

innern auch die Schleimkanäle in der Rinde sowie das durch seine breiten und hohen Markstrahlen sehr parenchymatöse sekundäre Holz. Die Cycadoxyleen sind demnach monostel mit gelegentlich invertierter Zone in der Mitte, was auch bei *Lyginodendron* bei einigen wenigen Stücken beobachtet worden ist. Nachdem totaler oder partieller situs inversus (Umkehrung) des Holzes auch bei Cycadeen (*Macrosamia*, *Bowenia*) festgestellt ist, kann man die Cycadoxyleen als die Vorfahren der Cycadeen betrachten und von der mit zahlreichen rein konstruktiven Möglichkeiten belasteten Medullosten-theorie (Polystelär-Theorie) Abstand nehmen. Somit sprechen auch paläontologische Tatsachen für die monosteläre Auffassung der Cycadeen. Damit entfällt auch die Notwendigkeit, die Cycadeen von protostelen karbonischen Pteridospermen abzuleiten. Die Pteridosperme *Lyginodendron* mit ihrem in einem Kreise angeordneten Bündel ist auch der Prototypus der Cycadeen. Da aber die gleichzeitig lebende Pteridosperme *Heterangium* Gefäßbündel aus protostelem Primär- und Sekundärholz besitzt, handelt es sich bei der in der Ontogenie der Cycadeen sichtbar werdenden Reihe in der Stelenausbildung von protostel über siphonostel zu eustel nicht um eine phyletische Reihe und somit auch nicht um eine Rekapitulation der Phylogenie in der Ontogenie, sondern um eine parallel und unabhängig in verschiedenen Gruppen aufgetretene physiologische Entwicklungstendenz, nämlich schrittweise Ausbildung des Markes und der Markstrahlen im Innern der Protostele.

Beziehung zu den Filicales. Die von E. C. Jeffrey (1903) vorgeschlagene Vereinigung der Cycadeen mit den Farnen in dem Phylum *Pteropsida* ist weder hinsichtlich der Struktur der Reproduktionsorgane, noch auch der Anatomie nach gerechtfertigt. Mit den Farnen besteht keine reale Verwandtschaft. Bei den Farnen sind die Blattspuren durch eine primäre Markstrahlreihe hindurch inseriert; die Blattlücken, die Zwischenräume zwischen den Bündelssystemen der Blätter, sind an ein- und derselben Blattzeile (Orthostiche) gelegen, nicht nach oben oder unten begrenzt. Die Cycadeen dagegen sind gebaut nach dem Prototyp der Pteridosperme *Lyginodendron*. Das Gefäßsystem von *Lyginodendron* besteht aus einer Anzahl von Blattspuren, die in den Stamm eintreten und eine Strecke in ihm herabgehen, dann mit der Spur des Blattes verschmelzen, das an dem Stamm 5 Internodien höher inseriert ist. Diese Anordnung stimmt mit dem Plan überein, auf den die mehr oder weniger komplizierte Struktur bei den Gymnospermen und Angiospermen basiert ist. Damit entfällt auch die Deutung des Zentripetalholzes der Blattspurstränge als cryptogamic wood oder the old wood (Jeffrey).

Beziehung zu den Bennettitales. Bei den mesozoischen *Bennettitales* finden sich keine Gürtelbündel, sondern die Blattbündel gehen unmittelbar in die entsprechenden Blätter. Daraus folgt, daß auch die kompliziertere Leitbündelanordnung von *Lyginodendron* und den Cycadeen keine phyletische Bedeutung hat, sondern eine Entwicklungstendenz darstellt, die in verschiedenen Gruppen auftrat. Sie hat wahrscheinlich physiologische Ursachen, nämlich Vergrößerung des Stammdurchmessers und sekundär bessere Wasserversorgung. Die Bennettiteen haben vorwiegend einen geschlossenen Holzzylinder, waren also hauptsächlich monoxyl, jedoch kommt, so bei *Bucklandia*, auch Polyxylie vor.

Allgemeine physiologische Bemerkung über den Stamm. Der Stamm wird auch bei sehr fortgeschrittenem Stadium des Dickenwachstums noch als großer Reservestoffbehälter benutzt. Für die direkte Aufwärtsleitung des Wassers und zur Ernährung des dicken Stammes ist daher die Entwicklung der Gürtelbündel von Bedeutung. Ihre verzweigten Wasserleitungskanäle dürften im Zusammenhang mit dem Schleimkanalsystem es sein, die den Cycadeen Aufenthalt und Baumwerdung in semiarider Umgebung ermöglichen. Voraussetzung für die Baumwerdung ist wiederum ausgedehntes Dickenwachstum durch ein kreisförmiges Cambium.

Blatt im allgemeinen. Die Blätter bilden am Gipfel eine Krone. Jedes Jahr oder jedes zweite Jahr wird eine Rosette großer Laubblätter gebildet. In den Gewächs-

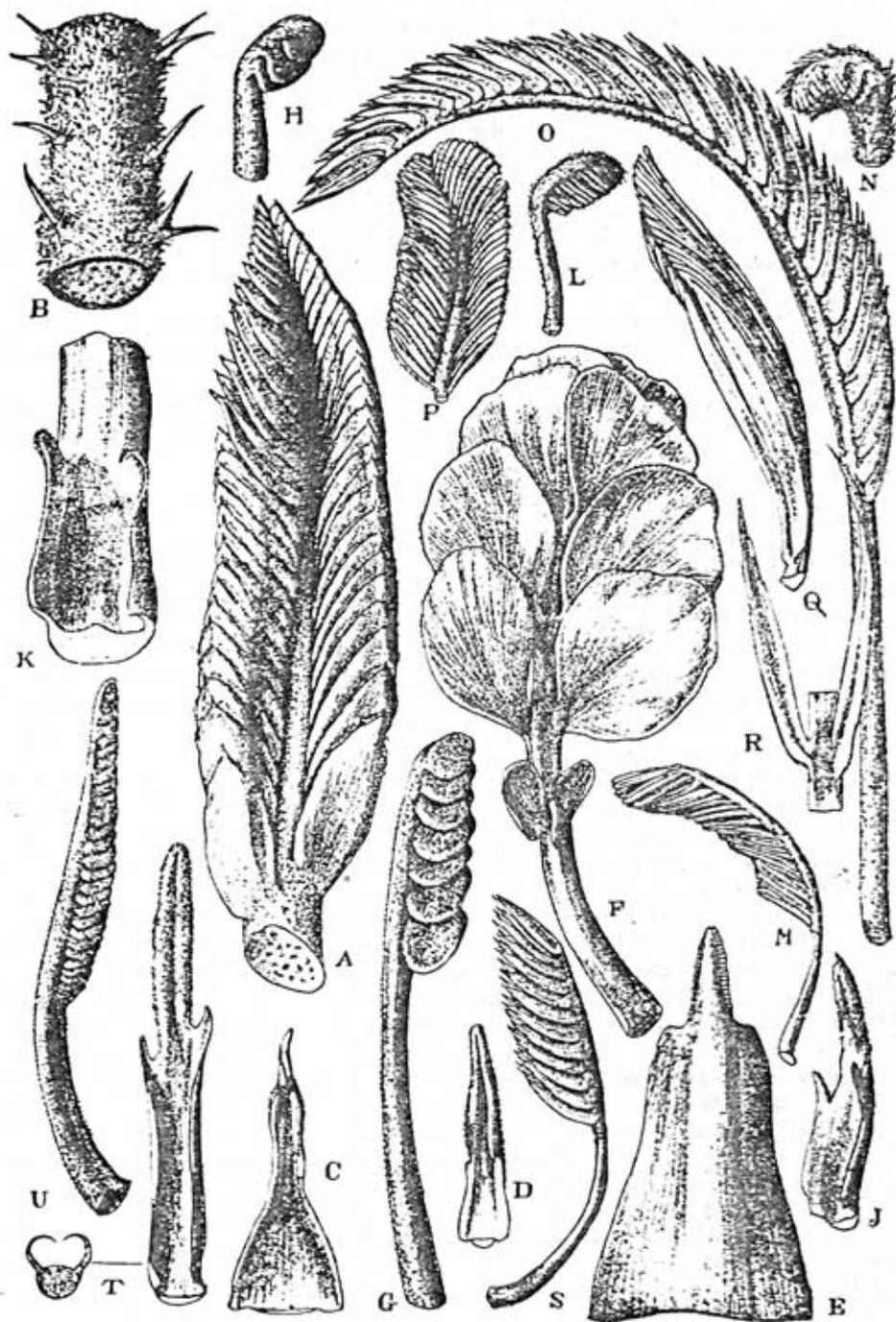


Fig. 6. Cataphylla et evolutio foliorum. A *Encephalartos longifolius* Lehmann. — B—C *Encephalartos vilosus* Lemaire; B basis petioli; C cataphyllum. — D—E *Encephalartos Altensteinii* Lehmann, cataphyllum. — F—K *Zamia furfuracea* L. fil.; J—cataphyllum triacuminatum; K petioli

häusern persistiert die Krone länger. Aus Adventivknospen erzogene Pflanzen von *Cycas revoluta* bringen in einem Jahre 2—3 Blattbüschel hervor. Im Inneren der Endknospe sind die Laubblätter soweit ausgebildet, daß sie, wenn sie die Knospenschuppen beiseite schieben, sich nur noch zu entfalten brauchen, was sehr schnell geschieht. Während die Bildungszeit der Blätter sehr langsam ist und 1—2 Jahre dauert, ist die Entfaltungszeit schnell. Genau die gleichen Vorgänge finden sich übrigens bei den Blättern der Bennettiteen. Die Blätter bilden gewöhnlich einfach gefiederte, bei *Bowenia* (Fig. 5O) mehrmals gefiederte, sogenannte Wedel. Die Anordnung der Blätter ist spiralg. Die Länge der Blätter schwankt zwischen 10 cm (*Zamia pygmaea*) und 3 m (*Macrozamia Denisonii*) mit 100 und mehr Fiedern auf jeder Seite.

Gipfelblättchen kommen vor bei *Cycas* und *Stangeria* (Fig. 5J). Jedoch wird das Endblättchen oft von dem letzten Seitenblättchen zur Seite gedrängt, so daß anscheinend eine dichotome Blattspitze entsteht (Fig. 5K). Häufig ist an Stelle eines Gipfelblättchens ein kurzes Stachelspitzchen vorhanden (Fig. 9C). Bei *Bowenia* fehlt am Ende der primären Rhachis oft den letzten Fiedern erster Ordnung jede sichtbare Fortsetzung; nur eine kleine abgeflachte Schwiele trennt die beiden Fiederstiele (Fig. 7H), während die sekundäre Rhachis mit einem voll entwickelten Endblättchen abschließt.

Bei *Cycas* (Fig. 8A) entspringen die Blättchen an der Rhachis genau seitlich in einer kaum sichtbaren Längsfurche. Bei *Encephalartos* (Fig. 8B), *Zamia*, *Ceratozamia* (Fig. 9G) und *Microcycas* (Fig. 8K) sind die Kantenflächen stark entwickelt, so daß die mittleren Furchen, in der die Blättchen entspringen, auf die Oberfläche zu liegen kommen und nur durch einen schmalen erhabenen Mittelstreifen getrennt sind. Bei *Macrozamia Denisonii* (Fig. 9K) vereinigen sich die beiden Furchen in eine einzige, aus deren erhabenem Rand die Blättchen entspringen, von beiden Seiten sehr genähert, so daß sie mit der Basis fast oder vollständig aneinander stoßen. Stielartig zusammengezogen, ohne Gliederung, sind die Blättchen bei *Bowenia* (Fig. 9A). Die Blättchen von *Macrozamia* sind an der Basis artikuliert. Bei *Zamia* sind die Blättchen mehr oder weniger stielartig zusammengezogen und mit schwielig-verdicktem, eine schwer lösliche Gliederungsstelle bildenden Fuß versehen (Fig. 9B—C); gelegentlich wird ein bis 9 cm langer Stiel ausgebildet, so bei *Zamia Wallisii* (Fig. 7F).

An der Spindel ein Stück weit herablaufend sind die Fiederblättchen von *Cycas*, *Macrozamia* (Fig. 8H) und *Stangeria*. Bei *Cycas* ist der obere Rand stark verschmälert, der untere Rand ist breit und lang herablaufend ebenso wie bei *Macrozamia Denisonii* (Fig. 9H—K). Bei den meisten *Macrozamia*-Arten sind die Fiederblättchen nur kurz und sehr schmal herablaufend. Ähnlich verhält sich auch *Encephalartos*; hier ist die Sohle des Blättchens nach zwei Seiten herablaufend und kürzer hinauflaufend (Fig. 9O). Bei *Macrozamia* fehlt das Hinauflaufen völlig; die Blättchen sind am Grunde etwas stärker zusammengezogen und etwas weniger herablaufend. *Dioon* hat herab- und zugleich hinauflaufende Fiedern (Fig. 9D—E).

Die Blättchen von *Cycas* sind einnervig ohne Lateralnerven. *Dioon* hat bis 15 Nerven in den Blättchen gesondert an der Spindel, zuerst etwas konvergierend, dann parallel ohne jede Biegung die Fiederfläche durchziehend. Durch zahlreiche einfache oder ein- bis zweimal sich gabelnde und bisweilen anastomosierende Seitennerven ist *Stangeria* (Fig. 8E) ausgezeichnet. Sonst kommen fast keine Anastomosen vor, sondern offene Parallelnerven mit Gabelteilung.

Bildung eines Flächenblattes aus einem Fiederblatt durch Verwachsung der

basis. — L *Zamia media* Jacq. var. *Commeliniana* Schuster. — M *Zamia floridana* A. DC. — N *Zamia Skinneri* Warsz. — O *Ceratozamia Kuesteriana* Regel. — P *Microcycas calocoma* A. DC. — Q—R *Macrozamia Denisonii* Moore et F. Muell. — S *Dioon spinulosum* Dyer. — T—U *Dioon edule* Lindley; T cataphyllum et eius sectio basalis transversa.

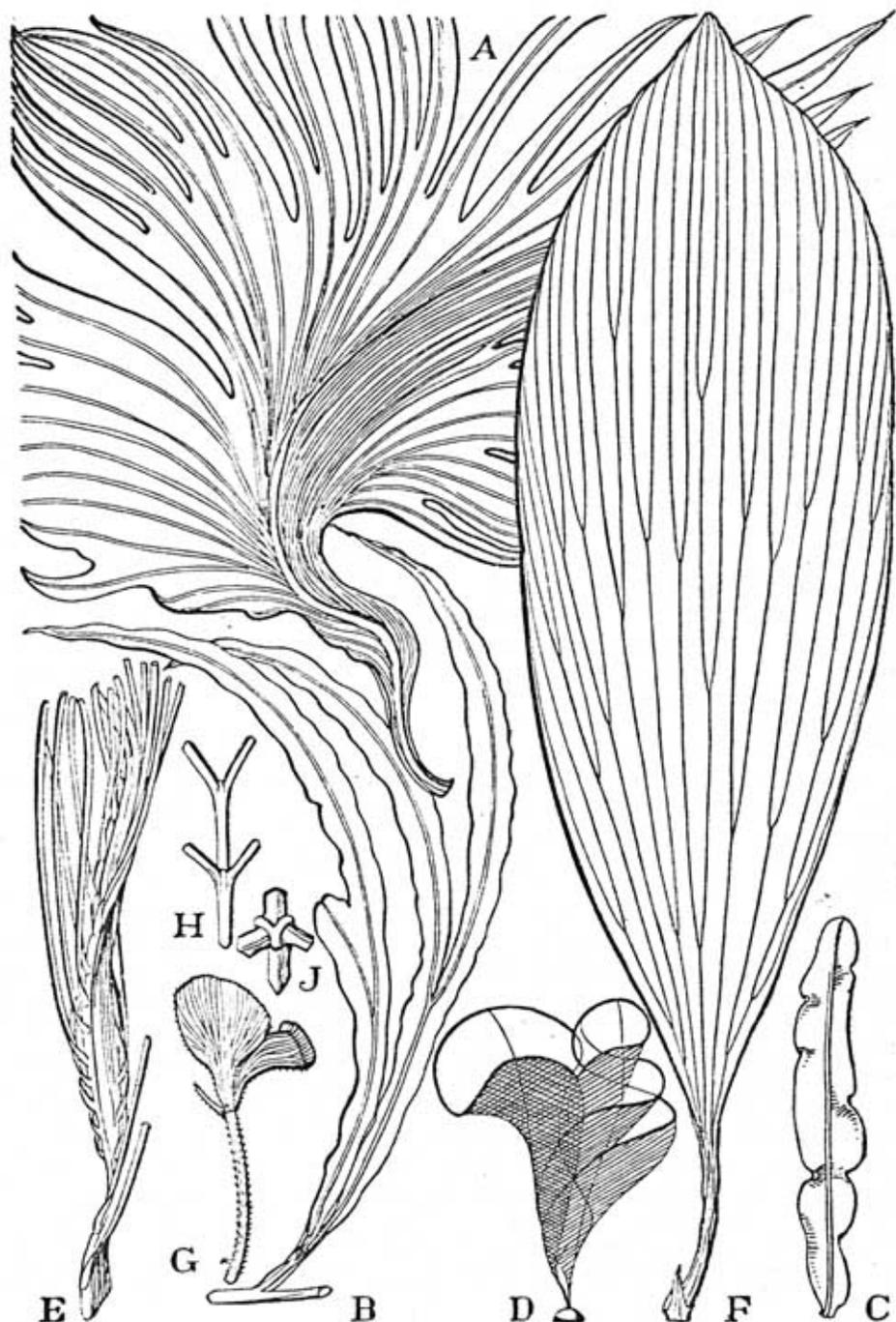


Fig. 7. Folia. — *A* *Cycas circinnalis* L. subsp. *vera* Schuster f. *Gothanii* Schuster ($1/2$). — *B* *Cycas Micholitzii* Dyer. — *C* *Cycas circinnalis* L. subsp. *vera* Schuster, foliolum lamina partim reducta (ex Wight n. 2756); noxa allata est *Lecanio oleae* (Bern.) Walk. — *D—E* *Encephalartos cycadifolius* Lehm. var. *Friderici Guilelmi* (Lehmann) Schuster; *D* schema trunci cum foliis 2 foliorum torsionem in scalam cochleatam demonstrans; *E* rachis torta cum foliolis. — *F—G* *Zamia Wallisii* A. Braun; *F* cuspis rachidis cum foliolo ($1/2$); *G* folium juvenile. — *H—J* *Bowenia spectabilis* Hook.; *H* pars rachidis primariae incremento intercalari elevata; *J* basis rachidis secundariae dichotomae articulata.

Blättchen kommt gelegentlich bei *Cycas* (Fig. 7A) vor. Teils ungeteilte, teils fieder-
teilige Blättchen wie bei der fossilen Gattung *Anomozamites*, sind gleichfalls bei *Cycas*
gefunden worden. Gabelfiedern treten vor allem bei *Cycas* (Fig. 7B) und *Macrozamia*
(Fig. 9N) auf*). Eigenartig ist das Verhalten von *Bowenia* (Fig. 5L—O). Hier liegen
die Gabeläste oft sehr dicht zusammen, so daß eine Art Krone entsteht; die erste
Verzweigungsstelle liegt relativ hoch über dem Boden. Der Blattstiel wächst bei
Bowenia vertikal, die beiden Äste sind hufeisenförmig nach vorn gebogen, eine Art
Schirm bildend; da dies an den fußförmigen Blattbau von *Sauromatum* erinnert, wurde
Bowenia in sterilem Zustande zuerst für eine Aracee gehalten.

Die jugendlichen Wedel sind eingekrümmt, schwach eingebogen oder gerade. Bei
Cycas (Fig. 5R—T) sind die Fiederchen im Knospenzustand eingerollt, bei *Stangeria*
(Fig. 5F—J) sind sie der Länge nach gefaltet. Sonst ist oberflächliche Deckung der
Fiedern vorhanden, d. h. vom Rücken aus gesehen deckt der untere basale Rand des
Blättchens den oberen akroskopischen des vorausgehenden (Fig. 6O). Bei *Dioon* geht,
von der Bauchseite gesehen, das akroskope Ende der Insertion auf das basikope der
vorausgehenden Fieder über. Weiter fortgesetzt würde diese auch den Bennettiteen
zukommende Innervation dazu führen, den Rücken der Fiederchen nach oben zu
kehren. Die Entwicklungsfolge der Fiedern ist teils akropetal, nahezu gleichzeitig,
oder die Fiedern der Mittelregion des Blattes treten etwas früher auf als die oberen
und unteren, so meist bei *Cycas*. Basipetale Anlegung der Fiedern findet sich bei
Encephalartos (Fig. 6A) und *Macrozamia* (Fig. 6Q). Bei der letzteren haben die
Fiederchen fast die natürliche Größe, bevor die Verlängerung der Rhachis beginnt,
eine Erscheinung, die an das Verhalten der Bennettiteen *Cycadeoidea* und *Cycadella*
erinnert. Bei den Blättern mancher Cycadeen sind die untersten Fiedern verkümmert
und laufen dornzählig an der Rhachis herab (Fig. 5T und 6B); daß die mittleren
Teile eines Organes mit begrenztem Wachstum am besten ernährt werden, ist eine
weit verbreitete Erscheinung.

Der Blattscheitel der Cycadeen geht verhältnismäßig früh in den Dauerzustand
über. Durch das Erlöschen des Wachstums an der Blattspitze, während das embryonale
Wachstum an der Basis noch fort dauert, hat das Cycadeenblatt sich wesentlich von
denjenigen der Farne entfernt. Die Ähnlichkeit der Fiedern mit den Farnen ist ebenso
wie mit denjenigen der Palmen nur eine äußerliche.

Bei *Macrozamia* (Fig. 8H, 9M) ist der obere Rand in der Nähe der Basis mit
einem Kallus, einer schwellkörperartig ausgebildeten Zone, versehen, die weiß oder
korallenrot gefärbt ist. Durch das Wachstum dieser Kalluszone entfernen sich die
Fiedern von der Blattspindel, auf deren Oberfläche sie ursprünglich paarweise genähert
stehen. Ferner treten an der Wedelachse von *Macrozamia* mehr oder weniger starke
Spiraldrehungen auf. Am bedeutendsten ist die Drehung bei *Macrozamia Friderici*
Guillemi (Fig. 7D—E), wo die Fiederblättchen in wendeltreppenförmiger Anordnung
zu stehen scheinen. Der Basalkallus ermöglicht es ihnen aber, sich dabei mit ihrer
morphologischen Seite nach oben zu stellen, wobei sie eine Drehung von 90° ausführen
und dadurch sekundär ihre Fiedern in die vorteilhafteste Stellung bringen. Nur
Drehung der Rhachis in der Knospelage in Verbindung mit helionastischer Bewegung
findet sich bei *Encephalartos Ghellinekii*; die Drehung bleibt auch nach dem Aufhören
des embryonalen Wachstums, wenn auch meist nur schwach, erhalten, nicht aber
der Heliotropismus. Entfaltungsdrehungen im jugendlichen Zustande kommen bei
Stangeria vor.

Die Bündel der Blattstiele sind an deren Basis zerstreut angeordnet. Infolge von

*) Einmal gegabelte Wedel finden sich auch bei *Pterophyllum suevicum* (Frentzen in Jahresh.
u. Mitt. Oberrhein. geol. Ver. XXI. [1932] 83 f. 2, 3) aus dem Rhät des Steineberg bei Nür-
tingen; auf die gabelförmige Teilung der Blattspindel eine eigene Gattung = *Keraiaphyllum*
Frentzen a. a. O. zu errichten, erübrigt sich.

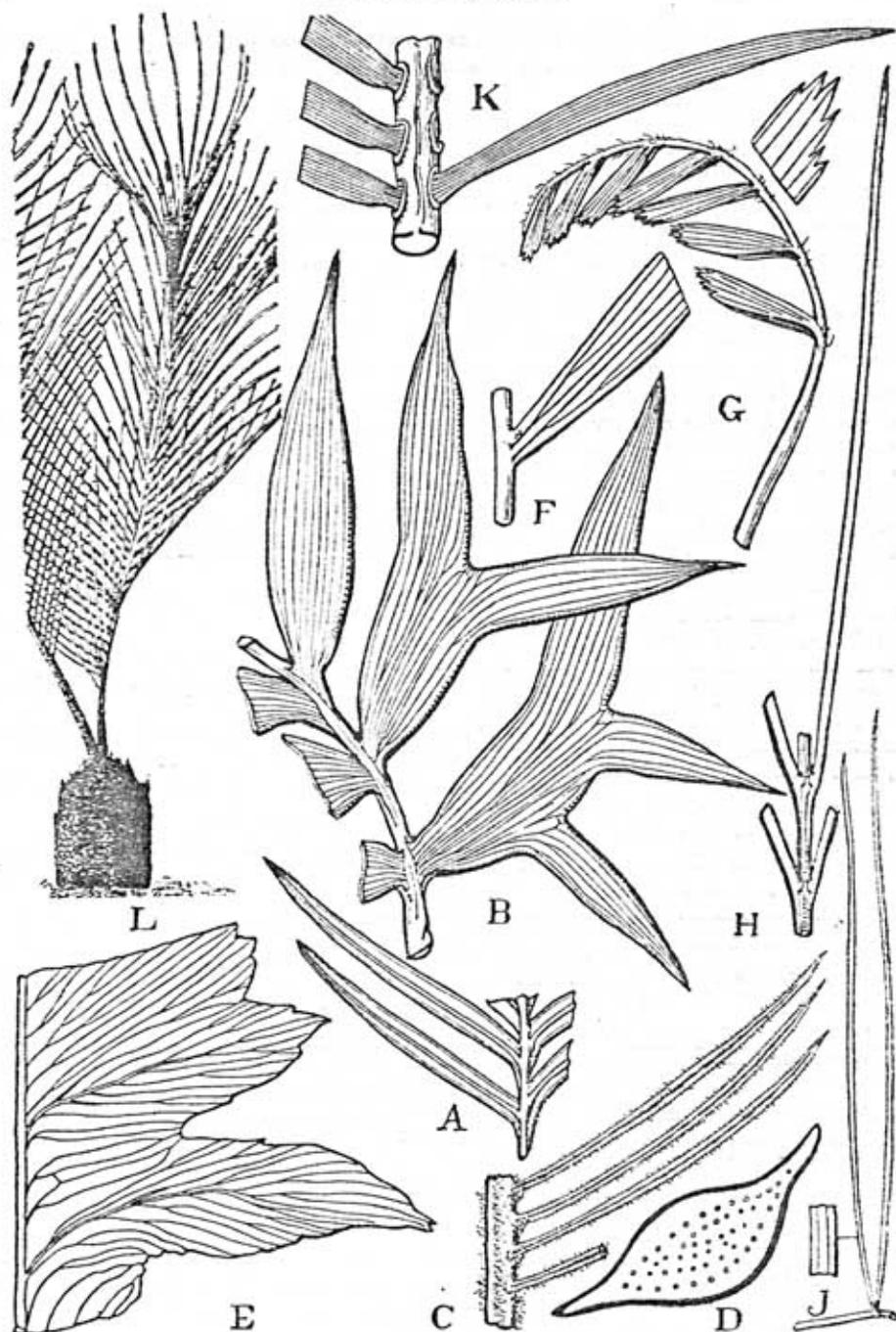


Fig. 6. Folia. A *Cycas media* R. Br. — B *Encephalartos horridus* Jacq. — C *Encephalartos cycadifolius* Lehmann. — D *Encephalartos septentrionalis* Schweinfurth, petioli sectio transversa. — E *Stangeria paradoxa* Th. Moore. — F *Macrozamia tridentata* (Willd.) Regel subsp. *mountperryensis* (F. M. Bailey) Schuster var. *Miquelii* (F. Muell.) Schuster f. *Milkauü* Schuster. — G—H *Macrozamia tridentata* (Willd.) Regel subsp. *mountperryensis* (F. M. Bailey) Schuster; G folium juvenile seminis e monte Perry in horto Dahlemensi germinati; H folium adultum, basi foliolorum callosum. — J *Zamia angustifolia* Jacq. var. *Yatesii* (Miq.) Schuster. — K *Microcycas calocoma* A. DC. — L *Encephalartos cycadifolius* Lehm. var. *Friderici Guilelmi* (Lehm.) Schuster (cf. etiam schematicam figuram 7 D).

Verdrückungen bei der Kantenbildung des Blattstiels erhalten sie annähernd kreisförmige Anordnung, so bei *Bowenia*, *Zamia*, während sie bei *Cycas* in Form eines verkehrten Ω orientiert sind.

Die Fiedern sind meist lederartig, ganzrandig oder gezähnt. Randbeziehung tritt bei *Dioon*- und *Macrozamia*-Arten (Fig. 8G) als juveniler Charakter der Blättchen auf und verschwindet später.

Echte Stipularbildung habe ich bei den Cycadaceen nicht beobachtet. Was man für Stipeln halten könnte, sind mehr oder weniger flügelartige oder scheidenartige Anhangsorgane, die von Anfang an nicht getrennt entstehen. Die Anlage der Scheide eilt zuerst im Wachstum voraus, bleibt aber dann hinter dem Blattstiel zurück. Scheidenlappen fehlen bei *Cycas*, *Encephalartos*, *Dioon*. Bei *Zamia furfuracea* (Fig. 6 K–J) sind an den jungen Blättern deutliche, wenn auch nur kleine Scheidenzipfel vorhanden, die bald eintrocknen und im Alter obliterieren. Nach Domin sind bei *Stangeria* echte blattachselständige Ligulen in Form dreieckiger Schuppen entwickelt, die er durch das kongenitale Wachstum der ursprünglich freien Scheidenlappen erklärt. Domin hielt aber irrtümlich die stehengebliebene Basalscheide der älteren Blätter für zusammengehörig mit dem folgenden jugendlichen Blatt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß die Blattbasis als ungeteiltes Gebilde an der Ventralseite der Blattanlage entsteht und schon in sehr frühen Stadien sich scheidenartig verbreitert (Fig. 5A–K).

Niederblätter. Die Niederblätter (Cataphylla, Fig. 6) sind schuppenartig, fleischig, an der Basis stark verbreitert, sehr dicht. Wo sie bei der Keimung zuerst auftreten, schützen sie die jungen Laubblattanlagen. Die Spreitenanlage ist auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium verkümmert, aber in Form rudimentärer Fiederchen oft sichtbar.

Anatomie des Blattes. Dickwandige kutinisierte Epidermis ist charakteristisch für alle Cycadeen, ebenso dickwandiges Hypoderm, letzteres mit Ausnahme von *Bowenia*. Eine sehr starke Kutikula besitzt *Dioon edule*: sie wird bis gegen 0,006 mm stark. Bei *Ceratozamia Kuesteriana* beträgt die Stärke der Kutikula 0,004 mm. Dagegen besitzt die Kutikula von *Zamia furfuracea* nur eine Stärke von 0,0025 mm. Nur *Stangeria* hat wellige Epidermiszellen wie die Farne, sonst sind diese rechteckig gestreckt. Verholzte Epidermis tritt bei *Encephalartos*, *Dioon* und *Cycas* auf. — Die Spaltöffnungen kommen im allgemeinen nur auf der Unterseite der Blätter zwischen den Nerven vor, bei *Cycas* und *Stangeria* sind sie unregelmäßig verteilt. Auf der Oberseite der Fiederchen finden sich Spaltöffnungen bei *Stangeria* und *Bowenia*, gelegentlich auch bei *Zamia* und *Encephalartos*. Bei *Ceratozamia* entfallen 24–31 Spaltöffnungen auf den Quadratmillimeter, bei *Macrozamia* 29–31, bei *Dioon* 72–81, bei *Encephalartos* 41–52, bei *Stangeria* 54, bei *Zamia* 43–60, bei *Bowenia* 35 auf der Unterseite und 14 auf der Oberseite. Die Struktur der Spaltöffnungen entspricht dem Gymnospermentypus von Porsch. Die Schließzellen haben Hantelform mit relativ dünnwandigen Enden und stark verdicktem Mittelteil. Die Beweglichkeit der Spaltöffnungen ist eine sehr geringe. Bauch- und Rückenwand der Schließzellen enthalten je eine dicke verholzte Lamelle. Diese Lamellen erfahren nur an der Eisodialöffnung und unten gegen die Nebenzelle hin eine gelenkartige Unterbrechung durch Cellulose. Die Öffnungsbewegung der Spaltöffnungen erfolgt durch Schrumpfungsvorgänge in der Epidermiszelle. Nach Florin ist die Urmutterzelle gleichzeitig die Mutterzelle der Schließzellen. Von den Mutterzellen der benachbarten lateralen Zellen werden laterale Neben- und Kranzzellen erzeugt. Florin hat gefunden, daß die polaren Kranzzellen kein Polgelenk besitzen. Um die Spaltöffnungen sind in gefächerten, dünnwandigen Zellen Calciumoxalatdrüsen gelagert. Bei *Bowenia* und *Stangeria* sind die Schließzellen nicht eingesenkt. — Haare treten öfter auf, so bei *Encephalartos cycadifolius*, *Cycas*, *Zamia* und *Stangeria*. — Unter der Epidermis liegt, mit Ausnahme von *Cycas*, eine ein- bis mehrreihige Schicht bastähnlicher Zellen, auf

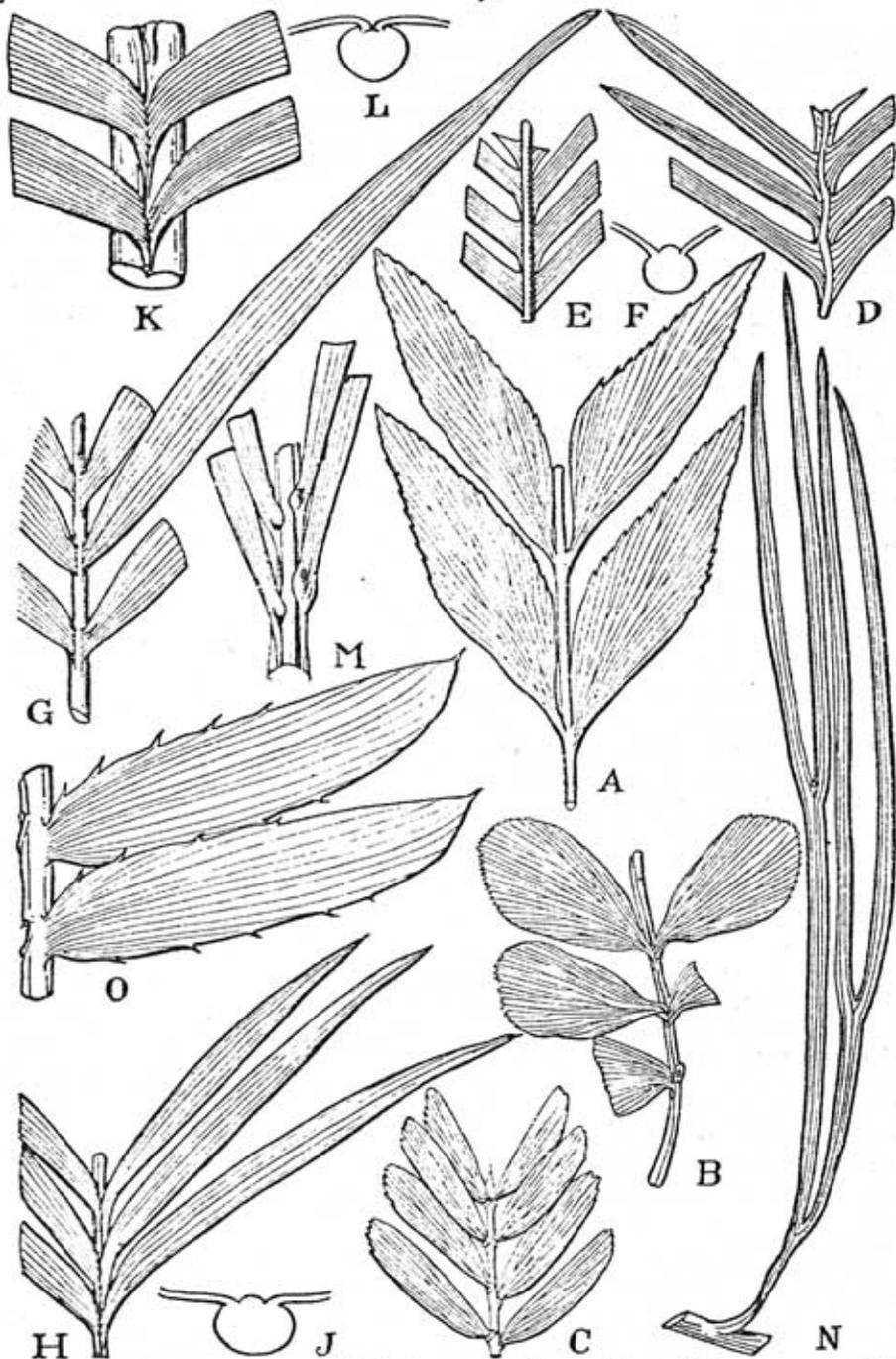


Fig. 9. Folia I. A *Bowenia spectabilis* Hook. var. *serrulata* André. — B *Zamia pygmaea* (Sims) Schuster. — C *Zamia Chamberlainii* Schuster. — D *Dioon Purpusii* Rose. — E—F *Dioon edule* Lindley, F rhachidis cum foliolis sectio transversa. — G *Ceratozamia mexicana* Brongn. var. *longifolia* (Miq.) Schuster. — H—K *Macrozamia Denisonii* Moore et F. Muell. H folium a facie superiore, K a facie inferiore visum; J et L rhachidis cum foliolis sectio transversa. — M *Macrozamia tridentata* (Willd.) Regel subsp. *cylindrica* (Moore) Schuster, pars rhachidis cum callis basalibus a facie superiore visa. — N *Macrozamia heteromera* C. Moore. — O *Encephalartos septentrionalis* Schweinfurth; folii pars desuper visa. — Foliorum fragmenta a facie inferiore depicta, exceptis fig. H, M, O.

die nach innen ein mehrschichtiges chlorophyllführendes Gewebe folgt. Letzteres sendet radiale Ausläufer zwischen die hierauf folgenden Gruppen bastähnlicher Zellen. Im Parenchym liegen die Leitbündel und Gummigänge, und zwar erstere stets, letztere meist in symmetrischer Anordnung. — In den Palissadenzellen der Cycadeen finden sich Verdickungsleisten, die G. Haberlandt (in Pringsh. Jahrb. XIII. [1882] 163) zuerst bei *Cycas circinnalis* nachgewiesen hat. Besonders stark ausgeprägt sind sie bei *Macrozamia corallipes*, nur schwach bei *Zamia*, *Ceratozamia* und *Stangeria* (Fr. Jürgen Meyer in Linsbauer, Handb. IV. 1. [1923] 34). Am unteren Ende sind die Palissadenzellen, ebenfalls nach Haberlandt, mit einem nach zwei Seiten gerichteten Querstück versehen, wodurch sie mit den angrenzenden Zellen, die die Assimilate ableiten müssen, in innigere Berührung kommen.

Das Transfusionsgewebe in den Blättern der Cycadeen besteht aus kurzen Tracheiden mit Spiralleisten oder Hoftüpfeln an den Wänden. Es setzt sich seitlich an das hier vorhandene zentripetale Xylem an. Die Ansicht von Worsdell, daß das Transfusionsgewebe in Parenchym metamorphosiertes zentripetales Xylem darstellt, ist eine phylogenetische Denkmöglichkeit, für die keine realen Beweise erbracht wurden. Ebenso stellt die Meinung Ligniers, der in dem akzessorischen Transfusionsgewebe von *Cycas* den Rest von obliterierten Seitennerven erblicken wollte, nur eine gedankliche Analogie dar. Das Transfusionsgewebe hat keine phylogenetische Bedeutung, seine Funktion ist Wasserspeicherung; es ist daher bei den an besonders trockenen Stellen wachsenden Arten am stärksten ausgebildet.

Wachs durchdringt die Kutikularschichten von *Cycas revoluta*. Bei *Encephalartos horridus* ist ein Wachsüberzug vorhanden, in dem zarte Körnchen und kurze über 1μ dicke Stäbchen in unregelmäßigem Haufwerk übereinander liegen.

Für die Systematik brauchbare anatomische Unterschiede glaubte W. B. Turritt feststellen zu können (Kew Bull. [1916] 7). Darnach wäre der Rand der Fiederchen bei *Cycas Thouarsii* leicht revolut, 3–4 Sklerenchymschichten, Kutikula sehr stark; bei *Cycas Rumphii* (Ridley Nr. 4408) sehr wenig revolut, 1 Sklerenchymschicht in Form einer Hypodermis, sehr starke Kutikula; bei *Cycas circinnalis* (J. Cameron, Nr. 497) sehr wenig revolut, mit sehr kleinem Sklerenchym und starker Kutikula. Mittelrippe der Fiederchen bei *Cycas Thouarsii* gefurcht und schmal, auf beiden Seiten des Bündels kleines dickwandiges Sklerenchym; bei *Cycas Rumphii* oben konkav, unten konvex, Epidermis verdickt, unauffällig verdickte Scheide um das Bündel; bei *Cycas circinnalis* oben konvex, unten wenig konkav, Scheide schwach verdickt, kein ausgeprägtes Sklerenchym. Palissadenzellen bei *Cycas Thouarsii* die Hälfte des Schnittes einnehmend, 3–4 Schichten Transfusionsgewebe, 2 Schichten Schwammparenchym; bei *Cycas Rumphii* Palissadenzellen mehr als die Hälfte des Schnittes einnehmend; bei *Cycas circinnalis* Palissadenzellen die Hälfte des Schnittes einnehmend. Bei Durchsicht eines großen Materials, dessen ökologische Bedingungen genau bekannt sind, fand ich diese Merkmale zu wenig konstant, um sie für die Systematik verwerten zu können. Auch Messeri stellte fest, daß die Arten der Gattung *Cycas* anatomisch mehr als Gruppen von Varietäten der gleichen Art denn als Arten erscheinen.

Blütenverhältnisse. Die Blüten im allgemeinen. Die Blüten sind ihrer Gesamtgestaltung nach Kolben (Strobili), die oft eine bedeutende Größe erreichen. Sie bestehen aus einer Achse und spiralg daran sitzenden Sporophyllen. Die Geschlechter sind streng zweihäusig verteilt. Es besteht ausgeprägter sexueller Dimorphismus, indem die ♀ Strobili stets viel größer und umfangreicher sind, außerdem einen bedeutend dickeren Blütenstiel aufweisen. Die reifen ♀ Zapfen sind manchmal dicker als der unterirdische Stamm, der sie trägt. Mit der bedeutenden Größe der Strobili hängt es auch zusammen, daß sie meist nur in längeren Zwischenräumen angelegt werden. Besondere Verhältnisse zeigt die ♀ Blüte von *Cycas*, wo die Makrosporophylle an der gleichen Sporangie auftreten, die nachher wieder Laub- und Niederblätter bildet. Während

sonst für jede Blüte eine besondere Achse vorhanden ist, besitzen hier alle Blüten des nämlichen Stammes nur eine einzige Achse. Trotzdem kommt es zur Bildung einer vor der Durchwachsung scharf abgegrenzten Blüte, deren Sporophyllaggregat in den frühen Stadien durch die dichte Stellung der einzelnen Sporophylle, vor allem aber dadurch, daß diese in ihrer Längsachse seitlich eingebogen und zugleich in ihrem sterilen Endteil hakenartig nach innen gekehrt sind, durchaus als Strobilus angesprochen werden kann. Ein so frühes Stadium findet sich nur bei *Rhædea* in dessen *Hortus malabaricus* Taf. 3 abgebildet, wo auch die Durchwachsung der ♀ Blüte zuerst dargestellt ist. Wichtig ist, daß schon bei *Cycas* ♂ der Strobilus als sympodialer Zweig wächst, aber bald aufrecht wird, so daß er äußerlich unverzweigt erscheint, d. h. der pseudoterminalen Zapfen wird bald von der Endknospe des Stammes zur Seite geworfen. Wäre der ♂ Strobilus von *Cycas* wirklich terminal, so wäre er eine Verlängerung des Vegetationspunktes mit einigen fertil gewordenen Blattwirteln. In einem Falle habe ich beginnende Durchwachsung in Form von Niederblattbildung bei ♂ *Cycas revoluta* beobachtet (Fig. 10 R). Sympodiale Verzweigung findet sich auch bei *Microcycas*, *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia* (Fig. 4 D—E) und *Stangeria* (Fig. 4 C). Dagegen ist nur der erste Strobilus terminal an der primären Achse bei *Bowenia*, *Macrozamia* und *Encephalartos*, während alle anderen Strobili sekundäre Achsen abschließen, also lateral sind. Das apikale Material wird aufgebraucht zur Produktion der Zapfen, ein neues Meristem erscheint an der Basis und setzt das Wachstum fort; es schiebt den Zapfen beiseite und nimmt eine aufrechte Stellung ein. Wenn zahlreiche Zapfen vorhanden sind, erscheinen sie äußerlich symmetrisch um den Stammgipfel gruppiert. In besonders großer Zahl, 50—100, treten die ♂ Strobili bei *Macrozamia Moorei* auf, die Anordnung der lateralen Strobili stimmt dann im wesentlichen mit derjenigen der Bennettiteen überein. Bei den Zapfenblüten ist bemerkenswert, daß die obersten und untersten Sporophyllreihen zunehmende Sterilisierung zeigen, zu Schuppenbändern und kegelförmigen Spitzen (Fig. 13 J) verwachsen und bei *Ceratozamia* einen sparrartig aufgebauten Dachstuhl als Abschluß des Strobilus bilden (Fig. 18 C). Abnorme Zapfen, bei denen an der oberen Hälfte die Sporophylle rückwärts gewendet erscheinen, als ob zwei Zapfen in umgekehrter Stellung mit der Spitze verwachsen, sind bei *Cycas circinnalis* subsp. *vera* var. *Beddomei* beobachtet worden, die an hochgelegenen Fundorten vorkommt. Es handelt sich hier um eine ähnliche Erscheinung wie bei den mehrfach beschriebenen verkehrtschuppigen Fichtenzapfen. Der stärkere Zuwachs auf der Zapfenschuppenunterseite unterbleibt. Es liegt eine jugendliche Hemmungsbildung vor.

Zahl und Stellung der Makrosporophylle (Fruchtblätter) und der Mikrosporophylle (Staubblätter) ist sehr veränderlich. Für die Stellungsverhältnisse mögen umstehende im wesentlichen A. Braun entnommenen Angaben dienen. (Siehe die folgende Tabelle.)

Bei *Encephalartos longifolius* wurde Übergang der Divergenz $\frac{2}{10}$ in $\frac{3}{21}$ beobachtet. Bei *Ceratozamia* ♀ fand ich 72 Sporophylle in 8 Reihen, 9 pro Reihe; 182 Sporophylle in 14 Reihen, 13 pro Reihe.

Über die Größe und das Gewicht des ♀ Strobilus seien einige Beispiele angeführt:

	Länge	Gewicht
<i>Macrozamia Denisonii</i> . . .	etwa 1 m	35 kg
<i>Encephalartos caffer</i>	60—100 cm	45 kg
<i>E. villosus</i>	31 cm	10 kg
<i>Dioon spinulosum</i>	50 cm	14 kg (Diameter 23 cm)
<i>Microcycas calocoma</i>	94 cm	9,5 kg
<i>Macrozamia Moorei</i>	80—90 cm	15 kg

Mikrosporophylle. Die Mikrosporophylle sind breite schuppenförmige Blätter, die nur in ihrem sterilen Endteil verschiedene Ausgestaltung aufweisen. Rudimentäre

Übersicht über die Divergenz der Sporophylle.

♂	♀
13/34 <i>Encephalartos Altensteini</i> <i>Macrozamia Preissii</i> <i>Zamia media</i>	<i>Encephalartos horridus</i>
21/55 <i>Encephalartos caffer</i> <i>Lepidozamia Peroffskyana</i>	<i>Encephalartos caffer</i>
55/144 <i>Cycas sphaerica</i>	
13/47 <i>Encephalartos cycadifolius</i>	
2/5 —	<i>Z. muricata</i>
2/4 —	<i>Z. muricata</i>
2/7 —	<i>Z. muricata</i>
	<i>Z. Skinneri</i>
2/8 <i>Zamia muricata</i> <i>Z. Ottonis</i>	<i>Z. muricata</i>
	<i>Z. Fischeri</i>
	<i>Z. Skinneri</i>
2/9 <i>Z. muricata</i> <i>Z. pygmaea</i> <i>Stangeria paradoxa</i>	<i>Z. muricata</i>
	<i>Z. Skinneri</i>
2/10 <i>Zamia muricata</i> <i>Z. media</i> <i>Z. pygmaea</i> <i>Stangeria paradoxa</i>	<i>Z. tenuis</i>
	<i>Z. Skinneri</i>
	<i>Z. integrifolia</i>
	<i>Ceratozamia mexicana</i>
	<i>C. robusta</i>
2/11 <i>Zamia muricata</i> <i>Z. media</i> <i>Z. Fischeri</i> <i>Stangeria paradoxa</i>	<i>Zamia Skinneri</i>
	<i>Ceratozamia mexicana</i>
2/12 <i>Zamia muricata</i> <i>Z. media</i>	<i>Ceratozamia brevifrons</i>
	<i>C. robusta</i>
	<i>Zamia tenuis</i>
	<i>Stangeria paradoxa</i>
2/13 <i>Z. muricata</i> <i>Z. media</i> <i>Z. tenuis</i> <i>Z. Leiboldii</i> <i>Z. fusca</i>	
2/14 <i>Z. Leiboldii</i> <i>Z. fuscata</i> <i>Z. Poeppigii</i> <i>Ceratozamia Miqueliana</i> <i>C. brevifrons robusta</i>	
2/15 <i>Zamia Leiboldii</i> <i>Z. Skinneri</i>	
2/16 <i>Z. fuscata</i>	
2/19 <i>Ceratozamia brevifrons</i>	
2/20 <i>C. mexicana</i> var. <i>longifolia</i>	
2/21 <i>C. brevifrons</i>	
2/23 <i>C. mexicana</i>	
2/25 <i>Dioon edule</i>	
2/28 <i>D. edule</i>	
2/37 <i>D. edule</i>	

Fiedern treten an ihnen manchmal auf, so bei *Cycas* und *Ceratozamia*. In Schildform gehen sie über bei *Bowenia*, *Zamia* und *Encephalartos*; die Ausgestaltung des »Schildes« durch Felderung tritt sekundär auf. Im Verhältnis zu den Makrosporophyllen sind die Mikrosporophylle weit kleiner. Wie diese enthalten sie kein Chlorophyll.

Mikrosporangien. Die Mikrosporangien der Cycadeen gehören, ebenso wie

diejenigen der Angiospermen, dem eusporangiaten Typus an. Während aber bei den Angiospermen der Öffnungsvorgang der Mikrosporangien (pollenbildender Organe) durch eine innere Zellschicht, ein Endothecium, besorgt wird, ist bei den Gymnospermen (mit Ausnahme von *Ginkgo*) ein Exothecium vorhanden, wie zuerst Purkinje 1830 erkannt hat. Die Mikrosporangien der Cycadeen sind dorsiventral, meist keulenförmig, kurz gestielt und nach der Sporophyllfläche hin gebogen. Sie sind auf der Unterseite der Sporophylle in 3–5 Soralgruppen (Sporangiengruppen) angeordnet. Die Zahl der Mikrosporangien auf den stärker entwickelten Sporophyllen der Cycadeen mit großen Strobilis beträgt zwischen 600 und 700, die Zahl der Mikrosporangien 200 000–300 000, die Zahl der Mikrosporen in einem Sporangium 8 000–30 000, die Zahl der Mikrosporen in den größeren Kolben kann demnach auf 7–8 Milliarden geschätzt werden. Eine starke Reduktion der Mikrosporangien ist bei *Zamia Skinneri* zu beobachten. Hier findet man häufig nur zwei freie Mikrosporangien, die dicht unter dem schildförmigen Endstück dem Rande so genähert sind, daß sie randständig erscheinen (Fig. 19G). Man könnte sie mit extrorsen Antheren vergleichen, wenn nicht der erwähnte Unterschied im Öffnungsmodus bestünde. Sonst sind die großen ♂ Strobili der Cycadeen mit großer Materialverschwendung aufgebaut. Die Mikrosporangien reifen durch die dicht stehenden Sporophylle gedeckt heran. Bei der Pollentleerung rücken die Sporophylle durch Streckung der Internodien der Blütenachse auseinander.

Die Sporangien öffnen sich mit je einem nach außen (unten) gerichteten Längspalt. An der mehrschichtigen Sporangienwand bildet sich ein Exothecium, das mit seinen dickwandigen Zellen aktiv die Öffnung der Sporangien bewirkt. Eine dünnwandige Zwischenschicht und eine Tapetenschicht bilden die übrigen Lagen der Sporangienwandung. Die Öffnungsstelle ist durch kürzere und weniger stark verdickte Zellen vorgebildet. Die Zellen des Exotheciums sind in der Längsrichtung des Sporangiums gestreckt; nur auf dem Scheitel befindet sich eine Kappe von kurzen Zellen. Die Gestaltveränderung der Zellen des Exotheciums bei Wasserverlust bedingt, daß das geöffnete Sporangium zu einem kahnförmigen Gebilde wird, aus dem die Sporen leicht herausfallen.

Bei *Stangeria* ist das Lumen der Exotheciumzellen nach H. Schinz von außen nach innen verschmälert, bei *Encephalartos* umgekehrt. Im Exothecium ist eine Dehizenslinie vorgebildet, die aus zwei Reihen dünnwandiger Zellen besteht. Bei *Zamia*, *Stangeria*, *Dioon* und *Ceratozamia* ist die Verdickung auf der inneren Seite am stärksten ausgebildet, ähnlich wie bei der Annuluszelle von *Scolopendrium*, während bei *Cycas*, *Encephalartos* und *Macrozamia* die kräftigste Verdickung sich an der Außenseite vorfindet. Von den drei Zellschichten, aus denen sich die Wand der Mikrosporangien der Cycadeen zusammensetzt, ist für die Mechanik des Öffnens und Schließens der Kappen nur die Epidermis entscheidend. Die Epidermis besteht aus langgestreckten zur Längsachse parallel gerichteten Zellen, die im Innern stark quellbare bzw. schrumpfende Zellulosemassen enthalten und deren dicke verholzte primäre Bodenmembran den Verkürzungen beim Austrocknen einen größeren Widerstand entgegengesetzt als die dünnere kutikularisierte Deckmembran.

Die Pollenkörner haben elliptischen Umriß mit breiter Abrundung der Pole bei *Cycas*, *Macrozamia*, *Ceratozamia*, oder elliptisch-wetzsteinförmigen Umriß bei *Stangeria* und *Encephalartos*. Die Pollenwand ist glatt. Die Pollen haben eine Längsfalte, die sich im Wasser nicht ausgleicht. Die Länge der Pollenkörner beträgt bei *Cycas* 23–27 μ , *Stangeria* 32–35, *Ceratozamia* 27–40, *Encephalartos* 32–37. Es ergibt sich daraus, daß *Cycas* die kleinsten Pollenkörner unter den rezenten Cycadophyten besitzt. Von fossilen Cycadophyten seien einige Beispiele angeführt: *Cycadocephalus Sewardi* 54–55 μ , *Williamsonia spectabilis* 58–65, *Williamsonia setosa* 40–44, *Williamsonia whitbiensis* 36–44, *Wielandiella angustifolia* 32–42, *Cycadeoidea* 50–100. Bei *Dioon* ist die Exine an der Basis der Mikrospore viel dicker, die Intine ist an den Seiten stärker verdickt.

Makrosporophylle. Die Makrosporophylle stehen hinsichtlich ihrer Zahl am Strobilus den Mikrosporophyllen nach, außerdem ist die Zahl der Makrosporangien eine geringe, meist je zwei, nur bei *Cycas* in der Regel mehr, bis zu 16. Die Makrosporophylle dienen zweifellos der Ablagerung von Reservestoffen, die später in die Samen übergehen. Gefiederten Laubblättern gleichen am meisten die Makrosporophylle von *Cycas* (Fig. 11). Sie sind zwar kleiner als die normalen Laubblätter, haben kein Chlorophyll, sondern sind gelb- oder braunwollig, aber das sterile Ende ist flach und schwach gefiedert wie ein Laubblatt. Die Fiederrudimente sind bei einigen *Cycas*-Arten nur noch als Zähne angedeutet. Man hat angenommen, daß die Samenanlagen, die bei *Cycas* in größerer Zahl als der sonst herrschenden Zweizahl auftreten, je an Stelle eines Fiederblättchens stehen. Das ist jedoch nicht der Fall, sondern die Makrosporangien sitzen in marginalen Höhlungen der Lamina des Sporophylls, manchmal zwischen Fiederrudimenten (Fig. 11)*). Die Fiederrudimente können durch abnorme stärkere Entwicklung die Makrosporangien fast einhüllen (Fig. 12 U—Z). Die Makrosporangien werden ausnahmsweise von ihrer marginalen Insertion auf die Sporophyllfläche selbst verlegt, sogar bis auf den Mittelnerv der Bauchfläche des Makrosporophylls (Fig. 18 O). Die Deckung der bei *Cycas* anatropen Samenanlagen in der Jugend erfolgt einmal durch Einkrümmung der ziemlich langen Sporophylle in der Längsrichtung, ferner durch die Herabkrümmung des oberen sterilen Teils, wodurch ein Abschluß der Blüte vor der Durchwachsung erreicht wird. An *Cycas* schließt sich in der Gestalt der Makrosporophylle am nächsten *Dioon* an, wo, wie schon bei *Cycas Normanbyana* und allen übrigen Cycadeen-Gattungen, die Zahl der Makrosporangien auf 2 reduziert ist. Bei *Dioon* (Fig. 18 A) sind die Fruchtblätter noch flach, zeigen eine Spreitenanlage, an der Basis je eine oder auch mehrere Fiederrudimente; unterhalb der Samenanlagen entwickelt das Sporophyll eine dickfleischige stielartige Anschwellung, die Mikropyle der Samenanlagen ist, wie bei allen Cycadeen-Gattungen mit Ausnahme von *Cycas*, atrop. Bei den übrigen Gattungen ist die Spreite der Makrosporophylle sehr reduziert, die Sporophylle werden durch eine oben und unten eintretende Wucherung mehr oder weniger schildförmig. Die beiden Hörner an den Sporophyllen von *Ceratozamia* (Fig. 19 Q—T) entstehen als seitliche Fiedern an dem in der Jugend noch flachen Sporophyll und werden erst später zu harten, stechenden Spitzhörnern.

Bei den übrigen Gattungen fallen auch die letzten Spuren rudimentärer Fiedern weg. Die Sporophylle sind ursprünglich flach. Die später eintretenden Veränderungen stehen offenbar mit der Entwicklung, Ernährung und Beschützung der Makrosporangien in Zusammenhang. Einerseits wird ein schützendes, festschließendes Dach gebildet, indem sich die Sporophylle schildförmig ausbreiten, andererseits treten in Form von Anschwellungen Interstitialorgane auf, die dem Zapfenverschluß dienen und besonders an der Basis stark verdickt sind (Fig. 13 F—H), wo sie den Sockel für die großen Strobili bilden. Auch die schildförmigen Makrosporophylle von *Zamia* können gelegentlich Fiedern, und zwar sogar chlorophyllhaltige rudimentäre oder normale hervorbringen, so bei *Zamia floridana*. Von der marginalen Stellung der Ovula scheint *Stangeria* (Fig. 15 H—K) eine Ausnahme zu bilden, wo diese scheinbar auf der Unterseite des Makrosporophylls liegen; jedoch liegen die Makrosporangien auch hier marginal am Basalteil der Lamina, rechts und links von dem hier überaus kurzen Pedicellus, ferner wächst die Lamina außen stark um die Makrosporangien herum, nur deren Scheitel mit der Mikropyle freilassend, und schließlich krümmt sich das Sporophyll mit seinem sterilen Teil rechtwinklig als Samenschutz nach aufwärts, wodurch die irrige Ansicht der Verschiebung der Makrosporangien von *Stangeria* auf

*) In einer oft reproduzierten Figur des Makrosporophylls von *Cycas revoluta* von J. Sachs (vgl. z. B. Goebel, Organographie, Fig. 1415) sitzen die linken Makrosporangien an rudimentären Fiedern; diese Rudimente entsprechen aber Laminarteilen und sind nur in der Zeichnung unrichtig wiedergegeben.

die Unterseite der Sporophylle entstand. Der Form nach lassen sich bei den Sporophyllen Spitzschuppen, Hornschuppen und Stutzschuppen unterscheiden. Bei *Zamia media* tritt gelegentlich, zwischen den zwei normalen seitlichen, eine wohl entwickelte dritte Samenanlage auf, mitten am unteren Rande des schildförmigen Teiles des Sporophylls. Ein überzähliges abortierendes Ovulum fand ich an der fleischigen Anschwellung des basalen Randes des schildartigen Teiles des Makrosporophylls von *Bowenia* (Fig. 15 M). Verdoppelung kommt ebenso wie bei den Makrosporophyllen und den Strobilis in verschiedenen Graden hinsichtlich der verwachsenen Teile vor (vgl. auch Fig. 12 F—G). Bei einer weiblichen Blüte von *Zamia Skinneri* von ungewöhnlicher Stärke (16 cm Länge und 7 cm Dicke) beobachtete ich fünfmal Verwachsung von je 2, einmal von je 4 Schuppen. Alle diese Schuppenverbindungen, sowohl die zweizähligen als die vierzähligen, verhielten sich wie einfache Schuppen, indem sie einen zusammenhängenden plattgedrückten Stiel und je eine Samenanlage auf jeder Seite trugen (Fig. 18 H). Ähnliche Konkreszenzen fand ich bei *Ceratozamia* (Fig. 18 D—G).

Makrosporangium. Das wesentliche in der Entwicklung der Makrosporangien bei den Samenpflanzen liegt einerseits in dem Auftreten von Hüllen, Integumenten, um die Sporangien herum, andererseits in der inneren Gestaltung des Makrosporangiums (Nuzellus).

Das Integument der Cycadeen ist, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, einfach. Die mittlere, später steinharte Schicht differenziert sich erst später zwischen der äußeren fleischigen und häutigen inneren Schicht (Fig. 12 B—C). Das Gefäßbündelsystem liefert gleichfalls keinen Beweis für die Zweiheit des Integuments. Von den peripheren Bündeln des Sporophylls geben die beiden, die in der dem Sporophyll und Ovulum gemeinsamen Ebene verlaufen, die Zweige ab, die in der inneren und äußeren fleischigen Schicht des Integuments verlaufen, während die beiden in der zu dieser senkrecht stehenden Ebene verlaufenden Bündel nicht weiter als bis zur Basis des Samens gehen (Fig. 12 A). In den komplizierteren Fällen bei den größeren Sporophyllen und Samen geht der Bündelverlauf folgendermaßen vor sich. Ein einziges Bündel geht von dem Sporophyll nach dem Ovulum und teilt sich an der Basis in einen kleinen Zweig, der nach der äußeren Ecke des schildförmigen Teils des Sporophylls geht, und in einen größeren Zweig, der in das Ovulum eintritt und sich später in kreisförmig ausgebreitete Bündel teilt. Wichtig ist nun, daß diese sich nachträglich so spalten, daß zwei Kreise entstehen, die die innere und die äußere Fleischschicht versehen. Die Gefäßbündel gehen durch die nachträglich sich bildende Steinschicht hindurch (Fig. 12 O). Auch dadurch wird bewiesen, daß die Steinschicht keine selbständige Hülle darstellt, also zu dem einen vorhandenen Integument gehört. Am meisten reduziert sind die Bündel bei den Cycadeen mit kleinen Zapfen und Samen wie *Zamia*. Das Zentralbündel von *Cycas* ist endarch. Bei *Bowenia* gehen 8 Zweige der Bündel in die äußere fleischige Schicht, eine größere Anzahl geht nach dem inneren Fleisch. Das zweite Bündel ist ein Nebenzweig eines Gefäßbündels der Lamina. Bei *Macrozamia* teilen und verzweigen sich die 3 in die Samenanlage laufenden Bündel des Sporophylls unter der Samenbasis ohne Zentralstrang. Bei *Encephalartos* tritt eine größere Bündelzahl, z. B. bei *Encephalartos Hildebrandtii* 11 in das äußere Fleisch und eine große Anzahl Bündel in das innere Fleisch. Bei *Zamia* (Fig. 20 L) läuft teils nach jedem Samen ein einziges Bündel des Sporophylls, z. B. bei *Zamia integrifolia*, teils geht mit dem Bündel auch ein Strang aus der Lamina in die Samenanlage, so bei *Zamia furfuracea*. Je stärker ein Sporophyllteil sich entwickelt, desto stärker wird er von Gefäßbündelzweigen versorgt. Bei *Microcycas* erfolgt die Gefäßbündelversorgung von einem Sporophyllseitenzweig aus. *Ceratozamia* (Fig. 20 W) hat im äußeren Fleisch 8—10 Bündel, meist 9; davon gehen 6 Bündel durch die Steinschicht in das innere Fleisch, wo sie sich wiederholt verzweigen. Bei *Dioon* (Fig. 18 A) teilen sich die äußeren Bündel in einen Kreis von 11—12 Bündel, die bei der Mikropyle auslaufen. Bei *Stangeria* gehen 8 Bündel in das äußere Fleisch und 8 in das innere.

Nuzellus und allgemeines über die Befruchtung. Die wesentliche Tendenz in der Entwicklung der Befruchtung der Samenpflanzen ist die Einsenkung des Prothalliums. Der Scheitel des Nuzellus ist frei. Vor der Pollenausbreitung bildet sich ein Schnabel (rostellum). Unter diesem lösen sich die Zellschichten durch Verquellung auf und bilden die Pollenkammer (Fig. 12 J). Nach der Aufnahme des Pollens schließt sich der Schnabel und wird hart; die Mikropyle verwächst dabei vollständig. Der einfachste Aufnahmeapparat für die Mikrosporen bei einer Pflanze mit nackten Samen ist offenbar einerseits die Ausbildung eines Pollinationstropfens, d. h. die Ausscheidung eines kleinen Tröpfchens an der Mikropyle, das die Mikrosporen auffängt und sie kapillar in das Innere der Pollenkammer einzieht. Andererseits ist für das Keimen der Mikrosporen die Pollenkammer notwendig, d. h. die durch die Verquellung der oberen Zellen des Nuzellus entstandene Höhlung oberhalb der in der Archegonkammer befindlichen Archegonien. Die mit Flüssigkeit gefüllte Höhle an der Spitze des Makrosporangiums dient der Keimung der Mikrosporen und der folgenden Befruchtung, indem sie das Medium für die schwimmenden Spermatozoiden bildet. Bei der Pollenschlauchbefruchtung dient der Pollenschlauch wesentlich nur als Haustorium zur Befestigung und Ernährung der Mikrosporen, bis diese platzen und die Spermatozoiden entlassen. Der Pollenschlauch, das charakteristische Kennzeichen der deswegen auch Siphonogamen genannten Phanerogamen, hat bei den Cycadeen noch nicht die Funktionsübernahme als Kopulationsorgan, als Befruchtungsschlauch, vollzogen, wie dies schon bei den übrigen Gymnospermen, ausgenommen *Ginkgo*, der Fall ist.

Bestäubung und Befruchtung. Die Lage der Mikropyle ist bei den Zapfenblüten (Strobilis) eine andere als in denjenigen von *Cycas*, wo die Mikropyle an den Sporophyllen nach außen gekehrt sind. Bei den Zapfenblüten sind die Mikropyle nach innen, gegen die Blütenachse hin, orientiert. Diese Lage erschwert offenbar die Bestäubung gegenüber den freiliegenden Samenanlagen. Es liegt aber eine so ungeheure Überproduktion an Mikrosporen vor, daß die bei den Cycadeen normale Windbestäubung dadurch nicht beeinträchtigt wird. Regelmäßige Insektenbestäubung ist nur bei wenigen Cycadeen eingetreten, nämlich bei *Encephalartos villosus*, *E. Altensteinii*, *E. caffer* und *E. cycadifolius* durch die Curculioniden *Phloeophagus* und *Derelomus*. Die Pollenübertragung erfolgt durch das Rostrum der Rüsselkäfer. Die Länge des Rostrums des befruchtenden Insekts entspricht etwa der Verlängerung des Integuments über dem Samen. Es handelt sich hier aber nicht um ursprüngliche Entomophilie, sondern um Mutantenselektion. In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß bei *Trigonocarpus Parkinsonii* aus dem Unteren Karbon von Kilmarnock ein 38 mm langer Mikropylarkanal vorhanden ist. Die Curculioniden jedoch traten erst im Eozän auf. Die Insekten verbringen den Sommer unter der Rinde von *Encephalartos* im Ruhezustand, bis sie, vom Geruch der ♂ Zapfen angelockt, ihre Eier in die Mikropyle ablegen und so die Befruchtung der Blüte durch den gleichzeitig übertragenen Pollenstaub bewirken. Dafür zahlt die Pflanze einen hohen Preis, da nur die Samen zur Reife kommen, die der Zerstörung durch die abgelegten Eier entgehen. Die Insekten werden durch den starken Geruch der Blüten, vielleicht auch deren Färbung und höhere Temperatur angelockt. Alle ♂ Cycadeenblüten haben einen mehr oder weniger intensiven Geruch, *Cycas circinnalis* ♂ nach Fruchtbonsens. Der ♂ Zapfen von *Ceratozamia* riecht widerlich-süßlich; ich sah ihn von Bienen besucht. Paul Knuth und Schmiedeknecht haben einmal im Botanischen Garten in Buitenzorg kleine Bienen mit dicken weißen Pollen an den Beinen von *Macrozamia Mackenzii* davonfliegen sehen. Doch handelt es sich hier nur um gelegentliche Fälle. Da bei den reifenden Zapfen die einzelnen Schuppen auseinanderbrechen, können die Mikrosporen auch bei Windbestäubung leicht auf die Mikropyle gelangen. Der Pollenschlauch stellt ursprünglich ein Haustorium des Prothalliums dar. Die Haustorialzweige der Mikrospore (des Pollens) wachsen nach außen und oben in das

Nuzellargewebe hinein. Bei *Bowenia* besteht die Pollenkammer aus einer engeren oberen und einer weiteren unteren Pollenkammer; die obere schrumpft ein, die untere bleibt erhalten. Die charakteristische Aushöhlung der Nuzellusspitze bei den Cycadeen sei als Cycadostom bezeichnet.

Männlicher Gametophyt. Die in der Literatur vorkommenden Bezeichnungen sind in folgender Übersicht enthalten. 1. Spermatogene Zelle = 2. Prothalliumzelle = generative cell. 2. Antheridiummutterzelle = Körperzelle = body cell = central cell. 3. Stielzelle = sterile Schwesterzelle der Antheridiummutterzelle = Dislokatorzelle = stalk cell. 4. Vegetativer Prothalliumkern = Pollenschlauchkern = tube and vegetative nucleus. 5. Spermakern = vegetativer Zellkern.

Die Pollenmutterzellen sind vierzellig mit 4 Sporen und haben verdickte Wandstruktur. Durch vergleichende Betrachtung der Pollenmutterzellen bei *Pinus* gelangte Goebel zu der Ansicht, daß die Prothalliumbildung am apikalen, die Schlauchbildung am basalen Teil der Spore stattfindet. Die Keimung der Mikrosporen beginnt innerhalb des Sporangiums. Jede Mikrospore enthält drei Zellen. Mit Goebel muß man die apikale Zelle 1 (Körperzelle) und die basale Zelle 3 (Stielzelle) als vegetative Zellen betrachten. Die basale Zelle 3 entwickelt sich zum Pollenschlauch. Die mittlere Zelle 2 (generative Zelle) bildet die männlichen Fortpflanzungszellen. Sie teilt sich später durch eine senkrechte Wand. Die rechte Hälfte, Stielzelle, teilt sich nicht mehr, wächst stark, bleibt aber steril und geht schließlich zugrunde. Die linke Hälfte, Deckzelle, entwickelt sich weiter und stellt die reale primäre spermatogene Zelle dar, die die Spermatozoiden bildet. Die generative Zelle drängt sich zwischen Stiel- und Deckzelle. Nach der Teilung der spermatogenen Zelle treten in der Antheridiummutterzelle (Körperzelle) die Blepharoblasten auf. Zuerst sind die Blepharoblasten sehr klein und von einem System von Strahlen durchzogen. In den ersten Stadien erscheinen die Strahlen grobkörnig; dann bildet sich eine Membran. Während des ersten Stadiums der Entwicklung der Deckzelle verlängert sich diese in der Richtung der Längsachse des Pollenschlauchs. Die Blepharoblasten drehen sich um 90°, so daß sie quer zur Längsachse des Pollenschlauchs liegen. Die Deckzelle teilt sich in der Ebene der Längsachse des Pollenschlauchs und bildet zwei Spermatozoidmutterzellen. Wenn sich die Teilung der Deckzelle nähert, wird der Blepharoblast mehr vakuolisiert. Während der Teilung bricht er in eine Anzahl von Granula auf, die miteinander verschmelzen und ein Spiralband bilden. Dieses Band tritt mit dem Ende des Kerns in räumliche Beziehung. Wenn es vollständig als Spiralband entwickelt ist, gehen aus ihm zahlreiche Zilien hervor. Die Spermatozoiden bewegen sich in erster Linie durch die Wimperbewegung ihrer Zilien. Die Spermatozoiden sind größer als bei irgendeinem Tier oder einer Pflanze.

Die Spiralen der Spermatozoiden haben bei *Cycas* 5–5½ Umdrehungen und sind rechts gedreht, sie haben bei *Zamia* 5–6 Umdrehungen und sind links gedreht, bei *Dioon* sind sie ebenfalls links gedreht. Über die Größenverhältnisse der Spermatozoiden gibt nachfolgende Zusammenstellung einen Überblick.

Spermatozoiden	Länge	Diameter
<i>Zamia</i>	222–332 μ	222–306 μ
<i>Ceratozamia</i>	220 μ	185 μ
<i>Cycas</i>	—	180–210 μ
<i>Dioon</i>	300 μ	230 μ
<i>Microcycas</i>	—	etwa 60 μ

Die Spermatozoiden von *Cycas revoluta* wurden 1896 von Ikeno entdeckt. Die ersten lebenden Spermatozoiden beobachtete K. Miyake am 22. September 1905 in den Samenanlagen eines weiblichen Baumes auf Oshima (28° N), der nördlichsten Insel der Riukiu-Gruppe. Er fand die reifen Spermatozoiden in Kagoschima (31° 35' N.) in Kiushiu von Anfang bis Mitte Oktober.

Bei der Befruchtung streifen die Spermatozoiden in der Eizelle ihr Zilienband ab. Der Kern des einen befruchtenden Spermatozoids verschmilzt mit dem Eikern. *Microcycas* bildet wieder eine Ausnahme. Caldwell fand 1907, daß jeder Pollenkern von *Microcycas* 8–10 Antheridiummutterzellen enthält, so daß aus deren Zweiteilung 16–20 Spermatozoiden entstehen.

Weiblicher Gametophyt. Von den 3–4 Makrosporenmutterzellen wird die innerste zur Makrospore (Megaspore), die übrigen bleiben funktionslos. Die Makrospore keimt unmittelbar. Durch Teilung entsteht eine primäre Halszelle und eine zentrale Zelle. Die primäre Halszelle teilt sich unmittelbar in zwei Halszellen, die für die Cycadeen charakteristisch sind. Durch Mitose entsteht die Bauchkanalzelle. Die Archegonialregion ist zuerst schwach erhöht. Während der Rand dieser Erhebung ein sehr schnelles Wachstum besitzt, ist dasjenige der Erhebung selbst gehemmt. Dadurch entsteht der Boden für die Archegonalkammern. Die Zahl der Archegonien variiert. Sie beträgt 1–10, bei *Cycas revoluta* 2–8, meist 3, bei *Cycas circinnalis* 3–8 (Fig. 12 A), bei *Dioon edule* 1–10, meist 4, bei *Encephalartos* 3–4, bei *Macrozamia* 3–6 (Fig. 13 E), bei *Bowenia* 6, bei *Zamia muricata* fast immer nur 2. Sie sind auf die Mikropylarregion beschränkt. Eine Ausnahme bildet *Microcycas*. Hier treten nach Reynolds 64 Archegonien auf, die über die ganze Oberfläche des Gametophyten und auch nach innen gruppiert sind. Das Prothallium ist mächtig entwickelt, 2,5–3,5 cm lang und 1,75–2 cm breit. Die von Caldwell angegebene Zahl von über 200 Archegonien ist ungewöhnlich. Die Membran der Makrospore hat nach Thomson zwei Lagen: ein verdicktes Exospor, bei *Dioon* gebildet durch keulenförmige Körper, und ein Endospor, das bei *Cycas* durch Fibrillen gestreift, bei *Dioon* homogen ist.

Befruchtung. Während sich die verschiedenen Teilungsprozesse im Innern der Mikrospore abspielen, hat sich auch die äußere Gestalt der Mikrospore gewandelt. Die Exine ist geplatzt, die Intine wächst zum Pollenschlauch aus. Die Spermatozoiden schwimmen frei im Pollenschlauch. Damit die Befruchtung vollzogen werden kann, muß die Eizelle gegen die Spitze hin frei liegen. Dies geschieht durch Auflösung der Nuzellusscheitelzellen = Pollenkammer und durch Verschleimung der Archegoniumhalszellen. Die Membran der Archegonkammern reißt, die zwei Kammern bilden eine zusammenhängende Höhlung, so daß die Pollenschläuche in sie eindringen können. Das Pollenschlauchende mit seinem Zellkörperkomplex drängt sich direkt zu den Archegonien, indem es sich verlängert. Es entleert seinen Inhalt in die Eizelle. Die Flüssigkeit, in der die Spermatozoiden schwimmen, entsteht zum Teil in dem Pollenschlauch. Die Spermatozoiden schwimmen durch die aufgelösten Halszellen. Das ganze Spermatozoid geht in das Ei. Der Kern des Spermatozoids ist kleiner als derjenige des Eies. Er dringt in den Eikern. Dieser stellt an Größe, bei *Dioon* 1475 : 380 μ , einen Rekord im ganzen Pflanzenreich dar.

Die Bestäubung findet bei *Cycas revoluta* in Japan Anfang Juli statt, wenn die Archegonien noch nicht angelegt sind. Bald darauf entstehen aber meist drei, in der Nähe der Mikropyle gelegene periphere Zellen, die Archegoniummutterzellen. Diese Periode, die Ikeno Keimungsperiode nennt, dauert nur wenige Tage an. Darauf folgt die 2–3 Monate dauernde Wachstumsperiode. Das Archegonium wächst zu einer Länge von 4 mm heran. Es erfolgt die Bildung der primären Halszelle, die sich teilt, und der Zentralzelle. Die dritte oder Reifeperiode fängt Ende September an und dauert bloß kurze Zeit. In ihr erfolgt das Abschneiden einer Bauchkanalzelle, wodurch die Zentralzelle in Bauchkanalzelle und Eizelle zerlegt wird. Es erfolgt die Bildung der Archegonien. Diese öffnen sich durch Verschleimung der Hals- und Bauchkanalzellen.

Die Zeit zwischen Bestäubung und Befruchtung ist lang. Während sie bei *Cycas revoluta* 4 Monate beträgt, beläuft sie sich bei *Zamia floridana* auf 5 Monate, bei *Dioon edule* auf 6 Monate. Die Pollination von *Microcycas* dauert von Ende August bis Mitte September. Bei *Dioon edule* erfolgt Mitte August die erste Prophase der Mitose;

im September findet die Dreiteilung der Mikrospore statt; im Oktober teilt sich die generative Zelle in die Stielzelle und Körperzelle, Blepharoblasten sind noch nicht sichtbar; im November verlängert sich die Körperzelle, die Blepharoblasten werden deutlich sichtbar. Die Anlage der 4—5 Archegonien erscheint zuerst im November, mehr als 5 Monate vor der Befruchtung; 3 Monate lang tritt nur geringe Veränderung ein. Bei *Zamia floridana* geht der Befruchtungsprozeß nach Webber etwa in folgenden Daten vor sich: 1. Pollination Ende Dezember bis Anfang Januar; 2. Keimung des Pollens und Wachstum des Prothalliums: 1. Januar bis 1. Juni; 3. Teilung der zweiten Prothalliumzelle in Stiel- und Zentralzelle: 15. Februar bis 10. März; 4. Erscheinen der Blepharoblasten: 1.—20. März; 5. Weitere Entwicklung der Zentralzelle, der Blepharoblasten und des Prothalliums: 1. März bis 30. Mai; 6. Prophase der Teilung der Zentralzelle: 20.—25. Mai; 7. Reife Spermatozoiden: 1.—15. Juni; 8. Befruchtung: 1.—15. Juni.

Embryo. Nach der Befruchtung folgt eine lange Periode der freien Kernteilung in der ursprünglichen Eizelle durch die Teilungen des befruchteten Eikerns. Es erscheint eine große zentrale Vakuole. Dadurch werden alle Nuclei an die periphere Wand gedrängt. Statt einer zentralen Vakuole kann auch eine große Anzahl von Vakuolen gebildet werden. Die Zahl der freien Kerne ist beträchtlich. Sie beträgt bei *Dioon* nach Chamberlain 256—1024. Die freie Kernteilung ist auf zwei Phasen verteilt. Später findet Zellbildung um die Kerne statt. Dieses zellige Gebilde wird als Proembryo bezeichnet. Während bei *Stangeria* nur der innere Teil des Eies zur Embryobildung Verwendung findet, treten bei *Zamia* und *Ceratozamia* nur am Eiboden Zellteilungen auf; bei *Cycas* und *Macrozamia* wird die Eizelle total aufgebraucht. Die Basis des Proembryo verdickt sich; die Zellen, die an die zentrale Vakuole grenzen, werden aufgelöst. Die unmittelbar darüber liegenden Zellen verlängern sich und bilden den Embryoträger oder Suspensor. Die Zellen an der Spitze bilden den eigentlichen Embryo. Die schlauchartigen geknäuelten Suspensoren gehen getrennt von den einzelnen Archegonien ab, verwickeln sich aber. Jeder trägt einen Embryo. Es entwickelt sich doch nur ein einziger Embryo, die übrigen verkümmern. Die Länge des Suspendors ist oft beträchtlich (Fig. 1 D, 20 R), so bei *Dioon edule* 70 mm, der gewickelte Teil nimmt die durch Auflösung des Gewebes der Mikropylarregion entstandene Höhlung ein. Der Suspensor hat die Aufgabe, den Embryo in das Gewebe des Prothalliums hineinzuschieben. Das Prothallium wird jetzt auch Endosperm genannt. Der Embryosack (Makrospore) war schon vor der Befruchtung der Eizelle mit Endosperm gefüllt. Es dient zur Nahrung für den heranwachsenden Embryo. Die ziemlich große Keimpflanze erfordert beträchtliches Nährstoffmaterial. Der einzige zur Entwicklung kommende Embryo wächst rapid in das Endosperm. An der Basis des Embryo entwickelt sich die Coleorhiza, an dem entgegengesetzten Ende die Stammspitze; die Wurzel erscheint später. Die Coleorhiza, die zuerst einen beträchtlichen Teil des Embryos ausmacht, wird zu einer dünnen, harten, braunen Spitze. Kotyledonen bildet der Embryo bei den Cycadeen in der Regel zwei, selten 3—6. 1 Kotyledon wird, wie Warming 1879 fand, bei *Ceratozamia* entwickelt. Diese Monokotyledonie ist offenbar durch Verkümmern des zweiten Kotyledon zustande gekommen. A. Dorey hat nachgewiesen, daß bei *Ceratozamia* zwei Kotyledonen sich bilden, wenn man die Samen während der Kotyledonarentwicklung am Klinostaten der einseitigen Schwerkraftwirkung entzieht, ein sehr merkwürdiger Fall von Geotropie bei dem normalen Vorkommen. Die Kotyledonen sind oft der Länge nach verwachsen (Fig. 1 B), namentlich bei *Encephalartos*. Die Größe der Kotyledonen ist oft ungleich, der größere der beiden Kotyledonen besitzt manchmal, so bei *Cycas circinnalis* subsp. *madagascariensis* (Fig. 1 C), eine mit Andeutung von Fiederblättern versehene Spreitenanlage und zeigt dadurch besonders deutlich, daß auch die Kotyledonen der Cycadeen umgebildete Laubblätter sind. Frühzeitig aus dem Samen entfernte und ohne Endosperm weiter gezogene Embryonen zeigten an der Spitze der Kotyledonen Anfang von Spreiten-

bildung (Fig. 1 K); leider gingen sie dann zugrunde. Durch seine normal zwei Keimblätter und seine Pfahlwurzel gleicht der Keimling sehr einem dikotylen Embryo. Die Zahl der Gefäßbündel beträgt an der Basis jedes Kotlede 2—8; die Bündel sind mesarch, werden aber exarch. Bei *Dioon* führen in die Bündel der Kotlede 8 Leitbündel. Schon die Leitbündel der ersten Laubblätter im Embryo zeigen den charakteristischen gürtelförmigen Verlauf im Stamme.

Die Entwicklung der Kotlede habe ich an *Cycas circinnalis* subsp. *madagascariensis* näher untersucht (Fig. 1). Sie sind zunächst klein, walzenförmig und am befestigten Ende spindelförmig verdickt. Bei einer Länge des Keimlings von 3—5 mm erscheinen die Kotlede als kleine Höcker zur Seite der walzenförmig hervorragenden gewölbten Achsenspitze. Im weiteren Verlauf, bei einer Keimlingslänge von 5—10 mm, schließen sich die Kotlede über dem Vegetationspunkt zusammen, dabei ist die Kotledearfurche der ganzen Länge nach sichtbar. Bei einer Länge des Keimlings von 25—36 mm kommt die Länge des Keimblattes derjenigen des Endosperms fast gleich, die Kotlede verwachsen nach oben vollständig, während die nicht verwachsenen Basalteile scheidenartig verdünnte Ränder erhalten; dabei bedecken die Ränder des einen Kotlede übereinander greifend diejenigen des anderen. Ein Keimblatt umfaßt am Grunde ein ihm gegenüberliegendes sehr kleines Blatt rudiment, das einem Niederblatt entspricht. Bei zwei Keimlingen fanden sich drei Kotlede. Das größere Keimblatt zeigt eine hakenförmige Spitze mit einigen Einkerbungen, offenbar der Anfang einer gefiederten Lamina.

Die Haploid-Zahl der Chromosomen ist untersucht bei *Cycas revoluta*, *Stangeria*, *Dioon edule*, *Zamia floridana*, *Ceratozamia mexicana* und beträgt 12. Es kommen auch 11 Chromosomen vor. Die Kerne mit 11 Chromosomen weisen in den Pollenmutterzellen von *Cycas revoluta* ein Paar großer Chromosomen auf. In der Regel liegen entweder 2 Chromosomen innerhalb eines von den übrigen gebildeten Ringes oder drei Chromosomen liegen zentral.

Wärmephänomen. Teysmann, s. Z. Direktor des Botanischen Gartens in Buitenzorg, beobachtete 1845 bei den männlichen Zapfen von *Cycas circinnalis* erhöhte wochenlang anhaltende Temperatur und gleichzeitig sehr starken Geruch. De Vriese*), der dieses Phänomen in Buitenzorg näher untersuchte, fand die Erhöhung der Temperatur regelmäßig zwischen 6 und 10 Uhr abends eintreten; das Maximum schwankte zwischen 9 und 14° C, die mittleren Abweichungen betragen 3,75—4,50° C. Gregor Kraus stellte bei den männlichen Zapfen von *Ceratozamia longifolia* zur Zeit des Blühens eine tägliche Wärmeperiode fest. Diese Periode wiederholt sich verschiedene Tage hintereinander. Bei *Macrozamia Macleyi* findet ebenfalls Verschiebung des Maximums statt, aber in entgegengesetzter Richtung wie bei *Ceratozamia*. Während bei *Ceratozamia* die Regel ist, daß das Maximum jeden folgenden Tag später kommt, tritt es bei *Macrozamia* jeden folgenden Tag früher ein. Ich selbst beobachtete, daß die Temperatur am höchsten ist, wenn der Pollen ausgestreut wird. Die Zapfen fühlen sich bei Berührung heiß an, ich maß eine Temperatursteigerung von 9° C.

Bestäubung mit artfremdem Pollen. Durch die Pollenkammer kann fremder Pollen in den Nuzellus eindringen. Er kann eine Wachstumsanregung zur Folge haben. Le Goc beobachtete, daß *Cycas Rumphii* nach Bestäubung mit Pollen von *Encephalartos* und *Macrozamia* Samen von normaler Größe, aber keinen Embryo ansetzte.

Geschlechtsveränderung. Über Geschlechtsänderung von *Cycas revoluta* teilte mir G. Schweinfurth aus Menton am 11. April 1913 Näheres mit. Die zweiarmige Pflanze war schon einige Jahre alt, als sie Gallina im Chalet des rosiers des Fürsten Orlow in Menton halbierte, und zwar mit einer Säge, so daß beide Teile Wurzeln hatten. Die Pflanze war auch zu jung, um geblüht haben zu können. Die im Chalet des rosiers stehengelassene Hälfte entwickelte sich zur reichtragenden ♀;

*) Nederl. Kruidk. Archief II. (1849) 172; Hook. Journ. Bot. III. (1851) 186.

zur selben Zeit nach einigen Jahren produzierte die nach der Villa Maugam in Cap Martin übergeführte andere Hälfte einen ♂ Zapfen, mit dem Gallina die Blüten der Schwesterpflanze befruchtete. Die Zuverlässigkeit dieses Sachverhalts könnte freilich nur durch weitere Beobachtung an Ort und Stelle sichergestellt werden.

Parthenogenesis. Alle früheren Angaben über Parthenogenesis bei Cycadeen haben sich als irrtümlich erwiesen. Es handelte sich um Weiterentwicklung der Makroprothallien ohne Bestäubung bis zur Archegonienbildung, was mit starkem Anschwellen der Makrosporangien einhergeht, so bei *Cycas*, *Encephalartos*, *Ceratozamia*. Bei *Cycas revoluta* fand Usteri, daß das unbefruchtete Ei sich einige Male teilen kann, ohne daß es zur Entwicklung eines Embryo kommt; hier könnten Anfänge einer generativen Parthenogenesis vorliegen.

Frucht und Samen. Die Ovula aller zapfentragenden Cycadeen sind radialsymmetrisch, nur diejenigen von *Cycas* sind bilateralsymmetrisch. Die äußere Schicht des Integuments ist bei der Reife fleischig und verschieden gefärbt, oft orange oder karminrot. Sie wird als Sarkotesta bezeichnet. Der Farbstoff findet sich nur in den beiden äußeren Schichten der Epidermis. Die innerste Schicht, die das innere Bündelsystem des Ovulums enthält, ist im reifen Samen dünnhäutig. Die mittlere Schicht ist steinfruchtartig ausgebildet und kann als Sklerotesta bezeichnet werden. Die Steinkerne der Samenschale sind glatt oder gerippt, ohne daß die sekundär entstandenen Rippen etwa besonderen Integumenteinheiten entsprechen. Der Stein von *Ceratozamia* ist dünn, etwa 0,3 mm. Bei *Encephalartos villosus* hat der Stein 10 Leisten, die mit den 10 äußeren Gefäßbündeln korrespondieren (Fig. 17E), bei *Macrozamia spiralis* sind 12 Leisten vorhanden. Der Samensteinkern von *Cycas* zeigt zwei in der Mediane liegende Kanten, die nach unten verwischt sind (Fig. 12P); bei der Keimung springt der Stein, soweit die Kanten reichen, in zwei Klappen auseinander, eine schmale Öffnung für den Austritt des Embryo bildend. Die Samen von *Cycas* gehören zu den größten unter den Cycadeen und gehen offenbar auf eine Megalomanie der Eizelle zurück; sie erreichen etwa die Größe eines mittelmäßigen Apfels (etwa 6 cm lang, 4 cm breit). Bei *Cycas circinnalis* subsp. *madagascariensis* fand ich selten dreikantige Steinfrüchte, indem eine mediane Kante nach oben nach der Spitze des Fruchtblattes zu geht (Fig. 12Q). Bei der gleichen Art neigen die obersten verkümmerten Samen des Fruchtblattes zu Campylotropie. Die Samen von *Cycas* haben die Eigentümlichkeit, daß die innerste Schicht im Basalteil besonders stark entwickelt ist in Gestalt von braunen weichen Zellen, die das Endosperm umschließen (Fig. 12A). Während die Steinhülle und das Endosperm für sich schwerer sind als das Wasser, macht jene spongiöse Schicht, wie man sie nennen könnte, die Samen schwimmfähig, nur können sie von dieser Schwimmweste keinen vorteilhaften Gebrauch machen, weil ihre Keimfähigkeit im Wasser rasch verloren geht und nur zur Verbreitung im Schelfmeer ausreicht. Die Verbreitung der Samen erfolgt durch Tiere, wobei die saftige, oft lebhaft gefärbte äußere Steinhülle als Lockmittel dient. Da die Zapfen bei voller Reife auseinander fallen, können die Samen von heftigen Sturzregen in ganzen Nestern weggespült und auf kürzere Strecken verbreitet werden ähnlich wie *Trigonocarpus* im Karbon. Beachtenswert ist die Basalausbildung der Samen bei *Dioon edule* (Fig. 18A) sowie *Macrozamia Fraseri* (Fig. 13D) und *M. Denisonii*. Hier ist nämlich da, wo die Fleischschicht des Makrosporangiums in das stark fleischig ausgebildete Sporophyll übergeht, eine Trennungsschicht, von Chamberlain abscission layer genannt, ausgebildet. Die Ablösung des reifen Samens erfolgt aber nicht hier, sondern an der schmalsten Stelle der Sarkotesta, von Chamberlain basal papilla genannt, so daß unterhalb dieser der nackte Steinkern mit seinen Gefäßbündelperforationen sichtbar wird (Fig. 13N). Den gleichen Modus der Insertion zeigen fossile Steinkerne von Cycadophyten, so vor allem *Carpolithus conicus* aus dem Corallen-Oolith von Malton in Yorkshire; ob die letzteren deshalb zu mesozoischen Cycadaceen gehören,

läßt sich zwar nicht beweisen, ist aber nicht unwahrscheinlich. Die Keimung der Samen findet gleich nach der Reifeperiode oder nach einer Ruheperiode von zwei Jahren statt. Unter normalen Verhältnissen beträgt die Keimkraft etwa drei Jahre.

Phylogenetische Denkmöglichkeiten im Bereich von Blüte und Frucht. Beziehungen zu den Pteridophyten. Ikenos epochale Entdeckung der Spermatozoiden von *Cycas* zeigt nur, daß es typische samentragende Landpflanzen gibt, die die alte Form der Spermatozoidenbefruchtung haben. Aber dies beweist weder, daß die Vorfahren der Cycadeen Farne, noch daß sie wasserbewohnende Organismen waren. Letzteres sind ja auch z. B. die Baumfarne nicht. Ersteres aber würde Übereinstimmung in spezifischen Pteridophyten-Strukturen erfordern. Hier tritt nun schon als unüberwindliches Hindernis das Prothallium der Cycadeen entgegen, das auch nicht im entferntesten farnähnlich ist. Zellulär angelegte Prothallien sind bei den Gymnospermen nicht bekannt. Die Cycadeen haben nukleäre Prothalliumbildung mit späterer Zellwandbildung. Die sterilen Zellen des Prothalliums der Cycadeen kann man wohl als Ganzes mit den sterilen Zellen der Pteridophytenprothallien vergleichen, aber eine Homologie mit der Prothallium- oder Antheridiumbildungszelle läßt sich nicht finden. Das Vorkommen von Spermatozoiden steht in engster Beziehung mit der Ausbildung des Nuzellus als Cycadostom (Pollenkammer, Archegonienkammer). Daran ändert auch die Bildung einer Pollenkammer bei *Ephedra* nichts, wo diese offenbar eine Neuerwerbung darstellt. Die große Zahl der Spermatozoiden in den ♂ Gametophyten von *Microcycas* übertrifft die Zahl derer, die ein Farnantheridium produziert. Die Mikrosporangien der Cycadeen kann man hinsichtlich ihrer Exotheciumbildung nicht mit dem Annulus der Farnsporangien vergleichen, wie Warming es tat. Vielmehr verhalten sich alle Exotheciumzellen aktiv und bilden somit einen Sporangientypus, bei dem man von einem Annulus noch nicht reden kann. Als ein von farnartigen Vorfahren überkommenes Verhalten, ähnlich etwa wie die Sporophylle von *Onoclea Struthiopteris*, hat man die regelmäßige Durchwachsung der ♀ Blüte von *Cycas* angesprochen. Aber diese ist nichts als eine erbliche Mutation der auch bei anderen Cycadeenblüten, z. B. *Encephalartos villosus*, ausnahmsweise vorkommenden Durchwachsung. Anfangs stellt ja auch die ♀ Blüte von *Cycas* einen großen Zapfen dar; nur steht sie nicht wie die Mikrosporophylle der gleichen Gattung und auch die Makrosporophylle aller anderen Cycadeen an sproßachsen begrenzten Wachstums. Mit der Durchwachsung hängt eng zusammen die Verlaubung der Fruchtblätter bei *Cycas*, die deshalb gleichfalls nicht primitiv, sondern sekundär sind. Das Integument endlich ist eine neue Errungenschaft der Samenpflanzen, der das Indusium der Farne nicht homolog ist.

Die Frage, ob die Cycadeen wirklich ein Bindeglied zwischen Farnen und Samenpflanzen sind, muß heute entschieden verneint werden. Daß der doppelten Blattspur in den Blättern und Sporophyllen sowie dem Zentripetalholz keine phylogenetische Bedeutung zukommt, wurde im anatomischen Teil dargelegt. Wenn der komplizierte vegetative Spurumlauf unvermittelt in den einfachen der Blüte übergeht, so ist dies bei der Verjüngung des Pleromkörpers nichts Merkwürdiges.

Beziehungen zu den Siphonogamen. Keine unmittelbaren phylogenetischen Beziehungen bestehen zwischen den Cycadeen und den Coniferen sowie den übrigen lebenden Gymnospermen, auch nicht zu den *Ginkgoales*, trotz des gleichen Modus der Befruchtung durch vielwimperige Spermatozoiden, ein Weg, der von echten Landpflanzen, die in ihrer Befruchtung von der Feuchtigkeit der Umgebung unabhängig sind und die für die Befruchtung nötige Flüssigkeit selbst in der Pollenkammer erzeugen, in verschiedenen Parallelgruppen eingeschlagen wurde. Alle bisherigen sero-diagnostischen Untersuchungen haben ergeben, daß die Cycadeen weit entfernt von den anderen Gymnospermen stehen. Ebenso wenig führt ein Weg von den Cycadeen zu den Angiospermen. Man sucht vergeblich nach wirklichen Übergängen. Das Fruchtblatt von *Cycas* hängt schon deshalb nicht mit den angiospermen Carpadien

zusammen, weil es selbst eine abgeleitete mit der Durchwachsung in Verbindung stehende stark vegetative Entwicklung darstellt. Gerade das *Cycas*-Makrosporophyll ist daher nicht der Prototypus des angiospermen Fruchtblattes. Diejenigen, die mit dieser Fiktion arbeiten, sind zur Konstruktion intermediärer hypothetischer Zwischenglieder gezwungen, für die bis jetzt keinerlei paläontologische Dokumente vorliegen. Wenn bei *Stangeria*, *Encephalartos*, *Ceratozamia* am Mikrosporangium Spaltöffnungen auf der dem Sporophyll zugewendeten Seite auftreten, so wird dadurch nur die Kluft zwischen den Pteridophyten unterstrichen; dies kommt sonst nur bei den Angiospermen vor.

Beziehung zu den Bennettitales. Trotz des abweichenden Baues der Blüten der *Bennettitales* von demjenigen der Cycadeen bestehen so viele Übereinstimmungen in anatomischer und morphologischer Beziehung, daß man die Bennettiteen mit den Cycadeen im weitesten Sinne, den Cycadophyten, zusammenfassen darf. Dies ist nicht so aufzufassen, als ob die Bennettiteen die unmittelbaren Deszendenten der Cycadeen seien, sondern nur hinsichtlich ihrer Herkunft aus einer gemeinsamen Procycadeen-Stammgruppe. In einigen Eigenschaften sind die sonst sehr stark spezialisierten Bennettiteen sogar primitiver als die Cycadeen. Hier ist zu nennen der direkte Verlauf der Blattspur durch die Rinde, der vielleicht damit zusammenhängt, daß die Bennettiteen im Verhältnis zu den großen baumartigen Cycadeen relativ klein, meist knollig verkürzt, blieben. Primitiver ist auch die synangiale Ausbildung der Mikrosporangien sowie das Auftreten von Spreuschuppen zwischen den Basalteilen der Blätter am Stamm. Im Integument der Bennettiteen fehlt der innere Leitbündelring. Die Samen sind viel kleiner als bei den Cycadeen, der Embryo zehrt das kleine Prothallium (Endosperm) schon im heranreifenden Samen auf. Gemeinsam mit den Cycadeen ist den Bennettiteen die mesarche Blattspuranlage, die araucaroide Hof-tüpfelung der Tracheiden, das große saftige Mark, das Zurücktreten des Holzes, die starke Beteiligung persistenter Blattbasen als Panzer des Stammes, die Verzweigung des Stammes, die Knospenlage der Blätter und die zentrale zylindrische, meist monoxyle Stele. Die Verzweigung der Bennettiteen entspricht wie bei den Cycadeen-Gattungen *Macrozamia* und *Encephalartos* dem angiospermen Haupttypus, indem die Blüten blattachselständig entstehen. Sympodiales Wachstum des Stammes mittels eines zunächst sterilen Seitenzweiges wie bei den übrigen Cycadeen ist bei den Bennettiteen bisher nicht nachgewiesen.

Beziehung zu den Pteridospermen (Cycadofilicales). Nach der ersten Entdeckerfreude hat sich immer mehr herausgestellt, daß die Pteridospermen ebensowenig wie die Cycadeen zu den Farnen hinneigen. Der Leitbündelstrang in der kelchähnlichen Hülle von *Lagenostoma* darf allerdings nicht mit dem äußeren Leitbündelstrang in dem einheitlichen Integument der Cycadeen homologisiert werden, da es sich hier um völlig verschiedene Organe handelt. Dagegen nähert sich *Trigonocarpus* mehr als andere paläozoische Samen durch die Ausbildung seines Integuments als Sarkotesta und Sklerotesta, durch das doppelte Gefäßbündelsystem im Integument sowie durch die Form der Pollenkammer ganz den Cycadeen, so daß man in *Trigonocarpus* ebenso wie in den als *Cycadoxylon* beschriebenen Holzern die karbonischen und permischen Verfahren der Cycadeen, Procycadeen, erblicken darf. Leider sind sonst bis jetzt noch keine fossilen Dokumente in dieser Richtung bekannt, auch besteht wenig Aussicht, daß Fossilien gefunden werden, deren Haploidgeneration so erhalten ist, daß wir sie mit derjenigen der Cycadeen vergleichen können.

Phyletische Stellung der Cycadaceen. In der Jetztwelt stellen die Cycadeen eine seltsame isolierte Bildung dar. Diese wird erst verständlich, wenn man die vorweltlichen Pflanzen mit Cycadostom heranzieht, nämlich die Bennettiteen und die Pteridospermen beziehungsweise die procycadoide Stammgruppe derselben. Die phyletische Gesamtheit, die diese bilden, umfaßt offenbar die Evolution der primitivsten siphono-

gamen cycadostomen Spermatophyten, die im Paläozoikum beginnt, in der Trias ihren Höhepunkt erreicht und in dem persistenten Zweig der Cycadeen sich in kleinen Trupps und alten Solitären mit langsamem Wachstum in die Gegenwart herübergerettet haben. Die Cycadeen sind in der Jetztwelt die primitivste Gruppe von Siphonogamen ohne phyletische Beziehungen zu einer bestimmten Gruppe höherer Pflanzen. Sie haben viele Eigenschaften ihrer uranfänglichen Konstitution bewahrt und zeigen keinen Mischcharakter. Wann sich die Cycadeen von unbehüllten integumentlosen nacktsamigen Vorfahren entwickelt haben, ob im Devon oder zu Beginn des Karbons, ist bis jetzt unbekannt. Daher haben etwaige Ableitungsversuche der Cycadeen-Fiedern von dem gabeligen System der Psilophyten keinerlei realen Hintergrund. Ebenso wenig ist bekannt, ob diese ältesten Vorfahren der Cycadeen etwa in ihrem unteren Teile wasserbewohnend waren.

Primitiv und progressiv innerhalb der Familie. Die eigentümliche Gestalt des Makrosporophylls von *Cycas* rechtfertigt es keineswegs, darin etwas besonders Primitives zu sehen. Daß das Makrosporophyll von *Cycas* durch die mit der Durchwachsung verbundene stark vegetative Entwicklung den Laubblättern ähnlicher geworden ist, ist physiologisch leicht verständlich, ebenso im Zusammenhang damit der Übergang der Samenanlagen aus der radiären Form in die bilaterale des Laubblattes, sowie die Vermehrung der Samenanlagen. Zweifellos stellen blattartige Sporophylle mit radiären Samenanlagen wie bei *Stangeria* oder *Dioon* die primäre Sporophyllbildung der Cycadeen dar, an die sich mehr oder weniger schildförmige Sporophylle anschließen wie bei *Bowenia*, *Microcycas* und *Zamia*. Ebenso ist fraglich, ob man bei *Microcycas* die große Zahl der Archegonien (64—200) und Spermatozoiden (16—20) als die primitivste Spermatogenese unter den Cycadeen ansprechen darf. Da die Spermatogenese von *Microcycas* noch nicht vollständig bekannt ist, läßt sich dies nicht mit Sicherheit behaupten. Sicher dagegen ist, daß *Microcycas* in anatomischer Beziehung eine vorgeschrittene Gattung ist (siphonosteles Bündel des Keimlings). *Macrozamia Fraseri* und *M. Denisonii* sind in der Struktur der vegetativen Organe äußerst ähnlich, die Differenz der reproduktiven Organe ist aber so groß, daß eine frühzeitige Spaltung eingetreten sein muß. Es hätte keinen Zweck, in eine Wertung aller systematischen Merkmale einzutreten, denn es würde sich stets ergeben, daß das Auftreten von vermutlich primitiven und progressiven Merkmalen in verschiedenen Organen, Orten, Arten und sogar Geschlechtern differiert, wodurch die phylogenetische Erkenntnis aus den lebenden Cycadeen allein unmöglich gemacht wird. Daß Primitivität und Progression in verschiedener Weise nebeneinander und durcheinander vorkommen, beweist nur, daß die lebenden Gattungen der Cycadeen auf frühzeitige Spaltung der Gruppe zurückgehen und die Endglieder ebensovieler Reihen darstellen. Es lassen sich keine niederen und höheren Cycadeen unterscheiden. Wenn ich trotzdem nach der Sporophyllabwandlung die Einteilung in *Cycadoideae* und *Zamioideae* vorgenommen habe, so geschieht dies nur, weil andere Zusammenfassungen unter einem Oberbegriff nicht möglich sind. Diese Einteilung hat aber nur formale begriffliche Bedeutung; es entspricht ihr nichts in der realen Natur. Da gleiche oder ähnliche Sporophyllabwandlungen schon bei den triadischen Cycadophyten auftreten, die man mit sehr großer Wahrscheinlichkeit zu den *Cycadales* stellen darf, konnte ich nur auf Grund paläontologischer und paläogeographischer Erwägungen eine zweistämmige Herkunft der lebenden Cycadeen nachweisen, nämlich einen südlichen Stamm mit *Stangeria*, *Bowenia*, *Macrozamia* und *Encephalartos*, den man als *Gondwanoideae* bezeichnen könnte und einen nördlichen Stamm mit den übrigen Gattungen, der *Laurasioideae* genannt werden mag. Ich habe aber diese Bezeichnungen nicht in den analytischen Teil aufgenommen, weil ein gondwanisches oder laurasisches Wesen keine Eigenschaft ist, die man an der Pflanze wahrnehmen kann. Man muß vorerst mit dieser genetischen Erkenntnis sich begnügen, zumal man noch nicht weiß, ob über die Tethys hinweg ein Austausch gondwanischer und laurasischer Cycadeen erfolgt ist. Ich habe

diese Frage in meiner Abhandlung in den Bot. Jahrb. LXIV. (1931) 165ff. eingehend erörtert.

Bastarde. Bastarde wurden 1882 von Katzer im Garten von Paullowsk erzielt, nämlich *Ceratozamia mexicana* ♀ × *C. longifolia*. Im Botanischen Garten in Kopenhagen befruchtete Weilbach *Ceratozamia robusta* Miq. mit dem Pollen von *C. brevifrons* Miq.; diese Hybriden wurden an mehrere Gärten verteilt. Garbari zog *Ceratozamia hybrida* = *C. mexicana* × *fuscoviridis*. Indes handelt es sich hier nur um verschiedene Variationen einer und derselben Art, *C. mexicana*. Garbari erzielte Bastarde von *Zamia furfuracea* × *latifolia*, aber sie kamen nicht zum Blühen. Über die von Chamberlain experimentell erzeugten Bastarde siehe unter Hybriden im systematischen Teil.

Inhaltsstoffe und Verwendung. *Cycas revoluta*: Sago. Der Same enthält 0,13% fettes Öl, Frucht 4% fettes Öl unbekannter Zusammensetzung. Etwas Zucker, angeblich Fruktose, gelber Farbstoff, Harz nicht näher definiert (Peckolt, Österr. Apoth.-Ver. [1887] 255). — *Cycas circinnalis*: Stärke und tragantartiges Gummi. Samen giftig. Nicht näher bekanntes amorphes Glykosid, das toxische Prinzip Pakoëin. Phytosterin, fettes Öl 0,154%, d-drehender reduzierter Zucker (van Dongen, Pharm. Weekbl. XL. [1903] 309). — *Macrozamia spiralis*, *Macrozamia Peroffskyana*: Blattstiele scheiden Gummi aus, reich an Metarabin (Blackett in Pharm. Journ. [1883] 104). — *Zamia media*: Knolle giftig. — *Z. chigua*: Samen eßbar. — *Z. floridana*: Knollen viel Stärke, ebenso *Z. integrifolia* (Clevenger, Amer. Journ. Pharm. XCIV. [1922] 98).

Die Beziehung der Cycadeen zum Menschen beruht vor allem auf ihrer Verwendung als Notbrot. In älteren Zeiten war die Ausfuhr von *Cycas revoluta* aus Japan bei Todesstrafe verboten; denn sie stellte das lebende Magazin für Hungersnot dar und lieferte Früchte, Sago und Branntwein. Auch die Samen von *Cycas circinnalis* dienen gemahlen als Notnahrung. Die Singhalesen machen Kuchen daraus, ebenso die Weddas. Die jugendlichen roten Früchte von *Cycas* wirken purgierend und emetisch; sie werden dazu häufig in Wasser abgekocht. In Südmalabar werden die an der Sonne getrockneten und im Mörser zerstoßenen Nüsse von *Cycas*, Indum Podi genannt, bei Hungersnot gegessen. Auf den Aru- und Key-Inseln werden die Früchte in Erdhöhlen am Feuer geröstet, die jungen Blätter werden als Gemüse gegessen. Auf den Mariannen werden nach Volkens die Früchte von *Cycas circinnalis* subsp. *Seemannii*, die berausende Wirkung haben, gewässert, um das Gift auszulaugen, zerschnitten und zu Stärke verarbeitet. In Tonga wird *Cycas circinnalis* (»Roro«) kultiviert, auf Viti ist sie den Häuptlingen vorbehalten. Die Samen von *Encephalartos* sah G. Schweinfurth in Iherdj am oberen Nil. Aus dem Mark wird Bier gebraut. In Australien wird *Macrozamia* in Gruben aufbewahrt. Eine Grube darf von Hungrigen geplündert werden, die zweite wäre Diebstahl. Die unpräparierten Nüsse von *Macrozamia spiralis* verursachen Erbrechen, Durchfall und Krämpfe. Die Eingeborenen Australiens klopfen, braten und wässern den Kern, bis das Ganze eine weiße Grütze gibt. Das gleiche gilt für *Cycas media*. Daß der Nahrungserwerb der Cycadeen durch den urzeitlichen Menschen zur Dezimierung der Pflanzen beitrug, ist nicht anzunehmen. Im Gegenteil, man schenkte solchen Pflanzen Beachtung und Hütung. Der weibliche Zapfen von *Cycas circinnalis* dient zerstoßen zu Kataplasmen und wird bei Gonorrhöe angewandt. Der Saft der jungen Blätter von *Cycas circinnalis* wird bei Magen- und Darmkrankheiten sowie Blutbrechen gegeben. Das Gummi aus Stamm und Blattstielen soll Schlangenbiß gut heilen. Die jüngeren Blätter der *Cycas*-Arten der Molukken werden von den Einwohnern als Gemüse gekocht. Die Zweige von *Encephalartos Poggei* werden in Äquatorialafrika von den Eingeborenen zum Flechten verwendet. Die getrockneten Steine der Samen von *Dioon spinulosum* dienen als Spielzeug. In Kuba dient *Microcycas* als Rattengift.

Zu religiösen Zwecken wurden die *Cycas*-Wedel nach Rheede von den malabarischen Thomisten zur Ausschmückung der Tempel an Festtagen genommen. In Java wurde *Cycas* von den Priestern vielfach auf Grabstätten gepflanzt. Rumphius erzählt, daß die Einwohner von Tambocca *Cycas*-Früchte essen müssen, wenn sie einen Toten betrauern.

Die Herstellung von »Sagou«, d. h. Brot aus dem Mehl der Stämme von *Cycas*, wurde zuerst von Rheede mitgeteilt. Die Gattung *Encephalartos* (Brotbaum) hat davon ihren Namen. Die Bewohner der Antillen bereiten aus der Stärke des Markes von *Zamia* eine sehr geschätzte Sorte von Arrowroot*). Die Ernte der unterirdischen Stengel, die nicht kultiviert werden, erfolgt während der Einstellung des vegetativen Wachstums in den trockensten Monaten des Jahres, Januar bis April, wo der Stärkereichtum am größten ist. Das weißglänzende, aus runden Körnern bestehende Pulver wird nach den Inseln Curaçao und St. Thomas zum Waschen ausgeführt und dem Manioc vorgezogen. Während der Belagerung der französischen Armee in Santo Domingo 1808 wurde aus den Früchten Brot gebacken. In frischem Zustand verursachen die Früchte heftiges Erbrechen und unter Umständen den Tod. Das Gewicht der trockenen Frucht beträgt 1,73 g. Das Fleisch enthält einen gelb-orangen Farbstoff und schmeckt scharf und beißend. Die spanischen Chroniken der amerikanischen Entdecker erwähnen sie noch nicht, auch nicht Fernandes de Oviedo y Valdes, der 42 Jahre, 1514–1556, auf Santo Domingo wohnte. Das Florida-Arrowroot bildete noch im 16. und 17. Jahrhundert die Hauptnahrung der Indianer, vornehmlich der Seminoles; sie nannten den Stamm der *Zamia coonti*, die Spanier bezeichneten das *Zamia*-Mehl als kunti-ti hat-ki. Jetzt gibt es in Florida nur eine Arrowroot-Fabrik in Kendal (B. Hurst & Co.); die Produktion 1924 betrug 325 t Mehl. Eine *Zamia*-Gegend läßt sich nur alle 5–6 Jahre abernten. Der Stärkegehalt beträgt während der Winterperiode 12–18%. Das *Zamia*-Arrowroot dient zur Bereitung von Biskuits und Schokolade, die es weniger leicht schmelzbar und glänzend macht. Die Stärkekörner vom *Zamia floridana* sind meist einfach, selten zusammengesetzt, 1–40 μ lang und 20–35 μ breit, rund bis oval, mit exzentrischem Kern. Die lufttrockene Zusammensetzung des Florida-Arrowroot ist (nach Bureau of Chemistry, U. S. Departn. Agricult.) folgende: Wasser 7,73%, Protein 6,17, Stärke 37,75, Rohfaser 9,23, Asche 5,01.

Die Blätter von *Macrozamia spiralis* enthalten nach Petrie viel amorphe Harze, ferner Ameisensäure, Essigsäure, Valeriansäure, Öl-, Wachs- und höhere Fettsäuren, ein sehr flüchtiges ätherisches Öl, Phytosterol und Paraffin. Die Nuß enthält 39% Stärke und viel Schleim. Das giftige Prinzip, das die gleichen Erscheinungen wie dasjenige von *Xanthorrhoea* hervorruft, scheint in den fetten und harzigen Bestandteilen enthalten zu sein, ist aber für Nagetiere nicht giftig. Das Gummi ist gelatinös, farblos und transparent; es besteht nach Maiden (in Chem. and Druggist of Australia 1890) aus 72–77% Metarabin, 1% Arabin, 1% Zucker. Im Gummi findet sich *Bacillus macrozamia* R. Greig Smith, eine Gram-negative Coccobakterie von 1 μ Länge, 0,4–0,5 μ Breite, die zahlreiche peritriche Geißeln trägt; ob der Bazillus mit dem Ursprung des Gummis in Verbindung steht, steht noch nicht fest.

Die als »Rickets« beschriebene Krankheit der Tiere, Lähmung der Nachhand oder Paraplegie, die durch das Fressen von *Macrozamia* verursacht wird, beruht auf der in den Pflanzen vorhandenen Oxalsäure. (Vgl. E. A. Mann und T. J. Wallas, Investigation of the Disease in Cattle known as »Rickets« or »Wobbles«, and examination of the Poisonous Principle of the *Zamia* Palm, Proceed. Roy. Soc. New South Wales 1905.) Zuerst hat Norrie 1876 Oxalsäure bei *Macrozamia spiralis* nachgewiesen (vgl. Journ. Roy. Soc. New South Wales X. 295).

Alle *Macrozamia*-Arten sollen bei den Tieren »rickets« hervorrufen. Auch für

* Eigentlich Aru-Aru, d. h. Mehl des Mehls. Vgl. Pereira, Elem. mat. med (1850) 1180.