. (1915) 400—405. — Hale, The bars of Sanio, Bot. Gaz. LXXVI. (1923) 241—256. — Costantin et Morot, Sur l'origine des faisceaux libéro-ligneux supernuméraires dans la tige des Cycadées, Bull. Soc. Bot. France XXXII. (1885) 173. — Dorety, The extrafascicular Cambium of *Ceratozamia*, Bot. Gaz. XLVII. (1909) 150—152. — Kashyap, Some observations on *Cycas revoluta* and *C. circinnalis* growing in Lahore, Journ. Indian Bot. II. (1921) 116—122. — Vettors, Die Blattstiele der Cycadeen, Leipziger Diss. (1884). — Chrysler, Vascular tissues of *Microcycas calocoma*, Bot. Gaz. LXXXII. (1926) 233—252. — Messeri, Sulla morfologia del sistema conduttore delle Cicadee, Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. ser. XXXIV. (1927) 243—253; Lo sviluppo del sistema conduttore di *Zamia media*, Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. ser. XXXVII. (1930) 461—509. — Le Goc, Observations on the centripetal and centrifugal xylems in the petioles of Cycads, Ann. of Bot. XXVIII. (1914) 183—193; The centripetal and centrifugal xylem in the petioles of Cycads, Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. (1914) 710—711, Ann. of Bot. XXVIII. (1914) 183. — G. Kraus, Über den Bau der Cycadeenfiedern, Pringsheim's Jahrb. IV. (1865) 305. — Nestler, Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern, Pringsheim's Jahrb. XXVII. (1895) 341. — Feustel, Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter, Beih. Bot. Zentralbl. XXXVIII. (1921) 177—257. — Sister Aline Lamb, Leaflets of *Cycadaceae*, Bot. Gaz. LXXVI. (1923) 185—202. — Papadopulos, A morphological comparison of leaflets of a hybrid cycad and the two parents, Bot. Gaz. LXXXV. (1928) 1—21. — Lord, The histology of a Cycad leaf, Ann. Rep. and Trans. Manchester micr. Soc. (1911) 61—65. — Poole, Comparative anatomy of leaf of cycads with references to *Cycadofilicales*, Bot. Gaz. LXXVI. (1923) 203—214. — Lignier, La nervation taenioptéridée des folioles de *Cycas* et le tissu de transfusion, Bull. Soc. bot. Linn. Normandie, 4. sér. VI. (1892) 65. — C. Eg. Bertrand et B.

Renault, Remarques sur les faisceaux foliaires des Cycadées actuelles et sur la signification morphologique des tissus des faisceaux unipolaires diploxylés, Archives bot. du Nord de la France II. (1886). — Scheit, Die Tracheidensäume der Blattbündel der Coniferen mit vergleichendem Ausblick auf die übrigen Gefäßpflanzen, besonders die Cycadeen und Gnetaceen, Zeitschr. f. Naturwiss. XVI. (1883); 29 S. (Jena). — Takeda, A theory of transfusion-tissue, Ann. of Bot. XXVII. (1913) 359—363. — Enrico Carano, Contribuzione alla conoscenza della Morfologia e dello sviluppo del fascio vascolare delle foglie delle Cicadacee, Annali di Botanica I. (1903) 109—121. — F. Dusanek, Pruduchy cykasovitych, Chrudimi (1913). — Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie (1905). — Rehfoos, Etude sur les stomates, Bull. Soc. Bot. Genève, 2. sér. II. (1917) 288. — Karzel, Die Verholzung der Spaltöffnungen bei Cycadeen, Wiesner-Festschr. (1908) 510—516. — Florin, Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*, K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Ser. 3, X. 1. (1931). — Morren, Expériences et observations sur la gomme des Cycadées, Bull. Acad. Bruxelles VI. 2. (1839) 139—145. — Dannehl, Über die Bildung schizolysigener Schleimbehälter bei *Ceratozamia*, Bot. Arch. XXIX. (1930) 92—122. — Dannehl und Ziegenespeck, Zytologische Beobachtungen an wachsenden Stengeln von *Ceratozamia*, Bot. Arch. XXV. (1929) 243—251. — R. Greig Smith, The bacterial origin of *Macrozamia* gum, *Bacillus macrozamia*, Proc. Linn. Soc. New South Wales XXIX. (1904) 867.

D. Bau der Blütenteile, Frucht und Samen. — D. H. Scott, The anatomical characters presented by the peduncle of *Cycadaceae*, Ann. of Bot. XI. (1897) 399—419. — Worsdell, The vascular structure of the sporophylls of the *Cycadaceae*, Ann. of Bot. XII. (1898) 203—241. — Van Tieghem, Anatomie de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnetacées, Compt.-rend. Acad. Paris LXVIII. (1869) 830. — De Bary, Notizen über die Blüte einiger Cycadeen, Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Halle (1869) und Bot. Zeitung (1870) 574. — Unterhuber, Über die Stellung der Schuppen der Frucht von *Ceratozamia mexicana* Brongn., Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien (1870) 229—234. — Matte, Une anomalie de structure dans l'écaille ovulifère de *Ceratozamia mexicana*, Bull. Soc. Linn. Normandie, 5. sér. VII. (1903) 52—54. — Thiselton-Dyer, Morphological notes, The carpophyll of *Encephalartos*, Ann. of Bot. XV. (1901) 548—550. — Kashyap, Abnormal sporophyll in the male cone of *Cycas circinnalis*, Journ. Ind. Bot. Soc. IV. (1924) 312—314. — Thibout, Recherches sur l'appareil mâle des Gymnospermes, Lille (1896). — W. H. Lang, Studies in the development and morphology of cycadean sporangia I., The microsporangia of *Stangeria paradoxa*, Ann. of Bot. XII. (1897) 421—438. — Downie, Male Gametophyte of *Microcycas calocoma*, Bot. Gaz. LXXXV. (1928) 437—450. — Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke, Züricher Diss. (1883). — Schrodtt, Beiträge zur Öffnungsmechanik der Cycadeen-Antheren, Flora LXXI. (1888) 440. — H. Schacht, Über den Bau einiger Pollenkörner, Pringsheim's Jahrb. für Wiss. Bot. II. (1860) 109—169. — L. Juranyi, Bau und Entwicklung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia*, Pringsheim's Jahrb. für Wiss. Bot. VIII. (1872) 382—400; Beobacht. über Kernteilung, Sitzungsber. Ungarisch. Akad. Wiss. (1882). — H. Fischer, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner, Dissertation, Breslau (1890). — Pohl, Der einfaltige Pollen, Beih. Bot. Zentralbl. XLV. 1. (1929) 59—73. — Stopes, Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen, Flora XCIII. (1904) 435—482; On the double nature of the cycadean integument, Annals of Botany XIX. (1905) 561—566. — Stopes and Fuji, The nutritive relations of the surrounding tissues of the archegonia in gymnosperms, Beih. Bot. Zentralbl. XX. (1906) 1—24. — R. B. Thomson, The megaspore membrane of the gymnosperms, Univ. Toronto Biol. Series (1905) n. 4. — Chamberlain, The ovule and female gametophyte of *Dioon*, Bot. Gaz. XLII. (1906) 321—358. — Dorety, The embryo of *Ceratozamia*, a physiological study, Bot. Gaz. XLV. (1908) 412—416;

Embryo and seedling of *Dioon spinulosum*, Bot. Gaz. LXVII. (1919) 251—257. — Saxton, The development of the embryo of *Encephalartos*, Bot. Gaz. XLIX. (1910) 13—18. — Matte, Sur la structure de l'embryon et la germination du genre *Zamia*, Bull. Soc. Scientif. et médic. de l'Ouest XVIII. (1909). — Reynolds, Female Gametophyte of *Microcycas*, Bot. Gaz. LXXVII. (1924) 391—402. — W. H. Lang, Studies in the development and morphology of cycadean sporangia. II. The ovule of *Stangeria paradoxa*, Annals of Botany XIV. (1900) 281—306. — Chodat, *Stangeria paradoxa*, Bull. Soc. Herb. Boiss. 2. sér. V. (1905) 94. — Francis Grace Smith, Development of the ovulate strobilus and young ovule of *Zamia floridana*, Bot. Gaz. L. (1910) 128—141; Multiple cones in *Zamia floridana*, Bot. Gaz. LXXXVIII. (1929) 204—217. — Kershaw, Structure and development of the ovule of *Bowenia*, Ann. of Bot. XXVII. (1912) 625—646. — Ikeno, Die Spermatozoiden von *Cycas revoluta*. (Japanisch.) Bot. Mag. Tokyo X. (Nov. 1896) 367—368; Vorläufige Mitteilung über die Spermatozoiden bei *Cycas revoluta*, Bot. Centralbl. LXIX. (1897) 1—3; Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*, Jahrb. Wiss. Bot. XXXII. (1898) 557—602. — Miyake, Über die Spermatozoiden von *Cycas revoluta*, Ber. Deutsch. Bot. Gesell. XXIV. (1906) 78—83. — Die japanische Mitteilung Sofetsu no Seichu ni Asuite findet man in The Botanical Magazine, Tokyo XIX. (Okt. 1905) 232—240. — Shibata and Miyake, A few observations on the physiology of the spermatozoids of *Cycas revoluta*, Bot. Mag. Tokyo XXI. (1907) 7—11 — Kuwada and Maeda, On the structure of the cytoplasm around the blepharoblast in *Cycas revoluta*, Mem. Coll. Sc. Kyoto Univ. IV. (1929) 165—174. — Nakamura, The pollen mother cells in *Cycas revoluta*, Mem. Coll. Sc. Kyoto Univ. IV. (1929) 353—369. — Kuwada, Further studies on the staining reaction of the spermatozoids and egg cytoplasm in *Cycas revoluta*, Bot. Mag. Tokyo XL. (1926) 198—201. — Webber, Peculiar structures occurring in the pollen tube of *Zamia*, Bot. Gaz. XXIV. (1897) 453—459; The development of the antherozoids of *Zamia*, Bot. Gaz. XXIV. (1897) 16—22; Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Ginkgo*, Bot. Gaz. XXIV. (1897) 225—235; Spermato-genesis and fecundation of *Zamia*, U. S. Deptm. of Agric. Bur. Pl. Ind., Bull. Nr. 2 (1901) 1—100. — Coulter and Chamberlain, The embryogeny of *Zamia*, Bot. Gaz. XXXV. (1903) 184—194. — Isabel Smith, The nutrition of the egg in *Zamia*, Bot. Gaz. XXXVII. (1904) 346—352. — Chamberlain, Spermato-genesis in *Dioon edule*, Bot. Gaz. XLVII. (1909) 215—236; Fertilization and embryogeny in *Dioon edule*, Bot. Gaz. L. (1910) 415—429. — Regel, Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche, Mém. Acad. Sc. Pétersb. 7. sér. I. (1859) 1—48; Über Parthenokarpie, Bonplandia (1857) 302. — Gottsche in Bot. Zeitg. (1845) 378. — Chabaud, Note sur une fructification de *Encephalartos Altensteinii*, Journal de la Société centrale d'Horticulture de France (1874) 710—712. — Duchartre, Sur un cas de grossissement, sans fécondation, des ovules du *Cycas revoluta*, Bull. Soc. Bot. France IX. (1862) 531—533. — Usteri, Parthenocarpia de *Cycas revoluta*, Rev. Soc. sc. São Paulo (1906) 177—179. — Cavara, Casi di partenocarpia nelle Gimnosperme, Bulletino Soc. Bot. Italiana (1913) 179. — Hans Winkler, Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche (1908) 35, 151.

E. Bestäubung. — P. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie III. (1904) 138. — Rattray, Notes on the pollination of some South African Cycads, Transact. Roy. Soc. South Africa III. (1913) 259—271. — Marloth, Note on the entomophilous nature of *Encephalartos*, Transact. Roy. Soc. South Africa IV. (1914) 69—71. — Le Goc, Effect on foreign pollination on *Cycas Rumphii*, Ann. Bot. Gard. Peradeniya (1917) 187—194.

F. Wärmephänomen. — H. de Vriese, Over eene verhoogde temperatuur bij den mannelijken bloei van *Cycas circinalis*, waargenomen in 's lands plantentuin te Buitenzorg door Teysman, Nederl. Kruidkundig Archief II. (1851) 172—190. — J. E. Teysmann, Eenige Aanteekeningen omtrent de *Cycas circinalis*, Nat. Tijdschr. Nederl.-

Indië I. (1850) 109—114. — Poisson, Du développement de chaleur qui accompagne l'épanouissement des inflorescences de *Dioon edule*, Bull. Soc. Bot. France XXV. (1878) 253—254. — Gregor Kraus, Physiologisches aus den Tropen III., Über Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen und Araceen, Ann. Jard. bot. Buitenzorg XIII. (1896) 227—275.

G. Umgrenzung der Familie und vollständigere Bearbeitungen. — Linné, Mant. II. (1771) 305—306. — A. L. de Jussieu, Gen. plantarum (1789) 16. — R. Brown, Prodromus fl. Nov. Holl. (1810) 346. — Endlicher, Gen. pl. (1836—50) 70. — A. De Candolle, Prodromus Syst. Nat. XVI. 2. (1868) 522—548. — Benthams et Hooker f. Gen. pl. VIII. (1880) 443—447. — Eichler, *Cycadaceae* in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. II. 1. (1887) 6—23. — R. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, 3. Aufl. I. (1923) 415—424. — Marloth, The Flora of South Africa I. (1913) 92—109. — Chamberlain, The living Cycads (1919)\*. — Hollick, Cycads, living and extinct, Journ. New York Bot. Gard. XXIV. (1923) 135—140. — Small, Cycads, Journ. New York Bot. Gard. (1926) 121—129. — Pilger, *Cycadaceae* in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2. Aufl. XIII. (1926) 45—82. — Lotsy, Vorlesungen über botanische Stammesgeschichte II. (1909) 729—772. — Chamberlain, A phylogenetic study of Cycads, Proceed. National Acad. Sci. I. (1915) 86—90; The living Cycads and the phylogeny of seed plants, Americ. Journ. Bot. VII. (1920) 145—153; The origin of Cycads, Science LXI. (1925) 73—77. — Chauveaud, Le type cycadéen et la phylogénie des phanérogames, Bull. Soc. Bot. France 4. sér. LIX. (1912) 694—703. — Messeri, Sul valore sistematico dei caratteri anatomici delle foglioline delle Cicadee, Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. ser. XXXV. (1927) 319—327. — Kirstein, Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermen, Bot. Arch. II. (1922) 57—79. — Koketsu, Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gymnospermen, Mitt. Mediz. Fakultät Univ. Kyushu IV. (1917). — Eisenträger, Untersuchungen über die Brauchbarkeit der Serodiagnostik für die Verwandtschaftsprüfung in der Botanik, insbesondere innerhalb der Klassen der Gymnospermen, Breslauer Diss. (1928). — J. Schuster, Über das Verhältnis der systematischen Gliederung, der geographischen Verbreitung und der paläontologischen Entwicklung der Cycadaceen, Engler's Bot. Jahrb. LXIV. (1931) 165—260.

Die systematische Grundlage bilden die Arbeiten von F. A. W. Miquel: (1838) Sur une espèce peu connue d'*Encephalartos*, Bull. 10, Bulletin des Sciences en Neêrlande 99; Observations sur les Cycadées de l'herbier royal à Leyde, Bull. 82; Note sur la préfoliation des Cycadées, Bull. 129; (1839) De *Encephalarto horrido* Lehm. ejusque formis, Hoeven en Vriese, Tijdschr. VI. 94—105; Note sur l'*Encephalartos horridus*, Ann. sc. nat. sér. 3. X. 366; Sur les bourgeons des Cycadées, Bull. 463; (1842) Monographia *Cycadearum*; (1843) Genera et Species *Cycadearum* viv., Linnaea XVII. 675—745; De *Cycadeis Loddigesianis*, Hoeven en Vriese, Tijdschr. X. 69—74; (1845) Observations de ovulo et embryonibus *Cycadearum*, Ann. sc. nat. III. (1845) 193—206; (1846, 1847) Over eenige nieuwe of zeldzame Cycadeën in den Hortus botanicus te Amst., Tijds. 1. Kl. Kon. Ned. Inst. I. 32, 103, 197; Collectanea nova ad *Cycadearum* cognitionem, Linnaea XIX. (1847) 411; XXI. (1848) 563; (1847) Aanteekening omtrent een Cycadeënvorm in America; (1849) Epicrisis Systematis *Cycadearum*, Tijds. 1. Kl. Kon. Ned. Inst. II. 280; (1850—1852) Analecta Botanica Indica, Commentationes de variis stirpibus Asiae Australioris, Verhandl. 1. Klasse van het Kon. Ned. Instituut 5. Reeks Amsterdam; (1851) Anal. bot. II, *Thymelaearum, Palmiarum, Pandanacearum, Graminearum, Cycadearum* et *Filicum* species selectae, Verhandl. Ned. Inst. IV. ser. 3; *Cycadearum* quaedam Americanae partim novae, Amsterdam Verhandl. IV. 181—188; Over de rangschikking der fossile Cycadée, Tijds. 1. Kl. Kon. Nederl. Inst. IV. 205; De quibusdam plantis fossilibus, Verhandl. IV. 265; (1861) Prodromus systematis *Cycadearum*, Ultr. ad Rhenum; (1863) Over de Cycadeën in Nieuw-Holland,

\*) Nicht gesehen.

Kon. Akad. v. Wet. Versl. en Medd. Afd. Natuurk. Dl. XV. 363; (1868, 1869) Nieuwe Bijdragen tot de kennis der Cycadeen 1—6, Kon. Akad. v. Wet. Versl. en Medd. Afd. Nat. 2 R. III. 1, 45, 50, 152, 196; IV. 23.

Die weit hinter Miquel zurückstehenden Revisionsarbeiten von E. Regel sind: (1857) Zwei neue Cycadeen, die im Botan. Garten zu St. Petersburg kultiviert werden, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Familie, Bull. Soc. nat. de Moscou XXX. 163—191; Die Cycadeen des botan. Gartens in St. Petersburg, Gartenfl. VI. 5—16, mit 3 Taf.; (1860) Früchte ohne Embryo von Cycadeen u. üb. die Bildung eines Embryos ohne Befruchtung, Parthenogenesis, Gartenfl. IX. 100—108, 1 Taf.; (1863) *Cycas Riuminiana* Porte, Gartenfl. XII. 16—17; *Stangeria Katzeri*, Gartenfl. XV. 163—165, mit 1 Taf.; (1875) *Encephalartos Verschaffelti*, Gartenfl. XXIV. 35—43, 1 Taf.; (1876) Die Cycadeen, deren Gattungen und Arten, Gartenfl. XXV. 47—51, 140—145, 202—205, *Macrozamia*, 227—230, 370—373; (1878) Die Cycadeen der Gärten (Schluß), Gartenfl. XXVII. 3—13; (1876) *Cycadearum* generum specierumque revisio, Acta Horti Petrop. IV. 273—340.

H. Wichtigere Quellen für die Artbeschreibungen. — Lehmann, Nov. et min. cognit. stirp. Pugillus VI. (1834); Über die Cycadeen des südlichen Afrika, Allg. Gartenzeitung II. (1834) 81—86. — Linden, Catalogue 94, Gand (1875—1876). — Fée, Sur les Cycadées (1857). — F. Liebmann, Abbildungen af 4 nye Mexicanske Cycadæer, Skand. Naturf. Forhandl. IV. (1844) 204 (nur Titel, die unveröffentl. Originalabb. im Herb. Kopenhagen). — W. H. De Vriese, Eenige opmerkingen aangaande den stam van *Cycas circinalis*, vooral met betrekking tot de afbeeldingen daarvan, voorkomende in het III. Deel van den Hortus Malabaricus, Amst. (1842) 217—226. — C. Linné, *Cycas proposita*, Mém. Acad. sc. Paris (1774) 515—519. — W. H. de Vriese, Novae species *Cycadearum* Africae Australis, quas descriptionibus et figuris illustravit, Amst. (1837). — Heinzel, Dissertatio de *Macrozamia Preissii* (1844). — Gottsche, Bemerkung z. Dissert. d. *Macrozamia Preissii*, Bot. Ztg. III. (1845) 377—507. — Thielton-Dyer, *Cycadaceae* of Mexico and Central-America, in Biologia Centrali-Americana XVI, Botany 3. (1883) 190—195. — Warburg, Monsunia I. (1900) 178—181. — Caldwell and C. F. Baker, The identity of *Microcycas calocoma*, Bot. Gaz. XLIII. (1907) 33—335. — Caldwell, *Microcycas calocoma*, Bot. Gaz. XLIV. (1907) 118—141. — F. Manson Bailey, Comprehensive Catalogue of Queensland plants, Brisbane (1909). — Seward, On *Encephalartos Ghellinckii* Lem., a rare Cycad, Proc. Cambridge Phil. Soc. IX. (1898) 340—344. — G. R. Wieland, Notes on living Cycads, On the *Zamia* of Florida, Americ. Journ. Sci. XIII. (1902) 331—338. — Chamberlain, Two species of *Bowenia*, Bot. Gaz. LIV. (1912) 419—423; *Macrozamia Moorei*, a connecting link between living and fossil cycads, Bot. Gaz. LV. (1913) 141—155. — Prain, Fl. Trop. Afr. (1917) 346—354. — Hemsley, Hybrid cycads, Gardeners Chron. XIX. (1883) 466—467. — Chamberlain, Hybrids in cycads, Bot. Gaz. LXXXI. (1926) 401—418.

K. Gifte und Nährstoffe. — Cleyer, De arbore Japoniensium Tschooditsoo sive Tschoot-Itzu, Misc. Cur. Acad. Caes. Leopold. Nat. Cur. (1696) 208 f. 11—12 (pl. ♀). — Milford, The *Macrozamia spiralis*, R. Society of N. S. Wales, Microscopical Section (1876) 295—297. — Eylmann, Die Eingebornen der Kolonie Südaustralien (1908) 289. — Grey, Journals Western Australia (1841) 2, 64. — Leichhardt, Tagebuch Australien (1851) 328. — Lumholtz, Unter Menschenfressern (1892) 208. — P. u. F. Sarasin, Ceylon (1893) 3, 403. — Berth. Seemann, Fl. vitiens. (1862) 89, 288. — S. H. Smith, A dictionary of popular names of plants (1882). — Schweinfurth, Im Herzen Afrikas II. (1874) 392; (1878) 176, 359. — Stuhlmann, Beiträge zur Kulturgeschichte von Ostafrika (1909) 101. — Watt, Dictionary of the economic products of India II. 676. — J. K. Small, Seminole bread, the history of the genus *Zamia* in Florida, Journ. New York Bot. Gard. XXII. (1921) 121—137. — A. Lewin, Gifte und Vergiftungen (1929) 886 (sub *Palmaceis!*). — E. A. Mann and T. J. Wallas, Investigation of the disease in cattle known as «rickets» or «wobbles» and examination

of the poisonous principle of the *Zamia* palm (*Macrozamia Fraseri*), Proc. R. Soc. N. S. Wales (1906) 3—4. — Petrie, The chemist examination of *Macrozamia spiralis*, Proc. Linn. Soc. New South Wales XLV. (1920) 424—442. — Clevenger, A report on the *Zamia* starch situation, Americ. Journ. Pharmacy XCIV. (1922) 97—102.

L. Geographische Verbreitung. — L. A. Prenleoup, Remarques sur quelques *Zamias*, Bull. Soc. Vaudoise sc. nat. 2. sér. XI. (1871) 277—283. — J. Scott, Notes on the Tree Ferns of Brit. Sikkim and their relat. to Palms and Cycads (1874). — Manson F. Bailey, Contributions to the flora of Queensland, The Queensland Agricult. Journ. II. (1898) 131. — L. Diels, Die Pflanzenwelt von Westaustralien, Veg. d. Erde VII. (1906). — Ch. J. Chamberlain, The oriental Cycads in the field, Science XXXVIII. (1913) 164—167; A round the world botanical excursion, The Popular Science Monthly (1912) 417—433. — Gager, Rare Cycads from Australia, Records Brooklyn Bot. Gard. IV. (1915) 83—92. — Schumann und Lauterbach, Die Flora der deutschen Schutzgebiete in der Südsee (1901). — Kashyap, Some observations on *Cycas revoluta* and *Cycas circinalis* growing in Lahore, The Journ. Indian Bot. II. (1921) 565—583. — Gentil, Encephalartes from the Congo, Gard. Chron. 3. ser. XXXV. (1904) 370. — De Wildeman, Les Encephalartes congolais, Nat. Pl. ut. ou int. Pl. Congo II. (1904) 386. — Pearson, Some south African Cycads, their habitats, habits and associates, Rep. Brit. Assoc. advanc. sc. LXXVI. (1906) 431—432; Notes on South African Cycads, Trans. South Afr. phil. Soc. XVI. (1906) 341—354. — Standley, *Cycadeae* in Trees and Shrubs of Mexico in Contrib. U. St. Nat. Herb. XVIII. 1. (1920) 47—50. — R. Unger, *Cycas revoluta* in ihrer Heimat, Möller's Deutsche Gärtnerei XX. (1905) 222—225. — C. v. Hüttner, Gartenflora des klimatischen Winterkurorts San Remo (1884). — Diddell, Our native *Cycas*, Americ. Botanist XXIX. (1923) 118—119. — F. Koch, Die Cycadeen im Lichte der Wegener'schen Kontinent- und Polarwanderungstheorie, Mitteil. Deutsch. Dendrol. Ges. XXXV. (1925). — L. Diels, Pflanzengeographie 3. Aufl. (1929). — Uphof, Dendrologische Notizen aus dem Staate Florida 5, Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. (1930) 105—125.

M. Paläontologie. — A. Brongniart, Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles, Paris (1828); Recherches sur les graines fossiles silicifiées (1881) 93. — Buckland, Geol. und Mineralog., übers. v. Agassiz I. (1839) 560. — Goepfert, Über die fossilen Cycadeen überhaupt, Übersicht Arb. Schlesisch. Ges. (1843) 114—144. — Corda, Pflanzen, in A. E. Reuss, Versteinerungen der böhmischen Kreideformation (1845—1846) 81—96; Beiträge zur Flora der Vorwelt, Prag (1845). — F. A. W. Miquel, Over de rangschikking der fossile *Cycadeae*, Tijds. I. Kl. Kon. Ned. Inst. Amsterdam IV. (1851) 205—227. — Bornemann, Über organische Reste der Lettenkohlengruppe Thüringens (1856). — Goepfert, Beiträge zur Kenntnis der fossilen Cycadeen, ihr Vorkommen in der Tertiärperiode, Neues Jahrb. Mineralog. (1866) 129—135. — W. C. Williamson, Contributions toward the History of *Zamia gigas*, Transactions of the Linnean Society of London XXVI. (1870) 663—674. — Zigno, Flora fossilis formationis Oolithicae I. (1856); II. (1873—1885) 121. — Feistmantel, Palaeontologische Beiträge. I. Über die Indischen Cycadeengattungen *Ptilophyllum* Morr. und *Dictyozamites* Oldh. Palaeontographica (1876) 24; Palaeontologische Beiträge. II. Über die Gattung *Williamsonia* Carr. in Indien, Palaeontographica, Suppl. III. (1877) 25—51; Flora of the Jabalpur Group (Upper Gondwanas) in the Son-Narbada Region, Mem. Geol. Surv. India XI. 2. (1877) 81—105; Jurassic (Liassic) Flora of the Rajmahal Group in the Rajmahal Hills, Paleontologia Indica II. 2. (1877) 110. — Saporta, Paléontologie française, Plantes jurassiques II. (1875) 209. — Capellini e Conte H. Solms-Laubach, I tronchi di Bennettitee dei Musei Italiani, Notizie storiche, geologiche, botaniche, Mem. d. R. Accad. delle Sc. dell' Ist. di Bologna, series 5, II. (1892) 161—215. — Seward, Catalogue of the Mesozoic Plants in the Department of Geology, British Museum Natural History, The Wealden Flora, Part. II. Gymnospermae (1895) 1—182. — W. Ph. Schimper und Schenk, Palaeophytologie (1899)

211—232. — Nathorst, Några anmärkningar om *Williamsonia* Carruthers, Ofv. K. Vet.-Akad. Förh. Nr. 9 (1880) 33—52; Nya anmärkningar om *Williamsonia*, Ofv. K. Vet.-Akad. Förh. Nr. 6 (1888) 359; Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten, K. Svenska Vet.-Akad. Handl. XXXVI. Nr. 4 (1902) 1—28; *Pseudocycas*, eine neue Cycadophytengattung aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands, K. Svenska Vet.-Akad. Handl. XLII. Nr. 5 (1917); Über *Williamsonia*, *Wielandia*, *Cycadocephalus* und *Weltrichia*, K. Svenska Vet.-Akad. Handl. XLV. Nr. 4 (1909) 38; Bemerkungen über *Weltrichia* Fr. Braun, K. Svenska Vet.-Akad. XI. Nr. 7 (1911) 10; Paläobotanische Mitteilungen 10, Über die Gattung *Cycadocarpidium* Nathorst nebst einigen Bemerkungen über *Podozamites*, K. Svenska Vet.-Ak. Handl. XLVI. Nr. 8 (1911) 11; Neue Beiträge zur Kenntnis der *Williamsonia*-Blüten, K. Svenska Vet.-Ak. Handl. XLVI. Nr. 4 (1914) 29; Zur Kenntnis der *Cycadocephalus*-Blüte, K. Svenska Vet.-Ak. Handl. XLVIII. Nr. 2 (1912) 14; Die Mikrosporophylle von *Williamsonia*, K. Svenska Vet.-Ak. XII. Nr. 6 (1912) 10. — Bancroft, Pteridosperm anatomy and its relation to that of the cycads, New Phyt. XIII. (1919) 41. — Oliver, The ovules of the older gymnosperms, Ann. of Bot. XVII. (1903) 451—476. — D. H. Scott, Studies in fossil botany, 3. Aufl. III. (1923). — Pelourde, Le Progrès réalisé dans l'étude de l'époque secondaire, Progressus rei botanicae V. (1916). — G. R. Wieland, A Study of Some American Fossil Cycads, I. The Male Flower of *Cycadeoidea*, Amer. Journ. Sci. VII. (1899) 219—226; The Yale Collection of Fossil Cycads, Yale Scientific Monthly VI. (1900) 211—221; Cycads, Encyclopedia Americana V. (1903); Historic Fossil Cycads, Amer. Journ. Sci. XXV. (1908) 93—101; On the Williamsonian Tribe, Amer. Journ. Sci. XXXII. (1911) 433—466; American Fossil Cycads, Carnegie Institution of Washington, Publication No. 34 (1906); American fossil cycads II. (1916); La Flora Liasica de la Mixteca Alta, Boletín 31 del Instituto Geológico, Mexico (1914); Distribution and relationship of the Cycadeoids, Amer. Journ. Bot. VII. (1920) 154—171; Certain fossil plants erroneously referred to *Cycadales*, Bot. Gaz. LXXXVI. (1928) 32—50; A new cycad from the Mariposa slates, University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences XVIII. (1929) 303—323. — Thomas and Bancroft, On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds, Trans. Linn. Soc. VIII. (1913) 155—204. — Thomas, Further observations on the cuticle structure of mesozoic cycadeous fronds, Journ. Linn. Soc. XLVIII. (1930) 389—415. — Seward, Fossil plants III. (1917) (*Pteridospermeae* bis *Cycadophyta*). — Kräusel, Fossile *Cycadaceae* in Engler, Nat. Pflanzenfam. 2. Aufl. XIII. (1926) 82—98. — H. Bassler, A Cycadophyte from the North American Coal Measures, Am. Journ. Sci. XLII. (1916) 21. — Posthumus, On some principles of stelar anatomy, Rec. trav. bot. Néerl. XXI. (1924) 264—281. — G. R. Wieland, Was the *Pterophyllum* foliage transformed into the leafy blades of dicotyls, Amer. Journ. Sci. XXXVIII. (1914) 451—460; On the classification of the Cycadophyta, Amer. Journ. Sci. XLVII. (1919) 391—406; Triaso-jurassic plant evolution and climate, The Americ. Naturalist LIX. (1925) 452—474; Antiquity of the Angiosperms, Proceedings of Internat. Congress of Plant Sciences I. (1929) 429—456.

**Character.** Flores semper dioeci, nudi, singuli vel plures apice trunci inter folia, strobiliformes, terminales vel axillares. Terminalis in genere *Cycas* prolificatio, axi post fructificationem cataphylla (folia imperfecta, prophylla vel perulas auct.) et folia formante. Flores in generibus *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*, *Microcycas*, *Stangeria* terminales, serius ad latera dejecti, trunco post anthesin more sympodiali continuato, strobilos 1 vel plures procreante. Flores in generibus *Macrozamia* et *Encephalartos* laterales, axi principali ulterius excrescente monopodiali. Strobili ♂, quam ♀ angustiores. Mikrosporophylla angulo ± recto patentia, ± crassa, breviter stipitata, anguste vel late cuneata, in pagina inferiore mikrosporangia numerosissima (loculos polliniferos auct.) gerentia, parte terminali sterili acuminata attenuata vel peltata. Mikrosporangia

paginam inferiorem totam microsporophylli aequaliter obtegentia vel linea media nuda in duas areas digesta interdum ad margines distracta, sessilia vel brevissime stipitata, 2—6 in soros aggregata, oblonga vel fere globosa, superne linea media dehiscentia (fissuris rimulae in singulis soris radiatim e centro excurrentibus). Pollen laeve, ellipticum vel subglobosum. Spermatozoidia ampla, rotunda, cochleaeformia, 2—20, ciliis parte superiore spiraliter tortis. Strobili ♀ plerumque crassiores quam ♂, numero macrosporophyllorum minore quam microsporophyllorum, ± longe pedunculati, cylindracei vel oviformes. Macrosporophylla (squamae auct.) ♀ in genere *Cycas* apice trunci aggregata foliis similia, parte terminali dilatata et pinnatifida vel denticulata, parte inferiore pedicelliformi (vel stipitiformi), angusta, macrosporangii (ovulis auct.) in medio macrosporophylli vel loco pinnularum eius vel lobulorum insertis, oppositis vel alternis. Macrosporophylla in ceteris generibus in acumen liberum foliiforme excedentia, plerumque metamorphosata, pedicello elongato, parte terminali peltato-dilatata, macrosporangii basi peltae insertis. Macrosporangia (ovula) orthotropa, sessilia vel subsessilia, in genere *Cycas* erecto-patentia, in ceteris axin strobili versus deorsum spectantia, integumento uno crasso instructa, micropyle longa angusta, liquorem secernente. Integumentum cum nucello brevi spatio in parte superiore connatum, stratis 3 compositum, extremo carnosum, medio ± crasso sive ligneo, intimo sicco-membranaceo, systemate vasorum percurso. Archegonia in nucello 3—200 vel plura. Semina ovalia vel late ellipsoidea vel subglobosa, minima in *Zamia*, maxima in genere *Cycas* et *Macrozamia Hopei* 6 cm, rubida vel aurantiaca raro albida; putamen laeve vel striis vel costis 8—11 e basi usque ad micropylem percursum, teres vel obtuse angulatum, basi ossea plerumque foraminibus vasiferis percursa. Endospermium amplissimum, carnosum. Embryo maturus saepe duam tertiam endospermii aequans, amplus, hypocotyledone brevi obtusa vel suspensore (filo spiraliter torto); cotyledones 2, raro 3—6, carnosae, oblongae, plerumque paulo inaequales, basi apiceque seorsae, medio etiam in germinatione cohaerentes, plumula distincta, inferiore parte vel per totam longitudinem inter se implicatae et primordia foliorum in caverna basali includentes, plerumque parte terminali connatae (in *Ceratozamia* cotyledo 1, una abortiva, altera axin circumcingsens).

Radix primaria paliformis, perennis, firma, radicibus lateralibus et normalibus et brevibus dichotome ramosis partim epigeis. Radices laterales breves, fasciculoso-ramosae, densa capitula coralliformia formantes. Truncus in formis minoribus bulbosus vel rapaeformis, ± subterraneus, plerumque statu adultiore columniformis, plerumque simplex (rarius dichotomus vel repetite furcatus), palmiformis, apice coronam foliorum gerens et reliquis foliorum obtectus, plerumque vix 1—2 m altus, interdum ad 6—18 m, in multis speciebus squamato-armatus (cataphyllis et foliorum basibus persistentibus). Lignum compositum unico strato (monoxylon) vel stratis pluribus distinctis secundariis nec anno unico respondentibus (polyxylon). Medulla copiosa amylacea; in generibus *Encephalartos* et *Macrozamia* fasciculi medullares anastomosantes. Ductus mucosi in omnibus organis obvii. Gemmae ex trunco adventitiae. Folia spiralia, densissime disposita, saepe apice trunci in coronam saepe amplam aggregata, interdum usque 2—3 cm longa, coriacea, basi vaginato-incrassata, pinnata vel bipinnata (in genere *Bowenia*); foliola opposita vel alterna, usque ad 190 vel ultra, linearia vel anguste lanceolata usque rarius ovalia, interdum obliqua vel falciformia, sueto rigida, adulta glabra (juvenilia saepe tomentosa), integra (hinc inde 1- vel pluri-dichotoma), nervis plerumque pluribus vel numerosis parallelis inter sese aequalibus, saepe pluridichotomis (in genere *Stangeria* interdum anastomosantibus), nervo unico mediano in genere *Cycas*; petiolus aculeolatus vel spinosus, raro inermis. Vernatio in genere *Cycas* recta foliolis circinnatis, in *Stangeria* et *Bowenia* incurvata foliolis secus nervum centalem plicatis, in ceteris generibus incurvata, foliolis sese desuper tegentibus. Cataphylla cyclice cum foliis alternantia, squamiformia, anguste vel late triangularia, crassa, carnosae, serius saepe in fibras dissoluta.

Species circ. 60, area geographica limitata, in regionibus subtropicis et tropicis sparsae (olim inde ab aera carbonica in multis orbis terrarum partibus vigentes, etiam in Europa).

**Morphologie und Anatomie der Vegetationsorgane.** Keimung. Darwin sagte, er würde in Unehren sterben, wenn er nicht einen Sämling von *Cycas* beobachtet hätte (2. Juni 1878 an W. Thiselton-Dyer). Einige Beobachtungen über die Keimung von *Cycas circinnalis* subsp. *madagascariensis* hatte schon 1804 Du Petit Thouars gemacht. Sie wurden von Richard ergänzt, aber erst von A. Braun im wesentlichen vervollständigt. Während bei den höheren Pflanzen die Mutterpflanze die Sorge für den wachsenden Keimling übernimmt und den bis zur vollen Entwicklung des Keimes bei ihr bleibenden Samen ernährt, bekommt bei den Cycadeen die Makrospore den gesamten Nahrungsvorrat mit auf den Weg und muß dann allein für die Entwicklung des Keimlings und den Prozeß des Auskeimens Sorge tragen. Der Makrosporencarakter des Embryosacks erhält dadurch große Selbständigkeit. In dem reichlich vorhandenen Endosperm (Prothallium) sind genügend Nährstoffe für die Keimlingsentwicklung vorhanden, die bei den Cycadeen erst nach dem Abfallen des Samens stattfindet. Ein Teil der Entwicklung erfolgt hypogäisch und intraseminal. Die Keimblätter entfalten sich bei der Keimung nicht, sondern bleiben im Samen als Saugapparat, um die Nährstoffe des Samens in den Keimling überzuführen. Erst bei der Keimung wird das Prothallium aufgebraucht. Die Stiele der Kotyledonen durchbrechen die Steinschicht entweder bilateral bei *Cycas*, ringförmig bei glatten runden Samen oder rosettenförmig in peristomartigen Zipfeln bei gerippten Samen. Durch Streckung der Kotyledonarstiele wird der Embryo aus der durch Volumenzunahme des Endosperms gesprengten Samenschale herausgeschoben. Zwischen den Basalteilen der Kotyledonen (Kotyledonarstielen) tritt eine kurze Niederblattknospe auf. Bei meinen Keimpflanzen von *Cycas circinnalis* subsp. *madagascariensis* (Fig. 1) betrug die Zahl der Niederblätter als Primärblätter 1 bis 8, am häufigsten 3. Diesen folgen in der ersten Vegetationsperiode 1, selten 2 Laubblätter. Bei *Dioon* und *Macrosamia* erscheinen in der Regel 3 Niederblätter. Es kann jedoch, auch bei *Cycas*, ein Laubblatt vorausgehen. Die Laubblätter als Primärblätter sind kleiner als die folgenden, haben weniger Fiedern und zeigen oft an diesen Randzählung, ein Merkmal, das oft bei den späteren Blättern verschwindet, manchmal aber als Artcharakter auftritt.

**Wurzel.** Primäre Wurzel. Die primäre Wurzel der Cycadeen ist, im Gegensatz zu allen Kryptogamen, eine Pfahlwurzel. Sie kann ebenso dick wie der Stamm werden und bei den unterirdischen Stämmen deutlich erhalten bleiben. Gelegentlich finden sich darin sklerenchymatische Elemente, die die Festigkeit erhöhen. Die Wurzel ist zuerst tetrarch. Es sind vier Protoxylem-Pole entwickelt. An der Peripherie der Wurzel tritt ein Cambium auf. In allem nicht verholzten oder verkorkten Gewebe sieht man Kristalldrüsen oder rhombische Kristalle, teils einzeln, teils in Zellreihen parallel der Längsrichtung der Wurzel.

**Anomales Wurzelholz.** Mit dem frühzeitigen Altern der Wurzel erlischt die Tätigkeit des 1. Cambiumringes. In der Hauptwurzel von *Cycas Seemannii* beobachtete Gregg außerhalb der zerdrückten Primanen des Siebteils eine dickwandige, gestreckt parenchymatische, einfache oder doppelte Lage von Zellen, die als Perizykel zu deuten sind und sich in der Folge meristematisch entwickeln. Diese Zellkomplexe treten nicht weit von dem Ende des normalen Cambiums im Perizykel auf. Dadurch entstehen drei Zuwachsringe, die infolge von Spannung teilweise gesprengt werden. An den Sprengungsstellen sieht man gelegentlich kleine verdoppelte Bündelstücke auftreten, bei denen das spiegelbildliche Gegenstück hinsichtlich seiner Struktur verkehrt orientiert ist. Bei Wundverletzung läßt sich Neubildung von Stelenteilen beobachten.

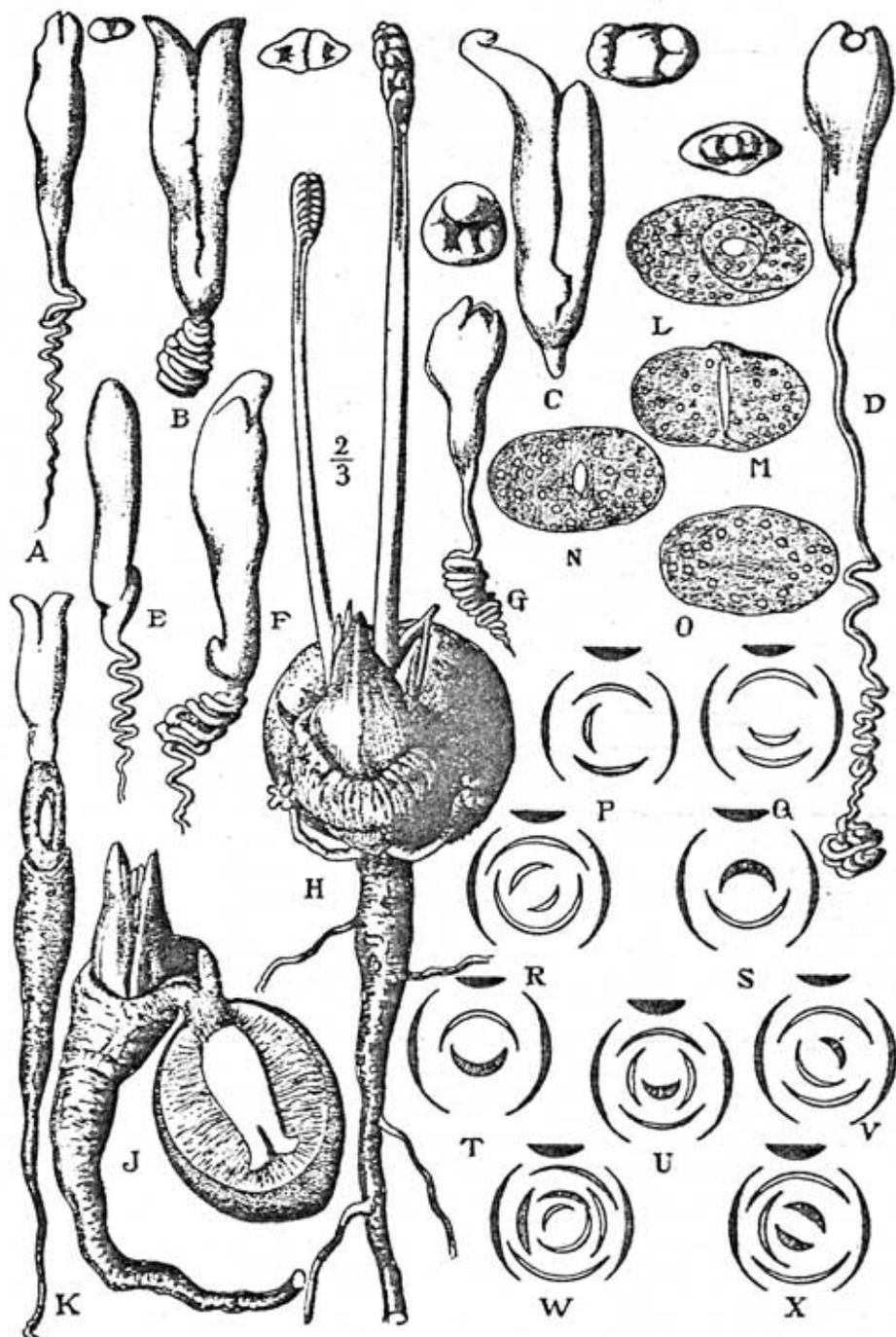


Fig. 1. A—X *Cycas circinnalis* L. subsp. *madagascariensis* Miq. Germinatio. — A—G Embryones a fronte et a superficie visi; B Embryo 12 mm longus, 8 mm latus, 3 mm crassus; basi suspensor (embryonis gestor) complicatus, dense compositus, circ. 50 mm longus; linea commissuralis separans cotyledones connatas; C Embryo 13 mm longus, 3—4 mm latus, 2,5 mm crassus, cotyledonibus imparibus, una apice torta basi cum exordio laminae alteram amplectente; in cotyledonum con-

In den Wurzeln tritt infolge sehr erheblicher Drehung des inneren Parenchyms Distorsion der Holzstränge auf. Im Anschluß an innere Wachstumsspannungen oder deren Auflösung in Rißbildungen treten zerspaltene Holzkörper (*corpus lignosum fissum*) auf. Besonders zahlreiche Auflösung der Zuwachszonen in unregelmäßige oder inverse Bündelteile sah ich bei *Encephalartos Poggei* in dem beinahe lianenartig toridierten Wurzelholz (Fig. 3 A—G). Watanabe hat beobachtet, daß infolge der Spannung der Rindenzellen und des stärkeren Dickenwachstums des Zentralzylinders der Wurzeln von *Cycas revoluta* die zerquetschten Zellgrenzen in der Rinde als konzentrische Furchen erscheinen.

**Seitenwurzeln und Koralloide.** Aus der gewaltigen, manchmal gabeligen Pfahlwurzel, die zuerst bei der Keimung entsteht, gehen frühzeitig 2 kurze, mehr oder weniger horizontal abstehende Seitenzweige hervor. Die obersten Seitenwurzeln richten sich auf, wachsen aërotropisch und treten mit den Spitzen über die Erde hervor, wo sie die Köpchen oder Koralloide bilden (Fig. 4 J—O). Am eingehendsten ist die Koralloidbildung von Watanabe untersucht worden. Der Vegetationspunkt der Wurzelspitze besteht aus einer meristematischen Zellgruppe. Die Koralloidbildung beginnt mit dem Aufhören des Längenwachstums der Wurzelspitze. Der Vegetationspunkt divergiert. Durch folgende mehrmalige Dichotomie entsteht schließlich das Koralloid. Luft und Licht sind zur Bildung der Koralloide notwendig, mit der Schwerkraft haben sie nichts zu tun. Die Wurzeln letzter Ordnung entstehen akropetal (Fig. 4 N) aus einer der vorletzten Wurzeln und bilden ihre Enden auch akropetal in Koralloide um. In den Koralloiden ist von vornherein eine Schicht ausgebildet, die anfänglich plasmareich, stärkearm und dadurch von den anderen Rindenzellen verschieden ist. In dieser Schicht schafft sich später eine Alge schizogen Eingang in die Interzellularen, durch die sie in die Wurzel eindringt. Die Spitze der Wurzel letzter Ordnung ist zunächst algenfrei, dann wird sie von der Alge infiziert. Die Alge entspricht der endophytischen Cyanophyce in *Gunnera* und wird von Hariot als *Nostoc punctiforme* bezeichnet. Die Alge scheint jedoch nicht ein typischer *Nostoc* zu sein, sondern ist mehr *Anabaena* ähnlich. Entdeckt wurde die in den korallenförmigen Cycadeenwurzeln wohnende Cyanophyce 1872 von Reinke. Proteolyisierende Enzyme sind weder in der Wurzelspitze noch in den Koralloiden nachgewiesen. Für Stickstoffassimilation besteht kein Anhaltspunkt. Algenfreie Koralloide vertrocknen; sie können sich vorher, durch Verletzung, in gewöhnliche Wurzeln umwandeln. Eine *Bowenia*, der ich alle Koralloide entfernte, zeigte gegenüber der normalen Pflanze ein stark gehemmtes Wachstum, die Wedel wurden kaum halb so groß wie sonst. Nun hat Yoshimura durch chemische Analyse reicheren Eiweißgehalt bei koralloid-

spectu supero dexter minor carinulatus; D Embryo abortivus 4 mm longus, 1,5 mm latus, 0,75 mm crassus cum suspensore longissimo, cotyledonibus nondum connatis, in medio punctum vegetationis gerens; E Embryo monocotyledoneus 11 mm longus, 2,5 mm crassus; F Embryo tricotyledoneus, 20 mm longus, 5,5 mm latus, 5 mm crassus, cum prima cotyledone (sinistra inferiore) evolutione inhibita; G Embryo tricotyledoneus cum cotyledonibus rudimentariis, una majore, inter eas punctum vegetationis. — H Semen germinans cum 2 foliis, radice primaria; sub ipsa vagina cotyledonaria in summam terram enascuntur radices laterales 2 cum corallorum capitulis. — J Semen plantae germinantis longitudinaliter dissectum. — K Cotyledones cum fissura cotyledonaria alternantes. — L—O Sectio transversalis cotyledonis adultioris; annuli fasciculos nervorum exhibent; L sectio altior cotyledonum, in medio 2 cataphylla, quorum inferius primum est; M sectio inferior cum cotyledonibus complectentibus; O sectio infima: concrecentiae planities haud distinguenda. — P—X Diagrammata insertionis variationis plantae germinantis cum cataphyllis 1—7 demonstrantia; in omnibus figuris suprema pars (nigra) transversalem fissuram seminis exhibet; foliola arcubus lineolatis, cataphylla arc. non lineolatis albis effinguntur. In Fig. W planta germinans cum foliis 2 proponitur, quorum quintum maius folium format, tertium minus, quod est loco cataphylli 3 et nimis sero quam quantum altius insertum evolutum est. — Omnium sementum ipse feci; germinatio post menses 7—12.

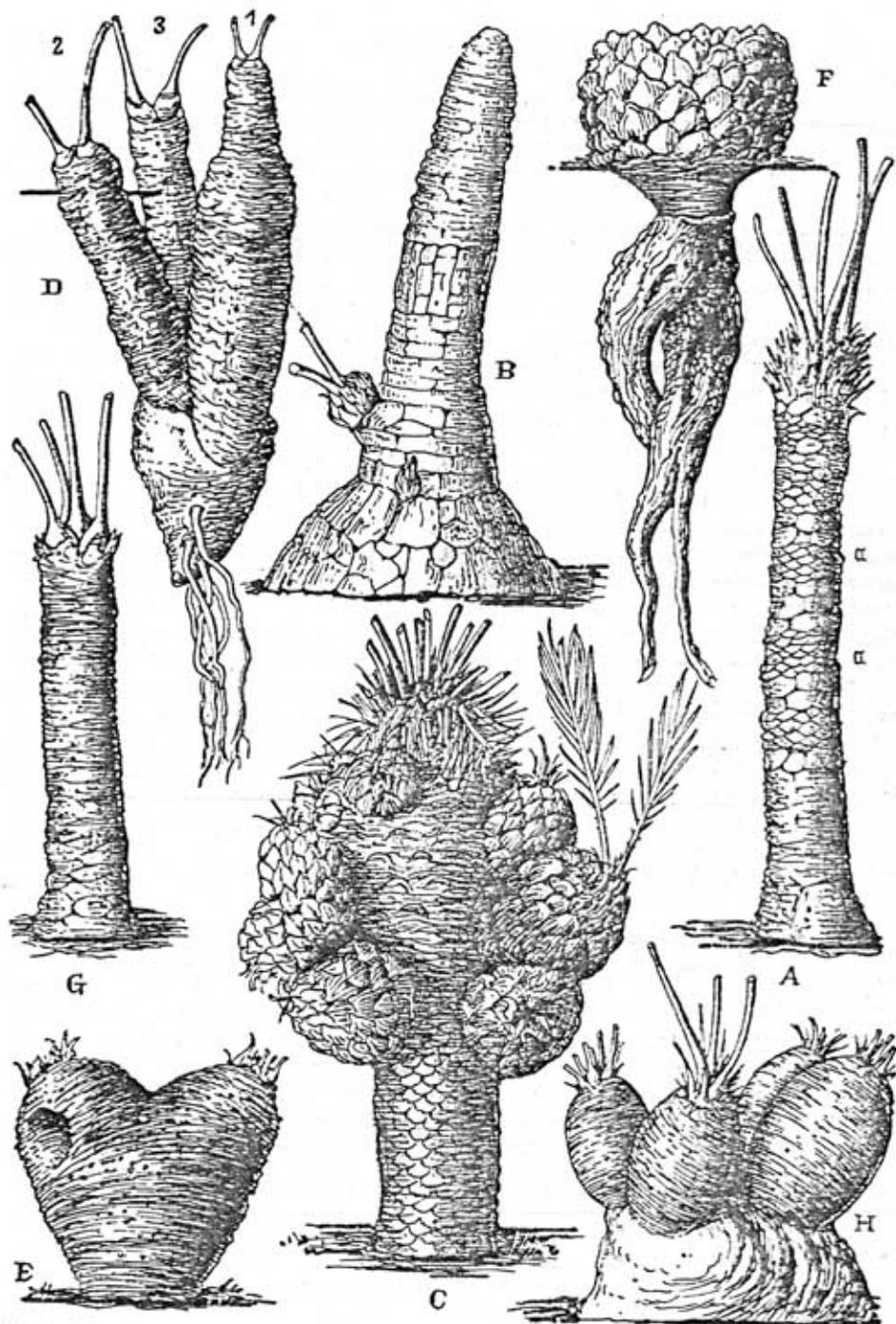


Fig. 2. Trunci. A *Cycas media* R. Br., in vertice cataphylla, in medio cicatrices foliorum (a), quae evanescent in inferiore trunci parte ( $\frac{1}{10}$ ). — B *Cycas siamensis* Miq., truncus gemmas 2 agens, cortice subereo rimoso ( $\frac{1}{4}$ ). — C *Cycas revoluta* Thunb., caudice monstroso ramoso polycephalo = f. *crinata* hort. ( $\frac{1}{2}$ ). — D *Bowenia spectabilis* Hook., truncus 3-ramosus. — E *Stangeria paradoxa* Th. Moore, truncus 2-ramosus, ad sinistram foveola putredine orta et postea suberosa ( $\frac{1}{2}$ ). — F *Encephalartos Poggei* Ascherson ( $\frac{1}{2}$ ). — G *Zamia Skinneri* Warz. ( $\frac{1}{10}$ ). — H *Zamia furfuracea* L. f., truncus bis dichotomus ( $\frac{1}{2}$ ).

tragenden Exemplaren von *Cycas revoluta* nachgewiesen. Daraus schließe ich, daß die Koralloide im Dienst der Vitaminzufuhr stehen. Die Algensymbiose wirkt auf das Wachstum von *Cycas* vorteilhaft, indem sie das Wachstum der Koralloide fördert. Gleichzeitig tragen die Koralloide zur Durchlüftung bei. Life wies durch Injektionsexperimente den Austritt der Luft aus Lentizellen des Koralloids nach. Morphologisch sind die K<sup>o</sup>-alloide als erbliche Hemmungsbildung anzusprechen. Adventivwurzeln, die an umgestürzten *Cycas*-Stämmen auftreten und den Boden noch nicht erreichen, haben Luftwurzeltypus mit abgerundeten Spitzen. Die Dichotomie der Koralloide bedeutet keinen phylogenetischen Atavismus, sondern hängt mit der Sistierung der Wurzelspitzenbildung zusammen.

**Stamm.** Der Stamm (Fig. 2) wächst senkrecht in die Höhe oder hat Knollen- oder Rübenform. Im letzteren Falle ist er häufig unterirdisch. Mit der geophilen Lebensweise ist das frühzeitige Abwerfen des sonst persistierenden Blattbasenpanzers verbunden, so bei *Stangeria*, *Zamia*. Nur unter der Blattkrone bleiben die Blattbasen bei *Bowenia* erhalten. Bei *Macrozamia* bilden die mit Haaren besetzten Blattgrundteile (Blattfüße) durch Zerfaserung eine pelzähnliche oder polsterartige Decke. Entblößte oberirdische Stämme hat *Cycas siamensis*. Dicht wollig behaart sind die Blattkissen des Stammes von *Encephalartos villosus*. An den gepanzerten Stämmen alternieren die Ringe der Blattbasen und Niederblattbasen. Die Ähnlichkeit mit den durch Blattnarben und Stielreste gefälten Stämmen der Baumfarne und mit den geringelten oder den mit den geschlossenen Scheidenmalen bekleideten Stämmen der Palmen ist rein äußerlich.

Die Stämme sind im allgemeinen nicht verzweigt. Die Verzweigung erfolgt durch Auswachsen von Seitenknospen (Fig. 4, H). Diese haben ihren Ursprung gewöhnlich an der Basis in den Winkeln der alten Blätter, jedoch lassen sich auch vom Holzteil, wenn an diesem noch Cambium oder Bast vorhanden ist, akzessorische zur Vermehrung geeignete Knospen gewinnen. Durch Verletzung des Apikalmeristems werden namentlich in Japan zwerghafte und stark verzweigte Monstrositäten gärtnerisch gezogen. In der Regel entwickeln sich an einem Stamm nicht mehr als 4 oder 5 Äste, bei *Stangeria* und *Bowenia* unterirdisch, bei hohen Bäumen wie z. B. *Cycas* in Gestalt kronleuchterartiger Arme.

**Stammbau im allgemeinen.** Der Stamm besteht aus einem relativ dünnen Holzring, der ein sehr umfangreiches Mark einschließt und von Cambium und Phloem (Bast) umgeben ist. Letzteres wird von einer dicken Rinde umschlossen, die außen von einem Borke bildenden Periderm eingehüllt wird. An der Außenseite befindet sich ein aus alten Blattbasen und einzelnen Teilen der Borke gebildeter Panzer. Durch diese Eigentümlichkeiten unterscheiden sich die Cycadeen wesentlich von anderen Pflanzen, insbesondere von den Coniferen, die durch dünnes Mark, dicken Gefäßzylinder und dünne Rinde ausgezeichnet sind. Der gesamte sekundäre Holz- und Bastkörper hat den Bau saftiger, parenchymreicher Stämme.

Die Maße werden aus folgenden Daten ersichtlich:

Art	Höhe	Dia- meter	Mark	Xylem	Phloem	Rinde	Blattfuß- Panzer
<i>Encephalartos latifolius</i>	1,5 m	20,5 cm	7,5 cm	7,5 cm	7,5 cm	8 mm	5 cm
<i>Ceratozamia mexicana</i>	0,3—2 m	15 cm	5,7 cm	3 mm	2 mm	1,5 cm	stark
<i>Zamia floridana</i> . . .	15 cm	6 cm	1,3 cm	2 mm	2 mm	2 mm	0
<i>Dioon edule</i> . . . . .	0,6—1 m	21 cm	6,9—8,7 cm	0,5—1,5 cm	5—8 mm	2—3,2 cm	1,5—3,6 cm
<i>Dioon spinulosum</i> . . .	6—12 m	33 cm	8 cm	10 cm	1,4 cm	2,5 cm	0,5—1 cm
<i>Cycadeoidea dacotensis</i>	44 cm	39 cm	12 cm	1,1 cm	0,4 cm	3,0 cm	10 cm
<i>Cycadeoidea microphylla</i>	48 cm	38 cm	12 cm	0,7 cm	0,3 cm	1,0 cm	10 cm
<i>Cycadeoidea Paynei</i> . .	30 cm	21 cm	8 cm	0,3 cm	0,5 cm	2 cm	3 cm
<i>Microcycas calocoma</i> . .	3—10 m	60—120 cm	6,5—7,2 cm	0,4—0,9 cm	0,2—0,5 cm	1—1,6 cm	10—12 cm

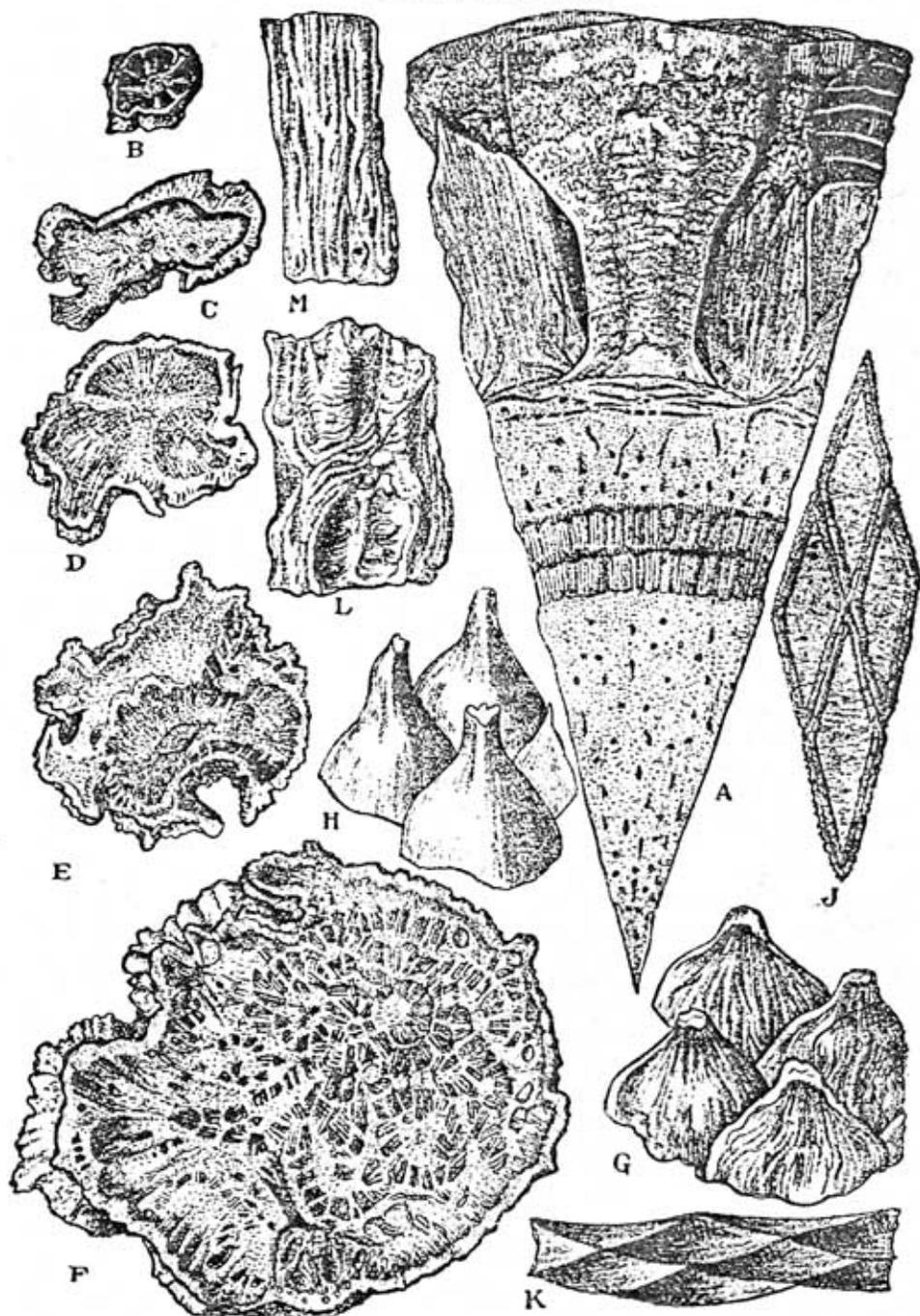


Fig. 3. A *Encephalartos longifolius* Lehmann, trunci sectio transversa. — B—G *Encephalartos Poggei* Ascherson; B—F sectiones radices successivae, ligno in D—F distracto; G cataphyllorum cicatrices. — H *Macrozamia Denisonii* Moore et F. Muell., bases foliorum in trunco persistentes. — J—M *Encephalartos cycadifolius* Lehmann var. *Friderici Guillelmi* Lehmann; J cicatrices foliorum; K trunci superficies cicatricibus orbata; L superficies trunci inferioris; M medulla centralis cum foveolis lenticulariformibus vestigiorum foliorum exeuntium.

Besonders hohe Stämme besitzen: *Cycas media* 7–20 m; *C. revoluta* 1–8 m (in letzterem Falle 2 m Umfang); *Macrozamia Hopei* 20 m; *M. Moorei* 2–7 m; *Encephalartos Laurentianus* 10 m; *E. Hildebrandtii* 6 m; *E. Altensteinii* 3 m.

Mark. Das stark entwickelte Mark nimmt  $\frac{1}{3}$  des Stammdurchmessers ein. In der Jugend enthält das Mark nur von Stärke erfülltes Parenchym und Schleimkanäle, während es sich zwischen den Holzsegmenten in schmäleren oder breiteren Markstrahlen fortsetzt. In den Markstrahlen findet man häufig Idioblasten und Calcium-oxalatkrystalle.

Markständige Bündel. *Encephalartos* (Fig. 3A, 4G) und *Macrozamia* bilden eine Ausnahme durch das Vorhandensein anastomosierender markständiger Bündel, die in den älteren Markteilen entstehen und das Mark nach allen Richtungen durchsetzen. Diese markständigen Bündel haben kein Protoxylem (Primärholz), ihr Phloem ist nach der Seite des sie begleitenden Schleimkanales gerichtet, und wo ein solcher in die Rinde geht, fügt sich das Bündel zu dem normalen Holzring. Jedes Rindenbündel steht in Kontakt mit dem Phloem. Der Ursprung ist ebenso akzessorisch wie bei den rindenständigen Bündeln von *Cycas*. Die Markbündel verlaufen der Länge nach wellenförmig im Mark. Sie bilden ein reiches Geflecht, das dem Mark eigen ist und in die Rinde keine Zweige abgibt. Stärkere Stränge der Markbündel werden etwa 1 mm dick.

Das zentrale Mark (medulla centralis) zeigt an seiner Oberfläche linsen- oder rhombenförmige Vorsprünge mit den austretenden Blattspuren in Form einer schmalen Grube und zwischen jenen Vorsprüngen ein Hochrelief feiner Vertikalstreifen (Fig. 3M). Entsprechende fossile Marksteinkörper hat Saporta (Paléont. franç. II. [1875] 331) unter das Pseudogenus *Cycadomyelon* zusammengefaßt.

Im Mark befindliche in Beziehung zur Blüte stehende Gefäßbündelsysteme. Bei *Stangeria*, *Microcycas*, *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia* und *Cycas* ♂ enthält das Mark von Individuen, die geblüht haben, eine Anzahl von Gefäßbündelzylindern, von denen jeder zu einem Strobilus führt (Fig. 4C, D–F). Diese Struktur kommt in folgender Weise zustande. Jeder Blütenstiel stand einmal terminal und enthielt den Stammvegetationspunkt, der später durch das Reifen der Blüte zugrunde ging. Ein neuer Vegetationspunkt wurde dann als sympodialer Zweig ganz nahe der Basis des Blütenstieles gebildet und schob den Blütenstiel beiseite. In dieser Weise wurden durch das nachträgliche Dickenwachstum der Stammspitze die Gefäßbündelsysteme aller nachfolgenden Strobili (sogenannte Zapfenkuppelbogen oder cone domes nach Chamberlain) im Mark eingeschlossen; die Strobili sind lateral zwischen den alten Blattbasen auf dem Stamme inseriert. Nur scheinbar tritt das Leitungssystem des Strobilus durch das Bündelrohr der Achse hindurch, während der Ontogenie nach das Bündelrohr der Achse das Strobilusleitungssystem umwachsen hat.

Normales Holz. Das normale Holz geht aus dem primären Blattspurring hervor. Der dünne Gefäßbündelzylinder besteht aus einem Kreis kollateraler endarcher Bündel. Es liegt eine Eustele vor wie bei den Dikotyledonen. Diejenigen Cycadeen, deren Stammgefäßbündelsystem nur eine Xylem- und Phloemzone entwickelt, können als monoxyl bezeichnet werden. Hierzu gehören *Stangeria*, *Dioon*, *Microcycas*, *Ceratozamia* und *Zamia* (Fig. 4F). Der Querschnitt zeigt folgendes Verhalten. Das umfangreiche Mark wird von den in Ringform angeordneten Xylemsegmenten umgeben. Die Xylemsegmente werden durch die breiten primären Markstrahlen getrennt und enthalten selbst schmalere Markstrahlen. Außen liegt dem Xylem das einzige Cambium an, das gebildet wird. Außerhalb des Cambiums liegen die Phloemsegmente, die mit den Xylemsegmenten korrespondieren, schmale Markstrahlen enthalten und oft ebenso dick werden wie das Xylem. Innerhalb der Xylemsegmente finden sich im Mark zerstreut Gruppen von etwa zehn bis mehr Xylemzellen in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen. Sie sind die Ursprungsstellen der durch die Markstrahlen austretenden Bündel. Aus Tangentialschnitten ergibt sich, daß die Bündel zusammen

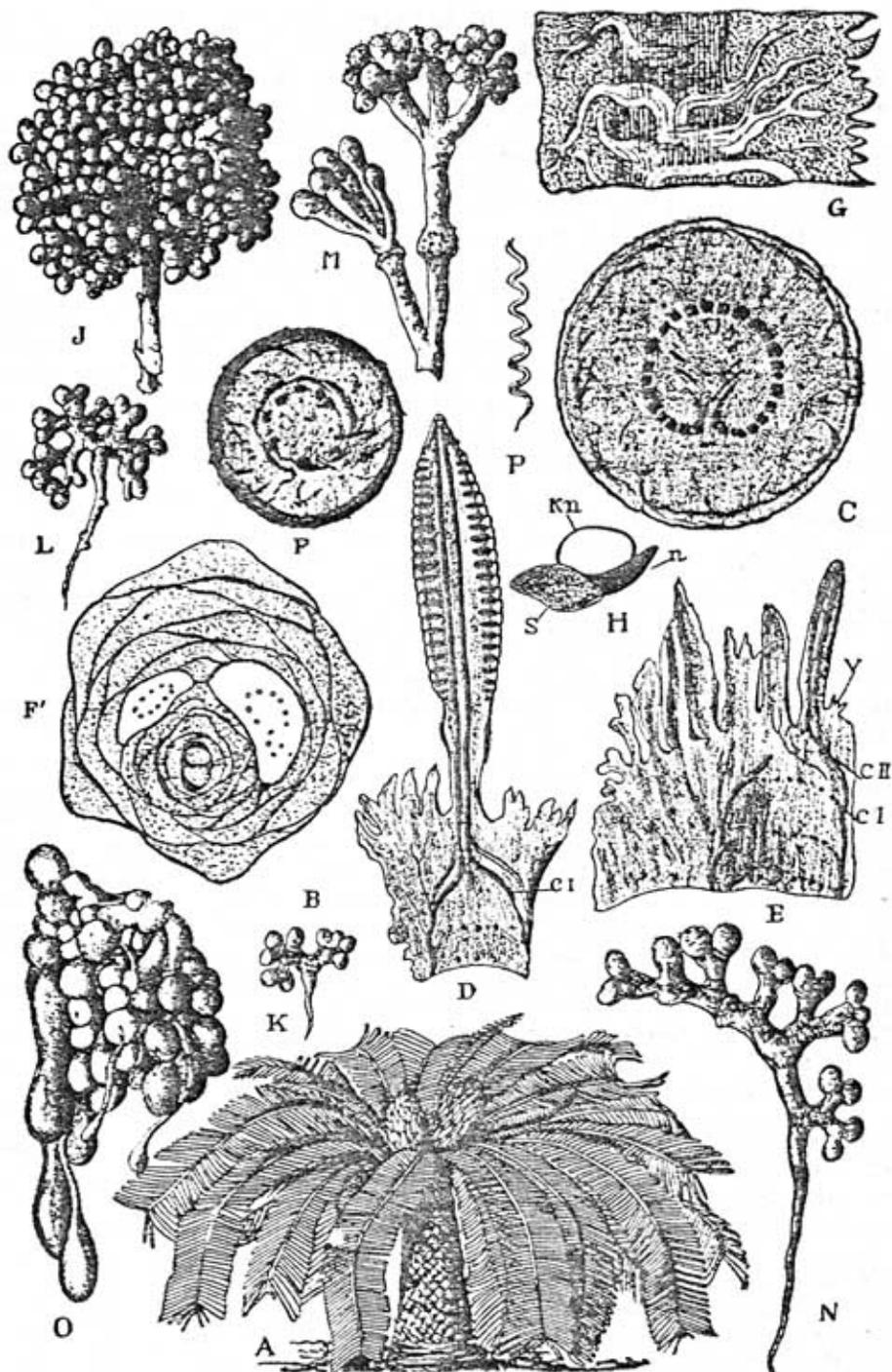


Fig. 4. A *Dioon edule* Lindley, truncus cum 2 strobilis ♀ ( $1/20$ ). — B—C *Stangeria paradoxa* Th. Moore; B apex trunci cum cataphyllis et pedunculis strobilorum ♂ 2, sectio transversa; C trunci superioris sectio transversa. — D—E *Zamia media* Jacq.; D—E sectiones verticis longitudinales

ein mehr oder weniger offenes Netzwerk bilden, eine Dictyostele. Trotzdem bei diesen Stämmen nur ein einziges Cambium gebildet wird, ist das sekundäre Dickenwachstum teilweise nicht unbedeutend. Der Zuwachsring kann unbegrenzt lange in die Dicke wachsen, solange nicht Schädigung durch Alter oder Krankheit eintritt.

Eine andere Entwicklungstendenz zeigt sich bei den Cycadeen *Cycas*, *Macrozamia*, *Bowenia* und *Encephalartos*. Hier ist das Dickenwachstum eines Ringes begrenzt: es steht nach einer mehr als eine Vegetationsperiode betragenden Zeit still. Fortgesetzt entsteht eine neue sekundäre Cambiumzone, die im Perizykel auftritt. Man bezeichnet die Cycadeen mit mehreren Xylem- und Phloemzonen als polyxyle. Durch die sekundären Meristeme tritt sukzessive Vermehrung der Elemente des Gefäßbündelrohres ein. Es werden bis 24 Holzonen gebildet, die nicht Jahresringe, sondern Wachstumszonen darstellen. Auf dem Querschnitt von *Encephalartos longifolius* (Fig. 3A) sehen wir von außen nach innen das Periderm in sukzessive gebildeten Schichten, die Blattbasen, die Rinde, die gekrümmten Fortsätze der Markscheidenbündel (Gürtelbündel), die beiden anomalen Holzonen, das normale Holz, das Mark und die Markbündel. In den inneren Rindenschichten eines polyxylen Stammes von *Cycas* prob. *Rumphii*, der 85 cm breit ist und in der Jugend monoxyl war, sind 22 Cambien gebildet worden, die die anomalen Holzonen hervorbringen. Die Polyxylie wurde schon von Rheedee an einem 28 cm dicken Stamm von *Cycas circinnalis* mit 7 Holzonen entdeckt und abgebildet, von Mohl aber noch bezweifelt. Die Blattspurbündel werden bei der Bildung der anomalen Bündelkreise umgangen. Die Xylemteile bestehen entweder aus Spiraltracheiden (*Zamia*), aus leiterförmig getüpfelten Tracheiden (*Stangeria*), oder aus leiterförmigen Elementen. Die innersten Erstlinge der Tracheiden sind spiralförmig, die Tracheiden meist treppenförmig verdickt.

**Atypische Verdickung.** Einzelne der Verdickungsstreifen können bisweilen stellenweise unterbrochen sein. Damit verliert das Bündelrohr seinen kontinuierlichen Verlauf.

**Inversion der Stelen.** Inverse (umgekehrte) Stelen entstehen dadurch, daß vom Cambium aus sehr oft Siebteile nicht nur, wie normal, gegen die Stammperipherie, sondern auch gegen das Stammzentrum hin abgegeben werden. Worsdell entdeckte bei *Macrozamia* und *Bowenia* ein tertiäres Cambium, das zwischen den sukzessiven sekundären Cambien entsteht und schmale Bündel mit inverser Stellung erzeugt. Markbündel mit inverser Stellung kommen sporadisch bei *Microcycas* vor. Die Inversion hängt zusammen mit der dauernden Dehnung von Mark und Rinde durch das Dickenwachstum. Besonders ausgedehnte inverse Stelenteile wurden in den ja zahlreichen Torsionen ausgesetzten Achsen von Keimlingen gefunden, so von Matte bei *Encephalartos Barteri*. Bei einigen Stücken von *Medullosa stellata* in der Sammlung Cotta (n. 507, 561, 3292\*) habe ich Umkehren des innersten Kreises des Holzzylinders beobachtet.

**Entwicklung der Eustele.** Die Gefäßbündelplatte im Keimling von *Ceratozamia* zeigt protostele Tendenz, d. h. einen soliden Holzkörper (= Haplostele), umgeben von Phloem. In der Gefäßplatte des Hypokotyls bleibt die Protostele. Über der Gefäßplatte tritt ein hohler Holzzylinder mit Mark, eine Siphonostele auf. Bei *Microcycas* ist der Gefäßzylinder im Keimling von Anfang an siphonostel; er entwickelt sich nicht aus einer protostelen Kotyledonarplatte. Die Umbildung der

successivae (fasciculis strobilorum ♂ signo CI et CII designatis); V punctum vegetationis novum juxta strobilum juvenilem crescens. — F *Zamia floridana* A. DC., trunci sectio horizontalis. — F' *Zamia muricata* Willd., sectio transversa cataphyllorum cum pedunculis 2. — G *Encephalartos longifolius* Lehmann, trunci sectio radially-longitudinalis, radii medullaribus transversis percursora. — H *Cycas revoluta* Thunberg, gemmae (Ka) positio versus basin folii (S), n cataphyllum. — J *Encephalartos Altensteinii* Lehmann, radices coralloideae. — K—N *Encephalartos villosus* Lemaire, radices coralloideae. — O *Cycas circinnalis* L. subsp. *vera* Schuster, gummi et parte trunci superiore. — P *Zamia muricata* Willd., gummi ex singulo canali gummoso.

Haplostele durch Mark- und Markstrahlenbildung in die Eustele läßt sich demnach teilweise noch ontogenetisch nachweisen.

Rinde. Die Rinde nimmt  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  des Stammdurchmessers ein. Sie besteht aus Parenchym, in dem die Blattbündel und die Blütenstielbündel sowie die Schleimkanäle verlaufen. Während bei den Farnen und auch bei den *Bennettitales* die Blattbündel von der Stele aus schief aufwärts in die Basis des Blattstieles hineinlaufen, ist bei den Cycadeen dieser Verlauf mehr oder weniger gestört. In einfacheren Fällen wie *Stangeria* und *Zamia* (Fig. 4 F) zweigen die Blattbündel von der Stele unter einem Winkel von etwa  $30^\circ$  ab, laufen aufwärts, bis sie  $\frac{2}{3}$  oder fast die ganze Rinde durchlaufen haben, krümmen sich dann links oder rechts umbiegend langsam aufwärts, wobei sie in Abweichung von  $50^\circ$ — $60^\circ$  den Rindenumfang durchlaufen, bevor sie vom Periderm abgeschnitten werden oder in das Blatt eintreten. Jedes Blatt erhält ein Paar von entgegengesetzten Richtungen kommender Bündel. Komplizierter ist der Bündelverlauf bei schwergepanzerten Stämmen wie *Cycas* und *Dioon*. Zur Beschreibung dieser Verhältnisse kann man folgende Bezeichnungen anwenden: 1. Markscheidenbündel, wenn die Bündel, jedes für sich oder in Form eines anastomosierenden Systems, unmittelbar aus der Stele entspringen; 2. Gürtelbündel für die gekrümmten Fortsätze der Markscheidenbündel in den äußeren Rindenteilen; 3. Radialverbindungen für die Anastomosen zwischen den Gürtelbündeln. Bei *Cycas* gabeln sich die Markscheidenbündel bald nach ihrer Entstehung. Diese Gabeläste verzweigen sich selbst wieder vielfach und anastomosieren mit seitlich, oberhalb und unterhalb von ihnen gelegenen Bündeln zu einem reichen Netzwerk. Dieses Netzwerk wird dann lateral und vertikal in den festeren Gürtelbündeln aufgehängt. Die Gefäßbündelversorgung des Blattes erfolgt durch zwei Zweige eines Markscheidenbündels, die in entgegengesetzter Richtung den ganzen Rindenumfang durchlaufen haben. Infolge dieser Struktur kreuzen sich die beiden Bündel eines Blattes mit den Bündeln jedes anderen Blattes des gleichen Blattwirtels. Zweifellos dienen die Rindenbündel außer der Ernährung der hohen Panzerstämme auch zu deren Festigkeit. Diese wird auch durch das Vorkommen von sklerenchymatischen Elementen im Phloem erhöht.

Rindenbündel. Diese, auch Kortikalbündel genannt, treten bei *Macrosamia* und *Bowenia* als schmale Bündel auf. Sie haben kein Dickenwachstum. Im Bündelssystem der Cycadeen sind die rindenständigen Bündel akzessorische Bestandteile. Das akzessorische kortikale Bündelssystem, das Mettenius bei *Cycas revoluta* entdeckte, entsteht aus Folgemeristemen im Rindenparenchym.

Blattspurbündel. Bei den Cycadeen laufen die beiden Blattspurstränge nicht horizontal innerhalb der Rinde, sondern der eine links der andere rechts um den Stamm herum. So treten in jedes Blatt zwei, jedoch auch mehrere Blattspuranlagen ein. Daß diese Verdoppelung der Blattspur auf eine ehemalige Dichotomie hinweist, wird durch den Bündelverlauf in den dichotomen Fiedern von *Cycas Micholitzii* (Fig. 7 B) widerlegt, wo die beiden Bündel nicht in die Gabeln eintreten, sondern dort sich je ein Gabelast in zwei selbständige Äste teilt. Die Zahl der Gefäßbündel ist variabel und braucht nicht entsprechend vielen ursprünglichen Blättern entsprechen. Während die Gattung *Cycas* lebend und fossil nur einen Mittelnerv aufweist, findet sich in den ebenso schmalen Fiedern der gleichaltrigen fossilen Gattung *Pseudocycas* eine Verdoppelung des Mittelnervs. Phylogenetischen Wert hat diese Verdoppelung nicht. Daß bei den Cycadeen die zahlreichen Fiedergefäßbündel an der Insertionsfläche zu zwei Spursträngen sich vereinigen, hängt offenbar damit zusammen, daß sie getrennt, der eine rechts, der andere links bogig durch die Rinde steigen, was selbst wieder der physiologische Ausdruck der Bündelversorgung der saftigen, parenchymreichen Cycadeen-Stämme ist.

Xylembildungen getrennten Ursprunges und deren Verlauf in den Blattstielen. Bei dem Eintritt der Bündel in den Blattstiel schiebt sich zentripetales Xylem innerhalb des zentrifugalen Xylems ein. Da das Xylem in zwei

Gruppen, die Hauptmasse zentripetal, die inneren Teile zentrifugal von der Peripherie aus, auftreten, hat man auch von diploxylen (Renault) oder mesarchen Blattspursträngen gesprochen. In allen Geweben außerhalb des primären Zylinders treten bei den Cycadeen mesarche (und konzentrische) Bündel auf. Der Übergang von endarch zu mesarch ist eine gewöhnliche Erscheinung bei den Blattspuren der Cycadeen. Man hat das Zentripetalholz der Cycadeen mit demjenigen der Farne verglichen. Hier ergibt sich aber ein grundlegender Unterschied. Bei den Cycadeen wird die Verbindung zwischen dem unteren Teil der Blattspur nicht bewirkt durch die Überbleibsel des Stammxylems, wie bei den Farnen, sondern durch die abwärtige Verlängerung und seitliche Vereinigung der Blattspuren selbst, im einfachsten Falle (*Lyginodendron*) durch sympodiale Verschmelzung. Das Stammxylem steht bei den Cycadeen nicht in Beziehung zur Blattspur. Bei den Farnen beginnt die Reduktion des Zentripetalholzes in den unteren Teilen der Blattspuren und schreitet nach aufwärts, bei den Cycadeen nimmt die Reduktion des Zentripetalxylems nach abwärts zu. Die Reduktion des Stammxylems ist bei den Cycadeen nicht verbunden mit der Reduktion des Zentripetalxylems in der Blattspur, sondern Stammxylem und Blattspurxylem sind getrennt und selbständig. Zur Physiologie des Zentripetalholzes läßt sich sagen, daß überall, wo Xylem vorhanden ist, zentripetales Holz auftreten kann. Man kann bei der Umkehr der Holzstruktur, die auch im Angiospermenholz vorkommt, an die Labilität asymmetrischer Formen und ihre Neigung zum Umschlagen in die spiegelbildliche Gegenform denken, also einen morphodynamischen Prozeß. Aus den angeführten Argumenten folgt, daß das Zentripetalholz der Cycadeen selbständig erworben ist. Daß in der Mitte des Blattes ein Wechsel vom zentripetalen Wachstum des Holzes durch Übergangsstadien zum zentrifugalen erfolgt, hängt damit zusammen, daß das Holz an den beiden seitlichen und unteren Ecken eine leichte Torsion erfährt. Auch die neueren Untersuchungen von Messeri und von Chauveaud haben ergeben, daß das zentripetale Holz eine Neubildung darstellt. Chauveauds Theorie der basifugen Beschleunigung der Entwicklung des zentripetalen Holzes wird jedoch von Messeri widerlegt.

**Schleimgänge.** Schleimgänge sind durch das Parenchym verbreitet. Besonders reichlich verästelt sind sie in Mark und Rinde, wo sie ein dichtes Schleimkanalsystem bilden. In die Wurzeln treten sie nicht ein. Von den Schleimgängen des Stammes treten Äste in die Blätter, um in diesen zu endigen, nachdem sie Blattstiel und Rhachis der Fiederblättchen der Länge nach durchzogen. In die Blätterfiederchen treten sie ein bei *Dioon*, *Encephalartos*, *Stangeria*. Daß das Schleimkanalsystem als Wasserreservoir für die Trockenheit dient, ist kaum zu bezweifeln. Gegen Verletzungen sowie gegen Fäulnis bildet die in großer Menge heraustretende schleimig-gummöse Masse einen guten Schutz. Genau untersucht hat Dannehl die Entwicklungsgeschichte der schizolytischen Schleimbehälter bei *Ceratosamia*. Der Schleim entsteht wahrscheinlich im Protoplasma der sezernierenden Zellen und wird durch feine Poren in die Schleimbehälter gepreßt, genau wie bei *Opuntia*. Die Gummikanäle dienen demnach als Wundsekret, vielleicht als Wasserreservoir und schützen vor starker Transpiration.

**Panzer.** Der Panzer besteht aus den stehengebliebenen Blatt- und Sporophyllbasen (Blattfüßen) und ist manchmal mit den auf diesen vorhandenen Haaren bedeckt (Fig. 3A, G—K). Unter den Blattbasen entsteht in noch lebendem Gewebe eine Peridermschicht, der weiter nach innen gebildete Schichten folgen, bis die Blattbasis und die ältere Rindenschicht abgeschnitten sind. Außer dieser dickeren inneren Peridermschicht besteht das Rindenparenchym aus einer äußeren Korkschicht, die die Borke bildet. Periderm- und Borkenbildung erfolgen bei den verschiedenen Arten verschieden schnell. Die äußere Schutzschicht des Panzers kann bei großen Stämmen bis 10 cm dick sein, aber nach und nach, namentlich im unteren Teile des Stammes, schwinden. Bei *Stangeria* und *Zamia* fallen die Blattbasen bald ab (Fig. 2D und E).

Alter. Das Alter der Cycadeen läßt sich nur annähernd auf Grund der vegetativen Periodizität schätzen. Die in der Regel jährlich nur eine Laubkrone treibenden *Encephalartos*-Arten kann man bei etwa  $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$  m Höhe auf 200—300 Jahre schätzen. *Macrozamia* von 1 m Höhe hat ein Alter von etwa 100 Jahren. *Dioon*-Stämme von 10 m Höhe sind nicht älter als 400 Jahre.

Vegetative Vermehrung. Die leichte Vermehrung der Cycadeen durch abgeschnittene Äste, auch wenn sie mehrere Jahre trocken und ohne Erdreich stehen, fiel den Japanern bei *Cycas revoluta* frühzeitig auf, besonders bei Zusatz von Eisenspänen: sie nannten deshalb den Baum Soteetsu, d. h. aus Eisen grünend.

Die Fortpflanzung durch Adventivknospen beobachtete zuerst in Leningrad Faldermann\*). Er füllte einen von Fäulnis ganz ausgehöhlten Stamm von *Encephalartos horridus* mit Sand an und sah nach 3 Monaten im Warmhaus aus den Schuppen eine Laubknospe sich entwickeln, während aus der entgegengesetzten Seite eine Wurzel gebildet wurde. Auf dem Grunde der Schuppen des Stammes, die mit Holz ausgeschnitten werden, entstehen auf der oberen Seite, wie bei *Marattia*, bei Kultur auf warmem aber trockenem Sand, Adventivknospen. Die Entwicklung von Pflanzen aus Wurzelschnittlingen ist mir nur bei *Stangeria paradoxa* gelungen.

Versuche phylogenetischer Denkmöglichkeiten in Verbindung mit paläontologischen Daten. Medullosen. Die permischen Medullosen haben 1 oder 2 periphere Kreise größerer plattenförmiger Gefäßbündel, die sogenannten Plattenringe\*\*), die innen und außen von Bast umkleidet sind und eine Solenostele (bikonzentrisches Rohrbündel = amphiphloische Siphonostele) bilden. In dem Grundgewebe innerhalb dieser peripheren Bündelringe, dem Zentralmark, liegen mehrere bis sehr viele kleinere Zylinderbündel, die Sternringe, eingestreut. Jedes einzelne dieser konzentrischen Bündel besitzt ein eigenes Cambium zwischen Phloem und Xylem, das Sekundärholz bildet. Solche Bündel kommen auch an der Außenseite der peripheren Stele vor. Worsdell nahm an, daß es infolge von Sprengung der Gewebeausbildung an der Innenseite der Stelen zur völligen Unterdrückung des inneren Bastes und Cambiums kommt. Es könnte sich auf diese Weise der Kreis der Stelen von *Medullosa* zum kollateralen Bündelring entwickelt haben, während der Rest der Stelen reduziert ist zu einem System von rinden- und markständigen Bündeln. Diese letzteren wären in der weiteren Entwicklung der Cycadeen auch noch unterdrückt worden, so daß die typische Eustele übrig bliebe, die aber nach dieser Annahme nicht aus einer einzigen zentralen Stele, sondern aus einem ganzen Kreise solcher hervorgegangen wäre. Diese Denkmöglichkeit wird als Polystelärhypothese bezeichnet. Die Medullosen zeigen noch eine Absonderlichkeit im Stammbau. In dem Primärholz der peripheren Plattenringe der Medullosen verläuft nämlich, wie Rudolph nachgewiesen hat, die große Mehrzahl der Primärtracheiden nicht lotrecht in der Längsrichtung des Stammes, sondern senkrecht dazu, tangential-horizontal, ein quergestrecktes Netzwerk bildend. Ausschließlich von den Quertracheiden nehmen die Blattspuren ihren Ursprung.

Zur Stütze der Polystelärtheorie wurden herangezogen die Fälle, wo bei Cycadeen an Stelle des Xylemringes Auflösung in inverse und getrennte Stelenteile vorkommt, wodurch das Bild einer Polystele mit sekundärem Dickenwachstum ähnlich wie bei den Medullosen entsteht. Derartiges ist beobachtet in den Wurzeln und Keimlingen der Cycadeen, ferner in der Blütenregion, namentlich im Blütenstiel. Es fragt sich daher, ob die polystelen Vorkommnisse der Cycadeen selbständig erworben sind. Nun

\*) Über die Vermehrung der Cycadeen aus den Schuppen ihrer bereits abgestorbenen Stämme, Verhandl. Ges. zur Bef. des Gartenb. in Preußen (1827) 312. Vgl. auch Trans. Hortic. Soc. London VI. (1826) 501.

\*\*) Was von einigen Autoren ganz unzweckmäßig als Partialmark bezeichnet wird, ist das primäre Xylem der Stele.

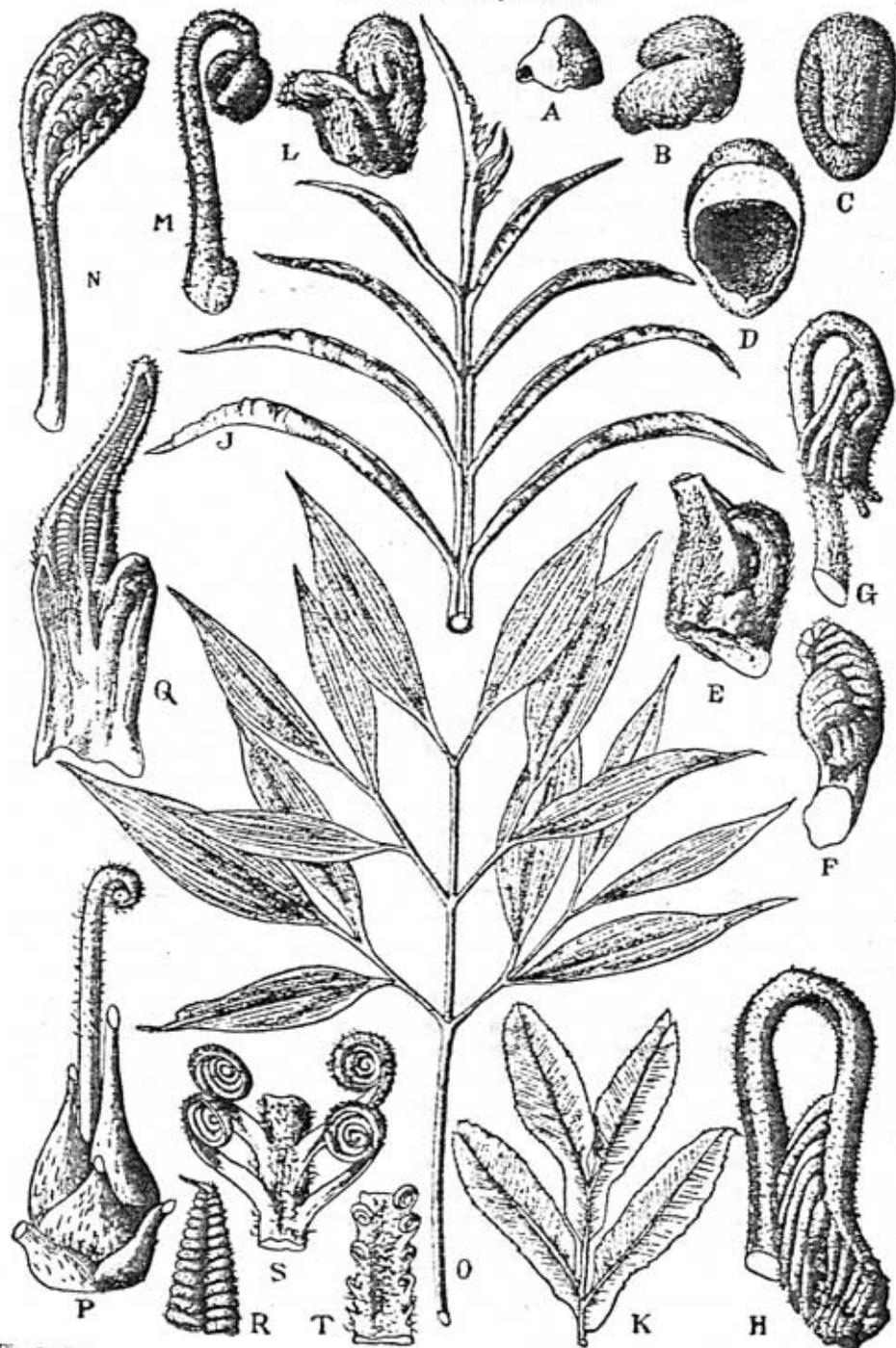


Fig. 5. Folia et eorum evolutio. A—K *Stangeria paradoxa* Th. Moore; folii primordium; B fol. juvenile a latere visum; C idem desuper visum; D idem a facie inferiore visum; E folium juvenile parte folii adultioris basali velatum; J folium cum foliolo terminali; K folii adulti apex pseudodichotomus. — L—O *Bowenia spectabilis* Hook. — P—T *Cycas circinnalis* L. subsp. *madagascariensis* Miq.; Q cataphyllum cum pinnulis rudimentariis; R folii juvenilis circinnati pars suprema, T pars infima, S pinnulae circinnatae.

läßt sich schon ontogenetisch die reale Entwicklung der Eustele der Cycadeen aus der Protostele (Haplostele) durch Medullarisisation nachweisen. Die Sproßachse der jungen Keimlinge der Cycadeen ist sehr oft eine ausgesprochene Protostele. Damit ist ontogenetisch die Monostelie der Cycadeen sichergestellt. Die Polystelie ist ein sekundärer Vorgang, wie er auch sonst, z. B. in den Wurzeln der Palme *Verschaffeltia*, vorkommt. Ebenso wenig beweisend sind die zahlreichen, getrennten, kollateralen Bündel im Blattstiel der Cycadeen (und demjenigen der Medullosen = *Myeloxylon*). Auch die zerstreute Anordnung der Gefäßbündel (Aktinostele) geht auf die Eustele zurück und stellt nur eine durch die besondere Art des peripheren Dickenwachstums verschobene Eustele dar. Wenn die Bündel auf dem Querschnitt der Blattstiele der Cycadeen nicht immer zerstreut (Fig. 8 D) sind wie bei *Microcycas*, sondern bei manchen Arten (*Cycas*) in Form eines umgekehrten  $\Omega$  angeordnet, so erklärt sich dies durch die dreikantige Querschnittsform des Blattstiels und dessen Wachstum, das peripher ungleich ist und dadurch eine Verschiebung der Leitbündelanordnung im Gefolge hat. Sekundär ist auch die gelegentlich vorkommende laterale Fusion von Bündeln im Gefäßbündelsystem des Blütenstiels, der oft eine mehr oder weniger ringförmige Anordnung der Bündel vorausgeht. Doch kann es, namentlich im unteren Teile des Blütenstiels, z. B. bei *Stangeria*, infolge von Spannungen zu irregulärer Orientierung der Bündel kommen.

Die markständigen konzentrischen Bündel der Medullosen (Sternringe) sind ebenso wie die rindenständigen keine akzessorischen Gefäßbündel, sondern Homologa der Plattenringe. Bei Medullosen mit relativ weitem Mark habe ich Übergänge der Sternbündel in Plattenringe beobachten können. Die Sternringe sind Hemmungsbildungen der Plattenringstelen. Würden sie nicht ihre sekundäre Holzbildung im Innern des Stammes frühzeitig einstellen, so würden tiefgreifende Störungen im Stamme auftreten, Pressungen und Zerquetschungen des Parenchym, Zerklüftung des ganzen Stammes wie bei rezenten Lianen mit anomalem Dickenwachstum. Dieser phylogenetischen Sackgasse entgingen die Medullosen, weil die äußeren Stelen zu einem geschlossenen Ring verwachsen. Die mark- und rindenständigen Bündel der Cycadeen sind denen der Medullosen nicht homolog, denn sie wachsen bei den Cycadeen nie in die Dicke und sind akzessorische Bestandteile. Wo bei den Cycadeen konzentrische Bündel vorkommen, sind es abgesprengte Stücke oder infolge von Störungen entstandene inverse Ringteile, Fragmentation von Monostelen, nicht Polystelen. Die Medullosen vermitteln daher nicht den Übergang zu den Cycadeen; sie sind polystelär, und die Fähigkeit zum sekundären Dickenwachstum durch ein faszikuläres Cambium auf die polysteläre Struktur angewendet ist eine in verschiedenen Hauptgruppen unabhängig aufgetretene Parallelerscheinung.

Auch die Homologisierung der sogenannten Gürtelbündel im Stamm der Cycadeen mit den Quertracheidenbündeln im Primärholz der peripheren Plattenringe der Medullosen ist nicht zutreffend; denn bei den Medullosen handelt es sich um ganze Gefäßbündel, bei den Cycadeen nur um ein Tracheidenbündel innerhalb des Primärholzes einer sonst normalen Stele. Eine unmittelbare Beziehung der Medullosen zu den Cycadeen besteht nicht, wenn sie auch zu der basalen Stammgruppe konvergieren, von der die Cycadeen sich herleiten.

*Cycadoxylon*. Markständige Gefäßbündel finden sich auch bei den zu den *Cycadoxyleae* gestellten Gattungen *Cycadoxylon* und *Ptychoxylon* aus dem Perm von Autun. Der Stamm *Cycadoxylon robustum* hat im Mark anomales, umgekehrt orientiertes Holz, d. h. das Phloem liegt an der Innen-, das Xylem an der Außenseite. Das Gleiche gilt für *Ptychoxylon Levyi*, ebenfalls aus dem Perm von Autun. Die äußeren Stelen von *Ptychoxylon*, die dem normalen Holzring sich angesetzt haben, sind aber wieder normal orientiert mit dem Phloem nach außen. Bei *Cycadoxylon Fremyi* endlich wird das ganze normale Holz mit dem Xylem nach außen gebildet, das Protoxylem liegt an der Innenseite wie bei den rezenten Cycadeen; an diese er-