Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen.

Von **Marie C. Stopes** B. Sc.

Mit 37 Textfiguren.

I. Teil.

Einleitung.

Der Zweck dieser vorläufigen Mitteilung ist, einige Details über die Struktur der Cycadeensamenanlagen zusammen zu tragen, welche zum Teil in der Literatur zerstreut sind. Diesen kann ich einige neue Beobachtungen hinzufügen. Auf Grund dieser Daten ist es möglich, einige biologische Fragen zu erörtern, sowie die über die Phylogenie und Morphologie dieser interessanten Pflanzengruppe herrschenden Ansichten einer kritischen Besprechung zu unterziehen. In späteren Arbeiten hoffe ich diese Fragen noch ausführlicher besprechen zu können.

Dafs solche Details bis jetzt noch so wenig bekannt sind, läfst sich nur dadurch erklären, dafs es grofse Schwierigkeit macht, Material zu bekommen. Daher ist die Struktur der Cycadeensamen trotz häufiger Bearbeitung viel weniger bekannt, als die interessante Pflanzengruppe es verdient.

Von rein äufseren Beschreibungen gibt es viele. Verschiedene Arten sind sogar im Detail bearbeitet, und in solchen Arbeiten sind gewöhnlich die Samen etwas genauer beschrieben. Die hauptsächlichsten dieser Arbeiten sind die von Richard, Heinzel, Gottsche, Karsten und Miquel. Miquel (4) hat im Jahre 1868 die verschiedenen zerstreuten Details in einer allgemeinen Diskussion über die Samen dieser Familie vereinigt. Warming (1, 2) hat später viele wichtige Tatsachen der allgemeinen Struktur der Samenanlagen und der Entwicklungsgeschichte veröffentlicht.

Treub (1, 2) hat etwas später über die Embryologie der *Cycas circinalis* und die Entwicklungsgeschichte der *Ceratozamia longifolia* zwei Arbeiten hinzugefügt, die vorbildlich bleiben auf diesem Gebiet.

Lang (2) hat kürzlich eine genaue Beschreibung der Verhältnisse bei *Stangeria paradoxa* geliefert.

Die neuesten Arbeiten beschäftigen sich besonders mit den Archegonien und Spermatozoiden; dennoch finden sich im Zusammenhang mit solchen Arbeiten häufig einige wichtige Details der Samenstruktur erörtert [verg. Ikeno (1) und Webber (1)].

Auf die Ähnlichkeit der heutigen Cycadeensamen mit den fossilen Samen aus der Karbonzeit wird schon von Brogniart und Renault aufmerksam gemacht. In dieser Richtung ist das Thema weiter bearbeitet von Oliver. Sein Interesse erstreckt sich auch auf die Einrichtung und Struktur des Gefäfssystems dieser Samen, und es ergeben sich einige Resultate, welche die Frage der phylogenetischen Entwicklung der Gymnospermensamenanlagen etwas beleuchten. Es ist einer der Zwecke meiner Arbeit, zu sehen, ob man diese Resultate in Beziehung zu den jetzigen Cycadeen bringen kann.

Die Zusammensetzung und der Verlauf der Leitbündel in der Samenanlage sind bis jetzt nicht bearbeitet. Die Anatomie der vegetativen Organe dieser Pflanzen ist vollständig bekannt und hat so viele interessante Resultate ergeben, dafs es ganz wertvoll erscheint, die anatomische Kentnis dieser Pflanzen zu vervollständigen durch eine Untersuchung der Samen.

Das Vorhandensein „mesarcher“[1]) Leitbündel ist von Interesse, weil es bei Phanerogamen so selten vorkommt.

Im Jahre 1860 hat Mettenius auf diese Tatsache bei den Blättern von *Cycas* aufmerksam gemacht. Aber während vieler Jahre hat man geglaubt, dafs es eine Eigentümlichkeit dieser Organe sei. Bertrand (pag. 69) sagt von den Leitbündeln der Cycadeensamenanlagen „qu'aucun de ces faisceaux ne présente le développement ligneux intérieur qui caractérise le faisceau foliaire de nos Cycadées actuelles dans son parcours à travers la feuille.“

Später hat Scott (1) über den Fruchtstiel bei verschiedenen Cycadeengattungen und Worsdell (1) bei den Fruchtblättern Untersuchungen gemacht. Die beiden Verfasser haben in diesen Organen solche „mesarche“, sowie einige ganz konzentrische Leitbündel gefunden. Diese Tatsachen sind nicht nur von rein anatomischem Interesse — obgleich sie auf diesem Gebiet ganz wichtig sind, weil solche Bündel nur bei Ginkgo, Cephalotaxus und Torreya von den Phanerogamen gefunden sind —, sondern sie können auch bei dem Studium der phylogenetischen Entwicklung als Wegweiser dienen.

Die biologischen Untersuchungen über Bestäubung könnten natürlich nur an lebendem Material vorgenommen werden.

---

1) „Mesarche“ Leitbündel sind kollaterale Bündel, die normal orientiert sind; das Protoxylem aber liegt in der Mitte des primären Xylems, welches sich differenziert in zentripetaler (nach innen) und zentrifugaler (nach aufsen) Richtung (vergl. pag. 465 Fig. 32).

Die Frage aber, woher der Bestäubungstropfen auf der Mikropyle stammt, ist bei dieser Familie nicht ohne Interesse und ist sehr wenig genau bearbeitet. In vorliegender Arbeit finden sich einige Tatsachen über den anatomischen Bau des Samens, welche diese Frage betreffen.

Die Beschaffenheit des Integuments ist vor langer Zeit viel erörtert worden und diese Diskussion ist so gut bekannt, dafs ich sie hier nicht in Details zu besprechen brauche. Ich bringe dazu einige neue Ergebnisse und versuche diese Frage für die Cycadeen etwas zu beleuchten.

Es möge zunächst eine kurze Beschreibung der verschiedenen untersuchten Formen Platz finden, woran sich dann eine Zusammenfassung und Diskussion der erhaltenen Resultate anschliefsen kann.

Cycas.

Die äufsere Gestalt der Fruchtblätter und Samenanlagen der Gattung *Cycas* sind so allgemein bekannt, dafs man sie nicht genauer zu besprechen braucht.

In jeder Art dieser Gattung ist das Fruchtblatt ein ausgeprägt, blattähnliches Gebilde, das mehr oder weniger in Fiederblättchen geteilt ist. Die Samenanlagen haben immer bilaterale Symmetrie und liegen in derselben Fläche wie das Fruchtblatt. Sie sind gewöhnlich in gröfserer Zahl an jedem Fruchtblatt vorhanden.

Cycas circinalis.

Die Fruchtblätter dieser Art sind schon oft abgebildet, gewöhnlich aber mit abortierten Samenanlagen; die beste Abbildung mit grofsen, reifen Samen ist die von Richard (1, pl. 26).

Die Samen sind sehr grofs und in dem Stadium, bevor sie ganz reif sind, sind sie für eine Untersuchung am besten geeignet; sie sind dann 6 cm × 4 cm.

Seit Richards Arbeit ist die Struktur dieser Samen von Warming (1) beschrieben. Er hat bemerkt, dafs eine dicke fleischige Schicht an der innern Seite der Steinlage des Integuments vorhanden ist, eine Tatsache die oft übersehen wird. Er gibt auch eine Serie von Figuren, die den Gefäfsbündelverlauf in den Samen selbst zeigen (Tab. III Fig. 6—12).

Einige wichtige Tatsachen aber hat er nicht bemerkt, und weil es vielleicht leichter wird, die anderen Samen zu verstehen, wenn ein typisches Beispiel zuerst vollständig beschrieben ist, wollen wir zunächst mit der Besprechung dieses Samens beginnen.

Im allgemeinen kann man die Einrichtung bei Fig. 1 sehen. Das Integument ist auf einem mittleren Querschnitt ungefähr 1 cm dick und aus drei verschiedenen Schichten gebildet, einer äufseren fleischigen, 4 mm dick, einer mittleren aus stark verdickten Zellen, $1^1/_2$ mm dick, und einer inneren fleischigen, $4^1/_2$ mm dick.

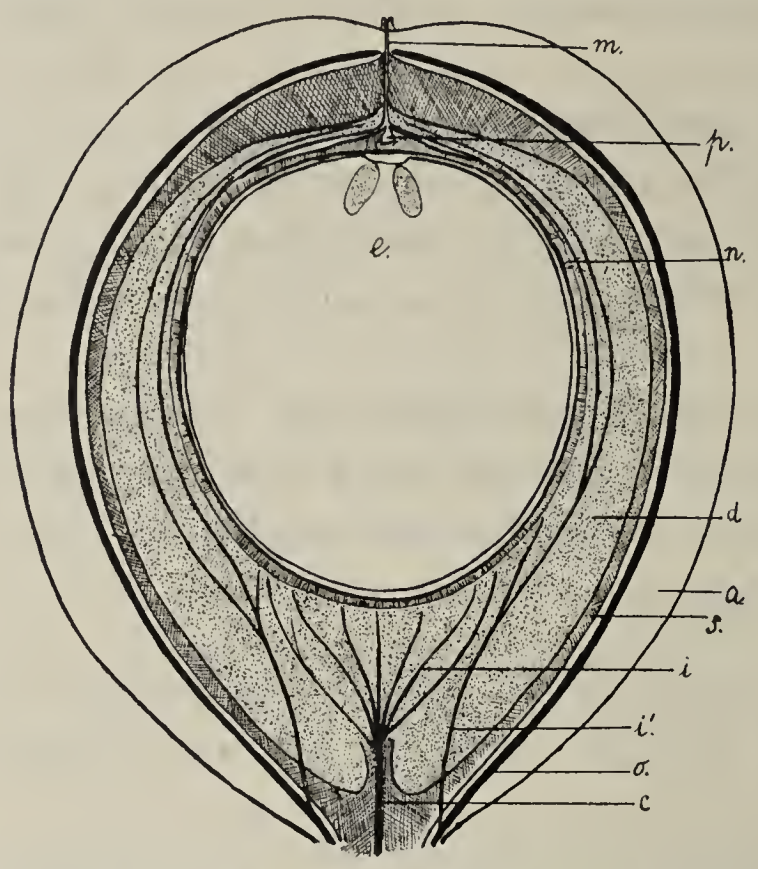


Fig. 1. *Cycas circinalis*. Schematischer Längsschnitt durch bald reife Samen. *a* äufseres Fleisch, *b* Stein, *c* Centralgefäfsstrang, *d* inneres Fleisch, *e* Prothallium mit Archegonien, *i* innere Leitbündel, *o* äufsere Leitbündel mit Zweig *i'* nach innen, *n* Nucellus, *m* Mikropyle, *p* Pollenkammer.

Die Epidermiszellen sind in radialer Richtung gestreckt und haben verdickte Aufsen- und Radialwände; diese sind von Warming für *C. circinalis* [(1) Tab. III Fig. 13] abgebildet, und ich finde, dafs dieselben für die ganze Gattung charakteristisch sind.

In Samen, die nahezu reif sind, haben viele dieser Epidermiszellen Gerbstoffinhalt.

Das Gewebe des äufseren Fleisches ist von grofsen, schwach differenzierten Zellen gebildet, die reich an Stärkekörnern sind. In diesem Gewebe sind auch sehr viel Gummischläuche und Gerbstoffzellen.

Die Steinzellschicht ist an der Spitze bedeutend dicker als an den Seiten, und sie bildet an der Basis des Samens eine kleine Einstülpung, welche auf eine kurze Strecke hin die hineintretenden Gefäfsbündel begleitet. Die Zellen dieser Schicht sind stark verholzt und von länglicher Gestalt; sie bilden zwei Lagen insofern sie aufsen in der Längsrichtung, innen mehr horizontal gelagert sind. Der Unterschied zwischen den zwei Lagen ist aber nicht so stark wie bei anderen Arten.



Fig. 2. *Cycas circinalis* (6mal vergr.) Pollenkammer von aufsen.

Die innere fleischige Schicht ist sehr stark entwickelt, am stärksten an der Basis des Samens. Sie ist gebildet aus einfachen,

grofsen, parenchymatischen Zellen, mit sehr vielen Gerbstoffzellen, welche ihr eine dunkelbraune Farbe geben. An der Innenseite grenzt an sie der Nucellus, welcher durch die helle Beschaffenheit seiner Zellen deutlich von ihr sich abgrenzt. Dieser Nucellus ist zum gröfsten Teil mit dem inneren Integument verwachsen; die Spitze aber ist von demselben getrennt und liegt frei.

An der freien Spitze des Nucellus ist ein Schnäbelchen, in welchem die Pollenkammer sich befindet. Dieses Schnäbelchen ist von einer Epidermis aus lang gestreckten Zellen, deren Aufsenwand etwas cutinisiert ist, bedeckt.

Im Zusammenhang mit der bilateralen Symmetrie des Samens ist dieses Schnäbelchen seitlich zusammengepreſst und es paſst sich der Integumentspitze an (Fig. 2).

Im Vergleich zur Gröfse des Samens ist diese Pollenkammer bei Cycasarten kleiner als bei den anderen Gattungen.

Das Prothallium (Fig. 1 *e*) ist sehr grofs und findet sich auf der Spitze in ein kleines Becken vertieft, welches 3 mm Breite und $1^1/_2$ mm Tiefe hat; darin liegen die Halszellen von 4—5 Archegonien, wie sie schon abgebildet sind von Treub [(2) pl. I Fig. 1].

Das Gefäfssystem ist zum Teil von Warming (1) beschrieben, der auch den Gefäfsverlauf abgebildet hat (Taf. III Fig. 6—12 Querschnitt, und Fig. 14 Längsschnitt). In diesen Bildern sieht man drei Leitbündel, die in die Basis des Ovulums eintreten. Das mittlere von diesen verzweigt sich in ein inneres System, während die beiden äufseren, nach Abgabe je eines nach innen sich verzweigenden Astes, ohne Teilung weiter durch das äufsere Fleisch bis zur Spitze der Samenanlagen laufen (vergl. Fig. 1 pag. 438).

Alle, welche über dieses System bisher geschrieben haben, sagen, dafs die Gefäfse dort endigen, wo der Nucellus von dem Integument sich loslöst.

Bei diesem Samen aber fand ich, dafs, obgleich im ganzen diese Ansicht zutrifft, es doch einige kleine Bündel gibt, die weitergehen und beinahe bis zur Mikropyle laufen. Diese Tatsache ist wichtig, wenn wir der bisher von vielen Seiten vertretenen Ansicht, dafs diese Gefäfsbündel zum Nucellus gehören, in einem späteren Abschnitt näher treten werden.

Die Gefäfsbündel (*o* Fig. 1) der äufseren Fleischschicht sind collateral; jedes hat aufsen liegendes Phloëm und inneres Xylem, welches „mesarch“ ist, und auch ziemlich viel „Transfusiontracheiden“. Das ganze Bündel ist in tangentialer Richtung gestreckt und ist um-

ringt von einer Scheide von Zellen, sehr ähnlich den von *C. Beddomii* abgebildeten (Fig. 8 u. 9*s*).

Die Bündel des inneren Systems sind sehr verschieden in Gröfse und Struktur und sind mehr als Stränge von Gefäfselementen, denn als bestimmte Bündel zu bezeichnen. Sie sind aber gleich orientiert, wie bei dem äufseren System. Die grofsen Bündel haben eine sehr unregelmäfsige Entwicklung des Xylems und zerstreute „Transfusiontracheiden" die zuweilen aufserhalb des Phloems liegen; in der Basis sind einige kleine Bündel, die konzentrisch sind mit centralem Protoxylem.

Im Nucellus selbst kommen gar keine Gefäfse vor. Die Samen sondern sich leicht von dem Sporophyll ab und man kann dann in der Basis die drei eintretenden Leitbündel sehen.

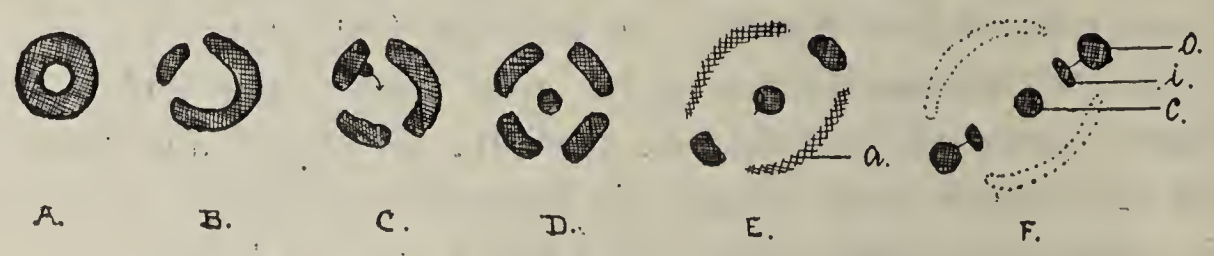


Fig. 3: *Cycas circinalis*. Schema des Bündelverlaufs nach dem Samen. *a* auslaufende Bündel, *c* Centragefäfsstrang, *o* äufsere Leitbündel mit Zweig *i* nach innen (*c*, *i* und *o* vergl. Fig. 1).

Worsdell [(1) pag. 215) hat den Gefäfsverlauf des Sporophylls folgendermafsen beschrieben: „A single strand passes off to the Sporangia, and in so doing divides to 3—5 strands which enter the latter; some of these have perfectly concentric structure". Warming (1) hat den Bündelverlauf im Samen selbst beschrieben; aber zwischen den beschriebenen zwei Zonen liegt eine kurze dritte Region, in welcher man eine eigentümliche Verzweigung und Endigung der Bündel wahrnimmt. Zuerst glaubt man wohl, eine Abnormität vor sich zu haben, aber bei dem von sechs verschiedenen Orten bezogenen Material habe ich dieselbe Erscheinung gefunden, und obgleich sie in den kleinen Details etwas verschieden sind, sind sie im allgemeinen so ähnlich, dafs die Anordnung aller aus folgendem ganz gut zu verstehen sein wird.

Ein Gefäfsbündel des Sporophylls biegt nach den Samenanlagen hinaus; dieses ist vollständig oder nur teilweise concentrisch. Es teilt sich in zwei, drei, und endlich vier oder mehr Zweige, welche in einem Kreise liegen. Ein Strang geht in die Mitte dieses Kreises hinein und ist der Centralstrang oder „main supply" [vergl. Oliver

(1) pag. 464], der gewöhnlich concentrisch oder fast concentrisch ist. Von den anderen grenzen sich die zwei, welche in der Hauptfläche des Sporophylls und Samens liegen, gegen das umgebende Gewebe besonders scharf ab, während die übrigen zwar stark vergröfsert werden, aber weniger differenziert erscheinen und endlich unter der Samenbasis auslaufen (vergl. Fig. 3).

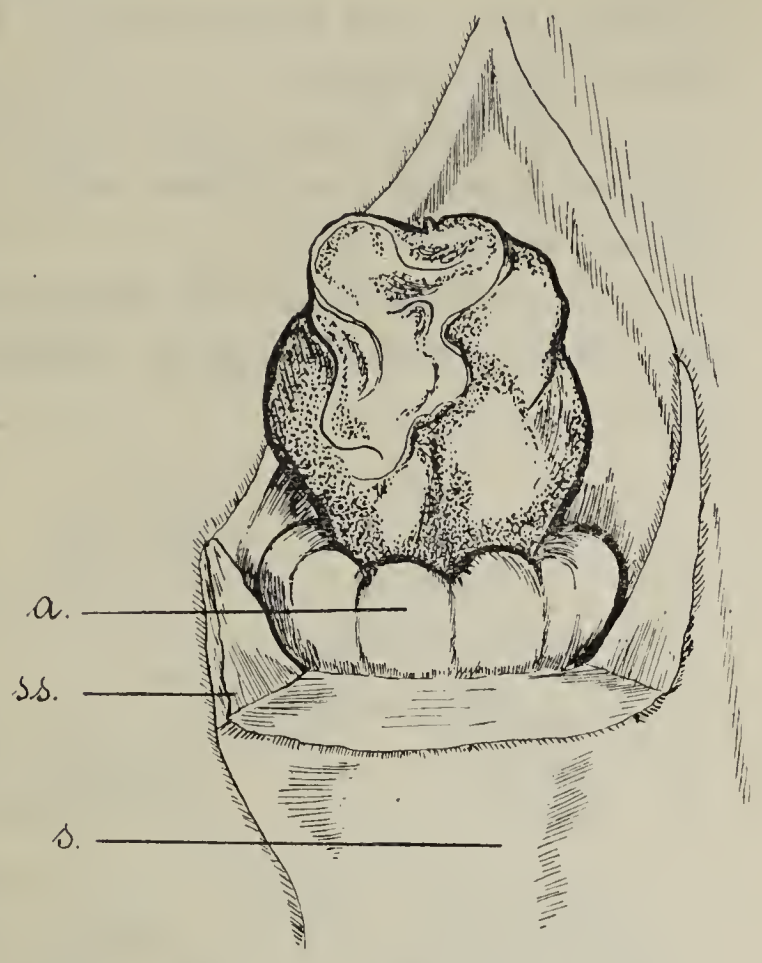


Fig. 4. *Cycas circinalis* (4mal vergr.). Abortierte Samenanlage mit frischer grüner Wucherung *a*. *s* Sporophyll, *ss* geschnittener Rand des Sporophylls, *a* Wucherung der Samenbasis.

Eine in der Hauptsache gleiche Anordnung findet man nicht nur bei abortierten Samen, sondern auch in Sporophyllen, welche grofse, reife Samen tragen; und nicht nur in dieser Art, sondern auch bei verschiedenen anderen Cycasarten.

Das Bündel des Sporophylls, welches den Samen versorgt, ist gewöhnlich grofs und concentrisch und oft ist es noch komplizierter. Der Centralstrang des Samens selbst ist kleiner und einfacher, und gewöhnlich entweder vollständig „mesarch“ concentrisch oder sehr gebogen „mesarch“ collateral; ebenso die zwei Bündel, die als Seitenzweige von den äufseren Bündeln nach dem innern System abzweigen (*i'* Fig. 1 u. 3).

Natürlich kann hier nur die Hauptanordnung und nicht jede individuelle Varietät dieses Systems berücksichtigt werden.

Es gibt viele abortierte Samenanlagen, und solche sind gewöhnlich abgetrennt zwischen der Samenbasis und dem Sporophyll; die Samenanlagen sind daher ganz und gar verkümmert und trocken. Bei einer Materialsendung aber fand ich eine grüne, frische Wucherung, welche die trockene Samenbasis umgab, und welche einem Arillus sehr ähnlich war (Fig. 4*a*). Die Epidermis dieser Wucherung ist nicht so differenziert wie bei den Samenanlagen, aber ähnlich in der Struktur und die Gewebe sind weich parenchymatisch mit Chlorophyllkörpern. Zwischen dieser Wucherung und den abortierten Samenanlagen liegt eine Trennungszone von cutinisierten, korkähnlichen Zellen.

Die Bedeutung dieser Erscheinung soll später betrachtet werden.

Cycas media.

Diese Art ist sehr ähnlich *C. circinalis*, und mit nur wenig Änderung kann das Schema (Fig. 1) von *C. circinalis* auch für diese Art benützt werden.

Das Integument zeigt deutlich die drei Schichten, welche von folgender relativer Dicke sind: Aufseres Fleisch: Stein: Inneres Fleisch = 3 : 2 : 1.

Die Gefäfsbündel des äufseren Systems laufen wie in *C. circinalis;* die innere Struktur jedes Bündels aber ist komplizierter. Jedes Leitbündel besteht aus zwei Bündeln, welche mit ihren Phloemteilen gegeneinander gekehrt sind; jedes dieser letztern Bündel hat mesarches Xylem mit einigen centripetalen Tracheiden, während das innere, das in normaler Richtung orientiert ist, auch eine weitere Entwicklung der lateralen Transfusiontracheiden hat. Das ganze Leitbündel aber ist nicht grofs und hat keine differenzierte Scheide. Die Orientierung ist ähnlich einem sehr einfachen Falle von *C. Beddomii* (Fig. 8).

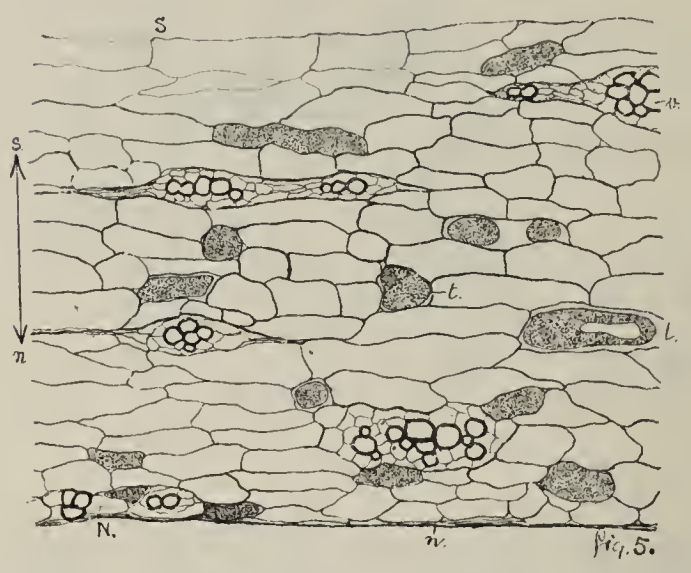


Fig. 5.

Fig. 5. *Cycas media. v* Leitbündel, *t* Gerbstoffzellen, *n* Grenze des Nucellus, *s* Grenze des Steines.

Das Gefäfssystem der inneren Schichten des Integuments ist vielfach verzweigt und die kleinen Zweige liegen ganz durch die Schicht verbreitet (vergl. Fig. 5). Diese Bündel endigen nicht alle am freien Scheitel des Nucellus, sondern einige gehen ganz nahe bis zur Mikropyle hin und laufen dort allmählich aus wie in *C. circinalis* (vergl. Fig. 1). Wie man aus Fig. 5 sehen kann, sind die Bündel dieses Systems klein und einfach, zuweilen nur von einigen Tracheiden und kleinen parenchymatischen Zellen gebildet. Obgleich die Richtung der Entwickelung bei den gröfseren Bündeln meistens von einem nach innen liegenden Protoxylem ausgeht, finden wir auch Fälle [wie Worsdell [(1) pag. 234] bei dem Sporophyll von *Ceratozamia miqueliana* bemerkt hat], wo einige Tracheiden seitlich von den zuerst entwickelten Xylemelementen liegen.

Von ganz echtem Protoxylem kann man nur selten sprechen, weil diese ersten Elemente gewöhnlich nur sehr kleine, netzförmige Tracheiden sind.

Pollenkammer und Samenstruktur sind sehr ähnlich *C. circinalis*.

Der Bündelverlauf im Sporophyll ist genau derselbe, wie bei *C. circinalis* (vergl. Fig. 1).

In abortierten Samenanlagen wird die Trennungsschicht nicht immer an der gleichen Stelle gebildet; meist aber liegt sie an der Basis. In einem Falle umhüllt sie die Basis des Nucellus bis zu einer gewissen Höhe und biegt dann in scharfem Winkel in das Integumentgewebe aus. Hier kann man sehr deutlich den Unterschied zwischen dem oberen, zugrunde gegangenen Teil und dem unteren, wo die Steinschicht differenziert ist und das äufsere Integument noch lebt, sehen.

Cycas Rumphii.

Die Fruchtblätter und Samen dieser Art, sowie auch das Integumentgewebe, sind *C. circinalis* sehr ähnlich.

Bei einem etwas jungem Stadium (Samen 10×7 mm) ist die Nucellusspitze massiv, und man kann hier drei Regionen in dem Schnäbelchen unterscheiden. Der untere Teil dieses Schnäbelchens ist gebildet von Zellen, die in horizontaler Richtung etwas gestreckt sind (*B* Fig. 6). Die Zellen des oberen Teiles haben einen dicken, dunkeln, körnchenreichen Inhalt (*A* Fig. 6), und in der Mitte befindet sich ein Strang von Zellen, welche mehr oder weniger senkrecht liegen, und in welchen zuerst die Bildung der Pollenkammer anfängt.

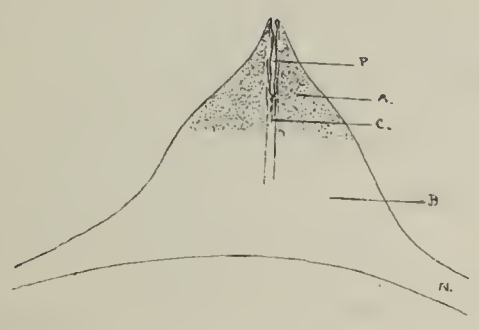


Fig. 6. *Cycas Rumphii*. Schema des Nucellusschnäbelchens. *P* Langgestreckte Zellen mit Anfang der Pollenkammer, *C* langgestreckte Zellen, *A* Zellen mit viel Inhalt, *B* horizontalliegende Zellen, nicht inhaltsreich, *N* freier Scheitel des Nucellus.

Das ganze Schnäbelchen ist begrenzt von einer Epidermis mit parallel zur Aufsenfläche in vertikaler Richtung verlängerten Zellen, die aufsen verdickte Wände haben.

Bei den Samenanlagen selbst ist der Gefäfsverlauf kürzlich beschrieben und abgebildet von Oliver [(1) Fig. 4 pl. I, pag. 463], und er ist sehr ähnlich dem bei *C. circinalis*.

Ein oder zwei Leitbündel gehen nach jeder Samenanlage, welche sich teilen, in einen Kreis von Bündeln, und wie bei *C. circinalis* und *C. media* gehen von diesem Kreis nur eine bestimmte Anzahl in den Samen hinein; die anderen laufen unter der Samenbasis aus.

In der äufseren fleischigen Schicht sind die Bündel collateral. Die Elemente des Centripetalxylems sind zuweilen gröfser als die centrifugalen Tracheiden.

Die inneren Bündel sind collateral mit äufserem Phloem; die erste kleine Tracheide jedes Bündels ist gewöhnlich den grofsen, später entwickelten, netzförmigen ganz ähnlich.

In der Samenbasis sind gewöhnlich der Centralstrang, sowie die zwei nach innen laufenden Zweige (Fig. 1 *i*) mesarch concentrisch.

Unter den untersuchten Samenanlagen war eine, die drei äufsere Gefäfsbündel hatte, und auch eine mit vier. Diese Samen werden radial symmetrisch, aber in jeder anderen Beziehung ganz normal.

Cycas Thouarsii.

Die Fruchtblätter und Samen sind denjenigen von *C. circinalis* besonders ähnlich.

Aus dem Sporophyll geht nach jeder Samenlage hinaus ein einziges concentrisches Gefäfsbündel, welches aufsenliegende Xylemstränge hat.

Dieses Bündel teilt sich in eine Anzahl verschiedener Bündel, welche meist unter der Samenbasis auslaufen, wie bei *C. circinalis* u. a.

Bei abortierten Samenanlagen ist zwischen dem Sporophyll und dem Samen eine Trennungsschicht entwickelt.

Cycas Bedomii.

Das einzige Material dieser Art, das ich bekommen konnte, ist ein abgetrennter, fast reifer Samen, etwa 3,5×3 cm grofs, der sehr schwach bilateral ist.

Das Integument ist das komplizierteste, das ich untersucht habe, und zeigt eine grofse Differenzierung der äufseren, fleischigen Schicht.

Die äufserste Lage besteht aus grofsen, parenchymatischen Zellen mit stark getüpfelten Cellulosewänden. Innen liegen etwas zerstreut Zellen mit grofsen, netzförmigen, verdickten Wänden (siehe Fig. 7 *o*). Diese vermengen sich mit einem Gewebe von radialen, langgestreckten, schwach verholzten Zellen, welche gegen die Steinzellenschicht hin eine dicke Lage bilden. Die Steinschicht selbst ist aus zwei ganz bestimmten Lagen gebildet (*v s* und *h s* Fig. 7), nach innen zu liegt die innere fleischige Schicht, welche in diesem Stadium etwas zusammengepreſst ist.

Diese eigentümliche Entwicklung der grofsen Inhalt führenden, schwach verholzten Wasserspeicherungstracheiden ähnlichen Zellen ist

vielleicht durch die trockene Heimat dieser Pflanzen zu erklären (sie ist aus Madras). Sie ist aber wichtig, weil sie uns zeigt, wie kompliziert diese äufsere fleischige Schicht werden kann und wie die Steinzellenschicht und dieses Fleisch ineinander übergehen.

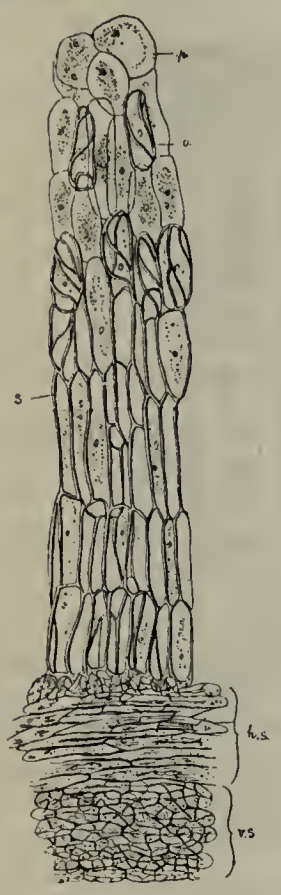


Fig. 7. *Cycas Beddomii.* Äufseres Fleisch und Steinzellenschicht. *v s* Vertikale Steinzellen, *h s* horizontale Steinzellen, *s* dünn verholzte Zellen, *o* vereinzelte wasserspeicherungstracheidenähnliche Zellen, *p* Parenchymzellen des äufseren Fleisches.

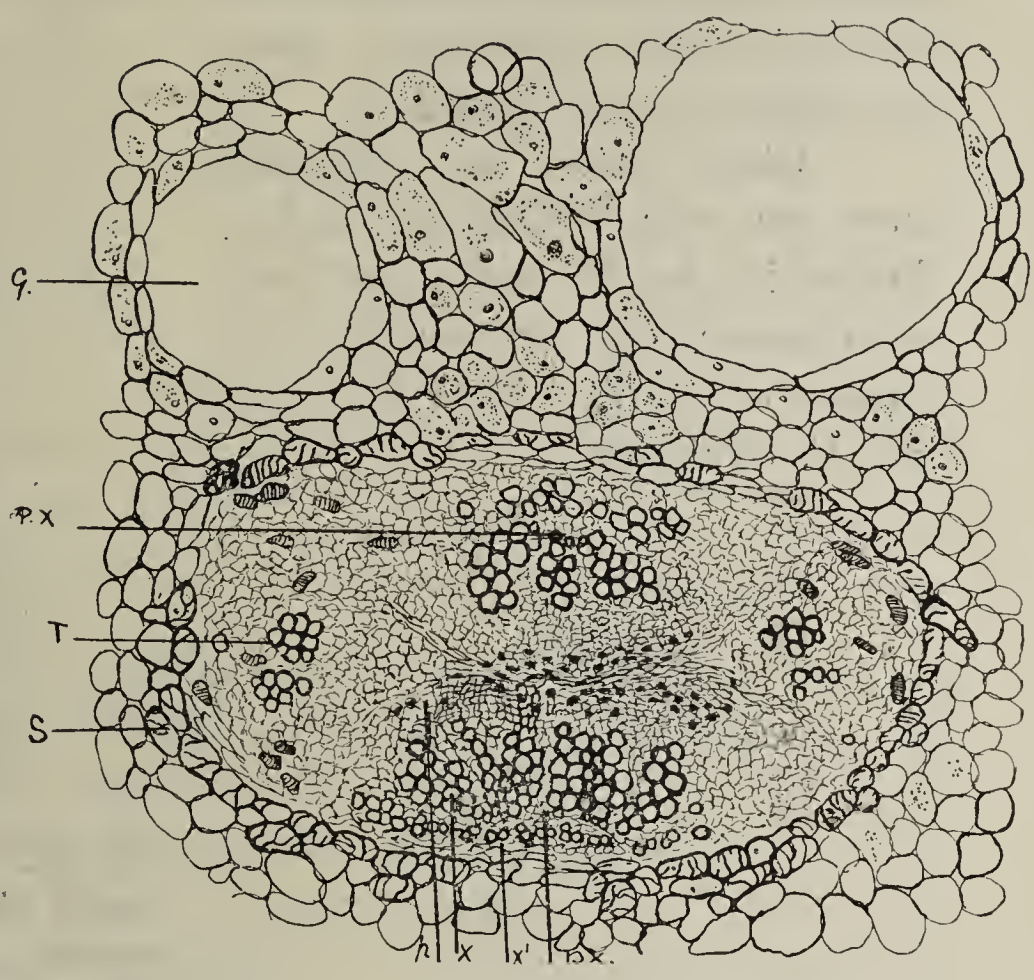


Fig. 8. *C. Beddomii.* Äufseres Gefäfsbündel, Querschnitt. *G* Gummischläuche, *P* Parenchym des Fleisches, *S* Gefäfsbündelscheidezellen, *Px'* Protoxylem *T* Transfusiontracheiden, *x* Centrifugalphloem, *x'* Centripetalxylem, *p* Phloem.

In der äufseren fleischigen Schicht laufen zwei Bündel, welche auch sehr kompliziert sind. Jedes besteht aus zwei vollständigen Leitbündeln, von welchen das eine entgegengesetzt orientiert ist wie das andere. Beide sind von einer gemeinsamen Scheide umschlossen. Die zwei Phloemgruppen liegen gegeneinander und sind etwas zusammengepreſst. Das Xylem besteht aus kleinen Elementen, von denen die meisten centrifugal sind; eine kleine Anzahl derselben ist aber immer centripetal (siehe Fig. 8 *xp, xxp'*). Die Scheidezellen sind grofs und haben schwach entwickelte, netzförmig verholzte Wände, die den vorher bei der Schale besprochenen sehr ähnlich sind (vergl. Fig. 9 und Fig. 7).

Diese doppelten Leitbündel laufen ohne Teilung bis zur Spitze des Samens.

Das innere Bündelsystem teilt sich mehrmals; jeder Strang in diesem Stadium ist nur aus Tracheiden gebildet, das Phloem ist samt den weichen, inneren Geweben zusammengepreſst. Die Tracheidenstränge bestehen entweder nur aus vier oder fünf Tracheiden, oder sie bilden groſse Bündel.

Dieser Samen war abgesondert von dem Fruchtblatt; daher konnte ich den Bündelverlauf nach dem Samen nicht untersuchen; im Samen selbst aber ist er ganz wie bei *C. circinalis*.

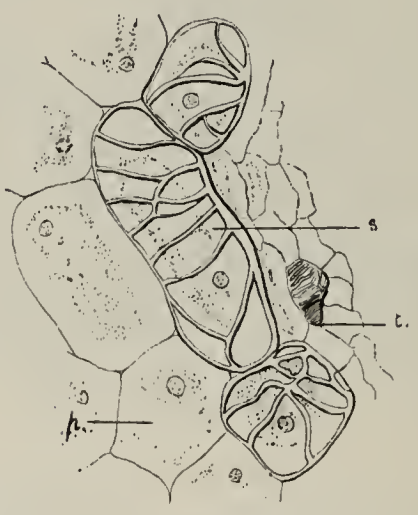


Fig. 9. *C. Beddomii*. Einige Zellen der Scheide des Leitbündels. *s* Scheidezellen, *t* Transfusiontracheiden des Bündels, *p* Fleischzellen des Integuments.

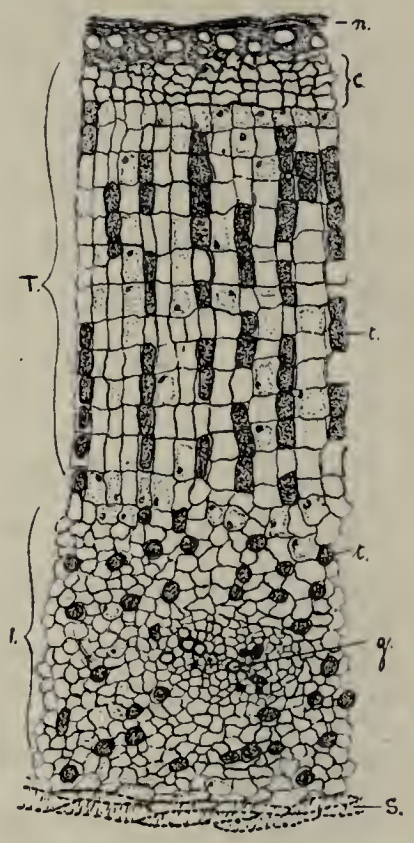


Fig. 10. *C. Riuminiana*. Querschnitt durch die innere Schicht des Integuments. *n* Nucellus, zusammengepreſst, *T* Trennungslage, *c* verkorkte Zellen derselben, *I* innere fleischige Schicht des Integuments, *S* einige Steinzellen der Steinschicht, *t* Gerbstoffzellen, *g* inneres, schwach differenziertes Leitungsgewebe.

Cycas Riuminiana.

Die Fruchtblätter und Samen sind *C. circinalis* sehr ähnlich; nur die Fiederblättchen sind etwas stärker entwickelt.

Das Integument zeigt deutlich die drei Schichten. Die Steinzellenschicht differenziert sich von den inneren Zellen nach auſsen hin. Die innere fleischige Schicht ist aus Parenchym gebildet, das sehr reich an Gerbstoffzellen ist.

In abortierten Samenanlagen ist die ganze innere Schicht durch das Wachstum der Trennungslage vergröſsert. In dieser Trennungslage sind die Zellen in sehr regelmäſsigen Reihen geordnet, von

welchen die inneren leer und cuticularisiert sind und die äufseren ihre Zellkerne beibehalten. In diesem Gewebe sind viele Gerbstoffzellen (vergl. Fig. 10).

Dieses Gewebe sonderte den jungen Nucellus ab, der jedoch verkümmerte, als er noch sehr klein war, während das Integument weiter wuchs; daher bestehen die Samenanlagen fast nur aus Integument, obgleich sie ganz normal aussehen; z. B. bei einem Samen, der 8 mm im Querschnitt ist, sind 7 mm Integument und nur 1 mm trifft auf den verkümmerten Nucellus.

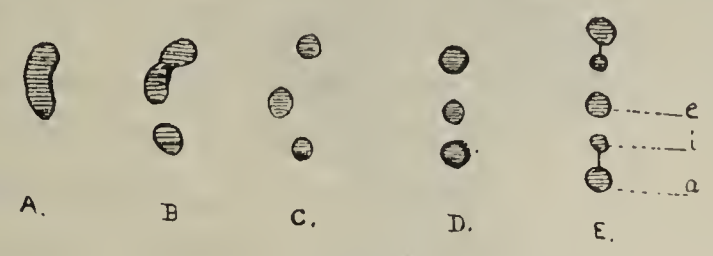


Fig. 11. *C. Riuminiana.* Verlauf des Bündels nach der Samenanlage. *D* In der Basis des Samens, *E* basale Verzweigung im Samen selbst, *i* vergl. Fig. 1, *a* Bündel des äufseren Fleisches, *c* Centralstrang.

Der Gefäfsverlauf nach den Samenanlagen ist ganz einfach und zeigt nur kleine Änderungen. Ein Bündel aus dem Sporophyll versorgt jeden Samen; dieses Bündel ist nicht concentrisch nach dem gewöhnlichen Gebrauch dieses Wortes, aber durch Biegung eines collateralen Bündels entsteht eine Form mit central liegendem Phloem und äufserem umringendem Xylem. Dieses Gefäfsbündel teilt sich in drei Bündel, welche in die Samenanlagenbasis eintreten (*D* Fig. 11). Der centrale Strang ist concentrisch; die zwei äufseren Integumentbündel sind gewöhnlich collateral. Von diesem letzteren sind die zwei innen laufenden Zweige mehr oder weniger concentrisch. Die zwei Bündel des äufseren Fleisches (Fig. 11 *a*) laufen ohne Teilung der Spitze des Samens zu. Sie sind collateral mit mehr centripetalem als centrifugalem Xylem und ohne differenzierte Scheide. Bei dem inneren System sind die Bündel sehr unregelmäfsig und wenig differenziert. Sie teilen sich sehr oft und laufen unter dem freien Scheitel des Nucellus aus.

Cycas siamensis.

Die Fruchtblätter dieser Art sind jenen von *C. revoluta* sehr ähnlich, die Fiederblättchen nur etwas weniger geteilt (vergl. Fig. 12); die Samen aber sind glatt, unbehaart und *C. circinalis* ähnlich und zeigen in ihrer Struktur Ähnlichkeit mit beiden Arten.

Das Integument zeigt die drei Schichten in folgender Gröfse: Äufseres Fleisch 0,7 mm, Stein 0,4 mm, inneres Fleisch 0,9 mm bei Samenanlagen, die 7 mm in Querschnitt sind.

Die Gewebe sind *C. circinalis* ähnlich.

Ein einziges Bündel geht nach jeder Samenanlage. Es wird concentrisch und dann teilt es sich in vier Bündel, von welchen das eine in das Sporophyll läuft und die drei anderen nach der Samenbasis gehen. Im Samen selbst laufen die Bündel wie bei *C. circinalis,* nur dafs die zwei, in der äufseren fleischigen Schicht liegenden, sich teilen und daher zwei Paare geben wie in *C. revoluta;* sie laufen in solcher Weise aber nur bis zur halben Höhe des Samens, wo sie sich wieder vereinigen und als zwei bis zur Spitze des Samens auslaufen.

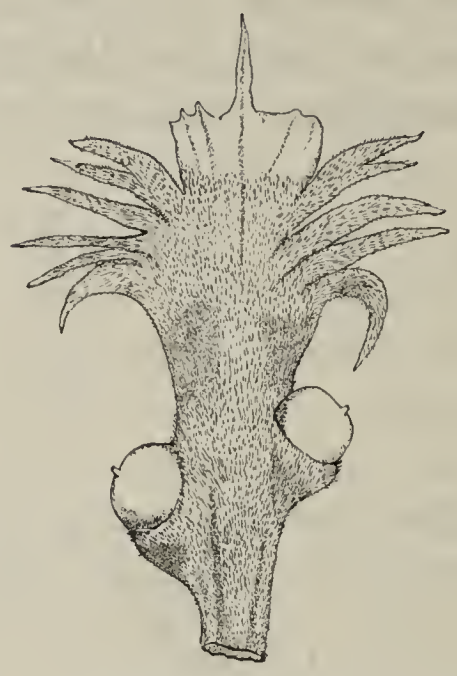


Fig. 12. *C. siamensis* ($^1/_2$ nat. Gröfse). Fruchtblatt und Samenanlagen.

Die äufseren Bündel sind einfach collateral mit äufserem Phloem und innerem Xylem, ihre Differenzierung tritt früher ein als die des inneren Systems.

Cycas revoluta.

Die Fruchtblätter sind so oft abgebildet, dafs sie sehr gut bekannt sind. Die Samen sind stark bilateral und dicht behaart. Die Epidermiszellen des Samens sind weniger radial gestreckt als bei den anderen Cycasarten und haben eine stark entwickelte orange gefärbte Cuticula. In frischem Zustand sind die Samen tief orange gefärbt und der Stiel des Fruchtblattes ist gelb und von einem dem japanischen Lack ähnlichen Aussehen. Ich fand bei den Fruchtblättern, dafs diese eigentümliche Färbung ganz und gar nur in der Cuticula der Epidermis entwickelt ist. Bei den jungen Samen ist die Cuticula stark orange und das Fleisch gelb. Bei ganz trockenen, reifen Samen, die äufserst intensiv rotorange gefärbt sind, hat die Färbung nur in der Cuticula ihren Sitz, während das Fleisch ganz farblos ist.

Wie Warming (1 pag. 5) schon bemerkt hat, hat *C. revoluta* zwei Paar Bündel und nicht nur zwei Bündel in der äufseren fleischigen Schicht. Worsdell (1 p. 213) hat darauf aufmerksam gemacht, dafs im Sporophyll: „Two strands are observed to pass off to a sporangium, and enter it without previous branching . . . One of these is almost completely concentric in structure.“ Diese zwei Stränge sind ursprüng-

lich von einem Sporophyllzweig gebildet und sie verlaufen entweder wie Worsdell schildert oder treten nach weiteren Verzweigungen in die Samenbasis ein (siehe Fig. 13). Die in der Mitte liegenden Zweige (Fig. 13 *i*) sind gewöhnlich mehr oder weniger concentrisch, während die äufseren collateral sind und centripetales und centrifugales Xylem und eine besonders grofse laterale Entwicklung der Transfusiontracheiden haben. Bei Samen, die fast reif sind, sind die Bündel von einer sclerenchymatischen getüpfelten Scheide umhüllt.

Die Bündel sind stark tangential gestreckt und haben im Querschnitt eine Breite von 3 mm; diese besondere Gröfse ist meistens von den massenhaften Transfusiontracheiden verursacht, welche von dem centralen Gefäfsstrang ausstrahlen. In der Nähe der Spitze sind diese Tracheiden sehr regelmäfsig und liegen in grofsen radialen Reihen rechtwinklig vom Centralstrang.

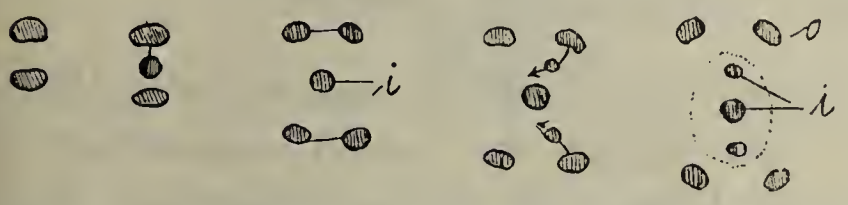


Fig. 13. *C. revoluta.* Verlauf der Bündel in der Samenbasis. *i* Bündel, welche sich im inneren Fleisch teilen, *o* Bündel, welche sich im äufseren Fleisch teilen.

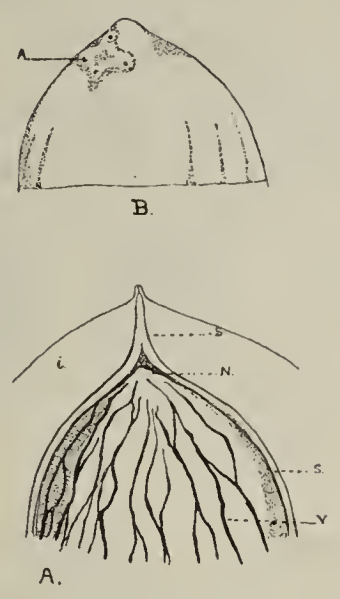


Fig. 14. *C. revoluta* (nat. Gr.). *A* Spitze des abnormen Samens (*i* Integument, *s* Steinzellenschicht, *N* Nucellus, bedeckt von der inneren Fleisschicht, *v* Bündel des inneren Fleisches), B Prothalliumspitze des Samens *A*, mit 4 Archegonien.

Die inneren Bündel verzweigen sich sehr stark; sie sind von verschiedener Gröfse, und die gröfseren Stränge sind gut differenziert. Sie sind collateral, mit Phloem auf der äufseren Seite, welches sehr früh zusammengepreſst wird. Die Xylemelemente sind centrifugal zuweilen mit Centripetalzellen. Wir finden keine Scheide und keine Transfusiontracheiden und die kleineren Stränge bestehen nur aus zwei oder drei Tracheiden und einigen Zellen Parenchym (vergl. Fig. 5). Ein abnormer Samen ist vollständig radial symmetrisch mit einem Kreise von sechs äufseren Gefäfsbündeln. Obgleich äufserlich die Mikropyle entwickelt ist, hat sie gar keine Öffnung und ist mit einem Fortsatz der Steinlage erfüllt. Der Nucellus hat auch keinen freien Scheitel und keine Pollenkammer; dennoch ist das Endosperm schön entwickelt und trägt vier vollkommene Archegonien auf einer Seite (Fig. 14 *B*).

Der Samen ist grofs und das innere Gewebe etwas trocken. Man kann aber den Bündelverlauf sehr deutlich sehen (Fig. 14 *A v*) und bemerken, dafs viele dieser Bündel bis zur Samenspitze hinaufgehen.

Bei Samen, die sehr früh abortiert sind, geht die Trennungslage quer durch die Basis, wie bei *C. circinalis* u. a. Gewöhnlich aber entwickelt sich diese Lage im inneren Fleisch; das Resultat ist, dafs die äufseren Gewebe ihr Wachstum fortsetzen und sich über der Mikropyle zusammenschliefsen (Fig. 15 *D*). Weil die Samenanlagen frisch bleiben, erscheint es zuerst, dafs dieses Wachstum die Ursache der Abortion ist, weil es die Bestäubung unmöglich macht; man findet aber, dafs zuerst der Nucellus zugrunde geht und dieses Wachstum nur als Resultat der Abortion eintritt.

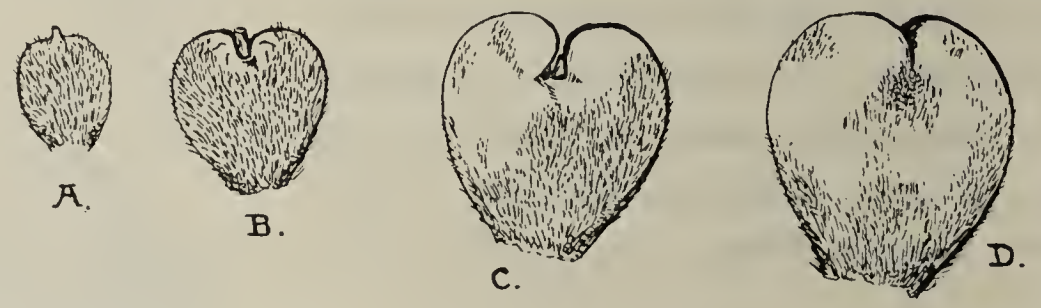


Fig. 15. *C. revoluta* (nat. Gr.) Stadien der abortierten Samen. *A* Jüngstes Stadium, *D* Mikropyle vom Integument überwallt.

Alle die anderen Gattungen der Cycadeen haben Fruchtblätter die nur zwei Samen tragen. Die Samen sind radial symmetrisch im innern Bau. Die verschiedenen Arten sind in verschiedenem Grade kompliziert. Von diesen werden zuerst die einfacheren beschrieben.

Zamia.

Bei allen den untersuchten Zamiaarten sind die Fruchtblätter schildförmig, mit zwei unbehaarten Samen. Die Samen sind alle ursprünglich radial symmetrisch, aber sie werden mehr oder weniger zusammengepreſst durch den physikalischen Druck des Zapfens.

Eine Mikropylenpapille ist deutlich zu sehen bei jungen Stadien, verliert sich aber allmählich bei gröfseren Samen.

Das Mikropylröhrchen selbst ist ursprünglich kreisförmig, nachher jedoch oft etwas unregelmäfsig zusammengepreſst.

Bei dieser Gattung sind die Samen nie sehr grofs, und sie haben eine zarte, kleine Anhängungsbasis mit dem Sporophyll.

Nucellusspitze und Pollenkammer sind kreisförmig und etwas grofs. Die 6—8 äufseren Gefäfsbündel sind zu einem Ring geordnet wie van Tieghem, Warming u. a. bemerkt haben; das innere System ist aus vielen verzweigten Bündeln gebildet.

Zamia muricata.

Karsten (1) gibt in seiner Monographie über dieser Art, eine allgemeine Beschreibung der Samen und ihrer Struktur; aber die für die jetzige Diskussion wichtigsten Tatsachen hat er nicht in Betracht gezogen.

Die drei Schichten des Integuments sind deutlich zu sehen, bei Samenanlagen, 5 × 4 mm grofs, ist das innere Fleisch eben so dick oder noch dicker als das äufsere. Bei reifen Samen bleibt das Integument sehr dünn; die drei Schichten aber sind ganz deutlich zu unterscheiden.

Die Epidermis ist nicht der von *Cycas* ähnlich und ist sehr wenig differenziert von den allgemeinen Gewebezellen; die äufseren Wände sind etwas verdickt.

Das äufsere Fleisch besteht aus weichem Parenchym, das reich an Stärke ist und auch viele Gummischläuche hat. Der Stein ist

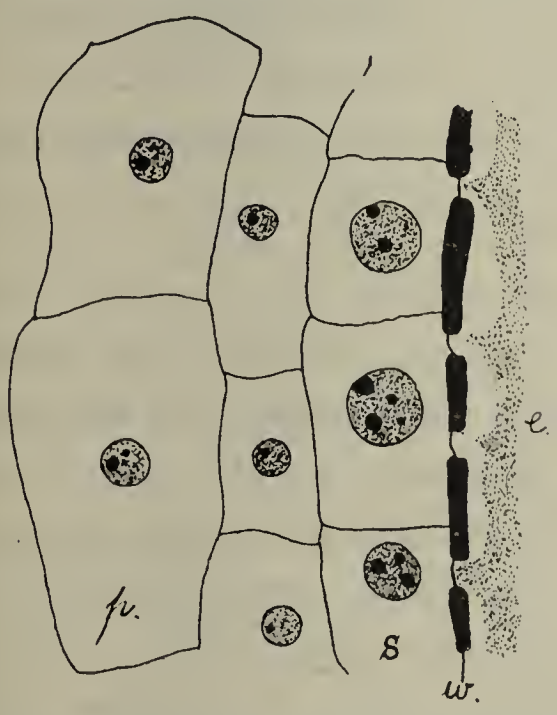


Fig. 16. *Z. muricata* (130mal vergröfsert). Archegonienscheidezellen. *S* Scheidezellen, *p* Prothalliumzellen, *e* Eizelle, *w* getüpfelte Wand.



Fig. 17. *Z. muricata.* Schema des Bündelverlaufs in Samenbasis, Querschnitte. *o* Bündel des äufseren Fleisches, *i* Bündel des inneren Fleisches.

besonders dünn, selbst bei bald reifen Samen und besteht im Querschnitt aus nur fünf oder sechs tangential gestreckten, wenig verholzten getüpfelten Zellagen. Das innere Fleisch ist ebenso dick wie das äufsere, und ist von weichen Parenchymzellen mit wenig Inhalt gebildet.

Bei jungen Samen ist der freie Scheitel des Nucellus grofs und massiv, die obere Hälfte besteht aus inhaltsreichern Zellen als die untere. Die Epidermis dieses Schnäbelchens hat eine verdickte äufsere Wand.

Auf der Spitze des Prothalliums kommt eine kleine Vertiefung vor, in welcher fast immer nur zwei Archegonien sind. Die Zellen der Archegonienscheide sind gut differenziert und haben besonders grofse Zellkerne im Vergleich mit denen der Prothalliumzellen (Fig. 16).

Diese bedeutende Gröfse der Scheidezellkerne ist in dieser Art stärker als bei allen anderen, die ich untersucht habe. Diese Zellkerne zeigen auch 1—4 grofse sehr deutliche Nucleoli.

Aus dem Sporophyll läuft ein Bündel nach jeder Samenanlage. Es teilt sich bevor es die Samenbasis erreicht hat. Einer seiner Zweige geht nach dem Sporophyll, der andere nach der Samenanlage. Dieser letztere ist entweder gebogen collateral oder rein concentrisch und teilt sich wie Fig. 17 zeigt.

Die inneren Bündel teilen sich vielmals und laufen vor dem freien Scheitel des Nucellus aus.

Die äufseren Bündel sind klein, einfach, endarch, collateral, mit einigen Zellen Centripetalxylem und sind ohne differenzierte Scheide. Die inneren Bündel sind in derselben Weise orientiert. Sie sind von kleinen Parenchymzellen umhüllt und haben nur selten Centripetalxylem.

Zamia obliqua.

Die drei Integumentsschichten sind hier auch klar zu sehen. Die Epidermiszellen sind denen vom *Z. muricata* ähnlich; das äufsere Fleisch aber zeigt zwei Regionen, eine äufsere, welche aus kleinen Zellen besteht, und eine innere, wo die Zellen in radialer Richtung etwas gestreckt sind. Gummischläuche sind in grofser Zahl, Gerbstoffzellen dagegen nur wenig entwickelt.

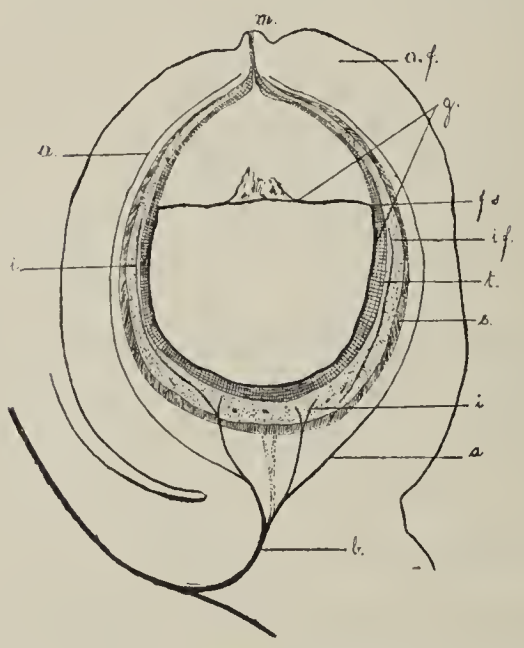


Fig. 18. *Z. obliqua* (2,5mal vergr.). Schema des Längsschnittes. *af* äufseres Fleisch, *g* zusammengeschrumpfter Nucellus, *a* äufseres Bündel, *b* Leitbündel nach der Samenanlage, *s* Steinzellschicht, *m* Mikropyle, *if* inneres Fleisch, *fs* freier Scheitel des Nucellus, *i* innere Bündel. — Weil die Symmetrie des Samen dreifach ist, kann man in Wirklichkeit nur ein Bündel in einem Längsschnitt sehen; diese Figur ist etwas schematisiert, um zwei zusammen zu zeigen.

Auf der inneren Seite des inneren Fleisches bildet sich eine Trennungslage (vergl. Fig. 18 *t*), deren an den Nucellus grenzende Zellen verkorkt sind; die äufseren aber sind gewöhnliche Parenchymzellen mit Inhalt. Diese Lage, welche vollständig den abortierten Nucellus begrenzt, liegt auf der inneren Seite der inneren Bündel und reicht im innern Fleische des Integuments bis zur Mikropyle. Das Mikropylröhrchen ist sehr unregelmäfsig, weil einige Zellen

dieser Trennungsschicht beinahe bis zur äufseren Spitze sich erstrecken und es halb verschliefsen.

Der Bündelverlauf nach den Samenanlagen und die Bündelstruktur sind wie bei *Z. muricata*.

Zamia integrifolia.

Diese Samenanlagen sind mehr oder weniger sechsseitig, entsprechend ihren sechs Gefäfsbündeln.

Die drei Schichten des Integuments sind deutlich zu sehen. Die Epidermis ist wie bei *Z. muricata*; das äufsere Fleisch besteht aus weichem Parenchym mit wenigen grofsen Gummischläuchen. Das Mikropylröhrchen ist kreisförmig im Querschnitt mit einer wohl entwickelten Epidermis.

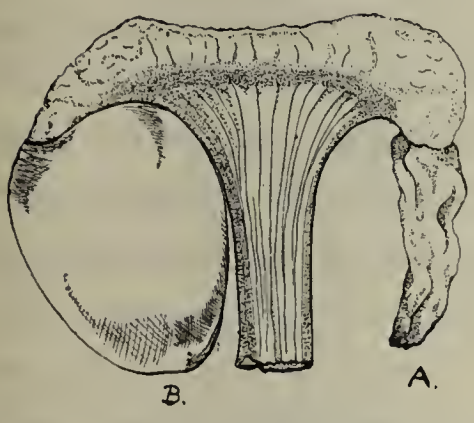


Fig. 19. *Z. integrifolia* (1,5 mal vergr.) Fruchtblatt mit abortierten Samenanlagen.

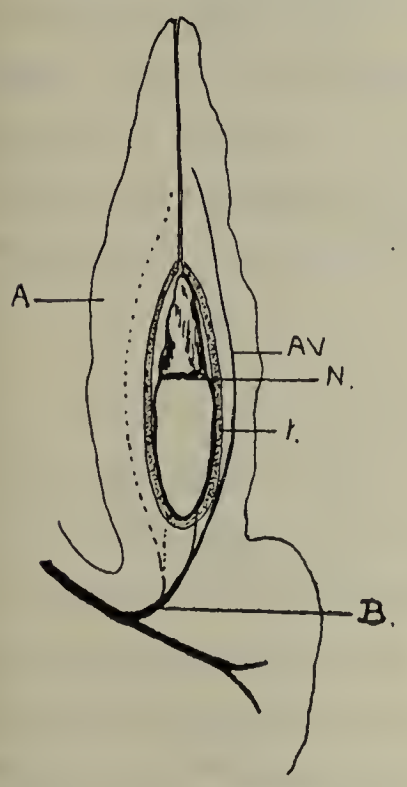


Fig. 20. *Z. integrifolia.* Längsschn. durch *A* Fig. 19. *A* Äufseres Fleisch, *AV* äufseres Leitbündel, *I* noch nicht differenzierte Steinschicht und inneres Fleisch, beide verschrumpft, *N* Nucellus, *B* Leitbündel.

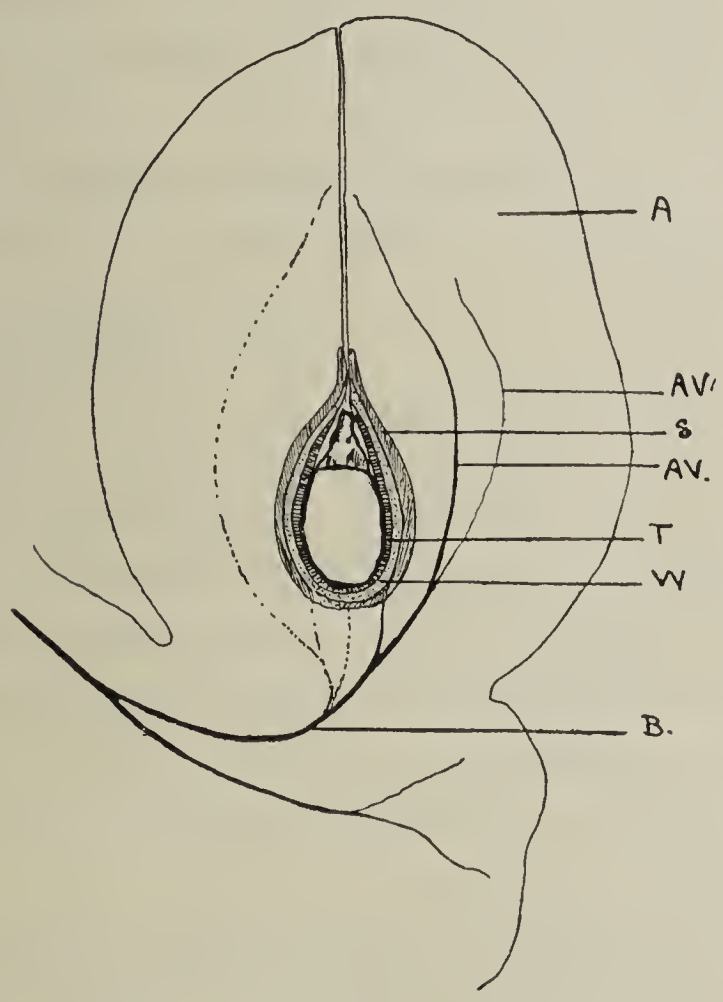


Fig. 21. *Z. integrifolia.* Längsschnitt durch *B* Fig. 19. Erklärung wie in Fig. 20. *AV'* Addiertes äufseres Bündel, *T* Trennungslage, *W* inneres Fleisch, *s* Stein.

Nach jeder Samenanlage läuft ein einziges Bündel des Sporophylls; dieses teilt sich wie bei *Z. muricata,* nur mit dem Unterschied, dafs sechs Bündel in die äufsere fleischige Schicht laufen.

Diese Bündel sind collateral; an der Basis sind einige, die etwas gebogen sind.

Das innere System besteht aus vielen Zweigen, welche sehr fein sind, und welche nahe unter dem freien Scheitel des Nucellus auslaufen. Diese Bündel bestehen aus einer verschiedenen Anzahl kleiner Tracheiden und einigen kleinen Parenchymzellen.

Eine Materialsendung dieser Art zeigt uns ein interessantes Beispiel der Abortion. Hier sind zwei verschieden ausgebildete Samenanlagen auf einem Fruchtblatt zu sehen (Fig. 19). Die eine *A* ist abortiert, die andere *B* gegenüber anscheinend nahezu reif. Im Längsschnitt zeigt *A* (Fig. 20) wenig Gewebedifferenzierung und ist ganz und gar verkümmert. Bei *B* aber (Fig. 21) sieht man eine grofse Entwicklung des äufseren Fleisches, welches aus weichen, wenig differenzierten Parenchymzellen mit Gummischläuchen und einfacher Epidermis besteht. Es enthält acht Gefäfsbündel in einem Kreise und noch zwei aufsenliegende (vergl. Fig. 21 *AV'*).

An der inneren Seite dieser Schicht liegt der Stein, welcher sehr klein, aber ganz verdickt und differenziert ist. Nach innen liegen das innere Fleisch und die Trennungslage, welche den verkümmerten Nucellus absondert, dadurch das Integument gegen schädigende Einflüsse schützt und so das weitere Wachstum desselben ermöglicht.

Zamia Skinneri (?).

Die äufsere Gestalt und die drei Integumentschichten sind wie bei den beschriebenen Arten dieser Gattung. Bei einer Materialsendung von abortierten Samenanlagen ist nur das Prothallium verkümmert; die Nucellusspitze dagegen ist ganz massiv und macht zuweilen fast die Hälfte des ganzen Nucellus aus. Sie besteht aus weichem Parenchym, bedeckt mit einer Epidermis von längsgestreckten, aufsen cuticularisierten Zellen. Zuweilen ist ein Anfang einer Trennungslage zwischen Prothallium und Nucellus, aber sie ist nicht vollständig entwickelt.

Ein einziges concentrisches oder gebogenes collaterales Bündel geht aus dem Sporophyll nach jeder Samenanlage. Gerade unter der Samenbasis teilt es sich wie bei *Z. muricata*.

Jedes Bündel des äufseren Fleisches ist klein, einfach, collateral mit Centrifugalxylem und ein oder zwei centripetalen Tracheiden, welche etwas entfernt von den anderen liegen. Die Bündel des inneren Fleisches teilen sich mehrmals; jedes ist einfach und besteht aus 1—6 Tracheiden und einigen kleinen Parenchymzellen.

Worsdell [(1) pag. 229] hat den Bündelverlauf nach den Samenanlagen in noch einigen Fällen beschrieben. Bei *Z. Loddigesii* und *Z. Leiboldii* findet er, dafs nach jedem Samen ein einziges Bündel läuft. Über *Z. Loddigesii* schreibt er: „as seen in transverse section a bundle about to enter the sporangium has a curved contour, with very well developed centrifugal, and often a large amount of centripetal xylem; the occurence of this latter is perhaps correlated with the evident tendeney of these bundles to revert to a concentric structure.“ Bei *Z. furfuracea* und *Z. Fischeri* fand er, dafs mit dem Bündel noch ein Strang aus der Lamina nach jeder Samenanlage kommt.

Bowenia.

Bowenia spectabilis.

Die Fruchtblätter sind einigermafsen denjenigen von *Zamia* ähnlich und haben zwei radiosymmetrische, unbehaarte Samen.

Das einzige Stadium, das ich untersucht habe, ist sehr klein und ohne Differenzierung der verschiedenen Lagen; aber das ganze Gewebe, die Nucellusspitze und die Epidermis zeigen Zellkernteilungsfiguren.

Das Prothallium ist mehr als 1 mm lang und hat die angrenzenden Zellen des Nucellus ein wenig zusammengepreſst. Der freie Scheitel des Nucellus ist massiv und beträgt fast die Hälfte des ganzen Nucellus. Schon in diesem jungen Stadium ist der Anfang der Differenzierung der Zonen des Schnäbelchens zu sehen, indem die Zellen in der Mitte in mehreren senkrechten Reihen liegen, während die anderen Zellen mehr unregelmäfsig sind.

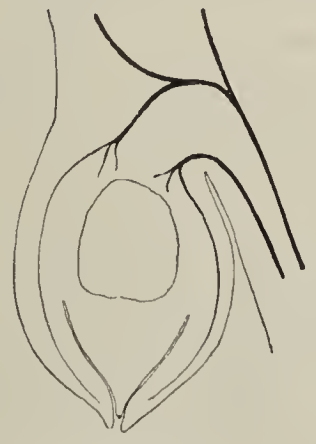


Fig. 22. *Bowenia spectabilis.* Schema des Bündelverlaufs in der Samenanlage.

Worsdell [(1) pag. 221] hat den Bündelverlauf beschrieben und sagt davon: „2 bundles branch off to the sporangium, each of these immediately before entering the latter may divide up inte 2 or 3“. Ich gebe eine Abbildung (Fig. 22) dieses Verlaufes der Bündel, und dort sieht man, dafs das zweite Bündel ein Nebenzweig eines Gefäfsbündels der Lamina ist.

Entweder gerade unter den Samenanlagen oder in ihrer Basis teilen sich diese Bündel. Acht Zweige derselben gehen nach der äufseren fleischigen Schicht und eine gröfsere Anzahl geht nach dem inneren Fleisch. Diese letzteren aber konnten nicht verfolgt werden,

weil sie nicht weiter differenziert sind. Hier tritt die Differenzierung der inneren Bündel (wie bei Ceratozamia u. a.), später als die der äufseren ein.

Die äufseren Bündel sind collateral und bis jetzt sehr wenig differenziert und enthalten nur je eine Tracheide. Diese Tracheide ist kurz, klein und netzförmig und unterscheidet sich von den langen, feinen, spiraligen, schwachnetzförmigen ersten Elementen des Sporophyll.

Dioon.

Dioon edule.

Die grofsen blattähnlichen Fruchtblätter sind an der unteren Seite dicht mit sehr langen Haaren bedeckt; sie tragen seitlich zwei unbehaarte Samenanlagen, welche auf einem fast stielähnlichen Auswuchs des Sporophylls sitzen. Diese Samen sind radialsymmetrisch und haben eine deutliche Mikropylpapille. Das Integument zeigt ganz früh die Differenzierung in drei Schichten. Die Epidermis besteht aus kleinen, etwas viereckigen Zellen, mit einer äufseren dicken Wand, welche in der Nähe der Spitze des Samens und an der Mikropylpapille stärker verdickt ist.

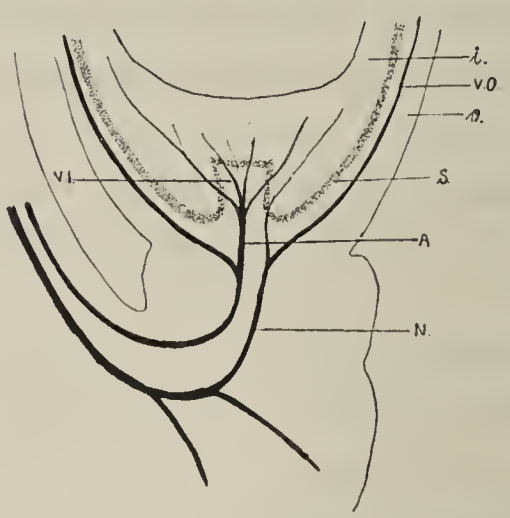


Fig. 23. *Dioon edule.* Schema des Bündelverlaufs und der Samenbasis. *o* Äufseres Fleisch, *s* Steinzellenschicht, *i* inneres Fleisch, *A* Centralgefäfsstrang, *v o* äufsere Gefäfsbündel, *v i* innere Gefäfsbündel, *N* Nebenzweig aus dem Laminabündel, welcher nur einen kleinen Teil des Samens versorgt.

Das äufsere Fleisch besteht aus einigen Lagen kleiner Zellen, die unter der Epidermis liegen, und vielen, grofsen, undifferenzierten Parenchymzellen mit einer grofsen Anzahl von Gummischläuchen und Gerbstoffzellen.

Bei meinem Material sind die Steinzellen, obgleich sie noch nicht verdickt sind, schon differenziert und die Steinschicht besitzt an der Basis eine Einstülpung (Fig 23 *s*).

Das innere Fleisch und der Nucellus bestehen aus grofsen Parenchymzellen mit wenig Inhalt. Der freie Scheitel beträgt ein Drittel des ganzen Nucellus.

Das Prothallium hat eine dreieckige Vertiefung an der Spitze mit drei Archegonien.

Van Tieghem [(1) pag. 271] bemerkt, dafs zwölf Bündel in das äufsere Fleisch laufen. Worsdell [(1) pag. 222] sagt, dafs zwei Bündel aus dem Sporophyll nach jeder Samenanlage gehen, und dafs jedes dieser Bündel sich in drei Zweige teilt. Weil seine Abbildung dieses Verlaufes [(1) pl. XVIII, Fig. 17] die Beziehung dieser Bündel zu den zwei Gefäfssystemen nicht genau anzeigt, füge ich Fig. 23 hinzu. Das in der Mitte verlaufende Bündel *A*, welches dem Centralstrang der *Cycas* entspricht, ist entweder concentrisch oder gebogen collateral mit vielem Centripetalxylem.

Die äufseren Bündel teilen sich in einen Kreis von 11 oder 12 Bündeln, welche bei der Mykropyle auslaufen. Die äufseren Bündel sind collateral, mit äufserem Phloem, einer Gruppe von centrifugalen Tracheiden und einigen centripetalen Tracheiden, aber keiner differenzierten Scheide.

Die inneren Bündel sind verhältnismäfsig grofs, collateral, enthalten nur wenig äufseres Phloem und Centrifugalxylem und zuweilen einige centripetale Tracheiden.

Bei abortierten Samenanlagen ist der Nucellus verkümmert, und eine Trennungslage entwickelt sich, wie bei anderen besprochenen Beispielen. Diese Lage hat einen unregelmäfsigen Ursprung in den inneren Zellen des inneren Fleisches und läuft manchmal um ein Bündel herum, so dafs es ganz abgesondert ist. Die inneren Zellen dieser Lage sind cuticularisiert, die äufseren Zellen behalten ihren Inhalt und Zellkern bei und gehen in die Parenchymzellen über.

Ceratozamia.

Die Fruchtblätter sind für diese Gattung ganz charakteristisch und gleichen denjenigen von *Zamia,* haben aber zwei Hörner oder Fiederrudimente, über deren Bedeutung schon von Goebel [(1) pag. 692 Fig. 466] geschrieben worden ist.

Jedes Fruchtblatt hat zwei Samenanlagen, welche mit vielen charakteristischen, schlauchförmigen Haaren bedeckt sind.

Die Samenanlagen sind radialsymmetrisch und haben, wie Warming [(1) p. 5] schon bemerkt hat, 10—11 Bündel, welche in das äufsere Fleisch laufen, und ein inneres kompliziertes Gefäfssystem (l. c. pl. III Fig. 24, pl. II Fig. 33).

Nach jeder Samenanlage geht ein einziges Bündel des Sporophylls mit einem Nebenzweig der Bündel der Sporophyllamina.

Ceratozamia robusta.

Das Integument zeigt sehr deutlich die drei Schichten.

Beim ältesten Material, das ich untersucht habe (Samenanlage 10 mm × 7 mm), ist im Durchschnitt das äufsere Fleisch 0,7 mm, der Stein 0,3 mm, das innere Fleisch 1,0 mm.

Die Epidermiszellen sind klein und regelmäfsig und denen von *Zamia* ähnlich. Das äufsere Fleisch besteht aus weichen Parenchymzellen mit vielen Gummischläuchen, und das innere Fleisch ist ganz ähnlich, nur ohne Gummischläuche.

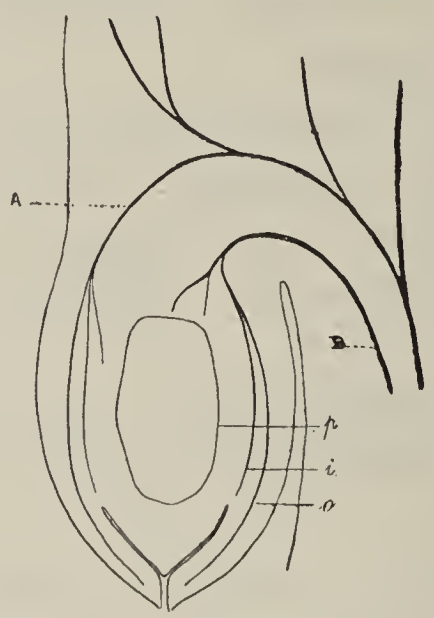


Fig. 24. *C. robusta.* Schema des Bündelverlaufs im Längsschnitt. *B* Hauptbündel, *A* anhängender Zweig aus der Lamina (*o* äufsere Bündel, *i* innere Bündel, *p* Prothallium.)

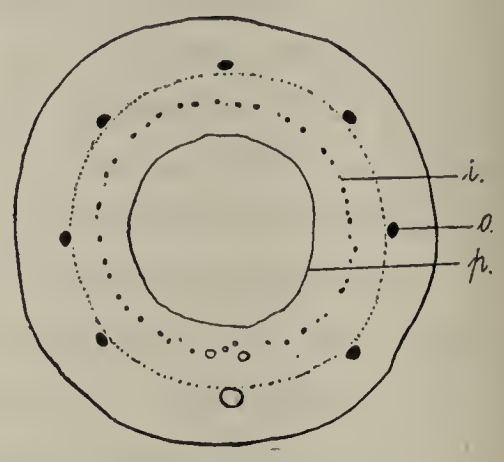


Fig. 25. *C. robusta.* Schematischer Querschnitt durch Samenanlagen (vergl. Fig. 24).

Die Mikropyle ist ungefähr kreisförmig, und kurz vor der Bildung der Pollenkammer hat sie einen Durchmesser von 0,1 mm. Zu dieser Zeit (Samenanlagen 7 × 4,5 mm) sind auch die Seiten des Nucellus nicht vollkommen zusammengepreſst.

Der freie Scheitel des Nucellus ist massiv, aus Parenchymzellen gebildet und mit einer Epidermis von langgestreckten Zellen bedeckt. Das Gewebe der Spitze ist in drei Zonen differenziert; in einen unteren Teil, wo die Zellen denen des Nucellus und des inneren Fleisches ähnlich sind; in einen oberen Teil, wo die Zellen viel inhaltsreicher sind; und einen in der Mitte liegenden Strang von Zellen mit wenig Inhalt, welche etwas langgestreckt sind, und in denen zuerst die Bildung der Pollenkammer beginnt. Das Prothallium hat unmittelbar vor der Bildung der Pollenkammer eine Gröfse von ungefähr $2 \times 1^1/_2$ mm.

Nach jeder Samenanlage erstrecken sich ein Bündel aus dem Sporophyll (*B* Fig. 24) und ein Zweig des Laminabündels (*A* Fig. 24).

Von diesen zwei Bündeln teilt sich das erste vielfach und liefert die meisten Zweige des Samens; das zweite gibt nur zwei Bündel an das äufsere und 3—4 an das innere System ab (vergl. Fig. 24 u. 25 wo die Auszweigungen des Bündels *A* weifs sind).

Die Bündel des äufseren Fleisches sind collateral, mit äufserem Phloem, kleinen Gruppen Centrifugalxylem und einigen Zellen Centripetalxylem. Die Bündel des inneren Systems sind collateral in derselben Richtung mit nur wenigen centripetalen Tracheiden, und sind ohne Scheide.

Die Entwicklungsgeschichte bei *C. longifolia* ist von Treub (2) beschrieben, und ich fand, dafs bei *C. robusta* die Details wesentlich dieselben sind.

Die äufseren Bündel sind viel früher differenziert als die inneren, welche sogar noch unvollständig ausgebildet sind zu der Zeit, da die Pollenkammer entsteht.

Ceratozamia Miqueliana.

Im allgemeinen und in der inneren Struktur ist diese Art besonders *C. robusta* ähnlich.

Der Bündelverlauf ist auch fast derselbe, nur liegen acht Bündel im äufseren Fleisch. Bei Samen, die bald reif sind, sind diese Bündel collateral mit kleinen Gruppen von centrifugalen und einigen centripetalen Tracheiden und keiner Scheide.

In diesem Stadium sind die inneren Bündel zu sehen als Tracheidenstränge, linsenförmig im Querschnitt, welche zwischen dem zusammengepreſsten Nucellus und Integument liegen (vergl. Fig. 33).

Ceratozamia americana.

Die untersuchten Samenanlagen sind sehr jung, aber so weit eine Vergleichung möglich ist sind sie genau so, wie bei *C. miqueliana.*

Macrozamia.

Die Fruchtblätter sind etwas unregelmäfsig, rauh, haben seitliche Wucherungen, welche an der Samenbasis liegen, und eine lange Spitze von besonders hartem sclerenchymatischen Gewebe (Fig. 26). Die Samen und das Fruchtblatt sind ganz unbehaart. Die Samenanlagen haben eine sehr deutliche Mikropylpapille, welche bleibt, bis der Samen bald reif ist.

Die Samen sind ursprünglich radial symmetrisch, aber sie sind etwas zusammengepreſst durch den physikalischen Druck, welcher das äufsere Fleisch sehr ungleich dick macht. Der Stein ist viel regel-

mäfsiger, aber obgleich die Samen zuerst ganz gerade sind, sind sie später etwas gebogen, so dafs bei reifen Samen der Stein asymmetrisch ist (vergl. Fig. 27), die innere Struktur ist aber ganz radial symmetrisch.

Die Basis der Verbindung des Samens mit dem Sporophyll ist sehr breit und die Leitbündel verzweigen sich unter dieser Basis vielfach.

Macrozamia spiralis.

Das Integument zeigt die drei Schichten sehr deutlich, zuweilen ist das innere Fleisch dicker als das äufsere.

Die Epidermiszellen sind denen der Cycasarten ähnlich, aber nicht ganz so lang gestreckt in radialer Richtung; ihre äufseren und radialen Wände sind sehr verdickt, besonders gegen die Spitze hin und auf der Mikropylpapille.

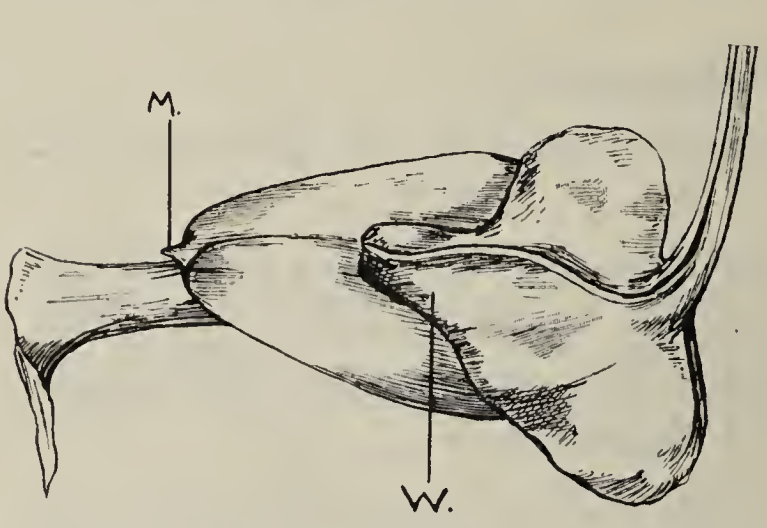


Fig. 26. *M. spiralis* ($^1/_2$mal vergr.) Profil des Fruchtblattes mit Samen, ohne Spitze des Sporophylls. *W* Seitliche Wucherung des Fruchtblattes, *M* Mikropylpapille.

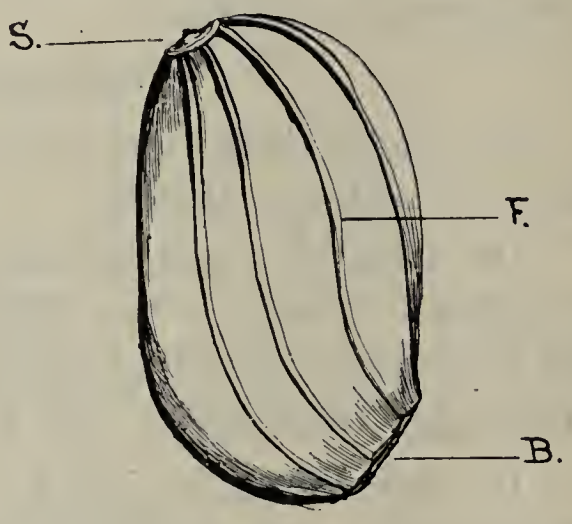


Fig. 27. *M. spiralis* (nat. Gr.) Der reife Stein, frei präpariert. *F* Leisten, die korrespondieren mit den Bündeln des äufseren Fleisches, *B* Basis, *S* Spitze.

Das äufsere Fleisch besteht aus Parenchym mit vielen Gummischläuchen und Gerbstoffzellen. Der Stein ist bei reifen Samen ungefähr 2 mm dick und sehr hart. Er zeigt nicht zwei regelmäfsige Lagen, wie bei *Cycas,* aber besteht aus Strängen, welche in verschiedenen Richtungen laufen.

Bei Samen, die fast reif sind (3×4 cm), kann der Stein vollständig von dem Fleisch losgelöst werden und zeigt dann von aufsen eine Anzahl von gut entwickelten Leisten, welche von der Spitze zur Basis laufen. Diese 12 Leisten korrespondieren mit den 12 Gefäfsbündeln des äufseren Systems (vergl. Fig. 27). Sie entsprechen zwei ähnlichen Leisten bei *Cycas*, welche man als Verbindungslinie der zwei Blätter erklärt hat; ich glaube aber, dafs sie ein ganz einfacher

Auswuchs des Steines gegen die Gefäfsbündel sind, weil sie in verschiedenen Arten mit den Gefäfsbündeln korrespondieren und in gleicher Zahl vorkommen wie diese.

Das innere Fleisch besteht aus undifferenziertem Parenchym mit vielen Gerbstoffzellen; dieses Gewebe ist in reifen Samen durch das Wachstum des Prothalliums zusammengepreſst.

Der Nucellus hat einen radialen freien Scheitel, auf welchem die Pollenkammer steht, die auch radial symmetrisch ist und, wenn sie reif wird, in sehr regelmäfsiger Weise einschrumpft (vergl. Fig. 30).

Das Prothallium hat eine Vertiefung an der Spitze, welche gewöhnlich kreisförmig ist und in welcher 3—6 Archegonien entwickelt sind.

Die Archegonien sind grofs und haben immer nur zwei Halszellen.

Nach jeder Samenanlage laufen drei Bündel des Sporophylls; diese teilen sich sehr oft und verzweigen sich vielfach unter der Samenbasis. Die Verzweigungen sind sehr kompliziert und verschiedene Bündel treten in die Samenbasis ein. Dies ist schematisch gezeigt in Fig. 28. Hier können wir nicht zwischen einem „Centralstrang“ und äufseren System unterscheiden, weil die Verzweigung so kompliziert ist.

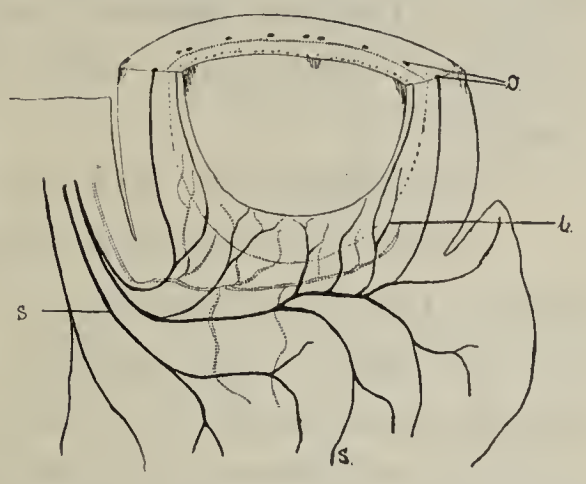


Fig. 28. *M. spiralis.* Schema (etwas vereinfacht) des Bündelverlaufs, Längsschnitt. *o* Äufsere Bündel des Samens, *i* innere Bündel des Samens, *s* Bündel des Sporophylls.

In den Samen selbst aber laufen ganz regelmäfsig 12 oder 13 Bündel oder Bündelpaare, welche korrespondieren mit den Steinleisten. An der Spitze vereinigen sie sich in 9—10 Bündel, welche in die Mikropylpapille selbst eintreten und dort allmählich auslaufen.

Das innere System bildet einen Kreis von Bündeln, welche unter dem freien Scheitel des Nucellus auslaufen.

In der Basis zeigen Orientierung und Struktur der Bündel mancherlei Abweichungen, und viele der kleinen inneren Bündel sind ganz concentrisch. Die Bündel des äufseren Integuments sind collateral mit äufserem Phloem. Der gröfste Teil des Xylems ist centrifugal, aber in jedem Bündel sind auch centripetale Tracheiden, welche häufig gröfser als die centrifugalen Elemente sind.

Die inneren Bündel sind in derselben Weise orientiert, nur mit weniger Phloem, und haben selten Centripetalxylem.

An der oberen Hälfte des Samens bestehen diese Bündel nur aus einigen Tracheiden und kleinen Parenchymzellen.

Bei reifen Samen sind das innere Fleisch und der Nucellus zu einer faserigen Lage zusammengepreſst, in welcher nur die Tracheidenstränge ihre Struktur beibehalten.

Macrozamia Preissii.

Diese Art ist in ihrem inneren Bau sehr ähnlich *M. spiralis.*

Die innere fleischige Schicht und ihr Gefäſssystem wurden von Heinzel schon bemerkt, aber er hat natürlich keine scharfe Grenze zwischen Integument und Nucellus gemacht. Er beschreibt sieben Lagen.[1])

Der Nucellus und die Pollenkammer sind wie bei *M. spiralis.*

Fünf oder sechs Archegonien liegen in einer Vertiefung an der Spitze des Prothalliums. Die Zellen der Archegonienscheide sind gut entwickelt mit groſsen Zellkernen, welche zuweilen 4—6 sehr groſse, deutliche Nucleoli haben. Diese färben sich mit Flemming'scher dreifacher Färbung in derselben Weise wie die Körperchen, die in der Oosphäre selbst liegen.

Der Bündelverlauf ist wie bei *M. spiralis,* nur etwas komplizierter.

Die Bündel des äuſseren Fleisches sind collateral mit äuſserem Phloem, Centrifugalxylem und groſsen etwas zerstreuten centripetalen Elementen.

Die inneren Bündel haben äuſseres Phloem, mehr Centrifugalxylem als gewöhnlich bei diesem System ist, und auch eine oder mehrere centripetale Tracheiden bei einigen der Bündel.

Encephalartos.

Die Fruchtblätter dieser Gattung sind denen von Macrozamia etwas ähnlich, sie haben aber eine breite und nicht zugespitzte Lamina. Sie sind unbehaart, aber besonders rauh, dick und tragen viele sehr harte sclerenchymatische, gitterähnliche Spitzchen (Fig. 29). Die Samen sind ursprünglich radial, aber sie sind zusammengepreſst durch physikalischen Druck; zuweilen sind sie beinahe bilateral wie z. B. bei *E. horridus;* ihr innerer Bau ist aber radial. Zuweilen

---

1) „Strata septem, si incipis ab externo transiens ad internum, haec sunt: 1. membrana epidermi similis, 2. stratum molle, carnosum aurantiacum, 3. stratum osseum exterius, 4. stratum osseum interius, 5. stratum vasorum, 6. membrana exterior, 7. membrana albida interior."

sind die seitlichen Wucherungen des Sporophylls besonders entwickelt und umhüllen die Samen in eigentümlicher Weise (vergl. Fig. 29).

Bei den Arten dieser Gattung kann man nach dem inneren Bau zwei Gruppen unterscheiden; eine mit der gewöhnlichen Integumentbildung, die andere mit einer sehr eigentümlichen Entwicklung des äufseren Fleisches, welche im Zusammenhang mit einer besonderen Verzweigung der äufseren Bündel steht.

Die basale Verbindung zwischen Samen und Sporophyll ist bei allen Arten sehr grofs und die Bündelverzweigung der Basis ist sehr kompliziert.

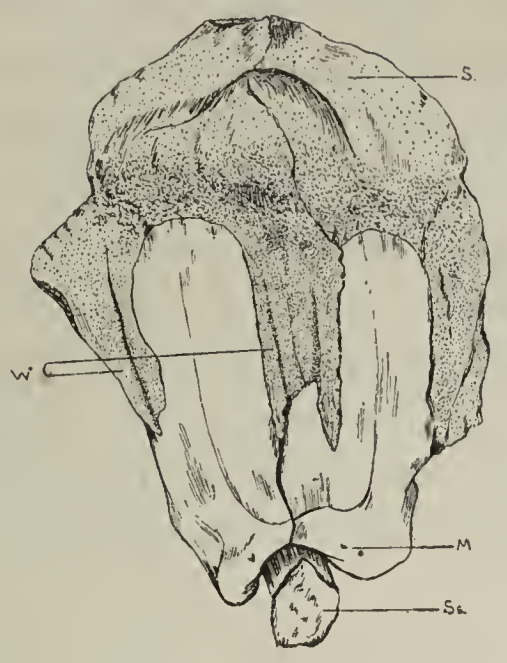


Fig. 29. *E. Lehmanni* ($^1/_2$mal vergr.). Fruchtblatt mit Samen. *S* Fruchtblatt, *Ss* Stiel des Fruchtblattes, *W* seitliche Wucherung des Fruchtblattes, *M* Mikropyle des Samens.

Encephalartos Hildebrandtii.

Bei Samen, welche $3 \times 1^1/_2$ cm Gröfse haben, sind die drei Schichten von folgender Dicke: äufseres Fleisch 1 mm, Stein 0,5 mm. Inneres Fleisch 1,8 mm. An der Spitze des Steines, über der Pollenkammer, liegt eine Zone, welche viel dünner als anderswo ist. Auf der äufseren Seite des Steines sieht man kleine Leisten, welche mit den äufseren Gefäfsbündeln korrespondieren. Die Epidermis ist der von *Macrozamia* ähnlich. Das äufsere Fleisch besteht aus Parenchym, welches die Cellulosetüpfel sehr deutlich zeigt, und hat auch grofse Gummischläuche und viele, besonders grofse Gerbstoffzellen.

Die Steinzellen sind lang gestreckt und getüpfelt; sie liegen in der Längsrichtung und bei reifen Samen haben sie häufig Gerbstoffinhalt.

Das innere Fleisch besteht aus Parenchymzellen, die nicht viel Inhalt haben, und enthält auch einige Gummischläuche und Gerbstoffzellen.

Der freie Scheitel des Nucellus ist kreisförmig und das Nucellusschnäbelchen ist zuerst massiv, seine Zellen liegen beinahe parallel zur Oberfläche, seine Epidermiszellen sind etwas rundlich und häufig haben sie Gerbstoffinhalt. Bei reifen Samen, wo die Pollenkammer alt ist, schrumpft dieses Schnäbelchen zusammen und es entstehen radiale Furchen (Fig. 30).

An der Spitze des Prothalliums ist eine Vertiefung mit drei oder vier Archegonien.

Zwei oder drei Bündel laufen nach den Samenanlagen; diese verzweigen sich vielfach und anastomosieren unter der Samenbasis (Fig. 31). 11 Bündel treten in den Samen ein und laufen im äufseren Fleisch bis zur Mikropyle. Eine grofse Anzahl Bündel geht in das innere Fleisch, diese verzweigen sich und anastomosieren bis zum freien Scheitel des Nucellus. In der Basis selbst sind die Bündel in verschiedener Weise orientiert.

Die Bündel des äufseren Systems sind klein, collateral, mit äufserem Phloem, einer kleinen Gruppe centrifugalen Tracheiden und etwas mehr Centripetalxylem (Fig. 32).

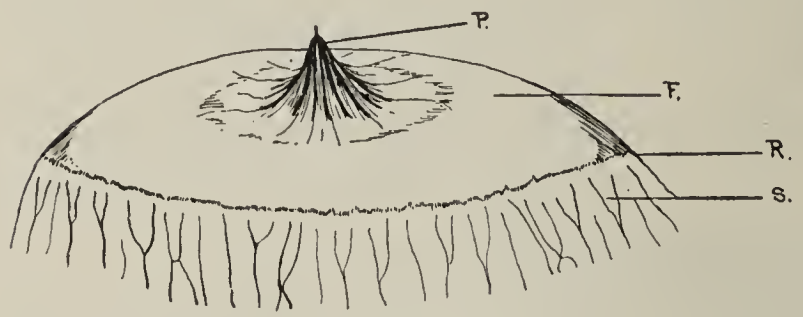


Fig. 30. *E. Hildebrandtii* ($3^1/_3$mal vergr.). Pollenkammer und freier Nucellus von aufsen. *P* Pollenkammer, *F* freier Scheitel des Nucellus, *R* Trennungslinie von Integument und Nucellus, *S* Nucellus und inneres Fleisch zusammengewachsen, mit Bündelendigungen.



Fig. 31. *E. Hildebrandtii*. Schema des Bündelverlaufs in der Samenbasis, Längsschnitt. *o* Bündel des äufseren Fleisches, *i* Bündel des inneren Fleisches, *s* Bündel des Sporophylls.

Die Bündel des inneren Fleisches sind gut entwickelt, collateral und haben äufseres Phloem, Centrifugalxylem und bei den gröfseren Bündeln einige Zellen Centripetalxylem. Die Bündel sind umhüllt von vielen kleinen Parenchymzellen, aber sie sind ohne Scheide und Transfusiontracheiden. Bei reifen Samen, wo das innere Fleisch zusammengepreſst und strukturlos ist, behalten nur die Tracheidenstränge ihre Form bei (Fig. 33).

Encephalartos Barteri.

Im grofsen und ganzen ist die Struktur dieser Art wie bei *E. Hildebrandtii*. In dem Bündel des äufseren Integuments auch ist das Centripetalxylem gröfser als das Centrifugalxylem.

Encephalartos Caffer.

Die drei Schichten des Integuments sind, sowie auch die übrige Struktur und der Bündelverlauf, ähnlich wie bei den anderen be-

schriebenen Arten. In der Basis selbst sind die Bündel sehr unregelmäfsig; die zehn Bündel des äufseren Fleisches aber sind regelmäfsig, collateral und bestehen aus äufserem Phloem, etwas Centrifugalxylem und mehreren grofsen Centripetaltracheiden. Die Bündel des inneren Systems sind zahlreich und grofs; sie haben äufseres Phloem und Centrifugalxylem mit nur einigen Centripetalelementen.



Fig. 32. *E. Hildebrandtii.* Bündel des äufseren Fleisches, Querschnitt. *px* Protoxylem, *pp* Protophloem, *cp* Centripetalxylem, *p* Phloem, *cf* Centrifugalxylem, *s* Zellen des Fleisches.

Encephalartos villosus.

Die drei Integumentschichten sind wie bei den anderen Arten. Der Stein zeigt besonders deutlich die zehn Leisten, welche korrespondieren mit den zehn äufseren Bündeln. Diese Bündel liegen so nahe am Stein, dafs zuweilen nur eine einzige Parenchymzellage dazwischen kommt.

Die Bündel sind collateral, mit etwas zerstreutem Xylem, welches centrifugal und centripetal ist.

Die inneren Bündel verteilen sich vielfach und laufen etwas unter dem freien Scheitel des Nucellus aus.



Fig. 33. *E. Hildebrandtii.* Zusammengepreſster Nucellus und inneres Fleisch, Querschnitt. *T* Tracheidenstrang, *N* zusammengepreſster Nucellus, *S* inneres Fleisch, teilweise auch zusammengepreſst.

Drei bis vier Archegonien liegen in einer kreisförmigen Vertiefung der Prothalliumspitze.

Worsdell (1 pag. 224) sagt, dafs „The megasporangium receives 4—5 bundles, some of which havea very distinct concentric structure

Fig. 20“. Ich finde, dafs diese Bündel ihren Ursprung aus drei Bündeln des Sporophylls nehmen, welche sich unter der Samenbasis teilen, aber nicht in einer so komplizierten Weise wie bei *E. Hildebrandtii.*

Encephalartos horridus.

Diese Art unterscheidet sich von den anderen beschriebenen Arten durch ihr grofses Wachstum des Fleisches an der Spitze (Fig. 34). Die Mikropyle erreicht hier eine Länge von 10 mm. Dafs dieses Wachstum nicht nur eine Wirkung der Reife ist, sieht man aus den Tatsachen, dafs bei dem hier gezeichneten Beispiel das Nucellusschnäbelchen ganz jung und frisch und die Pollenkammer noch nicht vollständig entwickelt ist.

Das Integumentgewebe ist wie früher beschrieben; die Gerbstoffzellen sind aber etwas eigentümlich, sie sind grofse, unregelmäfsige, zuweilen verzweigte Zellen mit dicken, verholzten, getüpfelten Wänden.

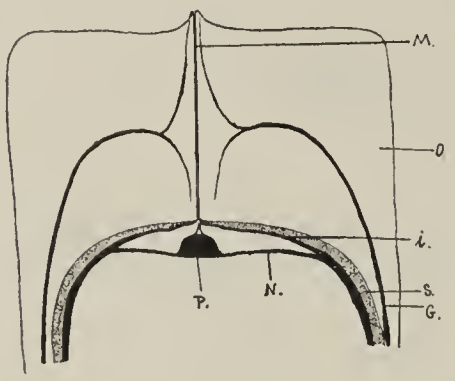


Fig. 34. *E. horridus.* Schematischer Längsschnitt durch den oberen Teil der Samenanlagen. *M* Mikropyle, *N* Nucellus, *O* äufseres Fleisch, *S* Steinzellenschicht, *G* Bündel des äufseren Fleisches, *P* Nucellusschnäbelchen mit Anfang der Pollenkammer, *i* inneres Fleisch.

Der freie Scheitel des Nucellus ist radial. Die Zellen des Nucellusschnäbelchens sind im obern Teil inhaltreich; in einem centralen Strang aber, in dem die Pollenkammer anfängt, sind sie zart und inhaltsarm.

Zehn Bündel laufen im äufseren Fleisch ohne Teilung bis zu der dicken, fleischigen Spitze, wo sie sich verzweigen. Die Zweige liegen parallel zur Mikropyle und laufen von der Mitte aus nach oben und unten (vergl. Fig. 34 *c*).

Im einfachsten Fall ist die Struktur der Bündel des äufseren Fleisches collateral, mit äufserem Phloem und Centrifugalxylem und einer relativ grofsen Anzahl von centripetalen Tracheiden. Man findet aber kleine Xylemstränge oder vollständige Leitbündel aufserhalb des Phloems. Diese entfernen sich zuweilen, so dafs wir zwei bestimmte Bündel haben, die mit dem Phloem gegeneinander orientiert sind und ziemlich weit voneinander liegen.

Die inneren Gefäfsbündel in der Basis sind collateral, haben äufseres Phloem, Centrifugalxylem und zuweilen einige Zellen Centripetalxylem. Weiter oben bestehen sie nur aus Tracheiden und kleinen Parenchymzellen.

Encephalartos Altensteinii.

Diese Art ist sehr ähnlich *E. horridus*; sie ist nur etwas komplizierter und das obere Fleisch ist so dick, dafs die Mikropyle 17 mm lang ist. Die Integumentschichten sind überall ganz normal, nur im oberen Teil erreicht das äufsere Fleisch diese ganz aufserordentliche Dicke (vergl. Fig. 35). Dieser Dicke des Fleisches entspricht ein ungewöhnlich komplizierter Verlauf der äufseren Bündel (vergl. Fig. 36).

Die Gewebe, Gerbstoffzellen und die allgemeine Struktur sind wie bei *E. horridus*.

In dem äufseren Fleisch sind 11 Bündel, welche korrespondieren mit den Leisten des Steines. In dem dicken Teil des Fleisches ver-

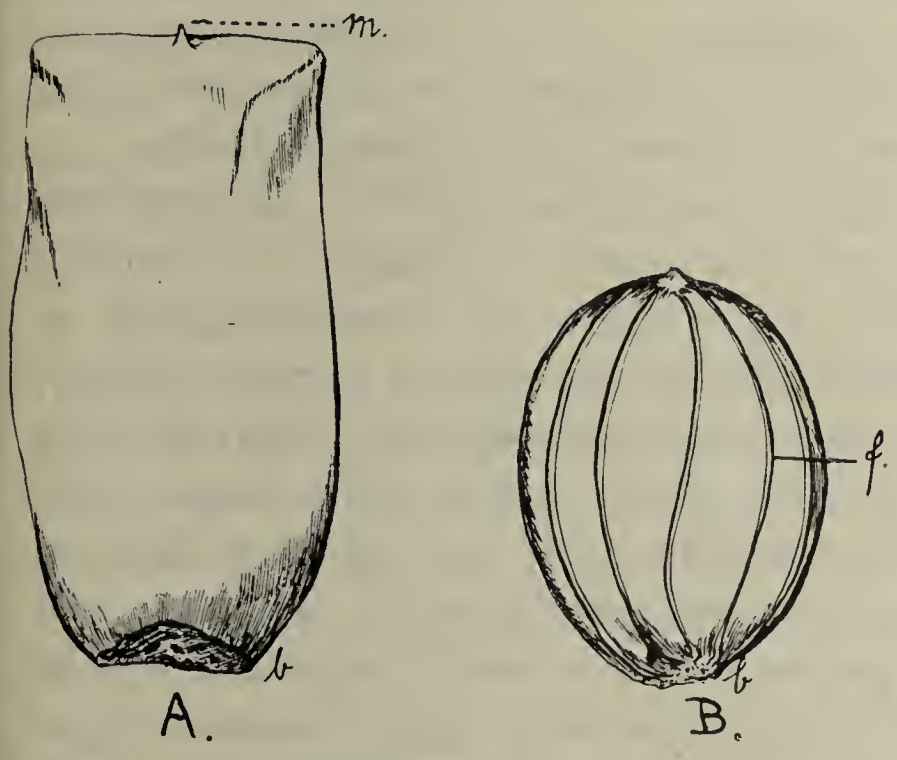


Fig. 35. *E. Altensteinii* (nat. Gr.). *A* Der ganze Samen von aufsen, *B* Stein desselben, frei präpariert (*b* Basis, *f* Leisten des Steines, *m* Mikropylpapille).

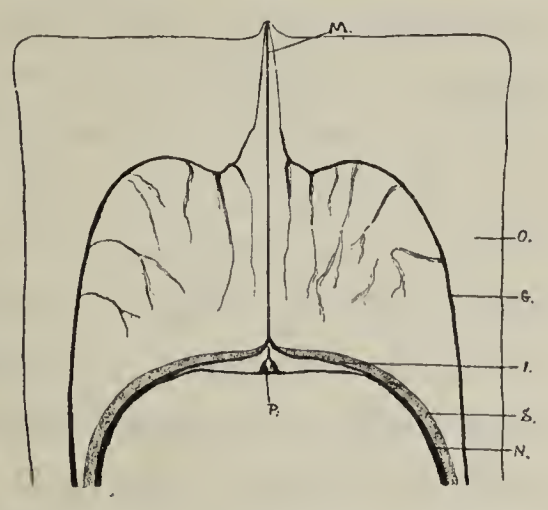


Fig. 36. *E. Altensteinii.* Schematischer Längsschnitt durch den oberen Teil der Samenanlagen. *M* Mikropyle, *O* äufseres Fleisch, *G* Bündel des äufseren Fleisches, *I* inneres Fleisch, *N* Nucellus, *S* Steinzellenschicht, *P* Nucellusschnäbelchen mit Anfang der Pollenkammer.

zweigen sich die Bündel vielmals; die kleineren von diesen Zweigen bestehen nur aus unregelmäfsigen netzförmigen Tracheidensträngen. Bis zu der Höhe der Spitze des Steines sind die Bündel des äufseren Fleisches collateral, mit äufserem Phloem, Centrifugalxylem und vielen grofsen, centripetalen Tracheiden.

Die Bündel des inneren Systems verzweigen sich vielfach und laufen unter dem freien Scheitel des Nucellus aus. Das Xylem jedes Stranges besteht aus 3—20 Tracheiden, welche centrifugal sind, ausgenommen einige grofse centripetale Elemente.

Zusammenfassung und Diskussion der Resultate.

Eines der Resultate dieser Untersuchung ist der Beweis, dafs das Integument viel komplizierter ist, als es gewöhnlich beschrieben wird. Die am häufigsten vertretene Ansicht ist die, dafs es einfach sei und aus zwei Schichten, einer äufseren fleischigen und einer inneren, von holziger Beschaffenheit bestehe. Diese Ansicht ist besonders nachdrücklich von Miquel ausgesprochen worden, und sein Einflufs ist wahrscheinlich die Ursache für die häufige Wiederkehr dieser Strukturbeschreibung in der Literatur geworden. Miquel hat sehr oft auf die doppelte Struktur des Cycadeenintegumcnts aufmerksam gemacht und trotzdem behauptet, dafs nur ein einziges Integument vorhanden sei. Er sagt [(4) pag. 9]: „Structura *integumenti* peculiaris est. . . . Inde ab initio offert: 1. *Stratum externum* carnosum cellulis parenchymaticis regularibus conflatum, . . . 2. *Stratum secundum,* ligneum vel osseo-ligneum cellulis parenchymaticis et elongatis compositum, materia deposita inde a prima origine lignescentibus".

Warming [(1) pag. 5] aber sagt ganz deutlich: „L'enveloppe séminale se compose de 3 couches" und er folgert: „La couche intérieure (fig. 22, 23 pl. II, 14, pl. III) est parenchymateuse et munie de faisceaux vasculaires anastomosés qui en occupent les $^2/_3$ inferiéurs". Er legt aber kein Gewicht auf die Unterscheidung zwischen dieser Lage und dem Nucellus, weil er weiter sagt: „elle se compose elle même de deux couches, qui, en bas, sont séparées par le plan qu'occupent les faisceaux vasculaires et, en haut, sont entierèment distinctes, quoique de même nature, à savoir la couche interne du tégument (III fig. 14) et la paroi du nucelle qui enveloppe l'endosperme avec l'embryon". Lang [(2) pag. 286) sagt ganz einfach, dafs in den jungen Samenanlagen der *Stangeria paradoxa* zur Bestäubungszeit die drei Lagen des Integuments zu sehen sind, obgleich die in der Mitte liegende Steinlage noch nicht verdickt ist. Im allgemeinen aber ist die innere Lage übersehen worden [vergl. Eichler (1), Goebel (2), Van Tieghem (1), Worsdell (2), Coulter and Chamberlain (1) u. a.].

Die fast reifen Samen von *Cycas circinalis* zeigen vielleicht am deutlichsten die verschiedenen Lagen des Integuments, weil hier das innere Fleisch so dick ist. Es erreicht eine Dicke von 4—5 mm, obgleich die Steinzellenschicht differenziert und fest ist. Dieses innere Fleisch ist bei allen untersuchten Cycadeenarten zu finden, wie ich beschrieben habe, und nicht selten erreicht es einen gröfseren Durchmesser, als das äufsere. Seine schliefsliche Zusammenpressung in

vielen reifen Samen ist vielleicht die Ursache, dafs es so oft übersehen worden ist. In den meisten Fällen aber ist es nicht schwer zu finden, und zuweilen bleibt es noch frisch und nicht zusammengeschrumpft bei Samen, die fast reif sind, wie z. B. bei *C. circinalis* und *Macrozamia spiralis*.

Über die Wichtigkeit dieser Lage können wir nicht sprechen, ehe wir die Beschaffenheit der Bündel, die sie durchlaufen, näher betrachtet haben.

Das innere Gefäfssystem ist seit langer Zeit schon bekannt und ist oft für viele verschiedene Arten abgebildet. Die früheren Verfasser haben keinen Unterschied zwischen Integument und Nucellus gemacht, aber sie sprechen im allgemeinen von verschiedenen „Membrana“ der Samen. Im Jahre 1868 vergleicht Gris [(1) pag. 12] diese Gefäfsbündel bei Zamia und Cycas mit denen bei Ricinus, von denen er glaubt, dafs sie zu dem Nucellus gehören. Miquel [(4) pag. 11] hat diese Frage bestimmt erörtert und er kam zu dem Schlufs, dafs sie zum Nucellus gehören. Er sagt [(4) pag. 11]: „Comme ces vaisseaux perforent le tégument et sont sitúes entre lui et la partie accrue du nucelle, il ne semble pas qu'on puisse les regarder comme appartenant au tégument.“

Warming macht (zitiert oben pag. 468) keine bestimmte Bemerkung über ihre Entstehung.

Nach Bertrand (pag. 63) „Le système vasculaire intérieur, se distribue dans la région commune au tégument et au nucelle, en dedans de la coque ligneuse qu'il traverse à la base.“

Renault [(1) pag. 39] sagt: „Le système interieure après avoir pénétré dans le noyau se distribue à la base du nucelle qu'il embrasse en s'irradiant dans la région où ce dernier est soudé au tégument, mais ne s'élève pas au delà.“

Van Tieghem [(2) pag. 927] spricht von dem Integument und sagt, dafs es zwei Bündelsysteme hat, aber er macht es nicht ganz klar, wo sie verlaufen. Oliver (1) spricht von einem „Nucellarsystem“, obgleich er kürzlich bemerkt hat [(2) pag. 394), dafs sie wirklich zu dem Integument gehören müssen; zu diesem Schlufs kommt er durch vergleichende Studium der fossilen Formen.

Durch meine Untersuchungen an Material in allen Stadien ist es ganz bestimmt erwiesen, dafs diese Bündel nicht im Nucellus und nicht auf der Grenze zwischen Integument und Nucellus liegen, sondern innerhalb der inneren fleischigen Lage des Integuments. Am deutlichsten kann man das bei *C. circinalis* sehen, wo zwischen den Ge-

fäfsbündeln und dem Nucellus eine 2mm dicke Schicht des inneren Fleisches vorhanden ist. Einen weiteren Beweis sieht man in dem Fall von *Z. obliqua* (vergl. Fig. 18), wo bei abortierten Samen die Trennungslage ihren Ursprung innerhalb der Bündel und in dem inneren Fleisch nimmt und von der Samenbasis zur Samenspitze verläuft. Sie kann deshalb nicht zu dem Nucellus gehören, weil sie im Integument über den freien Scheitel des Nucellus hinaufreicht. Die Bündel, die aufserhalb liegen, müssen daher auch zu dem Integument gehören.

Um seine Ansicht zu bekräftigen, hat Miquel die Behauptung aufgestellt, dafs diese Bündel immer auslaufen bevor sie den freien Scheitel des Nucellus erreichen. Ich finde aber, dafs, obgleich das im allgemeinen richtig ist, es auch vorkommt, dafs einige Bündel weiterlaufen und im inneren Fleisch bis fast zur Mikropyle gehen, wie es schon bei *C. circinalis* und *C. media* oben beschrieben ist.

Diese Tatsachen beweisen ganz klar, dafs das innere Gefäfsbündelsystem zu dem inneren Fleisch gehört und nicht zu dem Nucellus, der bei allen lebenden Cycadeen und ihren fossilen Verwandten[1]) absolut ohne Gefäfsbündel ist.

Die Struktur und Orientierung dieser Bündel ist gleichfalls wichtig und verdient einige Betrachtung. Bei allen den untersuchten Samen sind diese Bündel sehr ähnlich und einfach. Die gröfseren Stränge bestehen aus collateralen Leitbündeln ohne differenzierte Scheide, das Phloem ist gewöhnlich gar nicht stark entwickelt und wird mit dem kleinzelligen parenchymatischen Gewebe sehr frühzeitig zusammengepreſst. Die Tracheidenstränge sind linsenförmig im Querschnitt. Der gröfste Teil der Tracheiden ist centrifugal; zuweilen jedoch sind einige Zellen von Centripetalxylem zu sehen, aber es ist oft schwer zu sagen, wo gerade das echte Protoxylem liegt, weil es gewöhnlich ganz so ausgebildet ist wie die späteren Xylemelemente, nur kleiner. Im ganzen liegen diese kleinen Tracheiden auf der inneren Seite der Leitbündel, welche daher endarch sind. Wenn die inneren Gewebe durch das Wachstum des Prothalliums zusammengepreſst sind, liegen diese Bündel nur zwischen zwei Membranen. Sie haben dann (im Querschnitt) eine offenbare Ähnlichkeit mit denjenigen von Lagenostoma.

---

1) Der Cordaiteensamen, *Stephanospermum,* hat eine gut entwickelte Tracheidenscheide um den Nucellus herum. Es wird aber angenommen, dafs dieser Samen nicht in phylogenetischer Verwandtschaft zu den Cycadeen steht. Vergl. Oliver (2).

Diese Bündel sind im einfachsten Falle die Verzweigungen eines einzigen Centralleitbündels; nur einige Zweige anderen Ursprungs kommen aus dem Seitenbündel hinzu.

Die Struktur dieses Centralstranges (besonders bei *Cycas* selbst) ist concentrisch oder fast concentrisch, in den Fällen, wo die Basalverzweigung komplizierter ist, findet man einige kleine concentrische Stränge an der Basis.

Die Bündel des äufseren Fleisches. Mit Ausnahme komplizierter Fälle, wie sie *C. Beddomii* u. a. zeigen, finden wir, dafs die Bündel des äufseren Systems collateral sind, mit äufserem Phloem und innerem Xylem, welches mesarch ist und gewöhnlich aus relativ gleichen Mengen Centripetal- und Centrifugaltracheiden besteht. Wo die Samen sehr klein sind, sind nur zwei oder drei centripetale Tracheiden, aber im allgemeinen sind die Bündel deutlich „mesarch".

Diese Bündel nehmen collaterale Struktur an, wo sie aus dem Centralstrang ausbiegen, welcher häufig concentrisch oder fast concentrisch ist.

Es ist jetzt unzweifelhaft, dafs die fossile *Lagenostoma,* aus der Karbonzeit, ein Samen ist, welcher eine Verwandtschaft mit den lebenden Cycadeen hat: dagegen ist es nicht notwendig, eine direkte phylogenetische Verbindung anzunehmen.

Obgleich Lagenostoma etwas eigenartig ist, war es doch der Samen einer Pflanze, die einem Farnkraut so ähnlich war, dafs sie sehr lange Zeit als ein Farn angesehen wurde. Ihr Samen mufs daher dem gemeinsamen Ursprung der lebenden Cycadeen näher liegen.

Bevor wir die zwei Samentypen vergleichen können, müssen wir zuerst die notwendigsten Tatsachen bei *Lagenostoma* hier anführen. Der Samen zeigt den Cycadeentypus; er hat ein wirkliches einfaches Integument ohne Differenzierung in Fleisch und Stein. Er ist umhüllt von einer „Cupula ähnlichen" Umhüllung, welche mit dem Integument nicht zusammengewachsen ist, aber vollständig den jungen Samen umhüllt. Das Gefäfssystem, das nach dem Samen führt, besteht aus einem centralen Leitbündel, welches concentrisch und mesarch ist; dieses gibt neun Zweige an die „Cupula" ab, welche in einem Kreise angeordnet, collateral, mesarch und mit äufserem Phloem versehen sind. Der Centralstrang setzt sich nach dem Samen fort und dort teilt er sich in neun Bündel in einem Kreise geordnet, welche in das Integument laufen. Diese Bündel bestehen aus Strängen von Centrifugalxylem, mit nur wenigen centripetalen Tracheiden.

Leider hat sich das Phloem nicht erhalten; aber ich glaube es wird nicht unrichtig sein, wenn wir annehmen, dafs es auch bei diesem Samen aufserhalb des Xylems liegt, und zwar deshalb, weil bei diesem Samen nur ein System von Gefäfsbündeln sich findet, und dies die natürliche Orientierung in diesem Fall ist. Dann sehen wir auch bei den Cycadeen, dafs das Phloem dort entwickelt ist, aber sehr bald zusammengepreſst wird, so dafs die Bündel ganz wie bei *Lagenostoma* aussehen.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Beschaffenheit des Cycadeenintegumentes über.

Wie ich schon bemerkt habe, zeigt das innere Fleisch ein wohl entwickeltes Gefäfssystem. Diese Schicht und ihre Gefäfsbündel haben durch alle Cycadeenarten hindurch den gleichen Charakter.

Die Steinzellenschicht ist viel unregelmäfsiger entwickelt und geht allmählich in das äufsere Fleisch über. Die Differenzierung beginnt in der innersten Lage gegen das innere Fleisch und verbreitet sich nach aufsen. Zuweilen ist die Steinzellschicht sehr wenig entwickelt wie bei *Zamia muricata*, oder sie ist sehr dick und kompliziert wie bei *C. Beddomii*. Die Steinzellenschicht und das äufsere Fleisch können deshalb als ein einziges Gewebesystem betrachtet werden.

In diesem Gewebesystem verläuft auch ein Kreis von Gefäfsbündeln, welche verschieden von den inneren Bündeln sind, wie oben beschrieben.

Vergleichen wir nun diese Verhältnisse mit denjenigen von *Lagenostoma*.

Bei *Lagenostoma* haben wir einen Samen mit einem einfachen Integument, das von „endarchen“ collateralen Leitbündeln durchzogen ist, welche ihren Ursprung von einem centralen, concentrischen Centralbündel nehmen. Der Samen ist umhüllt von einer getrennten fleischigen Umhüllung, welche von „mesarchen“ Bündeln durchzogen ist, die aus dem centralen, concentrischen Strang unten auszweigen. [1])

Bei *Cycadeen* haben wir Samen mit einer inneren einfachen Integumentsschicht, die von „endarchen“, collateralen Leitbündeln durchzogen ist, welche ihren Ursprung nehmen aus einem centralen, concentrischen Centralbündel. Die innere Schicht ist umhüllt von einer zusammengewachsenen, fleischigen und steinigen Umhüllung,

---

1) Oliver und Scott, 3. Einige Details, die nicht in dieser Arbeit enthalten sind, aber bald in Phil. Trans. of Royal Society veröffentlicht werden, verdanke ich Prof. Oliver.

welche von „mesarchen“ Bündeln durchzogen ist, die aus dem centralen, gewöhnlich concentrischen Strang unten auszweigen.

Dies ist rein schematisch dargestellt in Fig. 37.

Mithin stimmt die Struktur von *Lagenostoma* und die der *Cycadeen* fast in allen diesen Punkten überein. Sie unterscheiden sich nur dadurch, dafs die beiden Umhüllungen bei *Lagenostoma* frei voneinander sind, bei *Cycadeen* dagegen verwachsen. Dieser Unterschied aber fällt offenbar nicht so schwer ins Gewicht wie die vielen Tatsachen, welche die Ähnlichkeit der beiden offenbaren.

In der Figur ist *Cycas* [mit Weglassung der zwei Nebenstränge (Fig. 1 *i*)] als Typus der Cycadeen gebraucht, weil sie am deutlichsten

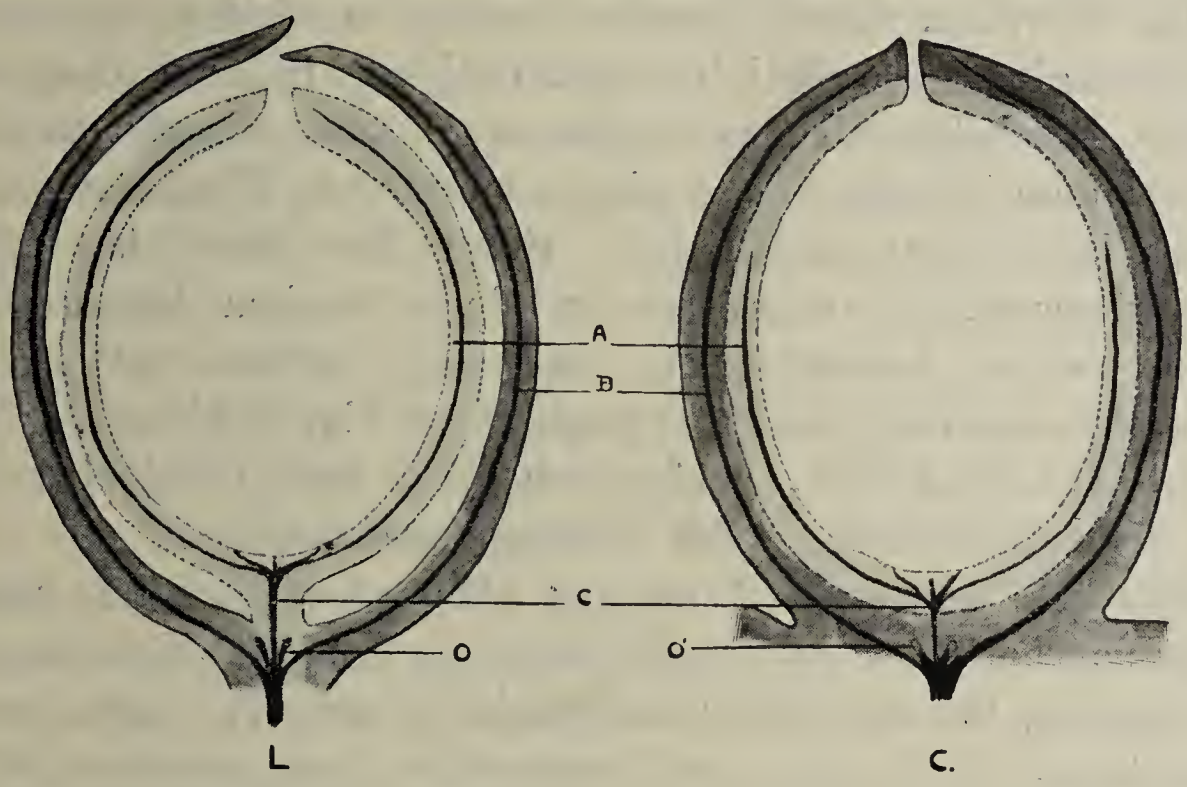


Fig. 37. Rein schematische Darstellung der Samen von *Cycas* und *Lagenostoma* zum Vergleich. *L Lagenostoma, C Cycas* (*A* innere Gefäfsbündel, die das Resultat derVerzweigung des Centralstranges *c* sind, *B* äufsere Gefäfsbündel, *O'* Zweige, die unter der Basis auslaufen bei Cycas, und korrespondieren mit den Zweigen *O* bei Lagenostoma, die weitergehen.

die Bündelanordnung zeigt. Bei Zamia sehen wir wirklich dieselbe Struktur, nur dafs die zwei Bündelserien von derselben Stelle auslaufen und daher nicht so geeignet zum Vergleich mit den fossilen sind. *Dioon* ist gleich wie *Cycas*, mit Hinzufügung eines Zweiges des Sporophylls (vergl. Fig. 23), und bei *Ceratozamia, Macrozamia* und *Encephalartos* sehen wir verschiedene Stadien einer immer komplizierter werdenden Ausbildung.

Dafs die äufsere fleischige Scheide bei *Lagenostoma* wirklich ganz dasselbe ist wie das äufsere Fleisch der Cycadeen, ist natürlich nicht meine Meinung. Ich möchte nur darauf aufmerksam machen,

dafs wir in *Lagenostoma* einen Samen haben, welcher nahe dem gemeinsamen Ursprung der Gruppe liegt, und das kann uns daher vielleicht eine Wegleitung geben. Hier hat der Nucellus zwei bestimmte Umhüllungen und diese haben eine Ähnlichkeit mit den zwei bestimmten Teilen der einzigen Umhüllung des Cycadeensamens. Es ist daher zu vermuten, dafs diese zwei Teile des Cycadeeninteguments zwei ursprüngliche Umhüllungen vorstellen, welche ganz verwachsen sind.

Wenn dies der Fall ist, dann repräsentiert bei den Cycadeen das „einfache Integument“ zwei Integumente. Deshalb würden die Cycadeen mit Celakovskys allgemeiner Annahme übereinstimmen.

Der Versuch, diese Übereinstimmung zu finden, ist schon oft gemacht worden. Goebel [(1) pag. 786] sagt in einer Besprechung über die Beschaffenheit des Integuments: „Es sei auch an die bei Cycadeen unterhalb der Samenanlagen auftretende Wucherung erinnert (W. Fig. 522 *Cratozamia*), welche sicher dem Fruchtblatt angehört und gewissermafsen als Ansatz zu einem zweiten Integument betrachtet werden könnte“. Sie sind noch stärker entwickelt bei *Macrozamia* und *Encephalartos* (vergl. meine Fig. 26 *W* und Fig. 29 *W*), aber wie Goebel sagt, gehören sie sicher dem Fruchtblatt an, sie haben keine Beziehung zu den Samenanlagen selbst.

Kürzlich haben Coulter und Chamberlain [(1) pag. 32] bemerkt: „The Testa (of Cycads) develops from the thick integument in two layers, the outer fleshy and the inner stony ... these two very distinct layers of the testa may represent two integuments which have become merged into what appears to be a single very thiek integument“ und weiter (pag. 159): „The outer fleshy and inner bony layers may be regarded as representing two integuments structurally, which have become connate“. Dafs diese Ansicht, wie es jetzt steht, nicht richtig sein kann, ist schon bewiesen durch die Tatsache, dafs sie das innere Fleisch ganz übersehen haben, und auch dadurch, dafs das äufsere Fleisch und der Stein, welche wirklich nicht so scharf zu unterscheiden sind, als zwei separate Sachen angenommen wurden. Wenn man statt: „outer fleshy and inner bony“ die Worte: „outer flesh and stone, and inner flesh“ setzt, dann glaube ich, dafs die Ansicht ganz annehmbar wird.

Worsdell (2) kam bei *Cephalotaxus* zu dem Schlusse, dafs das äufsere Fleisch ein zweites Integument sei. Seine Folgerung ist aber eine ganz andere als die jetzt gegebene; die morphologische Beschaffenheit des äufseren Integuments ist nach seiner Auffassung

die einer hypothetischen Ligula. Er findet bei *Cephalotaxus* in dem äufseren Fleisch zwei entgegengesetzt orientierte Bündel, jedes mit Centripetalxylem. Seine Schlüsse sind (pag. 318): „1. That *Cephalotaxus* is the most primitive of the Coniferae. 2. That this forms in some measure a connecting link between the Cycadaceae and Coniferae". Mit der zweiten Schlufsfolgerung allein wollen wir uns beschäftigen. Sie ist wohl möglich; aber zur Erklärung der Bündelstruktur ist es nicht notwendig, wie Worsdell es tut, die ideale Orientierung einer hypothetischen Ligula zu benutzen. Wie ich schon bemerkt habe, haben die Bündel der Cycadeensamen gewöhnlich centripetale Elemente; man findet auch doppelte Stränge, welche aus zwei entgegengesetzt orientierten Bündeln bestehen, wie bei *Encephalartos horridus, Cycas Beddomii* u. a. Bei *E. horridus* sind diese zwei Bündel ferner zuweilen etwas getrennt und liegen ziemlich weit voneinander. Ein solches Beispiel, wie *E. horridus*, zu erklären durch die Einführung einer Ligula wird natürlich ganz überflüssig. Es erscheint einfacher, auch bei *Cephalotaxus* in den beiden Bündeln nur einen Fall wie bei *E. horridus* zu sehen.

Die Tatsache, dafs die Integumente der Cycadeen sich nur aus einer einfachen Anlage entwickeln, könnte vielleicht gegen meine Ansicht ins Feld geführt werden. Wir kennen aber viele Fälle [vergl. Goebel (1) pag. 787], wo bei Angiospermen sehr nahe verwandte Arten sich finden, von denen die einen zwei, die anderen nur ein Integument besitzen. Im letzteren Fall „kann man das Integument hier also als aus zwei ‚verwachsen' betrachten, die Erscheinung ist eine ähnliche wie bei der Entstehung einer sympetalen Korolle"; wie auch van Tieghem [(4) pag. 213] sagt: „les deux familles (Rosacées et Ranonculacées) sont donc incontestablement des Crassinucellées biteguminées, mais avec cette circonstance que les deux téguments y sont souvent unis par conerescence, dans une étendue variable, de manière à simuler un tégument unique". Bei den Cycadeen glaube ich, dafs wir in ihrem komplizierten Integument die Stellvertretung der zwei Integumente, welche „verwachsen" sind „de maniere à simuler un tégument unique", finden.

Es darf auch nicht vergessen werden, dafs die Entwicklungsgeschichte von nur sehr wenigen Arten bis jetzt untersucht ist. Es ist schon möglich, dafs später bei den Anlagen einiger Gattungen das Integument an der Spitze geteilt gefunden werden wird.

Weitere Tatsachen über das Integument. Die Tatsachen, dafs concentrische und mesarche collaterale Gefäfsbündel in

den Samenanlagen so vieler Arten gefunden werden, ist von Interesse im Vergleich mit denen, die von Scott (1) und Worsdell (1) in Fruchtstiel und Fruchtblättern beobachtet wurden.

Der kompliziertere Bau des Integuments, besonders an der Spitze, ist nur nebensächlich, aber er zeigt, dafs die Einfachheit des „einfachen Integuments“ etwas übertrieben wurde.

Die Mikropyle. Webber [(1) pag. 20] sagt, dafs bei Zamia floridana die Mikropyle der Samenanlagen kurz vor der Bestäubungszeit eine Länge von 3 mm von aufsen bis zur Nucellusspitze erreicht.

Leider weifs ich nicht bestimmt, ob das Material von *Encephalartos horridus,* das ich untersucht habe, zur Bestäubungszeit gesammelt wurde oder nicht. Ich fand aber, dafs die Nucellusspitze frisch und die Pollenkammer nicht ganz fertig war, daraus schliefse ich, dafs die Samenanlagen etwa zur Bestäubungszeit gesammelt waren. Hier war die Länge von aufsen bis zur Nucellusspitze 13 mm, eine Länge, die erstaunlich grofs erscheint.

Im allgemeinen ist die Mikropyle ein einfaches, ziemlich kreisförmiges Röhrchen. Die umgebenden Gewebe haben eine gut cuticularisirte Epidermis und sind oft sehr reich an Gerbstoffzellen. Die Epidermis kleidet auch das Mikropylarröhrchen aus und ist zuweilen sehr früh cuticularisiert. Keines dieser Gewebe hat den Charakter eines Sekretionsgewebes.

Der Zeitpunkt für die Bildung der Pollenkammer.

Webber [(1) pag. 21) sagt: „At the time of pollination in January the prothallus forms a spherical mass of soft, watery, rapidly developing tissues in the middle of the nucellus which still comprises a considerable thickness of tissue on each side.“

Aus seiner Abbildung sieht man, dafs das Prothallium eine Gröfse von ungefähr $1^1/_2$ mm erreicht hat (bei *Zamia floridana*) und Lang [(2) pag. 286] sagt, dafs zur Bestäubungszeit der *Stangeria paradoxa* der Embryosack ganz von Prothalliumgewebe angefüllt ist, welches nach seiner Abbildung fast 3 mm lang sein mufs.

Ich fand bei *Ceratozamia robusta,* dafs das Prothallium unmittelbar vor der Pollenkammerbildung 2 mm lang ist. Die Samenanlagen sind in diesen Fällen natürlich ziemlich grofs.

Webber sagt, dafs in diesem Stadium die Mikropyle bei *Z. floridana* 3 mm lang ist, und wie ich fand, ist die von *E. horridus*

noch gröfser. Webber fährt aber fort [(1) pag. 20]: „In *Ginkgo* and *Cycas* the pollen must passthrough a similar long and narrow mikropyle.“

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Fujii habe ich japanisches Material von *Ginkgo* bekommen, welches gerade zur Bestäubungszeit fixiert worden war.

In diesem Stadium ist die Pollenkammer schon entwickelt. Die Samenanlagen sind nur $1^1/_2$ mm lang und haben gar kein Prothallium, sondern die Embryosackmutterzelle teilt sich noch. Die Nucellusspitze ist aus einfachem Gewebe gebildet.

Es verhält sich hier also ganz anders wie bei Cycadeen. Die Beschreibung von Seward und Gowan [(1) pag. 122] ist nicht ganz genau; sie sagen: „a large pollenchamber (p. c. fig. 47) occupies the apex of the nucellus, and immediately below this two or more Archegonia are developed ad the summit of the Embryosac.“ Sie sagen zwar, dafs „in fig. 47 the embryosac is respresented at c in an early stage of development“, aber gleich darauf fahren sie fort: „at a later stage, after the pollen grains have entered the pollen chamber. . . .“ So schliefst man natürlich daraus, dafs die Pollenkammer schon grofs ist und die Archegonien entwickelt sind, bevor Bestäubung stattfindet. Strasburger [(1) pag. 17] sagt auch: „Die Pollenkörner gelangen wie bei Cycadeen in eine wohlentwickelte Pollenkammer.“ Hirase (1) macht keine Angabe über die relative Entwicklung des Prothalliums und der Mikropyle zu dieser Zeit, aber man kann aus seinen Figuren (fig. 31 pl. IX) sehen, dafs sie sehr klein gewesen sein müssen.

Die Tatsachen aber, die ich oben angeführt habe, zeigen deutlich, dafs die Pollen bei *Ginkgo* nicht durch eine lange Mikropyle wie bei *Cycas* zu laufen haben.

Bezüglich dieser Verhältnisse ist Ginkgo weniger den Cycadeen ähnlich als den Coniferen, wo die Samenanlagen sehr früh bestäubt werden.

Eine so lange Mikropyle und so späte Bestäubung scheinen also nur bei Cycadeen vorzukommen und isolieren sie noch weiter von den anderen Phanerogamen.

Der Nucellus ist im allgemeinen in seinem unteren Teil mit dem inneren Fleisch vollständig zusammengewachsen. Oben aber, wo das Schnäbelchen, in welchem die Pollenkammer entwickelt ist, sich befindet, liegt er immer frei von dem Integument. Bei jungen Stadien des Samens ist dieses Schnäbelchen nur eine Verlängerung des Nucellusgewebes, wie man aus der Abbildung von Treub [(1) pl. VII) u. a. sieht. Bei reifen Samen ist die Pollenkammer ganz trocken

und geschrumpft (vergl. Fig. 30); sie ist besonders regelmäfsig zusammengezogen in radiale Furchen, und die Regelmäfsigkeit und Symmetrie dieses Baues ist ganz charakteristisch für alle Gattungen, die ich untersucht habe.

Der bei Lang [(2) pl. XVIII Fig. 23 und 24) abgebildete Fall von *Stangeria paradoxa* ist nicht charakteristisch für die normale Entwicklung der anderen Gattungen.

Das lehrreichste Stadium dieses Baues ist dasjenige gerade vor der Bildung der Pollenkammer.

Keine Abbildung oder Beschreibung dieses Stadiums scheint veröffentlicht zu sein. Die Abbildung eines etwas späteren Stadiums von Webber gibt die meisten Details. Er sagt: „Shortly before pollination the tissue at the apex of the nucellus was found to lie solid just to the point; but just before or during pollination a cavity, the Pollenchamber for the reception of the pollen, is formed in the apex by the breaking down of the tissue (fig. 5)." Die Abbildung zeigt, dafs das Gewebe neben der Pollenkammer durchwegs aus gewöhnlichen parenchymatischen Zellen, mit einer nicht sehr stark differenzierten Epidermis besteht. Die Centralzellen sind verschwunden und darunter liegen einige Zellen, die in senkrechter Richtung etwas gestreckt sind.

Bei *Cycas Rumphii, Ceratozamia robusta* u. a. fand ich, dafs das massive Schnäbelchen vor der Bildung der Pollenkammer eine bestimmte Differenzierung in drei Regionen zeigt. Bei den oberen in der Mitte liegenden, zarten, inhaltsarmen, langgestreckten Zellen fängt die Pollenkammer an. Lang [(2) pag. 287] bemerkt für *S. paradoxa*, dafs zwischen der Basis der Pollenkammer und der Prothalliumspitze liegt „a strand of more elongated cells". Er hatte aber nicht Gelegenheit, die Struktur vor der Bildung der Kammer zu studieren.

Die Zellen, welche am oberen Teil des Schnäbelchens liegen, sind inhaltsreich mit dunkelm, körnigem Protoplasma; sie scheinen wohl die Möglichkeit zu haben, ein „mucilaginous stigmatic fluid" abzusondern.

Ob die Flüssigkeit hierher stammt, kann nicht bestimmt gesagt werden ohne Experimente an lebendem Material. Die Tropfen aber müssen irgendwo abgesondert sein, aus den bei der Bildung der Pollenkammer zuerst zugrunde gehenden zarten Zellen können sie kaum entstehen.

Ich kenne keine genaue Bearbeitung dieses Themas; Strasburgers (2) allgemeine Ansicht ist aber (pag. 271): „Dieselbe Art

der Bestäubung wie für Coniferen und Gnetaceen gilt schliefslich auch für Cycadeen; auch hier werden zur Empfängniszeit der weiblichen Blüten Tropfen aus der Fruchtknotenmündung ausgeschieden, auch wird die Nucellusspitze ähnlich wie in den schon erwähnten Fällen ausgehöhlt". Von den Coniferen sagt er: „wird die Flüssigkeit sicher nicht von den Rändern der betreffenden Hüllen, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach von der gleichzeitig sich desorganisierenden Nucellusspitze ausgeschieden". Dagegen aber sagt Webber (pag. 20) kürzlich: „A mucilaginous, stigmatic, or micropylar fluid is secreted by alls of the ovule coat surrounding the micropyle"; er macht aber weiter keine näheren Angaben über die Struktur.

In Strasburgers Lehrbuch gibt Karsten (1) wahrscheinlich die Strasburger'sche Ansicht in den Worten: „. . . während die sich lösenden Zellen eine schleimige Masse darstellen, welche den Mikropylkanal füllt und als Tropfen aus ihm hervorquillt".

Die Details der Struktur aber, die ich in meiner Arbeit gegeben habe, machen es sehr wahrscheinlich, dafs die Flüssigkeit nicht nur aus den zugrunde gegangenen Zellen allein stammen, sondern zum weitaus gröfsten Teil von den inhaltsreichen angrenzenden Zellen der Nucellus ausgeschieden wird.

Die Archegonien sind durchaus gleichförmig; immer mit nur zwei Halszellen und einer gut entwickelten Scheide versehen. Ich finde bei *Zamia muricata, Macrozamia Preissii* u. a., dafs die Zellkernstruktur der Scheidezellen nicht dieselbe ist wie bei *C. revoluta*, welche von Ikeno (1) beschrieben ist. Ikeno zeigt bei *C. revoluta*, dafs der ganze Zellkern vollständig homogen wird, ausgenommen die Nucleoli. Die Kerne werden in der Form etwas unregelmäfsig und es lösen sich Teile ab, die in die Oosphaere wandern (vergl. Taf. VIII Fig. 7).

Eine solche Unregelmäfsigkeit der Form des Zellkerns habe ich bei den oben besprochenen Gattungen nicht bemerkt. Die Zellkerne sind aber sehr grofs, normal in Gestalt, mit 1—4 grofsen, deutlichen, nucleoliähnlichen Gebilden, welche auch ganz ähnlich den Körperchen, die in den Scheidezellen selbst liegen, sind und genau so wie die Körperchen, die in der Oosphaere selbst zu sehen sind.

Weitere Untersuchungen dieser Verhältnisse werden natürlich notwendig sein; jetzt sei nur bemerkt, dafs diese Tatsachen mehr mit den Resultaten Hirases (2) über *Ginkgo* als mit den bei Cycas selbst übereinstimmen.

Abortierung und die Trennungsschicht. Bei den verschiedenen untersuchten abortierten Samenanlagen habe ich als fast allgemeine Erscheinung eine Trennungslage zwischen den lebenden und den abgestorbenen Geweben bemerkt.

Gewöhnlich fängt sie in den inneren Lagen des inneren Integuments an und wächst um den zugrunde gegangenen Nucellus herum. Sie ist der Korkbildung sehr ähnlich; die inneren Lagen, die an den Nucellus grenzen, sind cuticularisiert; die äufseren Lagen gehen in das innere Parenchym über. Gerbstoff entwickelt sich häufig neben dieser Trennungslage und auch in deren Zellen selbst. Zuweilen nimmt diese Schicht einen sehr unregelmäfsigen Ursprung und durchzieht verschiedene Gewebe. Infolgedessen können nur die durch die Trennungsschicht nicht vom Sporophyll getrennten Teile weiterwachsen. Bei *C. circinalis* und *C. Thourarsii* entwickelt sich diese Lage z. B. in der Basis und trennt den ganzen Samen ab, der darum verschrumpfen mufs. Bei *C. revoluta* dagegen nimmt diese Schicht ihren Ursprung in den äufseren Zellen des inneren Fleisches und daher entwickelt sich der Stein und das innere Fleisch weiter, bis das letztere über der Mikropyle zusammenschliefst (Fig. 15) oder, wie es bei *C. circinalis* der Fall sein kann, die Trennungsschicht durchschneidet die Basis etwas höher und wir sehen eine arillusähnliche Wucherung der unteren Partie des Samens entstehen. Gewöhnlich nimmt diese Trennungsschicht ihren Ursprung in den Zellen des inneren Fleisches und wächst um den Nucellus herum. Das Resultat ist, dafs die Samen von aufsen ganz normal aussehen, weil die Integumentschichten wohl entwickelt sind. Der Einfluſs dieser Schicht ist am besten zu sehen bei *Z. integrifolia* (Fig. 19), wo auf einem Fruchtblatt zwei Samenanlagen sind, die eine geschrumpft und augenscheinlich abortiert, die andere scheinbar noch lebend. Der Unterschied besteht nur darin, dafs die erste keine, die zweite jedoch eine gut entwickelte Trennungsschicht hat, welche ein weiteres Wachstum des Integuments erlaubte.

Die Trennungsschicht ist also eine Schutzvorrichtung, deren Bedeutung leicht zu verstehen ist, weil in einem grofsen Zapfen, wo so viele Samen beisammen sind, der schädliche Einfluſs einer zugrunde gehenden Samenanlage schnell weitergreifen würde.

Phylogenetisch. Leider konnte ich nicht *Stangeria* untersuchen. Sie scheint aber nach der Beschreibung Langs (2) die primitivste Anordnung des Gefäfssystems zu haben. Er sagt (pag. 8), dafs acht Bündel in das äufsere Fleisch und acht in das innere gehen,

von denen die letzteren sich sehr wenig teilen. Darin gleicht von den Cycadeen *Stangeria Lagenostoma* (mit neun Bündeln den äufseren und neun Bündeln beim inneren System) am meisten.

Nach *Stangeria* kommen die *Zamia*-Arten mit ihrer einfachen radial symmetrischen Anordnung, relativ kleiner Anzahl der Bündel und einem einzigen Centralstrang. Auf sie folgen *Dioon, Bowenia* und *Ceratozamia,* welche Zamia ähnlich sind, nur etwas komplizierter durch die Hinzufügung einer Gefäfsabzweigung aus der Sporophyll-lamina. Ihnen schliefsen sich an *Macrozamia* und *Encephalartos* mit ihren sehr komplizierten Verzweigungen und sehr grofser Samenbasis. Sie sind den fossilen Formen am wenigsten ähnlich; der komplizierte Bau ihres Gefäfssystems ist aber wahrscheinlich die physiologische Folge der Gröfse des Samens. Oliver (1) hat, als er die Ansicht aussprach, dafs die Basis der Gymnospermensamenanlagen eine spätere phylogenetische Entwicklung als die Spitze sei, schon vermutet, dafs in dieser Zone am leichtesten eine Änderung als das Resultat eines physiologischen Erfordernisses erfolgen werde.

Die Samen aller oben beschriebener Gattungen sind aber radial symmetrisch. *Cycas* selbst steht mit bilateraler Symmetrie isoliert.

Wie ich aber schon bemerkt habe, hat sie unter der Samenbasis einen Kreis von Bündeln, von welchen alle, ausgenommen die drei, die in den Samen eintreten, unter dem Samen endigen. Die concentrische Struktur des centralen Stranges erinnert sehr stark an den fossilen Centralstrang. Ich glaube, dafs wir in den Bündeln, welche endigen, die Reste einer früheren radialen Anordnung des Bündelsystems sehen können; das innere Bündelsystem hat die kreisförmige Anordnung beibehalten. Deshalb sehen wir in *Cycas* selbst die höchste Entwicklung der Cycadeensamen.

Diese Arbeit wurde in dem von Prof. Dr. Goebel geleiteten pflanzenphysiologischen Institut zu München ausgeführt.

Ich schulde Herrn Prof. Goebel aufserordentlichen Dank für die Liebenswürdigkeit, mit welcher er mir sowohl die Hilfsmittel des Instituts, die Schätze des botanischen Gartens, sowie eigenes Alkoholmaterial zur Verfügung gestellt hat. Vor allem aber möchte ich ihm für seine persönliche, anfeuernde Hilfe meinen wärmsten Dank sagen.

Auch Herrn Prof. Dr. Oliver von University College, London, bin ich zu herzlichem Dank verpflichtet für die Übersendung von wertvollem Material, viele liebenswürdige Mitteilungen, und vor allem

für das lebhafte Interesse für Gymnospermen, welches mir seine Vorlesungen und die Arbeit in seinem Laboratorium einflöfsten.

Es sei an dieser Stelle ferner gedankt dem Vorstand des Kgl. Gartens in Kew für reichliches Material, wie auch Herrn Prof. Dr. Fujii aus Tokyo für verschiedene Materialbeispiele von besonderem Interesse, sowie den Herren Prof. Schröter in Zürich, Prof. Baccarini in Florenz und Dr. Garbari in Trient, welche mir auf Veranlassung von Prof. Goebel Material beigesteuert haben.

Literatur.

Bertrand, Ann. d. Sc. nat. Botanique tome VII. 1878.
Brogniart, Sur le structure de l'ovule des Cycad. comp. à fossile. Comptes Rendus vol. LXXXI. 1875.
Coulter and Chamberlain, „The Morphology of the Spermaphytes. 1901.
Eichler in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien II. Leipzig 1889.
Gottsche, Bemerkung z. Dissert. d. Macrozamia Preissii. Bot. Ztg. 1845.
Goebel, 1. Organographie der Pflanzen, 1898; 2. Systematik und Pflanzenmorphologie. 1882.
Gris, Note sur les corps reproduct. d. Cycadées. Bull. d. Soc. Bot. d. France vol. III Jan. 1866.
Heinzel, Dissertatio „De Macrozamia Preissii". 1844.
Hirase, 1. Etudes s. l. Féc. et l'Embryol. d. Ginkgo bila. Jour. Coll. Sc. Tokyo vol. XII pt. II. 1898. — 2. Jour. Coll. Sc. Tokyo vol. VIII pt. II. 1895.
Ikeno, Unters. d. Cycas revoluta. Jahrb. wiss. Bot. Bd. XXXII Heft 4. 1898.
Karsten H., Organog. Betracht. d. Zamia muricata. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1856.
Karsten G., Phanerogamen in Strasburgers Lehrbuch. Jena 1904.
Lang, 1. Microsp. of Stangeria paradoxa. Annals of Botany XI. 1897. — 2. Ovules of Stangeria paradoxa. Annals of Botany XIV. 1900.
Miquel, 1. Monographia Cycadearum. 1841. — 2. De ovulo Cycadearum. Ann. d. Sc. nat. sér. 3 vol. III et IV. 1845. — 3. Prodromus Cycadearum. — 4. Mat. à l. conn. d. Cycadées. Arch. Néerland. III. 1868.
Oliver, 1. The ovules of the older Gymnosperms. Ann. of Botany XVII. 1903. — 2. Structure a. affinit. of Stephanospermum. Linnean-Soc. Trans. ser. 2 vol. VI pt. 8. 1904. — 3. Lagenostoma . . . and Lyginodendron . . . Oliver and Scott. Proc. Royal Society vol. LXXI. 1903.
Renault, 1. Cours de Bot. fossile I. 1881. — 2. Flore fossile d'Atun et d'Epinac.
Richard, Commentato Bot. d. Conif. et Cycad. 1826.
Scott, The anat. char. of Peduncles of Cycadeaceae. Ann. of Bot. vol. XI. 1897.
Seward and Gowan, Ginkgo. Ann. of Bot. XIV. 1900.
Strasburger, 1. Über d. Verhalt. d. Pollens u. d. Befrucht d. Gymnosp. Hist. Beitr. IV. 1892. — 2. Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872. — 3. Lehrbuch der Botanik. Jena 1904.
Treub, Rech. s. l. Cycadeen 1 et 2. Ann. de Buitenzorg II. 1882. — 2. Rech. s. l. Cycadeen 3. Ann. de Buitenzorg IV. 1884.
Van Tieghem, 1. Anat. comp. d. Cycad. u. Conif. Ann. Sc. Nat. vol. X. 1869. — 2. Traité d. Bot. Paris 1891. — 3. Journal de Bot., Paris 1898, tom XII.
Warming, 1. Recherch. s. l. Cycadées. Copenhagen 1877. — 2. Contrib. à l'Hist. d. Cycadées. Copenhagen 1879.
Webber, Spermatogenesis and Fecond. of Zamia. 1901.
Worsdell, 1. Vasc. Struct. of Sporophylls of Cycadaceae. Ann. of Bot. vol. XII pag. 215. 1898. — 2. Struct. of ovule of Cephalotaxus. Ann. of Botany vol. XIV. 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 93

Autor(en)/Author(s): Stopes Marie Carmichael

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen 436-482