

# Morphologische Untersuchungen an *Fagus*-Blättern aus dem Neogen von Österreich

Morphological studies on leaves of the genus *Fagus* from the Neogene of Austria

von  
Reinhard ZETTER, Wien\*

ZETTER, R. 1984. Morphologische Untersuchungen an *Fagus*-Blättern aus dem Neogen von Österreich. (Morphological studies on leaves of the genus *Fagus* from the Neogene of Austria. – Beitr. Paläont. Österr. 11:207–288, Wien

## Inhalt

Zusammenfassung, Summary	207
Dank	208
1. Einleitung . . . . .	208
2. Zur Verbreitung der Gattung <i>Fagus</i> . . . . .	208
3. Untersuchungen an Blättern rezenter Arten der Gattung <i>Fagus</i>	212
3.1. Das rezente Untersuchungsmaterial	212
3.2. Arbeitsmethoden . . . . .	213
3.3. Morphologische und blattarchitektonische Merkmale an Blättern rezenter <i>Fagus</i> -Arten	215
4. Die Ausbildung der Cupula bei den rezenten <i>Fagus</i> -Arten	230
5. Versuch einer Gruppierung der rezenten <i>Fagus</i> -Arten	232
6. Untersuchungen an fossilen Blättern der Gattung <i>Fagus</i>	232
6.1. Zur Erforschung tertiärer <i>Fagus</i> -Arten	232
6.2. Wichtige fossile <i>Fagus</i> -Arten und deren Benennung	237
6.3. Das fossile Untersuchungsmaterial . . . . .	239
6.4. Nachweise von <i>Fagus attenuata</i> GOEPP. aus tertiären Pflanzenfundstellen Österreichs	240
6.5. Nachweis von <i>Fagus haidingeri</i> KOV. s. KNOBL. aus tertiären Pflanzenfundstellen Österreichs	245
7. Schlußbemerkungen	256
8. Literatur	257

**Z u s a m m e n f a s s u n g .** Die elf Arten der Gattung *Fagus*, welche in ihrer Verbreitung auf die temperate Klimazone der nördlichen Hemisphäre beschränkt sind, können vor allem auf Grund der Ausbildung großmorphologischer Details (z. B. Blattrand), der Nervatur und der Cuticula an Blättern, in vier Formgruppen gegliedert werden (*F. grandifolia*-, *F. longipetiolata*-, *F. engleriana*-, *F. sylvatica*-Gruppe).

Die fossilen Blattreste der Gattung *Fagus* aus österreichischen Fundstellen weisen Beziehungen zur rezenten *Fagus grandifolia* Gruppe und zur *Fagus longipetiolata* Gruppe auf. So können Blätter aus Fundstellen die in das Karpatien und Badenien eingestuft werden (z. B. Leoben, Fohnsdorf, Parschlug, Aflenz), ihrer Merkmalsausbildung nach der *Fagus grandifolia*-Gruppe zugeordnet werden, hingegen zeigen Blattreste aus Fundstellen des O-Miozäns und Pliozäns (z. B. Laaberg/Wien, Vösendorf, Lohnsburg, Rohrbach), deutliche Beziehungen zur rezenten *Fagus longipetiolata*-Gruppe. Fossile Blattreste die der rezenten *Fagus sylvatica*-Gruppe nahestehen, sind aus Neogen-Fundstellen Österreichs nicht nachweisbar.

**S u m m a r y** At the present about eleven species of the genus *Fagus* are widely spread over the temperate forests of the Northern hemisphere. These living species are classified on the basis of leaf architecture into four formgroups: *F. grandifolia*-, *F. longipetiolata*-, *F. engleriana*- and *F. sylvatica* group.

\* Institut für Paläontologie der Universität Wien, A-1010 Wien, Universitätsstraße 7.

The fossil leaves of the genus *Fagus* have been investigated from various outcrops in Austria including Leoben, Fohnsdorf, Aflenz, Lintsching, Lohnsburg, Vösendorf, Laaerberg/Vienna, Stegersbach, Rohrbach/Lower Austria. Following morphology they can be divided into two groups. The first group contains leaf remains closely related to the fossil species *F. attenuata* GOEPP. The leaf characters point to a relationship with the recent *F. grandifolia* group. The second group includes leaf remains grouped around the fossil species *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBL. Investigations on recent material show that the features of leaf impressions point to a close relationship with the East Asia *F. longipetiolata* group.

**D a n k** Mein Dank gilt an dieser Stelle vor allem Herrn Univ.-Prof. Dr. W. Klaus für die Anregung zu diesem Thema und darüber hinaus für die ständige Bereitschaft zu Gespräch und Diskussion und die rege Anteilnahme am Fortgang der vorliegenden Arbeit.

Für die großzügige Bereitstellung von Vergleichs- und Untersuchungsmaterial, welches zum Entstehen der Arbeit beigetragen hat, möchte ich folgenden Damen und Herren danken: Frau Dr. E. Schönbeck-Temesy, Herrn Dr. W. Morawetz und Herrn Doz. Dr. M. Hesse vom Botanischen Institut der Universität Wien, Herrn Doz. Dr. H. Riedl und Herrn Dr. Pollatschek, Botanische Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien, den Herren Dr. R. Sieber und Dr. H. Lobitzer von der Geologischen Bundesanstalt Wien, Herrn Abteilungsleiter Dr. H. Köllmann und Frau Dr. J. Kovar, Geologisch-Paläontologische Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien, Herrn Univ. Prof. Dr. A. Tollmann, Herrn Fachlehrer Schütz, Wien, den Herren Doz. Dr. W. Gräf, Doz. Dr. F. Ebner sowie Mag. Fl. Fladerer, Steirisches Landesmuseum „Joanneum“ Graz, Herrn Dr. F. H. Ucik, Kärntner Landesmuseum Klagenfurt, Frau Dr. M. Tschach, Burgenländisches Landesmuseum Eisenstadt, Herrn Dr. P. Gottschling, Niederösterreichisches Landesmuseum.

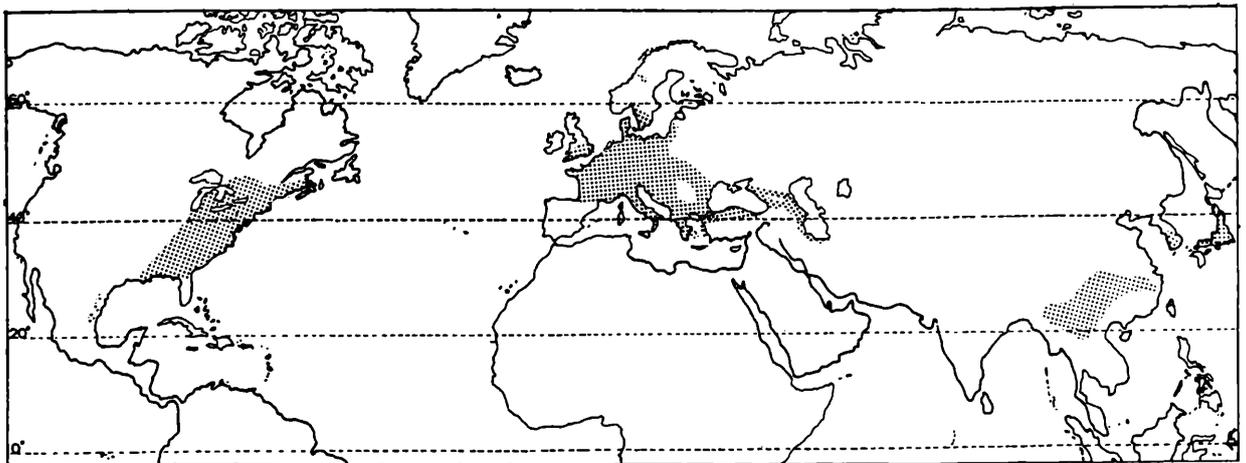
### 1. Einleitung

Auch wenn die Gattung *Fagus* mit nur 11 Arten zu den kleinen Gattungen innerhalb der *Fagaceae* zählt, so besteht doch schon seit jeher großes Interesse, die evolutionäre Entwicklung dieser Gattung zu erforschen. Es seien hier nur beispielsweise die Arbeiten von UNGER (1869), ETTINGS-HAUSEN (1894), KRASAN (1894), SAPORTA (1867), ALURENT & MARTY (1904/1905), TRAU-LAU (1962), PALAMAREV (1963), TANAI (1974) erwähnt. In der vorliegenden Arbeit soll der Versuch unternommen werden, fossile Reste der Gattung *Fagus*, wie sie aus österreichischen Sammlungen vorliegen, aber auch bei eigenen Grabungen aufgefunden wurden, neu zu beschreiben, um sie mit geeignetem Rezentmaterial vergleichen zu können. Da in der Mehrzahl Blätter vorliegen, liegt ein Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit auf der Beschreibung blattmorphologischer Details, wie sie bei den rezenten Arten der Gattung *Fagus* auftreten. Nur auf diese Weise ist es möglich, dem Ziel einer biospezifischen Bestimmung fossiler dispergierter Organe einer Pflanzengruppe näher zu kommen. Die Grundlage für diese Untersuchungen stellen die Arbeit von HICKEY (1973, 1979) und DILCHER (1974) dar, welche Möglichkeiten für eine exakte Beschreibung blattarchitektonischer Details aufzeigen. Die kurze Dokumentation der Merkmalsausbildung an Cupulen der rezenten Arten stellen einen zusätzlichen Beitrag dar, die schwer zu durchschauenden Beziehungen der rezenten Arten untereinander etwas aufzuhellen. In diesem Zusammenhang wäre zu bemerken, daß es zukünftig von großer Bedeutung sein wird, auch den Pollen aller Arten der Gattung *Fagus* nochmalig genauestens zu untersuchen. Damit könnte auch von dieser Seite ein bedeutender Beitrag zur Erforschung der Geschichte der Gattung *Fagus* geliefert werden.

### 2. Zur Verbreitung der Gattung *Fagus*

Noch vor der detaillierten Beschreibung der blattarchitektonischen Merkmale, wie sie bei den rezenten Arten der Gattung *Fagus* zu beobachten sind, soll hier ein Überblick über die Verbreitung der Arten gegeben werden. Betrachtet man die Verbreitung der Gattung in ihrer Gesamtheit, so liegt nach MEUSEL et al. (1965) ein gutes Beispiel für ein nordhemisphärisch, disjunktes, circumpolares, temperat-meridional (montan) und ozeanisch beeinflusstes Verbreitungsareal vor.

Verfolgt man das Areal der Gattung *Fagus* L. von West nach Ost, so ergibt sich folgendes Bild. In Nordamerika ist die Gattung *Fagus*, ungeachtet einiger Varietäten, heute nur mit einer Art, *Fagus grandifolia* EHRH. vertreten. Im Tertiär war die Gattung *Fagus* noch über weite Teile Nordamerikas verbreitet (BERRY 1923). Die Hebung der Gebirge im Westen im jüngeren Tertiär und die daraus folgende Austrocknung beziehungsweise Versteppung weiter Teile Nordamerikas führt zum Verschwinden der Gattung aus großen Gebieten des Landes. Die im Tertiär in höheren Breiten noch vorkommenden Vertreter der Gattung fielen der immer weiter voranschreitenden Abkühlung gegen Ende dieses erdgeschichtlichen Abschnittes zum Opfer. Das heutige Areal dieser Art beschränkt sich auf den östlichen, feuchteren Teil Nordamerikas, dem Verbreitungsgebiet der sommergrünen Laubwälder. Gliedert man das Verbreitungsgebiet der sommergrünen Laubwälder im östlichen Nordamerika im Sinne von KNAPP (1965) und setzt dazu die Verbreitung von *Fagus grandifolia* in Beziehung, so ergibt sich folgendes Bild. *Fagus grandifolia* kommt in den Eichen–Tulpenbaum-Mischwäldern, die wiederum in drei unterschiedlich verbreitete Vegetationseinheiten gegliedert werden (sommergrüner, mesophytischer Mischwald – Mixed mesophytic Forest, westlicher mesophytischer Mischwald – Western mesophytic Forest, Eichen–Kastanien-Mischwald – Oak–chestnut Forest) vor, spielt aber keine dominierende Rolle. Die sommergrünen Laubwälder des östlichen Amerika zeichnen sich überhaupt durch einen sehr hohen Artenreichtum aus. An die Eichen–Tulpenbaum-Mischwälder schließen sich im Norden die ebenfalls in drei Untereinheiten gegliederten Buchen–Zuckerahorn-Wälder an, in denen *Fagus grandifolia* neben *Acer saccharum* eine sehr bedeutende Rolle spielt. Der Artenreichtum dieser Wälder ist wesentlich geringer. In nördlichen Breiten und höheren Lagen macht sich auch bereits die Nadelholzbeimengung deutlich bemerkbar (z. B. *Tsuga canadensis*). Reinbestände von *Fagus grandifolia* (Beech Gaps) kommen in dieser Formation vor, sind aber selten, denn diese Art scheint weit weniger für die Alleinherrschaft befähigt zu sein als dies bei der europäischen Buche (*Fagus sylvatica* L.) der Fall ist (KNAPP 1965). Westlich der Appalachen bis zu den großen Prärien erstreckt sich das Areal der westlichen Eichen–Hickory-Wälder, in welchen *Fagus grandifolia* zusammen mit *Acer saccharinum* meist die nördlichen Hänge besiedelt. In den Buchen–Magnolien-Mischwäldern der vorwiegend sommergrünen Laubwälder des südöstlichen Nordamerika (nördliches Florida, südliches Georgia, südliches Alabama, Mississippi, Louisiana) ist *Fagus grandifolia* ebenfalls vertreten. Was die Bodenansprüche der nordamerikanischen Buche betrifft, so ist die Vorliebe für gute, humose Böden von Bedeutung. Im Gegensatz zu den anderen Buchenarten, die alle als „kalkhold“ gelten, ist die nordamerikanische Buche auch leicht sauren Böden gegenüber nicht abgeneigt.



USA  
*F. grandifolia*

EUROPA  
*F. sylvatica*

KLEINASIEN  
*F. orientalis*

CHINA  
*F. longipetiolata*  
*F. lucida*  
*F. engleriana*

JAPAN  
*F. japonica*  
*F. crenata*

MEXICO  
*F. mexicana*

TAIWAN  
*F. hayatae*

KOREA  
*F. multinervis*

Abb. 1. Übersicht über die geographische Verbreitung der Gattung *Fagus* L.

*Fagus grandifolia* bevorzugt, wie sich auch aus dem Verbreitungsgebiet schließen läßt, das regenreiche Klima der sommergrünen Laubwälder des östlichen Nordamerika. Die jährlichen Niederschlagsmengen liegen zwischen 700 mm und 1300 mm, welche hauptsächlich im Sommer fallen. Die Temperaturen sind im Sommer sehr hoch (mittlere Jahrestemperatur zwischen 18° und 27°C), ebenso die Luftfeuchtigkeit. Die Temperaturen im Winter sind recht unterschiedlich. So können diese im südlichen Verbreitungsgebiet die 0°-Grenze nicht unterschreiten, hingegen im Nordosten des Verbreitungsgebietes auf unter -10°C absinken.

Vier kleinere Areale im östlichen Mexico (Provinzen Tamaulipas, Hidalgo und Puebla) stellen das Verbreitungsgebiet von *Fagus mexicana* MARTINEZ dar. Auf Grund von großen blattmorphologischen Ähnlichkeiten und eines Parasiten *Epifagus virginiana*, *Orobanchaceae*, der auf beiden Arten schmarotzt, wird *Fagus mexicana* MARTINEZ oft nur als Varietät der nordamerikanischen Buche (*Fagus grandifolia*) geführt (LITTLE 1965). Ungeachtet ob eine Art oder Varietät vorliegt, ist die Verbreitung auf die Bergregenwälder im östlichen Mexico beschränkt (KNAPP 1965). Die Areale, in welchen *Fagus mexicana* vorkommt, werden von dieser Spezies dominiert. Die bis zu 30 m hoch werdende Buchenart besiedelt vor allem steile Nord- und Nordosthänge. Interessant sind die umgebenden Bergregenwälder auch deshalb, weil in ihnen viele Gattungen sommergrüner Laubwälder gemeinsam mit tropischen Gebirgspflanzen vorkommen. Dies dürfte auch mit den hohen Niederschlagsmengen und der hohen Luftfeuchtigkeit, die dieses Verbreitungsgebiet auszeichnen, in Zusammenhang stehen.

Das Areal der europäischen Rotbuche *Fagus sylvatica* L., schließt, wenn auch immer wieder durchlöchert und ausgefranst, große Teile Europas ein. Was die vertikale Verbreitung betrifft, so steigt *Fagus sylvatica* von Nord nach Süd in höhere Lagen. Im Norden (z. B. Deutschland) besiedelt die Buche Höhenlagen zwischen 0–1000 m, im südlichen Verbreitungsgebiet (z. B. Südtalien) liegt die Besiedelungshöhe zwischen 1000 m und 2000 m. Gegen den kontinentalen Osten oder in Zentralalpentälern, die kontinentales Klima aufweisen, senkt sich die obere Grenze der Besiedelung (RÜBEL 1932). Oft ist die Obergrenze der Besiedelung abhängig von einem Nebelgürtel, was neben der Tatsache, daß trockene Sommermonate wie auch kalte, trockene Wintermonate (kontinentales Klima) die Hauptgrenze für die horizontale Ausbreitung der Buche in Europa darstellen, ein weiterer Hinweis dafür ist, daß auch die europäische Buche feuchtes, ozeanisches Klima bevorzugt. Niederschläge beziehungsweise Luftfeuchtigkeit können einander ersetzen, wie das zum Beispiel auf der Balkanhalbinsel der Fall ist, wo geringe Niederschläge durch hohe Luftfeuchtigkeit aufgewogen werden. Von Bedeutung ist auch die Spätfrostgrenze, die die Buche vor allem gegen Osten in ihrer Ausbreitung hindert. Interessant ist auch eine ökophysiologische Untersuchung von SCHULZE (1970) die zeigt, daß sich *Fagus sylvatica* unter Bedingungen eines kühlen feuchten Klimas durch ein Optimum an Stoffproduktion auszeichnet. Wie schon bei der nordamerikanischen Buchenart erwähnt, verlangt die Buche im allgemeinen einen guten Boden. Das Zurückweichen von *Fagus sylvatica* in küstennahen Gebieten Westeuropas trotz ozeanischen Klimas, kann auf die ausgelaugten Böden zurückgeführt werden, die die Buche meidet (SCHUBERT 1966). Ob Kalkböden oder Silikatböden bevorzugt werden, hängt nicht zuletzt vom Klima und anderen Faktoren ab (RÜBEL 1932). An manchen Standorten scheint eine kleine Hinneigung zu Kalk gegeben zu sein. Der Buchenwald in Europa ist sicherlich größtenteils als ein Klimaxwald anzusprechen. Auch dürfte die europäische Buche mehr als alle anderen Buchenarten die Fähigkeit zur Alleinherrschaft in einem Bestand besitzen. Die ausgedehnten reinen Buchenwälder beweisen dies, obwohl sicher auch der anthropogene Einfluß der Buche zu ihrer häufigen Vormachtstellung unter den Laubgehölzen des sommergrünen Laubwaldes in Europa verholfen hat.

Im Südosten grenzt das Areal der kaukasischen Buche *Fagus orientalis* LIPSKY an das von *Fagus sylvatica*. Die Arealgrenze ist gekennzeichnet durch Übergangsformen (Varietäten) wie *Fagus sylvatica* var. *moesiaca* DOM. und *Fagus sylvatica* var. *taurica*. Die natürliche Verbreitung von *Fagus orientalis* reicht von Südbulgarien über Teile Kleinasiens, den Nordiran bis zum Kaukasus. Die vertikale Verbreitung liegt zwischen 500 m (Bulgarien) und 2000 m (Kaukasus). *Fagus orientalis* bildet reine Bestände, kommt aber auch immer wieder in Mischwäldern zusammen mit *Picea orientalis*

CARR., *Abies nordmanniana* SPACH., *Abies bornmülleriana* MATTFELS, *Abies Equi Trojani* ASCH. & SINT., *Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* ARN., *Quercus lanuginosa* THUILL., *Quercus castaneaeifolia* C. A. MEY, *Acer cappadocium* GLED., *Acer insigne* B. & B., *Populus tremula* L. vor (SCHENK 1939).

In warmen Gebieten tritt auch *Zelkova carpinifolia* KOCH als Begleiter auf. Im allgemeinen zeichnen sich die Wälder im Verbreitungsgebiet von *Fagus orientalis* bereits wieder durch größeren Artenreichtum aus. In Gebieten mit sehr hohen Niederschlagswerten (westliches Transkaukasien) treten als Unterholz von *Fagus orientalis* die drei immergrünen Arten *Rhododendron ponticum*, *Prunus laurocerasus* und *Ilex aquifolium* auf. Die Klimaansprüche der orientalischen Buche unterscheiden sich nicht wesentlich von denen der europäischen Buche, *Fagus sylvatica*. Ein mäßig warmes humides Klima scheint auch für *Fagus orientalis* die besten Bedingungen zu bieten, obwohl RÜBEL (1932) glaubt, daß *Fagus orientalis* höhere Temperaturen bevorzugt als *Fagus sylvatica*. In Gebieten mit trockenen Sommermonaten und geringer Luftfeuchtigkeit ist auch die Verbreitung dieser Art gehemmt.

In großem Gebiet der Himalayagebirgsketten fehlt die Gattung *Fagus*. Elemente eines sommergrünen Laubwaldes sind auf größere Höhen und nordexponierte Standorte und Schluchten beschränkt (SCHUBERT 1966).

In China wiederum sind drei Arten der Gattung *Fagus* beheimatet. Die am weitesten verbreitete Art, daher oft auch „gewöhnliche Buche“ Chinas genannt, ist *Fagus longipetiolata* SEEM. Das Verbreitungsgebiet dieser Art erstreckt sich über die Provinzen Yunnan, Setschuan, Kweichow, Hupeh, Hunan und Chekiang. *Fagus engleriana* SEEM. ist vor allem im Westen der Provinz Hupeh und im Osten von Setchuan verbreitet. Die dritte in China vorkommende Art, *Fagus lucida* REHD. & WILS. ist in ihrer Verbreitung auf die Provinzen Setschuan, Hupeh und Kwangsi beschränkt. Die Vegetationsformationen Chinas werden von WANG (1961) und WOLFE (1979) anschaulich gegliedert. Schwierigkeiten, die bei der Gliederung der ineinander verschachtelten Vegetationseinheiten entstehen können, kann man am besten bei der Gegenüberstellung der beiden Publikationen erkennen. Es ist daher auch schwierig, die erwähnten Arten der Gattung *Fagus* präzise bestimmten Vegetationseinheiten zuzuordnen. Das Hauptverbreitungsgebiet dieser drei Arten liegt aber in den Mixed Mesophytic Forests, die sich vor allem über die Provinzen Setschuan, Kweichow, Hupeh und Hunan erstrecken. Diese Waldformation zeichnet sich durch großen Artenreichtum aus. Bedingt dadurch sind reine Bestände von *Fagus*-Arten selten, doch gibt WILSON (1916) auch Standorte eben solcher Reinbestände (geringe Ausdehnung) von *Fagus longipetiolata* und *Fagus engleriana* an. Im nordwestlichen Hupeh und nordöstlichen Setschuan werden Mischwälder der Arten *Fagus engleriana* und *Fagus lucida* beschrieben. Das bevorzugte Klima der drei Buchenarten entspricht im großen und ganzen den allgemeinen klimatischen Bedingungen, wie sie WANG (1961) für die Mixed Mesophytic Forests angegeben hat. So wird in keinem Monat die mittlere Temperatur von 0°C unterschritten. Etwas 230–280 Tage sind frostfrei. Vier Monate haben eine mittlere Temperatur von über 22°C und 8–10 Monate eine mittlere Temperatur von über 10°C. Die Niederschlagsmengen liegen zwischen 1000 mm und 1500 mm, können aber bis zu 2500 mm ansteigen. Kein Monat des Jahres ist ohne Niederschläge, aber 40–50 % der Niederschläge fallen in den feuchtesten Monaten des Jahres.

Auf Taiwan findet man ebenfalls einen Vertreter der Gattung *Fagus*, nämlich *Fagus hayatae* PALIBIN. Diese Art ist auf Taiwan endemisch verbreitet (2 Fundpunkte). Das Verbreitungsgebiet liegt in 1300–1500 m und die begleitende Pflanzengesellschaft setzt sich aus Gattungen wie *Trochodendron*, *Illicium*, *Mohonia*, *Adiantum*, *Daphiphyllum* etc. zusammen (LI 1963). Über Korea mit *Fagus multinervis* NAKAI erreicht die Gattung *Fagus* Japan, wo sie mit zwei Arten vertreten ist. *Fagus crenata* BLUME und *Fagus japonica* MAXIMOWITSCH, die als „Charakterbäume“ der gemäßigten Zone Japans gelten, findet man ausgehend von den Gebirgen der Insel Schikoku bis zum Hügelland des südwestlichen Teils der Insel Hokkaido. Die beiden Arten kommen vielfach in Mischung vor, wobei *Fagus japonica* im Süden Japans und in tieferen Lagen häufiger auftritt, hingegen *Fagus crenata* den Norden und meist höhere Lagen bevorzugt (SCHENK 1939). Das Verbreitungsareal der beiden Arten umfaßt im wesentlichen die Vegetationszonen der Mixed Mesophytic Forests, der Mixed Broad

Leaved Deciduous Forests und der Mixed Northern Hardwood Forests. Aus den Angaben der mittleren Jahrestemperaturen (WANG 1961; OHWI 1965; WOLFE 1979), die für die genannten Vegetationseinheiten charakteristisch sind, läßt sich gut die relative Unabhängigkeit der beiden Buchenarten von vorherrschenden Temperaturen erkennen aber immer unter der Voraussetzung, daß die Niederschlagsmengen insbesondere in den Sommermonaten ausreichend sind.

### 3. Untersuchungen an Blättern rezenter Arten der Gattung *Fagus*

#### 3.1. Das rezente Untersuchungsmaterial

Um der Aufgabenstellung der vorliegenden Arbeit gerecht zu werden, war es vorerst notwendig, geeignetes rezentes Vergleichsmaterial zu beschaffen, um einen Überblick über die Variationsbreite von Blättern rezenter Arten zu erlangen. Erst dadurch ist es möglich, Merkmale wie sie noch an fossilen Blättern aufzufinden sind, besser mit entsprechenden an Blättern rezenter Arten zu vergleichen.

Mitunter finden sich in der Literatur Angaben, denen zufolge die Gattung *Fagus* bis zu 20 Arten umfaßt (CHANG 1966, PRAGLOWSKI 1982) doch scheinen in diesem Fall einige Varietäten Berücksichtigung gefunden zu haben. In der vorliegenden Arbeit werden folgende 11 Arten zu Vergleichsstudien herangezogen, wobei die Stellung von *Fagus mexicana* MARTINEZ als eigene Art noch immer umstritten ist.

1. *Fagus grandifolia* EHRHARD – Östliches Nordamerika
2. *Fagus mexicana* MARTINEZ – Mexico
3. *Fagus sylvatica* L. – West–Mittel–Südeuropa
4. *Fagus orientalis* LIPSKY – Südeuropa–Kleinasien–Kaukasus
5. *Fagus longipetiolata* SEEMEN – West- und Zentralchina
6. *Fagus engleriana* SEEMEN – Zentralchina
7. *Fagus lucida* REHDER & WILSON – Zentralchina
8. *Fagus hayatae* PALIBIN – Taiwan
9. *Fagus multinervis* NAKAI – Südkorea
10. *Fagus crenata* BLUME – Japan
11. *Fagus japonica* MAXIMOWITSCH – Japan

Die Beschaffung von geeignetem Vergleichsmaterial birgt aber immer wieder Probleme. So konnte vor allem bei einigen aus Fernost stammenden Arten lediglich auf Herbarmaterial zurückgegriffen werden. Von Arten wie *F. orientalis*, *F. crenata* und *F. japonica* sowie *F. engleriana* und *F. grandifolia* konnte zusätzlich zum Herbarmaterial auch Frischmaterial aus dem Königlichen Botanischen Garten Kew (London) untersucht werden. Am leichtesten zugänglich war natürlich Rezentmaterial der auch in Österreich weit verbreiteten Art *Fagus sylvatica*. Bei einigen Aufsammlungsexkursionen konnte Material verschiedenster Standorte und Höhenlagen aufgesammelt werden. Es war dadurch auch möglich Sonnen- und Schattenblätter zu trennen und einer gesonderten Untersuchung zuzuführen.

- F. grandifolia*: Material aus Kew Garden London, Herbar Naturhist. Mus. Wien: Acqu. Nr.: 13152, 1897, 9806, 318, 329, 181138, 4386, 1330;  
Herbar Bot. Inst. Univ. Wien: Acqu. Nr.: 2431, 8137, 2297, 2498, 2386, 1725, 209, 1817, 1386, 1725, 1617;
- F. mexicana*: Herbar Arnold Arboretum/Havard Univ.: coll. MARTINEZ 1941;
- F. sylvatica*: Als Vergleichsmaterial wurde Aufsammlungsmaterial aus dem Salzkammergut, dem Wienerwald, der Steiermark und aus Kärnten verwendet. Zusätzlich Herbarmaterial: Herbar Naturhist. Mus. Wien: Acqu. Nr.: 16658, 13098, 2086, 13099, 9683, 304, 17, 653, 13091, 17641, 13096, 13097, 13131, 9681, 9680, 7197, 6168, 308;  
Herbar Bot. Inst. Univ. Wien: Acqu. Nr.: 1883, 2496, 2436, 2108, 771, 2201, 2173, 1878, 2606, 2089, 2715, 1212, 3201, 2994, 2436, 1763, 2973;

- F. orientalis*: Material aus Kew Garden, London;  
Herbar Naturhist. Mus. Wien: Acqu. Nr.: 9683, 6798, 1184, 6789, 2455, 6328;  
Herbar Bot. Inst. Univ. Wien: Acqu. Nr.: 2305, 2142, 1980, 2364, 1943, 2676,  
1789, 2755, 1918, 1369, 2369;
- F. longipetiolata*: Herbar Naturhist. Mus. Wien: Acqu. Nr.: 2781, 134, 10831, 2779, 4013, 59333,  
12471, 12470;  
Herbar Bot. Inst. Univ. Wien: Acqu. Nr.: 2730;
- F. lucida*: Herbar Naturhist. Mus. Wien: Acqu. Nr.: 5932, 5305;
- F. engleriana*: Material aus Kew Garden, London;  
Herbar Naturhist. Mus., Wien: Acqu. Nr.: 269984, 187202 13224, 11492;
- F. multinervis*: Herbar Arnold Arboretum/Harvard Univ.: coll. E. H. WILSON 1917;
- F. hayatae*: Herbar Arnold Arboretum/Harvard Univ.;
- F. japonica*: Material aus Kew Garden, London;  
Herbar Naturhist. Mus., Wien: Acqu. Nr.: 1587, 4969, 5284, 6328, 6383, 2454,  
6963, 1097, 892, 11155, 18298, 21421, 26826;  
Herbar Bot. Inst. Univ. Wien: Acqu. Nr.: 1651, 545;
- F. crenata*: Material aus Kew Garden, London;  
Herbar Naturhist. Mus., Wien: Acqu. Nr.: 5417, 5293, 5280, 5282, 1590, 253,  
1589, 5281, 4958, 4963, 5283;  
Herbar Bot. Inst. Univ. Wien: Acqu. Nr.: 3161;

### 3.2. Arbeitsmethoden

Eine wesentliche Aufgabenstellung der vorliegenden Arbeit gilt, wie schon erwähnt, der möglichst genauen Beobachtung und Beschreibung der Blattarchitektur bei den Arten der Gattung *Fagus* L. Um dies leichter bewerkstelligen zu können, war es notwendig das vorhandene rezente Material zu bleichen beziehungsweise so zu präparieren, daß auch letzte Details des blattarchitektonischen Aufbaues noch zu beobachten sind. Auch eine Färbung der mazerierten Blätter war in diesem Sinne unumgänglich. Dazu war es vorerst notwendig ein günstiges Bleichungsmittel ausfindig zu machen. Aus einer Fülle von in der Literatur angegebenen Bleichungsmittel kristallisierte sich Natriumhypochlorid ( $\text{NaHClO}_2$ ) als das am besten geeignete heraus.

Die Blätter beziehungsweise Blattstücke werden dazu in Petrischalen gelegt und mit Natriumhypochlorid überdeckt. Schon nach kurzer Zeit (3–4 Stunden) tritt eine vollständige Bleichung ein. Die gebleichten Blätter werden danach in mit Wasser gefüllten Petrischalen überführt, um das überschüssige Bleichungsmittel auszuwaschen. Nach diesem Schritt kann mit großer Vorsicht die Epidermis der Blattober- und Unterseite möglichst großflächig abgehoben werden. Auf diese Weise kann das „Nervaturskelett“ des Blattes vollständig isoliert werden. Die Färbung des gewonnenen Nervaturskelettes und der Epidermen erfolgt in den meisten Fällen mit 1 % Safranin-O in 100 % Ethanol. Zuvor ist aber noch eine Entwässerung des vorliegenden Materials notwendig. Die gefärbten Blattskelette werden dann zwischen Diagläser (Format: 5 x 5 cm oder 8 x 12,5 cm) oder auf Objektträger in geeignete Einbettungsmittel wie zum Beispiel Glycerin, Glyceringelatine, Kanadabalsam oder Eukitt aufbewahrt.

An einem sehr geringen Anteil der zur Bearbeitung vorliegenden fossilen Blätter der Gattung *Fagus* finden sich noch kleine Stückchen inkohlter Blattsubstanz. An diesen Resten wurde der Versuch unternommen, eine eventuell noch vorhandene Kutikula zu gewinnen. Dabei wurde folgende Methode angewendet. Die kleinen Stückchen inkohlter Blattsubstanz werden vorsichtig mit Hilfe einer Spatel vom fossilen Blattrest abpräpariert und in Flußsäure (HF) überführt, wo sie etwa 24 Stunden verbleiben. Dieser Vorgang dient dazu, die an den Kohlestückchen anhaftenden mineralischen Partikel aufzulösen. Von der Flußsäure werden die fossilen Blattstückchen in Schulze Gemisch (1 Teil  $\text{KClO}_3$  + 2 Teile  $\text{HNO}_3$ ) oder Natriumhypochlorid überführt, um sie möglichst schonend zu mazerieren. Der überwiegende Teil der vorliegenden fossilen Blätter weist keine noch erhaltene inkohlte Blattsubstanz auf. Diese Blätter wurden sorgfältig gereinigt, um alle noch vorhandenen Blattmerkmale exakt

dokumentieren zu können. Besonderes Augenmerk wurde auf Details der Nervaturausbildung – soweit vorhanden, gelegt. Wie auch bei den rezenten Blättern wurden diese Details mit Hilfe eines Photobinokulars festgehalten.

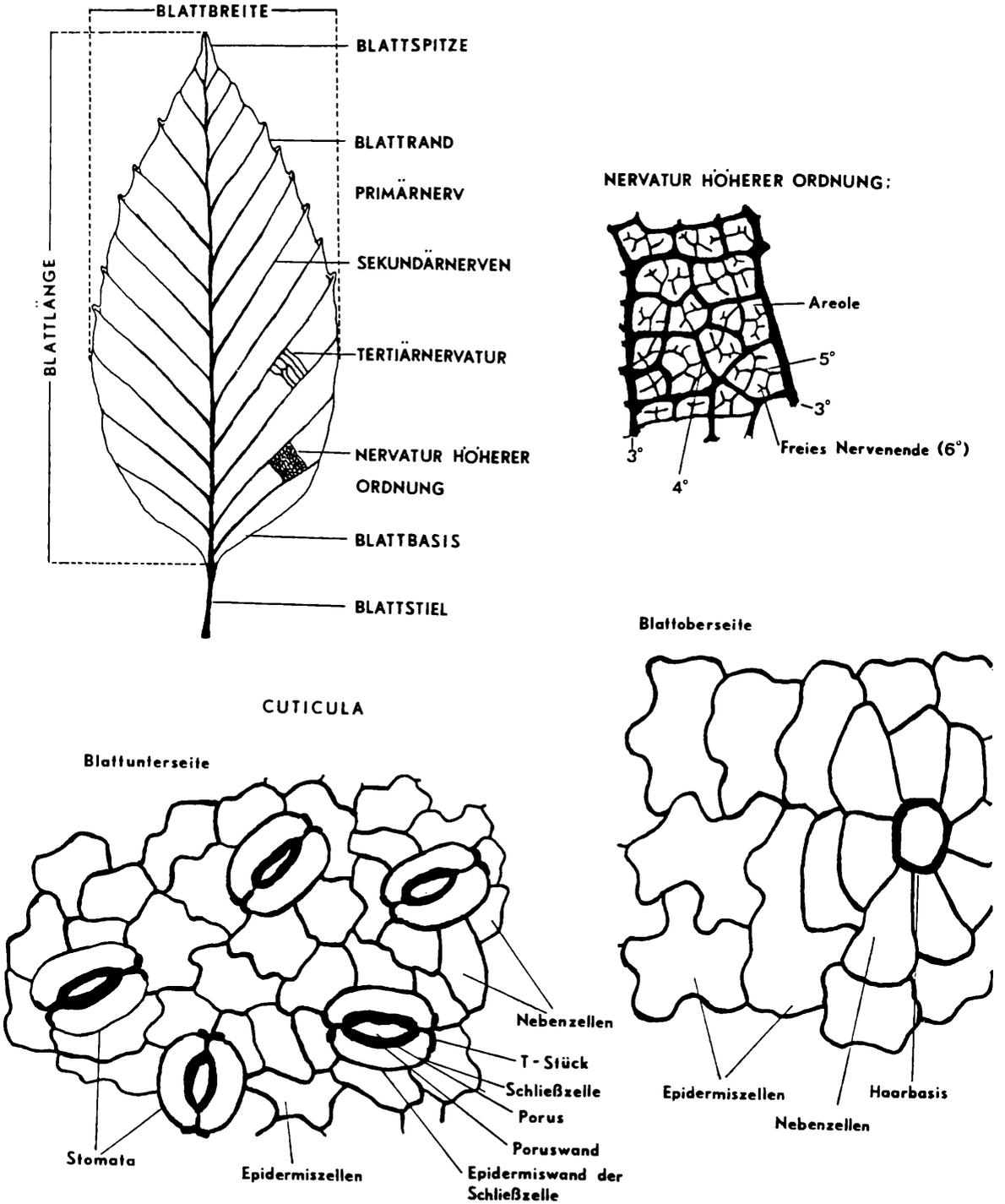


Abb. 2. Illustration der an den Blättern untersuchten Merkmale

### 3.3. Morphologische und blattarchitektonische Merkmale an Blättern rezenter *Fagus*-Arten

Die Beschreibung der Morphologie bzw. blattarchitektonischer Details erfolgt im wesentlichen nach der von HICKEY (1973, 1979) bzw. DILCHER (1974) aufgestellten Nomenklatur. Folgende Merkmale werden behandelt (Abb. 2):

- |  |   |
|--|---|
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Blattgröße           <ul style="list-style-type: none"> <li>Blattlänge</li> <li>Blattbreite</li> <li>Blattindex</li> </ul> </li> <li>2. Blattsymmetrie</li> <li>3. Textur</li> <li>4. Blattstiel</li> <li>5. Blattumrißform</li> <li>6. Blattspitze</li> <li>7. Blattbasis</li> <li>8. Blatttrand</li> </ol> | <ol style="list-style-type: none"> <li>9. Blattnervatur           <ul style="list-style-type: none"> <li>Allg. Charakteristik</li> <li>Primärnerv</li> <li>Sekundärnerven               <ul style="list-style-type: none"> <li>Anzahl</li> <li>Abzweigungswinkel</li> <li>Verlauf</li> </ul> </li> <li>Tertiärnerven               <ul style="list-style-type: none"> <li>Anzahl/ cm</li> <li>Ursprungswinkel</li> <li>Verlauf</li> </ul> </li> <li>Nervatur höherer Ordnung</li> <li>Areolen</li> <li>Freie Nervenenden</li> </ul> </li> <li>10. Cuticula           <ul style="list-style-type: none"> <li>Blattoberseite</li> <li>Blattunterseite</li> <li>Haare</li> </ul> </li> </ol> |
|--|---|

#### 1. Blattgröße (Blattlänge, Blattbreite, Blattindex).

Zur Messung von Blattlänge (BLL) und Blattbreite (BLB) wurden nach Möglichkeit mindestens 100 Blätter verschiedener Fundpunkte herangezogen. Die außerhalb der Klammern angegebenen Werte stellen Durchschnittswerte dar, innerhalb derer Blattlänge und Blattbreite im Normalfall variieren. Die Werte in der Klammer stellen aufgefundene Maximalwerte dar. Der Wert des Blattindex (BLI) ergibt sich aus dem Quotienten der Blattlänge durch die Blattbreite mal Hundert (BLL/BLB x 100).

<i>F. grandifolia</i> :	BLL: 4–15 cm (–20 cm), BLB: 3–9 cm (–11 cm), BLI: 205.
<i>F. mexicana</i> :	BLL: 4–11 cm (–13 cm), BLB: 3–7 cm (–8 cm), BLI: 204.
<i>F. sylvatica</i> :	BLL: 4–10 cm (–15 cm), BLB: 2,5–7 cm (–10 cm), BLI: 150.
<i>F. orientalis</i> :	BLL: 5–15 cm (–20 cm), BLB: 2,5–8 cm (–10 cm), BLI: 203.
<i>F. longipetiolata</i> :	BLL: 8–12 cm (–15 cm), BLB: 4–6 cm (–7 cm), BLI: 220
<i>F. lucida</i> :	BLL: 6–8 cm (–9 cm), BLB: 3–5 cm (–6 cm), BLI: 200
<i>F. engleriana</i> :	BLL: 4–9 cm (–11 cm), BLB: 3–5 cm (–6 cm), BLI: 206
<i>F. multinervis</i> :	BLL: 4–9 cm (–11 cm), BLB: 3,5–6 cm (–7 cm), BLI: 200
<i>F. hayatae</i> :	BLL: 3–6 cm (–7 cm), BLB: 2–4 cm (–5 cm), BLI: 190
<i>F. japonica</i> :	BLL: 6–9 cm (–15 cm), BLB: 3–5 cm (–7 cm), BLI: 204
<i>F. crenata</i>	BLL: 5–10 cm (–13 cm), BLB: 3–6 cm (–8 cm), BLI: 160

2. Blattsymmetrie Bei allen Arten der Gattung *Fagus* zeigen die Blätter eine leichte Asymmetrie. Oft ist diese Asymmetrie deutlicher im Bereich der Blattbasis erkennbar.

3. Textur Die Textur der Blätter ist bei allen Arten schreibpapierartig dünn. Bei Blättern trockener Standorte kann die Textur etwas derber ausgebildet sein.

4. Blattstiel Die Länge des Blattstieles kann bei allen Arten sehr stark variieren. Selbst bei der Art *Fagus longipetiolata*, für deren Namensgebung die Länge des Blattstieles ausschlaggebend war, ist diese wie schon DIELS (1901) bemerkt, nicht konstant.

5. Blattumrißform *F. grandifolia* (Abb. 3, Fig. 1–5; Taf. 1, Fig. 1–3): häufig elliptisch–leicht ovat, der größte Durchmesser befindet sich meist knapp unterhalb der Blattmitte.

*F. mexicana* (Abb. 3, Fig. 6–9; Taf. 1, Fig. 4): meist elliptisch – leicht ovat; der größte Durchmes-

ser befindet sich knapp unterhalb der Blattmitte.

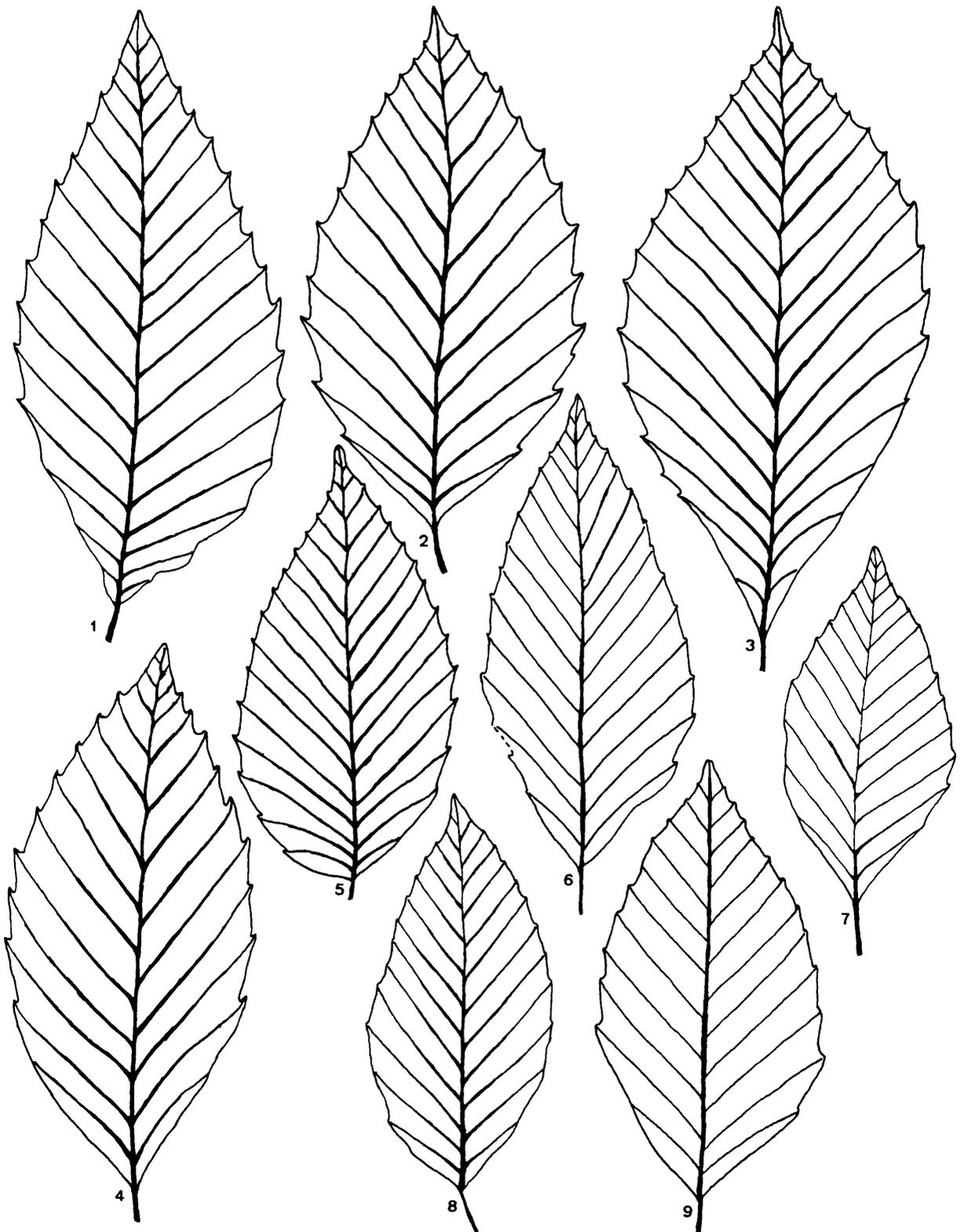


Abb. 3. Variationsbreite der Blätter. Fig. 1–5: *Fagus grandifolia* EHRH., Fig. 6–9: *Fagus mexicana* MART.

*F. sylvatica* (Abb. 4, Fig. 1–4; Taf. 1, Fig. 5): häufig breit elliptisch; der größte Durchmesser befindet sich in der Mitte des Blattes. Nicht selten treten auch Blätter mit leicht ovater Umrißform auf, dagegen sind Blätter mit deutlich obovater Form sehr selten.

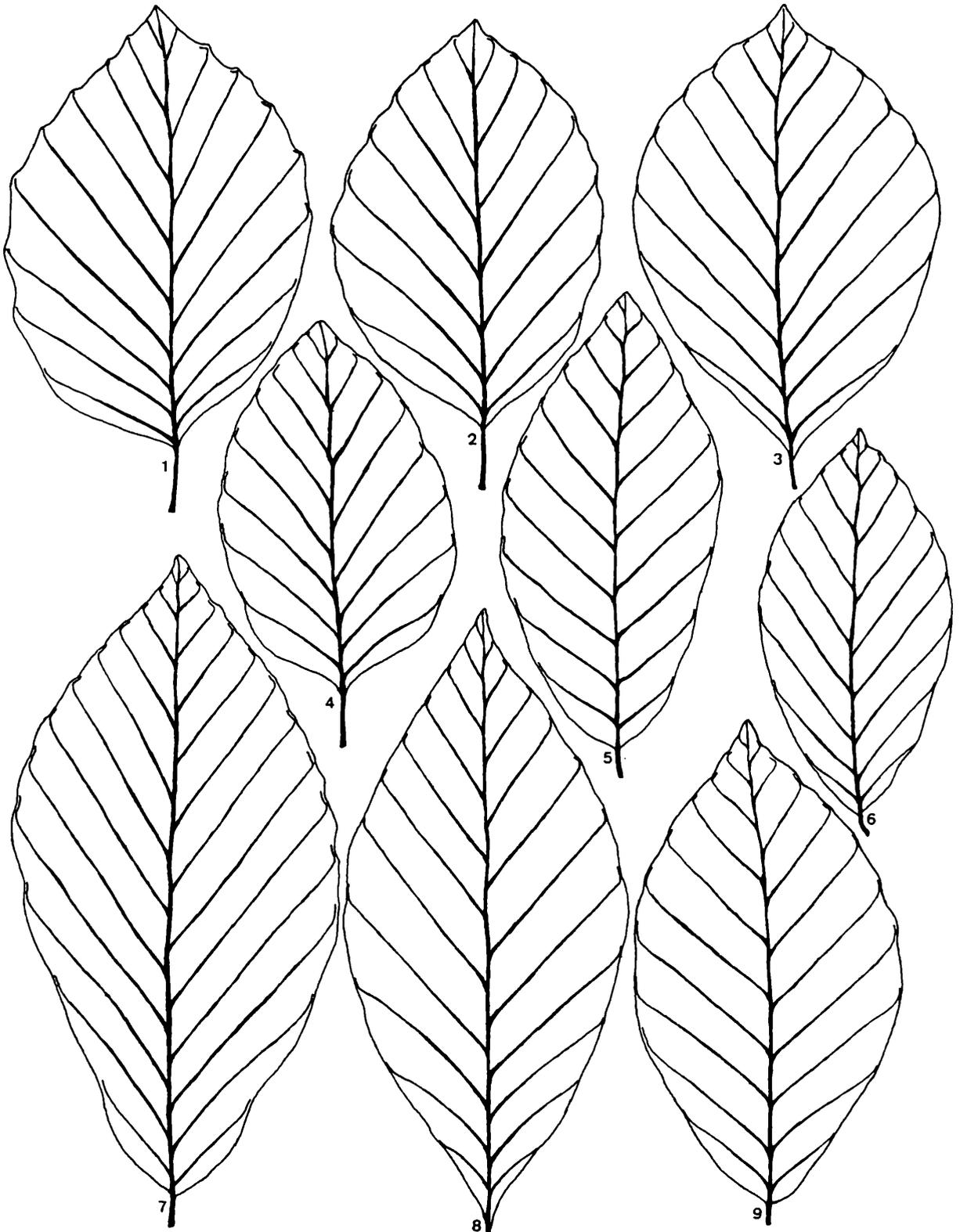


Abb. 4. Variationsbreite der Blätter. Fig. 1–4: *Fagus sylvatica* L., Fig. 5–9: *Fagus orientalis* LIPSKY.

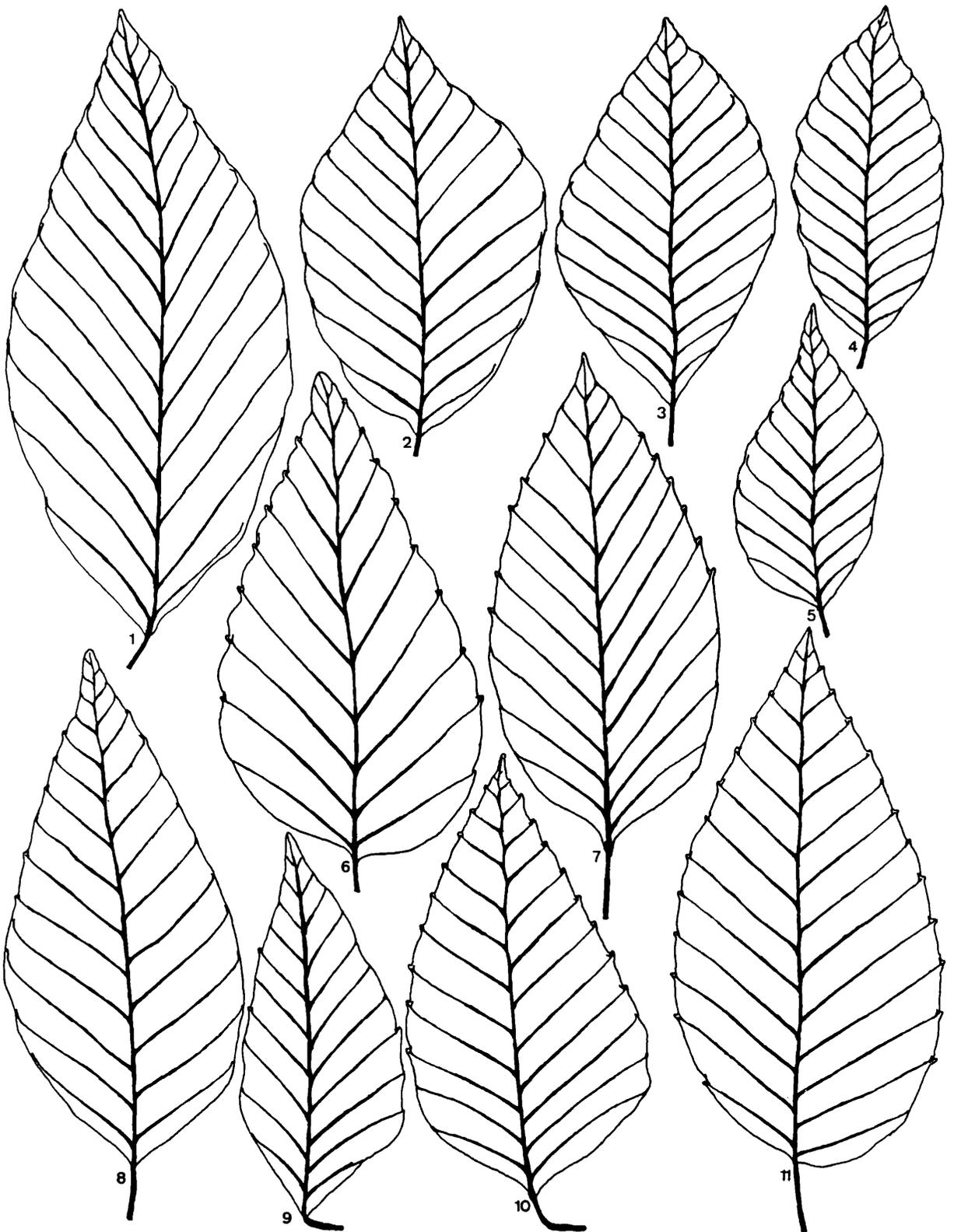


Abb. 5. Variationsbreite der Blätter. Fig. 1–5: *Fagus engleriana* SEEM., Fig. 6–11: *Fagus longipetiolata* SEEM.

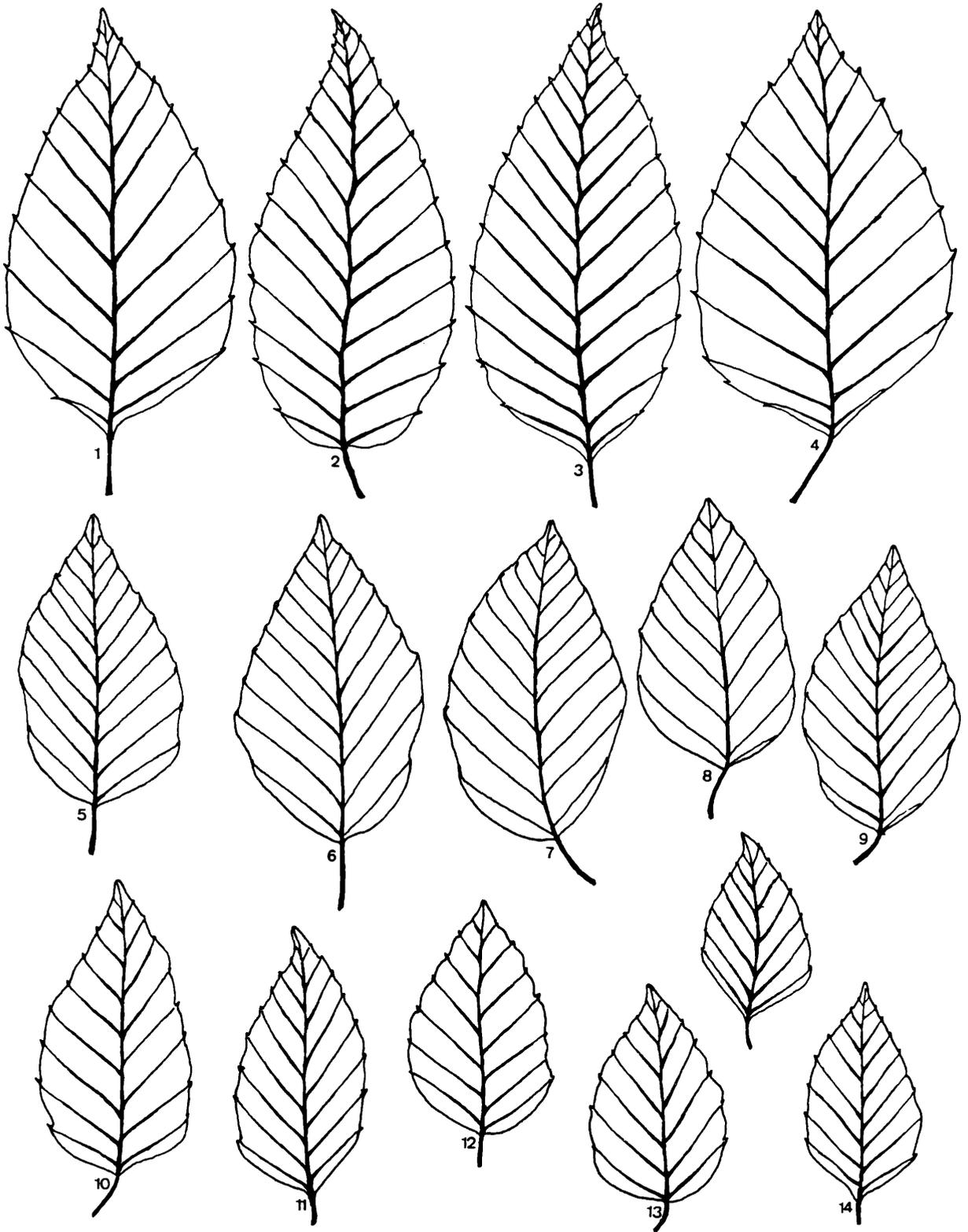


Abb. 6. Variationsbreite der Blätter. Fig. 1–4: *Fagus lucida* REHD. & WILS., Fig. 5–9: *Fagus multinervis* NAK., Fig. 10–15: *Fagus hayatae* PALIB.

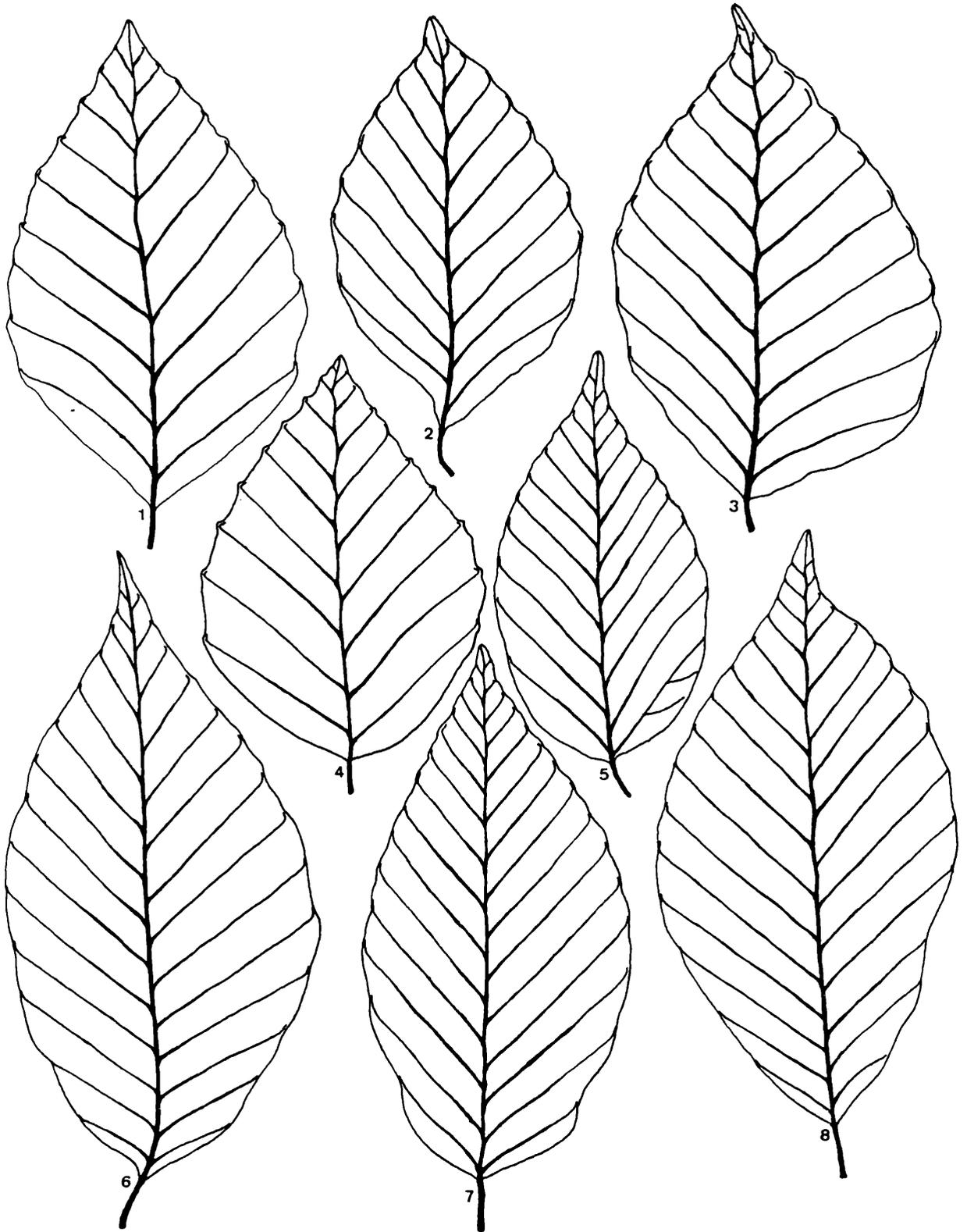


Abb. 7. Variationsbreite der Blätter. Fig. 1–4: *Fagus crenata* BL., Fig. 5–8: *Fagus japonica* MAXIM.

*F. orientalis* (Abb. 4, Fig. 5–9; Taf. 1, Fig. 6): häufig obovat; die größte Breite des Blattes befindet sich über der Blattmitte. Es finden sich aber auch nicht selten Blätter mit länglich elliptischer Form.

*F. longipetiolata* (Abb. 5, Fig. 1–5; Taf. 2, Fig. 2–5): meist ovat oder oblong ovat; die größte Breite der Blätter liegt fast immer deutlich unterhalb der Blattmitte.

*F. lucida* (Abb. 6, Fig. 1–4; Taf. 1, Fig. 10–11): häufig ovat, seltener elliptisch; der größte Durchmesser findet sich meist unterhalb der Blattmitte.

*F. engleriana* (Abb. 5, Fig. 1–5; Taf. 2, Fig. 1): die Umrißform der Blätter dieser Art kann sehr stark variieren. So können obovate, oblong-ovate, ovate und elliptische Umrißformen beobachtet werden. Die größte Breite der Blätter liegt meist knapp oberhalb der Blattmitte.

*F. multinervis* (Abb. 6, Fig. 5–9; Taf. 2, Fig. 8–9): häufig ovat oder elliptisch; der größte Durchmesser findet sich meist knapp unterhalb der Blattmitte.

*F. hayatae* (Abb. 6, Fig. 10–15; Taf. 1, Fig. 7–9): meist ovat; der größte Durchmesser findet sich häufig unterhalb der Blattmitte.

*F. japonica* (Abb. 7, Fig. 5–8; Taf. 6–7); meist ovat oder elliptisch; der größte Durchmesser liegt in den häufigsten Fällen unterhalb der Blattmitte.

*F. crenata* (Abb. 7, Fig. 1–4; Taf. 2, Fig. 10–11): häufig ovat oder elliptisch; die größte Breite der Blätter liegt meist unterhalb der Blattmitte.

Was die Umrißform der Blätter betrifft, so ist die deutlich ovate Blattform vor allem für *F. longipetiolata*, *F. lucida* und *F. hayatae* kennzeichnend und hebt damit diese drei Arten auch deutlich von anderen *Fagus*-Arten ab. Bei *F. japonica*, und *F. crenata* ist die ovate Umrißform meist nicht so markant ausgebildet. Im Gegensatz dazu findet sich bei *F. orientalis* häufig die obovate Umrißform. Wenn dies der Fall ist, läßt sich diese Art deutlich von *F. sylvatica* unterscheiden, ansonsten ist dies oft schwierig. Die Blattformen von *F. crenata* und *F. sylvatica* sind häufig sehr ähnlich ausgebildet und wie die Blattformen von *F. grandifolia* und *F. mexicana* oft nur sehr schwer voneinander zu unterscheiden.

#### 6. Blattspitze (Ausbildung)

*F. grandifolia*: acut, selten leicht acuminat; *F. mexicana*: acut; *F. sylvatica*: häufig acut, nicht selten obtus; *F. orientalis*: acut, leicht acuminat; *F. longipetiolata*: acut, schwach acuminat; *F. lucida*: acut; *F. engleriana*: acut, leicht acuminat; *F. multinervis*: acut; *F. hayatae*: acut; *F. japonica*: acut; *F. crenata*: acut, leicht acuminat.

#### 7. Blattbasis (Ausbildung)

*F. grandifolia*: acut, cuneat, gerundet, herzförmig; *F. mexicana*: acut, cuneat, selten gerundet oder herzförmig; *F. sylvatica*: acut, obtus, gerundet; *F. orientalis*: acut, cuneat; *F. longipetiolata*: acut-cuneat, gerundet, selten herzförmig; *F. lucida*: gerundet, obtus-cuneat; *F. engleriana*: obtus-cuneat, gerundet, herzförmig; *F. multinervis*: gerundet, herzförmig; *F. hayatae*: obtus, obtus-cuneat, gerundet; *F. japonica*: gerundet, herzförmig, selten obtus-cuneat; *F. crenata*: obtus-cuneat, acut-cuneat, gerundet.

#### 8. Blattrand (Ausbildung)

*F. grandifolia*: Der Blattrand ist durch deutlich ausgebildete Blättzähne gekennzeichnet (Taf. 3, Fig. 7–8). Auch in Basisnähe finden sich häufig gut ausgebildete Blättzähne. Die Blättzähne zeigen eine meist konkav, seltener gerade ausgebildete Apikalseite. Die Basalseite kann ebenfalls einen konkaven Verlauf zeigen, doch treten nicht selten Blättzähne mit konvexer oder gerader Basalseite auf. Der Winkel zwischen der Apikalseite der Blättzähne und dem fortlaufenden Blattrand liegt meist zwischen 70° und 90°. In den häufigsten Fällen ist der Blattrand zwischen den Blättzähnen deutlich eingebuchtet, sehr selten vorgewölbt.

*F. mexicana*: Der Blattrand ist gezähnt. Die Zähne sind aber selten sehr markant und kräftig ausgebildet. In Blattbasinähe verschwinden sie fast vollständig.

*F. sylvatica*: Eine große Variabilität kennzeichnet die Ausbildung des Blattrandes bei dieser Art. Neben fast ganzrandigen bis leicht gewellten Formen die am häufigsten auftreten, kommen auch wie-

der solche mit deutlich gekerbtem (crenat) oder leicht gezähnten Blatträndern vor. Die Blatzzähne oder blattzahnähnlichen Ausbuchtungen setzen in der Regel sehr breit an. Die Apikalseite der Blatzzähne ist oft konkav nicht selten aber gerade ausgebildet. Die Basalseite ist meist durch einen konvexen Verlauf gekennzeichnet. Die Größe des Winkels zwischen der Apikalseite der Blatzzähne und dem fortlaufenden Blattrand liegt meist zwischen  $100^\circ$  und  $130^\circ$ . Zwischen den Blatzzähnen ist der Blattrand häufig deutlich eingebuchtet.

*F. orientalis*: Der Blattrand ist in den häufigsten Fällen ganzrandig bis leicht gewellt ausgebildet. Blatzzähne treten selten auf und sind dann nur sehr schwach ausgebildet.

*F. longipetiolata*: Der Blattrand ist gezähnt (Taf. 3, Fig. 1–4). Die meist kleinen, in den Kerbentälern des häufig zusätzlich deutlich gekerbten oder gewellten (S-förmig verlaufend) Blattrandes entspringenden Blatzzähne können des öfteren nur sehr schwach angedeutet sein oder ganz verschwinden. Nicht selten treten Blätter auf, bei welchen der Blattrand nur im oberen, der Blattspitze zugewandten Teil bezahnt ist. Auch die Ausbuchtungen des Blattrandes zwischen den Blatzzähnen können gänzlich verschwinden. Die Apikalseite der Blatzzähne ist meist konkav seltener gerade ausgebildet, dagegen verläuft die Basalseite der Blatzzähne fast immer konvex. Die Größe des Winkels zwischen der Apikalseite der Blatzzähne und dem fortlaufenden Blattrand liegt meist zwischen  $35^\circ$  und  $55^\circ$ .

*F. lucida*: Der Blattrand ist bei dieser Art ähnlich wie bei *F. longipetiolata* gekerbt–gezähnt. In den Kerbentälern entspringen kleine scharfe spitze Zähne. Diese können auch sehr stark reduziert sein. In Basisnähe treten häufig Zwischenzähne auf. Die Apikalseite der Blatzzähne verläuft meist gerade oder leicht konkav, die Basalseite wiederum konkav oder konvex. Die Größe der Winkel zwischen der apikalen Seite der Blatzzähne und dem fortlaufenden Blattrand liegt zwischen  $65^\circ$  und  $85^\circ$  (Taf. 3, Fig. 6).

*F. engleriana*: Der Blattrand ist meist wellig oder gekerbt (crenat) ausgebildet.

*F. multinervis*: Auch der Blattrand dieser Art liegt meist wellig oder gekerbt vor.

*F. hayatae*: Die Ausbildung des Blattrandes bei dieser Art ist nahezu identisch mit der, wie sie bei *F. lucida* vorliegt. Kleine scharfe, spitze Blatzzähne entspringen in den Kerbentälern. Auch bei dieser Art treten häufig in Basisnähe Zwischenzähne auf.

*F. japonica*: Die Ausbildung des Blattrandes bei dieser Art variiert meist zwischen wellig oder deutlich gekerbt. Es finden sich aber auch immer wieder Blätter, die fast ganzrandig sind.

*F. crenata*: Bei dieser Art kann die Ausbildung des Blattrandes sehr stark variieren. Am häufigsten treten Blätter mit mehr oder weniger deutlich gekerbtem Blattrand auf. Nicht selten finden sich aber Blätter mit stumpfen Zähnen, ähnlich denen bei *F. sylvatica* (Taf. 3, Fig. 5).

Auch die Ausbildung des Blattrandes ist bei den drei Arten *F. longipetiolata*, *F. lucida* und *F. hayatae* sehr ähnlich. Sie lassen sich dadurch von allen anderen Arten gut abtrennen. Die Unterscheidung von Blättern der Arten *F. longipetiolata* und *F. grandifolia* anhand der Blattrandausbildung, ist im Normalfall sehr gut möglich. Nur selten treten bei *F. longipetiolata* Blätter auf, die eine sehr ähnliche Blattrandausbildung zeigen, wie sie bei *F. grandifolia* anzutreffen ist. Die Blatzzähne bei *F. mexicana* sind zwar nicht so markant, aber doch sehr ähnlich wie bei *F. grandifolia* ausgebildet. Blatzzähne, wie sie bei *F. sylvatica* auftreten, finden sich in sehr ähnlicher Form bei *F. orientalis* und *F. crenata*.

## 9. Blattneratur

1. Allgemeine Charakteristik: Bei den Arten der Gattung *Fagus* treten sowohl der craspedodrome als auch der eucamptodrome Nervaturtyp auf. Finden sich beide Nervaturtypen bei einer Art so steht bei der Beschreibung der seltener anzutreffende Nervaturtyp in Klammer.

*F. grandifolia*: craspedodrom, *F. mexicana*: craspedodrom, *F. sylvatica*: eucamptodrom (craspedodrom), *F. orientalis*: eucamptodrom (craspedodrom), *F. longipetiolata*: craspedodrom, *F. lucida*: craspedodrom, *F. engleriana*: eucamptodrom, *F. multinervis*: eucamptodrom, *F. hayate*: craspedodrom, *F. japonica*: eucamptodrom, *F. crenata*: eucamptodrom (craspedodrom).

2. Primärnerv

Der Primärnerv zeichnet sich bei allen *Fagus*-Arten durch eine mittlere Dicke aus. Charakteri-

stisch für die Gattung ist der Zick-Zackkurs des Primärnervs der vielfach vor allem in der oberen Blatthälfte bei allen Arten zu beobachten ist. Dieser charakteristische Verlauf kann allerdings oft nur sehr schwach ausgebildet sein oder gänzlich verschwinden.

### 3. Sekundärnerven

a. Anzahl der beiderseits am Primärnerv entspringenden Sekundärnerven:

<i>F. grandifolia</i> :	12–15	<i>F. mexicana</i> :	11–14
<i>F. sylvatica</i> :	6–10	<i>F. orientalis</i> :	8–12
<i>F. longipetiolata</i> :	9–12	<i>F. lucida</i> :	8–12
<i>F. engleriana</i> :	10–14	<i>F. multinervis</i> :	10–14
<i>F. hayatae</i> :	7–11	<i>F. japonica</i> :	9–14
<i>F. crenata</i> :	7–10		

Die Anzahl der durchschnittlich an einer Seite des Primärnervs entspringenden Sekundärnerven ist bei *F. grandifolia* und *F. mexicana* am höchsten. *F. engleriana*, *F. multinervis* und *F. japonica* weisen ebenfalls eine hohe Sekundärnervenzahl auf. Bei *F. longipetiolata* liegt die durchschnittlich Anzahl der Sekundärnerven nur unwesentlich höher als dies bei *F. orientalis*, *F. crenata* und *F. sylvatica* der Fall ist, die die niedrigste Sekundärnervenzahl aufweisen.

b. Abzweigungswinkel der Sekundärnerven am Primärnerv:

	Blattbasis:	Blattspitze:
<i>F. grandifolia</i> :	55°	35°
<i>F. mexicana</i> :	50°	30°
<i>F. sylvatica</i> :	60°	30°
<i>F. orientalis</i> :	60°	40°
<i>F. longipetiolata</i> :	55°	40°
<i>F. lucida</i> :	60°	35°
<i>F. engleriana</i> :	55°	40°
<i>F. multinervis</i> :	50°	35°
<i>F. hayatae</i> :	45°	30°
<i>F. japonica</i> :	60°	35°
<i>F. crenata</i> :	65°	40°

c. Verlauf der Sekundärnerven

Für alle *Fagus*-Arten ist der gerade, von geringfügigen Krümmungen abgesehen, Verlauf der Sekundärnerven, kennzeichnend. Lediglich bei den basisnahen Sekundärnerven ist häufig ein etwas stärkerer bogiger Verlauf zu beobachten. Bei den Arten *F. grandifolia*, *F. mexicana*, *F. longipetiolata*, *F. lucida*, *F. hayatae* verlaufen die Sekundärnerven ausgehend vom Ursprungspunkt am Primärnerv schräg nach oben, wo sie gegen den Blattrand hin dünner werden häufig mit einer kleinen Krümmung nach oben in die Blatzzähne eintreten und dort enden. Bei *F. longipetiolata* kann häufig beobachtet werden, daß bei nur schwacher Ausbildung der Blatzzähne die Sekundärnerven nur einen Teilast in die Blatzzähne senden und ansonsten, einen Bogen beschreibend, immer stärker aufästelnd, in Richtung des nächstfolgenden Sekundärnervs ziehen. Bei basisnahen Sekundärnerven der Arten *F. longipetiolata*, *F. lucida* und *F. hayatae* zweigen bisweilen Sekundärnervenäste ab, die ebenfalls in kleinen Blatzzähnen enden können.

Bei den Blättern von *F. sylvatica*, *F. orientalis*, *F. crenata*, *F. engleriana*, *F. multinervis* und *F. japonica* verlaufen die Sekundärnerven im Normalfall gerade bis knapp an den Blattrand, wo sie einen Bogen beschreibend, parallel zu diesem sich immer mehr verästelnd, den nächstfolgenden Sekundärnerv erreichen. Bei Blättern von *F. sylvatica*, *F. orientalis*, und *F. crenata* mit gut ausgeprägten Blatzzähnen enden die Sekundärnerven in diesen.

### 4. Tertiärnervatur

Die Tertiärnerven verbinden die parallel zueinander verlaufenden Sekundärnerven.

a. Anzahl der pro cm entspringenden Tertiärnerven:

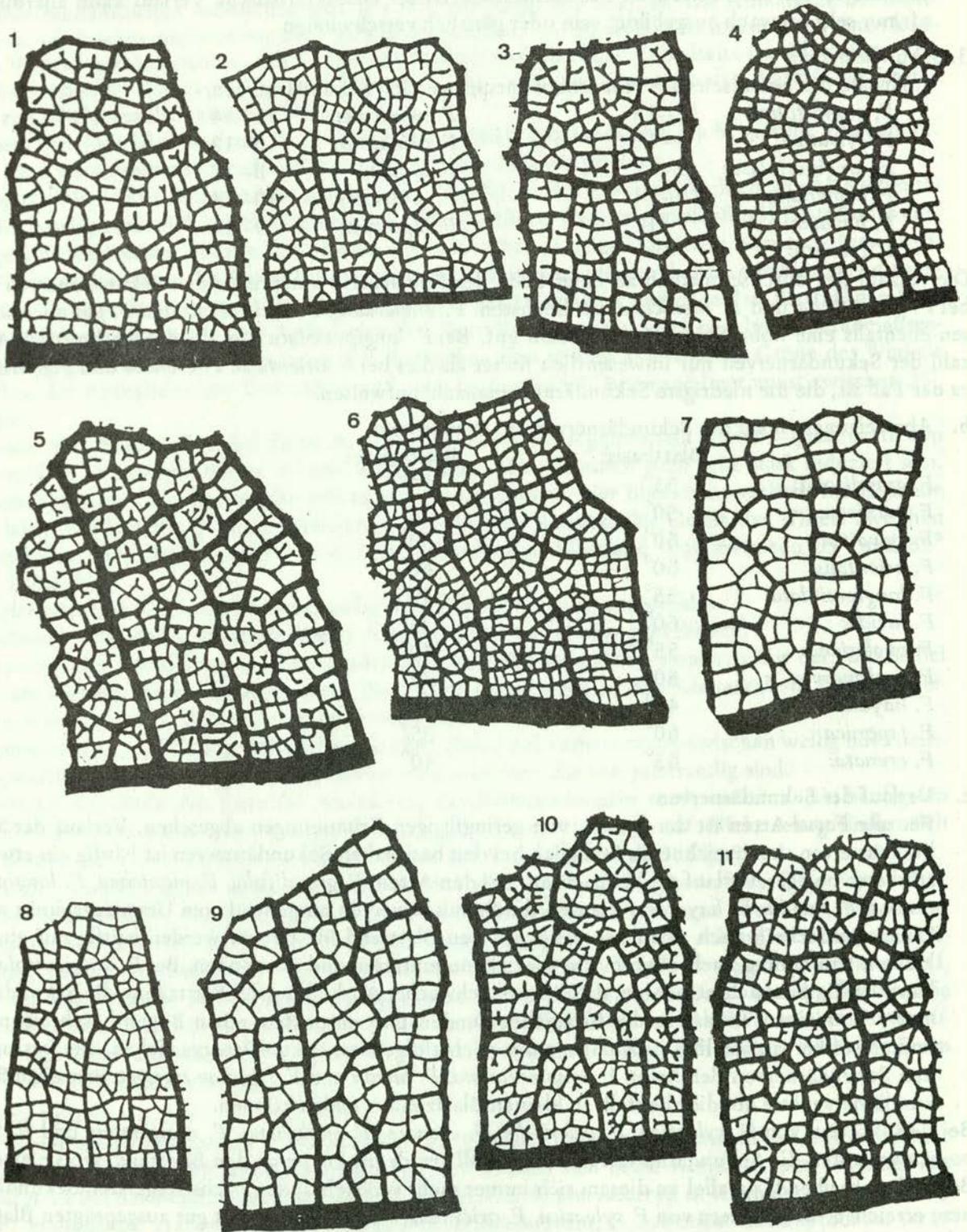


Abb. 8. Ausbildung und Verlauf der Nervatur höherer Ordnung. Fig. 1: *Fagus grandifolia*, Fig. 2: *Fagus mexicana*, Fig. 3: *Fagus sylvatica*, Fig. 4: *Fagus hayatae*, Fig. 5: *Fagus orientalis*, Fig. 6: *Fagus longipetiolata*, Fig. 7: *Fagus engleriana*, Fig. 8: *Fagus multinervis*, Fig. 9: *Fagus japonica*, Fig. 10: *Fagus crenata*, Fig. 11: *Fagus lucida*.

<i>F. grandifolia</i> :	6–8/cm	<i>F. mexicana</i> :	6–8/cm
<i>F. sylvatica</i> :	5–8/cm	<i>F. orientalis</i> :	5–7/cm
<i>F. longipetiolata</i> :	–8/cm	<i>F. lucida</i> :	5–7/cm
<i>F. engleriana</i> :	10–13/cm	<i>F. multinervis</i> :	9–12 cm
<i>F. hayatae</i> :	5–7/cm	<i>F. japonica</i> :	10–13/cm
<i>F. crenata</i> :	5–8/cm		

Die durchschnittliche Anzahl von 10–13/cm entspringender Tertiärnerven unterscheidet *F. engleriana* und *F. japonica* und nicht, wie anscheinend irrtümlich von CHELEBAEVA (1980) angenommen, *F. crenata* von allen anderen Arten, ausgenommen *F. multinervis*. Diese Art hebt sich mit 9–12 Tertiärnerven/cm ebenfalls deutlich von den anderen Arten ab.

#### b. Ursprungswinkel

In der Regel entspringen bei allen Arten die Tertiärnerven sowohl an der Oberseite als auch an der Unterseite der Sekundärnerven mit Winkeln, die zwischen 80° und 100° liegen.

Mit dem Primärnerv schließen die Tertiärnerven einen obtusen Winkel (> 90°) ein, wobei dieser von der Blattbasis zur Blattspitze hin kleiner wird.

#### c. Verlauf der Tertiärnerven

Die Tertiärnerven verlaufen bei allen Arten gerade oder sind leicht konvex (von der Blattmitte weg) gebogen. Bisweilen kann auch ein S-förmiger Verlauf der Tertiärnerven beobachtet werden. Charakteristisch ist auch, daß sich nebeneinander verlaufende Tertiärnerven häufig miteinander verbinden. Es entstehen auf diese Weise vielfach Maschen, die vor allem in der Mitte der Intercoalfelder lokalisiert sind.

#### 5. Nervatur höherer Ordnung (Abb. 8, Fig. 1–11; Taf. 4, Fig. 1–6; Taf. 5, Fig. 1–6).

Bei allen Arten der Gattung *Fagus* teilen Nerven 4. und 5. Ordnung die Flächen zwischen den Tertiärnerven in Parenchyminseln, die sogenannten Areolen. Diese können mehr oder weniger rechteckig bis viereckig ausgebildet sein. Gegen den Blattrand hin schließt die Nervatur mit vollständig ausgebildeten Bögen ab, welche Nerven 4. und 5. Ordnung entsprechen.

#### 6. Areolen

In die, wie schon erwähnt, Nerven 4. und 5. Ordnung gebildeten Areolen (auch Nerven 1.–3. Ordnung können an der Bildung beteiligt sein), mündet häufig ein freies Nervenende (Veinlet), welches der Nervatur 6. Ordnung entspricht. Der Verlauf dieser Nervenenden ist meist gerade oder leicht gebogen. Die Nervenenden können nicht aufgespalten, aber auch einfach oder zweifach gegabelt sein. Das Erscheinungsbild der Areolen ist bei den verschiedenen Arten sehr charakteristisch.

Bei Schattenblättern sind die Areolen vergrößert, wie überhaupt die Nervatur gedehnt erscheint. **G r ö ß e** Bei den Größenangaben handelt es sich um Durchschnittswerte, Werte die in Klammern angegeben werden, sind solche die bei Schattenblättern gemessen wurden.

	Areolenlänge = ARL	Areolenbreite = ARB
<i>F. grandifolia</i> :	ARL: 180–210 $\mu$	(ARL: 230–260 $\mu$ )
	ARB: 150–170 $\mu$	(ARB: 190–210 $\mu$ )
<i>F. mexicana</i> :	ARL: 130–150 $\mu$	
	ARB: 100–120 $\mu$	
<i>F. sylvatica</i> :	ARL: 160–190 $\mu$	(ARL: 220–250 $\mu$ )
	ARB: 120–150 $\mu$	(ARB: 180–210 $\mu$ )
<i>F. orientalis</i> :	ARL: 190–200 $\mu$	(ARL: 240–260 $\mu$ )
	ARB: 140–160 $\mu$	(ARB: 180–210 $\mu$ )
<i>F. longipetiolata</i> :	ARL: 100–120 $\mu$	
	ARB: 80–100 $\mu$	
<i>F. lucida</i> :	ARL: 120–140 $\mu$	
	ARB: 100–120 $\mu$	

<i>F. engleriana:</i>	ARL: 180–210 $\mu$	
	ARB: 130–160 $\mu$	
<i>F. multinervis:</i>	ARL: 160–190 $\mu$	
	ARB: 120–140 $\mu$	
<i>F. hayatae:</i>	ARL: 110–130 $\mu$	
	ARB: 90–110 $\mu$	
<i>F. japonica:</i>	ARL: 170–190 $\mu$	
	ARB: 120–150 $\mu$	
<i>F. crenata:</i>	ARL: 130–150 $\mu$	(ARL: 230–250 $\mu$ )
	ARB: 100–120 $\mu$	(ARB: 170–190 $\mu$ )

#### 7. Nervenenden (Ausbildung)

*F. grandifolia:* Die Nervenenden verlaufen ohne Gabelung oder einfach gegabelt in die Areolen. Bei *Fagus grandifolia* ist eine Tendenz zur Verlängerung der Nervenenden zu beobachten.

*F. mexicana:* Die Nervenenden verlaufen ohne Gabelung oder einfach gegabelt in die Areolen. Die Nervenenden sind meist sehr kurz ausgebildet.

*F. sylvatica:* In den häufigsten Fällen verlaufen einfache nicht gegabelte Nervenenden in die Areolen. Vielfach sind überhaupt keine Nervenenden vorhanden. Gegabelte Nervenenden sind selten.

*F. orientalis:* Die Mehrzahl der in die Areolen eintretenden Nervenenden ist einfach gegabelt.

*F. longipetiolata:* Die in die Areolen eintretenden Nervenenden sind einfach ausgebildet. In viele Areolen verläuft überhaupt kein freies Nervenende.

*F. lucida:* Auch diese Art ist durch einfache nicht gegabelte Nervenenden gekennzeichnet. Gegabelte Nervenenden kommen selten vor und die Gabeläste sind dann sehr kurz.

*F. engleriana:* Äußerst selten sind bei dieser Art freie Nervenenden zu beobachten.

*F. multinervis:* Die bei dieser Art etwas häufiger vorkommenden freien Nervenenden verlaufen meist einfach nicht gegabelt in die Areolen.

*F. hayatae:* In den häufigsten Fällen verlaufen die sehr selten auftretenden freien Nervenenden einfach nicht gegabelt in die Areolen. Das Erscheinungsbild der Areolen und der in sie verlaufenden Nervenenden ist sehr ähnlich dem bei *F. longipetiolata*.

*F. japonica:* Auch bei dieser Art sind praktisch keine freien Nervenenden vorhanden.

*F. crenata:* Die freien Nervenenden sind in den allermeisten Fällen einfach gegabelt. Die Gabeläste können sehr lang ausgebildet sein.

#### 10. Cuticula

Ergänzend zur Beschreibung der Nervationsverhältnisse bei den rezenten Arten der Gattung *Fagus* soll auch die Ausbildung der Epidermis dargestellt werden. Schon BANDULSKA (1924) untersuchte die Cuticula einiger rezenter Arten dieser Gattung. Eine weitere kurze Darstellung geben SMILEY und HUGGINS (1981). Für die neuerliche Untersuchung wurden als Material etwa 1 cm große Blattstückchen an drei bestimmten Punkten der Blattlamina entnommen, und zwar in Blattbasinähne nahe dem Primärnerv, in der Blattmitte zwischen Primärnerv und Blattrand und an der Blattspitze am Blattrand. Die chemische Behandlung zur Gewinnung möglichst reiner, gut gebleichter Cuticeln wurde schon im Kapitel Arbeitsmethoden behandelt.

Was die Auswertung der Cuticula durch Messungen betrifft, muß erwähnt werden, daß auf die Darstellung des Stomataindex ( $\frac{S}{E+S} \times 100$ ), welcher die Zahl der Stomata (S) pro Flächeneinheit zur Gesamtzahl der Stomata und der „gewöhnlichen Epidermiszellen (E) pro Flächeneinheit in Beziehung setzt, zur Gänze verzichtet wurde. Schon innerhalb einer Art erbrachte der Stomataindex höchst unterschiedliche Werte, die eine Anführung dieser nicht sinnvoll erscheinen lassen. In diesem Zusammenhang muß auf die Arbeit von SALISBURY (1927) verwiesen werden, in welcher dieser auf die Beziehungen die zwischen Stomatadichte und Blattgröße bestehen, hinweist. Außerdem spielt in bezug auf die Stomatadichte, die Insertion des Blattes, seine Position zu Licht und Schatten, Luft

und Bodenfeuchtigkeit eine große Rolle. So beschränken sich die angegebenen Meßdaten lediglich auf die durchschnittlichen Werte der Stomatagröße (Länge, Breite) und die Größe der Epidermiszellen. Die Messungen erfolgen auf der gleichen Basis, wie sie von HILL (1980) vorgeschlagen wurden. Bei der Beschreibung der die Epidermis aufbauenden Zelltypen wurde auf die Terminologie, wie sie STACE (1965), FERGUSON (1970) und DILCHER (1974) anwenden, zurückgegriffen.

### *Fagus grandifolia*

Blattoberseite (Taf. 6, Fig. 2): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattoberseite weisen in den häufigsten Fällen stark undulierte Zellwände auf, doch es können diese auch bisweilen gerade ausgebildet sein. Länge: 40  $\mu$ /Breite: 30  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 6, Fig. 1): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattunterseite weisen in den allermeisten Fällen undulierte Zellwände auf. Der Grad der Undulierung kann aber bei dieser Art stark variieren.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und werden je von 5–7 nicht weiter differenzierten Nebenzellen umgeben. Länge: 23  $\mu$ /Breite: 22  $\mu$ .

Die Stomata sind in vielen Fällen isodiametrisch ausgebildet und des öfteren breiter als lang. Die Verbindungsstellen der Schließzellen und die polnahe Außenseite der Schließzellen sind meist stark verdickt, sodaß man von einem gut ausgebildeten „T-Stück“ sprechen kann. Der Wall um den Porus ist verdickt. Die Außenwände der Schließzellen gegen die Epidermiszellen erscheinen hingegen nicht verdickt.

Haare: Die Haare bzw. Haarbasen sind hauptsächlich auf den Blattnerven und an den Blatträndern lokalisiert. Meist sind sie von 5–8 Basiszellen umgeben, die aber nicht speziell differenziert sind. Die Haarbasen sind etwas verdickt.

### *Fagus mexicana*

Blattoberseite (Taf. 6, Fig. 4): Epidermiszellen: Die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattoberseite sind stark unduliert. Länge: 30  $\mu$ /Breite: 26  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 6, Fig. 3): Epidermiszellen: Auch die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattunterseite verlaufen gewellt, doch kann der Grad der Undulierung stark variieren.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und werden je von 5–6 nicht weiter differenzierten Nebenzellen umgeben. Länge: 19  $\mu$ /Breite: 18  $\mu$ .

Auch bei *F. mexicana* sind die Stomata häufig isodiametrisch ausgebildet und vielfach breiter als lang. Die Verbindungsstellen der Schließzellen und die polnahen Außenseiten der Stomata sind stärker kutinisiert. Es tritt aber kein markant ausgebildetes „T-Stück“ auf. Die Außenwände der Schließzellen gegen die Epidermiszellen hin, sind nicht verdickt. Im allgemeinen Erscheinungsbild zeigen die Stomata von *F. mexicana* große Ähnlichkeiten mit den Stomata von *F. grandifolia*.

Haare: Die Haare bzw. Haarbasen finden sich im allgemeinen an den Blattnerven und an den Blatträndern. Die etwas verdickten Haarbasen sind meist von 6–7 nicht weiter differenzierten Basiszellen umgeben.

### *Fagus sylvatica*

Blattoberseite (Taf. 6, Fig. 6): Epidermiszellen: Die Zellwände zeigen eine sehr variable Ausbildung. Am häufigsten finden sich stark undulierte Zellwände, doch können nicht selten schwach undulierte bis gerade Zellwände auftreten. Länge: 45  $\mu$ /Breite: 30  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 6, Fig. 5): Epidermiszellen: Auch hier zeigt der Verlauf der Zellwände eine große Variabilität (unduliert bis gerade). Über den Blattnerven sind die Epidermiszellen, wie auch bei allen anderen Arten, verlängert, verschmälert und geradwandig.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und sind je von 4–6 Epidermiszellen umgeben. Länge: 28  $\mu$ /Breite: 21  $\mu$ .

Die Stomata sind bei *F. sylvatica* im Normalfall deutlich länger als breit. An den Berührungsstellen sind sie meist stark abgeflacht. Die Enden der Schließzellen am Stomatapol sind etwas stärker kuti-

nisiert. Die Epidermiswand der Schließzellen ist nicht verdickt, hingegen die Poruswand.

Haare: In den häufigsten Fällen sind lediglich leicht verdickte Haarbasen der langen röhrenförmig zugespitzten Haare vor allem an der Blattunterseite anzutreffen. Sie sind meist von 5–8 Basiszellen umgeben, die aber nicht weiter differenziert sind.

#### *Fagus orientalis*

Blattoberseite (Taf. 6, Fig. 8): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen weisen in den häufigsten Fällen leicht gewellte Zellwände auf. Der Grad der Wellung kann aber auch bei dieser Art stark variieren. Länge: 45  $\mu$ /Breite: 30  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 6, Fig. 7): Epidermiszellen: Am häufigsten treten Epidermiszellen mit leicht undulierten Zellwänden auf.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und werden von je 4–6 nicht weiter differenzierten Epidermiszellen umgeben, die bei *F. orientalis* die Stomata teilweise überdecken können. Länge: 28  $\mu$ /Breite: 21  $\mu$ . In ihrer Form ähneln die Stomata sehr den Stomata von *F. sylvatica*. Sie sind deutlich länger als breit. An den Berührungsstellen sind die Schließzellen deutlich abgeflacht. Die polnahen Außenflächen der Schließzellen sind etwas stärker kutinisiert. Auch die Poruswand ist verdickt.

Haare: Lange dünne Haare bzw. deren Haarbasen entspringen an den Blattnerven. Ihre verdickte Basis wird von 5–7 Basiszellen umgeben, die kreisförmig aber auch ziemlich regellos um die Haarbasen angeordnet sein können.

#### *Fagus longipetiolata*

Blattoberseite (Taf. 7, Fig. 2 und 4): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen haben bei dieser Art häufig undulierte Zellwände. Der Grad der Undulierung kann sehr stark variieren. Länge: 40  $\mu$ /Breite: 30  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 7, Fig. 1 und 3): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattunterseite haben häufig gerade Zellwände. Sie sind meist kleiner als auf der Blattoberseite.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und werden je von 4–6 nicht differenzierten Nebenzellen umgeben. Länge: 25  $\mu$ /Breite: 23  $\mu$ . Die Stomata sind durch ein gut ausgeprägtes „T-Stück“ gekennzeichnet, welches durch stark verdickte (kutinisierte) Verbindungsstellen bzw. polnahe Außenflächen der beiden Schließzellen entsteht. Sowohl die Poruswand als auch die den Epidermiszellen zugewandten Außenseiten der Schließzellen erscheinen leicht verdickt.

Haare: Es treten zahlreiche, im Gegensatz zu allen anderen Arten der Gattung *Fagus*, mittellange (80–110  $\mu$ ), eher dickwandige, einzellige Haare auf, die auf den Blattnerven, aber auch häufig zwischen den Stomata lokalisiert sind. Sie sind meist von 6–7 Basiszellen umgeben, die sich aber nicht von den anderen Epidermiszellen unterscheiden lassen.

#### *Fagus lucida*

Blattoberseite (Taf. 7, Fig. 6): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattoberfläche haben bei *F. lucida* meist gerade bis leicht gewellte Zellwände. Länge: 35  $\mu$ /Breite: 23  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 7, Fig. 5): Epidermiszellen: Die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattunterseite können sehr verschieden ausgebildet sein. Häufig liegen undulierte Zellwände vor.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und werden je von 5–7 nicht differenzierten Nebenzellen umgeben. Bisweilen werden die Schließzellen von den Nebenzellen teilweise überdeckt. Länge: 25  $\mu$  Breite: 23  $\mu$ . Die Verdickungen der Stomata treten vor allem an dem polynahen Bereich der Schließzellen auf. Charakteristisch ist aber die starke Verdickung der Poruswand. Die Epidermiswände der Stomata hingegen sind dünn und häufig ziemlich abgeflacht.

Haare; Haare bzw. Haarbasen entspringen relativ spärlich an den Blattnerven. Die Basis ist meist von 5–7 Basiszellen umgeben, die aber nicht speziell differenziert sind.

#### *Fagus engleriana*

Blattoberseite (Taf. 7, Fig. 8): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattoberseite weisen bei *F.*

*engleriana* in vielen Fällen gerade Zellwände auf, jedoch treten ebenso Blätter mit Epidermiszellen, deren Zellwände leicht gewellt sind, auf. Länge: 30  $\mu$ /Breite: 20  $\mu$ .

Blattunterseite: Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattunterseite weisen meist gerade Zellwände auf. Sie sind im häufigsten Fall etwas kleiner als auf der Blattoberseite.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und sind meist von 5–7 Nebenzellen umgeben. Länge: 20  $\mu$ /Breite: 15  $\mu$ . Die Stomata sind vor allem was die Größe betrifft sehr ähnlich den Stomata von *F. japonica*. Die bei *F. engleriana* auftretenden Verdickungen der polnahen Außenflächen der Schließzellen und deren Berührungsflächen sind aber nur schwach ausgeprägt. Die Poruswand und die Epidermiswand der Schließzellen erscheinen wenig verdickt.

Haare: Die sowohl auf Blattoberseite und Unterseite an den Nerven entspringenden Haare weisen meist eine verdickte stark kutinisierte Basis auf, die von 5–8 nicht weiter differenzierten Basiszellen umgeben sind.

#### *Fagus hayatae*

Blattoberseite (Taf. 8, Fig. 2): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattoberseite bilden meist gerade bis leicht undulierte Zellwände aus. Länge: 35  $\mu$ /Breite: 25  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 8, Fig. 1): Epidermiszellen: Die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattunterseite zeigen im häufigsten Fall einen geraden Verlauf.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und sind in der Regel je von 4–6 nicht weiter differenzierten Nebenzellen umgeben. Länge: 18  $\mu$ /Breite: 16  $\mu$ . Die Stomata sind häufig isodiametrisch ausgebildet. Die Poruswand sowie die Berührungsflächen der Schließzellen sind leicht verdickt.

Haare: Die Haare sind hauptsächlich auf den Blattnerven und an den Blatträndern lokalisiert. Die Basis erscheint nicht speziell verdickt bzw. stärker kutinisiert. Die Basis wird meist von 5–7 nicht weiter differenzierten Basiszellen umgeben.

#### *Fagus multinervis*

Blattoberseite (Taf. 8, Fig. 4): Epidermiszellen: Die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattoberseite verlaufen gerade. Länge: 30  $\mu$ /Breite: 18  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 8, Fig. 3): Epidermiszellen: Auch die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattunterseite verlaufen gerade. Die Epidermiszellen sind etwas kleiner als an der Blattoberseite.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und sind je von 4–5 nicht weiter differenzierten Nebenzellen umgeben. Länge: 18  $\mu$ /Breite: 17  $\mu$ . Die Stomata sind häufig isodiametrisch und vielfach breiter als lang. Verdickungen am Pol der Stomata und an der Poruswand der Schließzellen sind nur sehr schwach ausgeprägt. Im allgemeinen Erscheinungsbild zeigen die Stomata von *F. multinervis* Ähnlichkeiten mit den Stomata von *F. engleriana* und *F. japonica*.

Haare: Die Haare entspringen an den Blattnerven und am Blattrand. Die Basis ist nicht verdickt. Sie wird meist von 5–7 nicht weiter differenzierten Basiszellen umgeben. Der Habitus der Haare zeigt große Ähnlichkeiten mit dem von *F. longipetiolata*.

#### *Fagus japonica*

Blattoberseite (Taf. 8, Fig. 6): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattoberseite weisen bei dieser Art in den häufigsten Fällen gerade Zellwände auf, jedoch kommen auch Blätter vor, bei denen Epidermiszellen mit undulierten Zellwänden auftreten. Länge: 33  $\mu$ /Breite: 20  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 8, Fig. 5): Epidermiszellen: Die Zellwände der Epidermiszellen an der Blattunterseite sind meist gerade.

Stomata: Die Stomata liegen bei dieser Art häufig unregelmäßig verstreut vor. Sie sind je von 5–6 Nebenzellen umgeben. Länge: 19  $\mu$ /Breite: 17  $\mu$ . Die Form der Stomata wird durch stark kutinisierte Verdickungen der Stomatapole und der Berührungsflächen der beiden Schließzellen geprägt. Dieses stark entwickelte „T-Stück“ unterscheidet die Stomata dieser Art von den Stomata aller anderen *Fagus*-Arten. Die den Epidermiszellen zugewandten Stomatawände sind nicht verdickt.

Haare; Die Haare bzw. Haarbasen sind sowohl an der Blattoberseite als auch Blattunterseite meist

an den Blatträndern lokalisiert. Ihre verdickte stark kutinisierte Basis ist meist von 5–6 Basiszellen umgeben.

#### *Fagus crenata*

Blattoberseite (Taf. 8, Fig. 8): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen der Blattoberfläche weisen bei *F. crenata* in den häufigsten Fällen gewellte Zellwände auf. Länge: 35  $\mu$ /Breite: 25  $\mu$ .

Blattunterseite (Taf. 8, Fig. 7): Epidermiszellen: Die Epidermiszellen an der Blattunterseite weisen meist gerade bis schwach undulierte Zellwände auf.

Stomata: Die Stomata liegen in Haufen und werden je von 4–6 Nebenzellen umgeben. Länge: 25  $\mu$ /Breite: 21  $\mu$ . Die Form der Stomata ist sehr ähnlich der bei *F. sylvatica* und *F. orientalis*. Sie sind meist deutlich länger als breit. Die Berührungsflächen der Schließzellen sind abgeflacht, aber wenig verdickt. Etwas stärker kutinisiert sind die polnahen Außenflächen der Schließzellen.

Haare: Die Haare entspringen sowohl an der Blattoberseite als auch an der Blattunterseite fast ausschließlich an den Blattnerven und am Blattrand. Die Zahl der an der Blattunterseite entspringenden Haare ist relativ gering. Die nur schwach verdickten Haarbasen sind meist von 5–7 Basiszellen umgeben.

#### Ausbildung der Epidermiszellen am Blattrand:

Bei allen Arten wird der Blattrand von geradwandigen, relativ kurzen Epidermiszellen aufgebaut. Das Erscheinungsbild ist vor allem durch die zahlreich am Blattrand lokalisierten Haare bzw. Haarbasen geprägt.

Betrachtet man überblicksmäßig die Ausbildung der Cuticula bei den einzelnen Arten der Gattung *Fagus*, so ist folgendes auffällig. Die Ausbildung der Zellwände der Epidermiszellen an der Blattoberseite variiert äußerst stark bei den einzelnen Arten. Lediglich bei *F. japonica*, *F. engleriana* und *F. multinervis* treten konstant Epidermiszellen mit geraden Zellwänden auf.

Die Stomata an der Blattunterseite werden bei allen Arten von nicht differenzierten Nebenzellen umgeben (anomozytischer Typ). Durch ihre deutlich geringere Größe unterscheiden sich die Stomata von *F. engleriana*, *F. multinervis* und *F. japonica* von denen anderer *Fagus*-Arten. Die ausgeprägtesten Verdickungen im Bereich der Berührungsstellen der Schließzellen („T-Stück“) zeigen *F. japonica*, *F. engleriana*, *F. longipetiolata* und *F. grandifolia*. Große Ähnlichkeiten was den Bau der Stomata betrifft, lassen sich bei *F. sylvatica*, *F. orientalis* und *F. crenata* beobachten.

#### 4. Die Ausbildung der Cupula bei den rezenten *Fagus*-Arten

Die Früchte der Gattung *Fagus* L. werden gleich wie bei allen anderen Gattungen der Familie der *Fagaceae* von einem verholzenden, meist mit Schuppen oder Stacheln versehenen Achsengebilde, der sogenannten Cupula umgeben. Die im Normalfall 4-klappige Cupula, wie sie bei allen Arten der Gattung *Fagus* auftritt, zeigt in ihrer Gestaltung zwar eine geringere Vielfalt, als dies z.B. bei Arten der Gattung *Nothofagus* der Fall ist, doch können die Cupulen auf Grund verschiedenartiger Merkmale einen Beitrag zur Bestimmung der Arten liefern.

*F. grandifolia*: Die vierklappige Cupula ist meist zwischen 1,5 cm und 2 cm hoch. An ihren Klappen sitzen relativ dünne, meist zurückgebogene Stachelborsten. Zwischen diesen ist die Cupula stark behaart. Im unteren Drittel der Cupula finden sich vereinzelt neben den normalen Stachelborsten, schmale, brakteenähnliche Anhänge. Der behaarte Cupulastiel ist durchschnittlich 1,5 – 2 cm lang. Die Cupula umschließt zur Gänze zwei Früchte (Taf. 9, Fig. 1).

*F. mexicana*: Die Cupula dieser Art gleicht sehr der von *F. grandifolia*. Die Höhe des Bechers schwankt zwischen 1 cm und 2 cm. Die Stachelborsten waren bei den untersuchten Exemplaren etwas zarter und kürzer als dies bei *F. grandifolia* der Fall ist. Auch bei *F. mexicana* finden sich im unteren Teil der Cupula unscheinbare schmale blattähnliche Anhänge (Taf. 9, Fig. 2).

*F. sylvatica*: Bei dieser Art ist die durchschnittliche 2 cm – 2,5 cm hohe Cupula ausschließlich mit aufrecht abstehenden oder etwas zurückgebogenen Stachelborsten besetzt. Eine dichte Behaarung

findet sich sowohl zwischen den Stachelborsten als auch auf dem 2 cm – 3 cm langen Cululastiel. Die Cupula enthält zwei Früchte, die ganz umschlossen werden (Taf. 9, Fig. 3).

*F. orientalis*: Die im Noramfall 2–3 cm hohe Cupula ist im Gegensatz zu der bei *F. sylvatica* nicht zur Gänze mit stacheligen Borsten bedeckt, sondern vor allem im unteren Drittel finden sich deutlich ausgebildete spatelförmige (pfriemliche) Blättchen, deren Länge zwischen 0,3 und 1,5 cm liegt. Cupula und Cupulastiel sind behaart. Die Länge des Cupulastiels ist ziemlich Schwankungen unterworfen. Durchschnittlich liegt die Länge zwischen 2–2,5 cm, es konnten aber auch Stiellängen bis zu 7 cm aufgefunden werden. Die Cupula umschließt zur Gänze zwei Früchte (Taf. 9, Fig. 4).

*F. longipetiolata*: Die Cupula ist meist zwischen 1,5 und 2,5 cm hoch. An den Klappen sitzen dünne, zurückgebogene Stachelborsten von 4–8 mm Länge. Zwischen den Stachelborsten findet sich eine dichte Behaarung. Die Länge des Cupulastiels liegt zwischen 3 und 6 cm. Die zwei Früchte werden zur Gänze umschlossen (Taf. 9, Fig. 5).

*F. lucida*: Die durchschnittlich zwischen 0,6 und 0,9 cm hohe Cupula sitzt meist an einem rund 1 cm langen filzig behaarten Stiel. Die Cupulaklappen sind mit kurzen, anliegend spitzen, dreieckigen stabilen Schuppen bedeckt. Auch ein Belag von kurzen filzigen Haaren kennzeichnet die Cupula. Die Früchte werden zur Gänze von der Cupula umschlossen (Taf. 9, Fig. 7).

*F. engleriana*: Der Fruchtbecher sitzt an einem 4–8 cm langen Stiel. Die Höhe der Cupula selbst beträgt rund 1,5 cm. Im unteren Bereich sind die vier Klappen von schmalen, spatelförmigen blattartigen Gebilden besetzt. Nur im oberen Bereich der Cupula sind diese Anhänge borstenartig, stehen gerade ab oder sind abwärts gebogen. Zwischen diesen Anhängen ist die Cupula als ganzes behaart. Die Cupulaklappen umschließen die zwei Früchte zur Gänze.

*F. multinervis*: Die auf einem langen Stiel (4–5 cm) sitzenden Cupulen ähneln denen von *F. engleriana* sehr stark.

*F. hayatae*: Auch bei dieser Art sitzt der kleine, durchschnittlich 0,5–1 cm hohe Fruchtbecher auf einem kurzen (0,5–1 cm langen) Stiel. An den Klappen entspringen vor allem im oberen Bereich aufrecht stehende oder zurückgebogene Stachelborsten. Im unteren Teil sind diese Borsten auf dreieckige, eng anliegende Schuppen reduziert. Cupula und Cupulastiel sind dicht behaart. Die Früchte werden zur Gänze umschlossen (Taf. 9, Fig. 6).

*F. japonica*: Die Cupula sitzt auf einem Stiel, dessen Länge zwischen 3 und 5 cm liegt. Die Cupula ist durchschnittlich 0,6–0,8 cm hoch. Sie ist behaart und von eng anliegenden länglichen dreieckigen Anhängen bedeckt. Die Cupula umhüllt die zwei Früchte nur zur Hälfte, wodurch sich *F. japonica* von allen anderen Arten unterscheidet (Taf. 9, Fig. 9).

*F. crenata*: Die durchschnittlich 1,5–2 cm lange Cupula sitzt auf einem behaarten Stiel, dessen Länge in den häufigsten Fällen zwischen 0,5 und 1,5 cm liegt. In der oberen Hälfte ist die Cupula von Stachelborsten besetzt, die sich in Basisnähe zu spatelförmigen, blattähnlichen Anhängen umwandeln. Die Cupula umschließt die zwei Früchte zur Gänze (Taf. 9, Fig. 8).

Wie man aus den vorangegangenen Angaben ersehen kann, lassen sich die Cupulen der einzelnen Arten mehr oder weniger gut voneinander unterscheiden. Die Cupulen von *F. grandifolia* und *F. mexicana* sind einander sehr ähnlich. Auch die Cupula von *F. sylvatica* zeigt große Ähnlichkeiten. Hingegen läßt sich die Cupula von *F. orientalis* mit den blattartigen Anhängen gut von der Cupula von *F. sylvatica* unterscheiden. Die Cupula von *F. crenata* zeigt ähnliche blattartige Anhänge wie sie bei *F. orientalis* vorkommen, ist aber meist wesentlich kleiner. Die Cupulen von *F. longipetiolata*, *F. multinervis*, *F. engleriana*, *F. japonica* unterscheiden sich von den anderen Arten durch einen stark verlängerten Cupulastiel. *F. longipetiolata* und *F. japonica* zeigen aber keine blattartigen Anhänge, wie dies bei *F. engleriana* der Fall ist. *F. japonica* ist die einzige Art, bei welcher die Cupulaklappen die Früchte nur zur Hälfte umschließen. Die Cupulen von *F. lucida* und *F. hayate* unterscheiden sich untereinander nicht wesentlich, heben sich aber von allen anderen Arten durch ihre geringe Größe ab.

## 5. Versuch einer Gruppierung der rezenten *Fagus*-Arten

Versucht man eine Gruppierung bzw. eine Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der rezenten Arten der Gattung *Fagus* zu geben, so ist es sicherlich notwendig, vorerst alle Merkmalskomplexe der Blätter dafür heranzuziehen. Darüber hinaus ist es sicherlich vorteilhaft z. B. auch Merkmale der Cupulaausbildung und die Pollenmorphologie zu Rate zu ziehen. Schon DIELS und SEEMEN (1901) weisen darauf hin, wie ungemein vielseitig die Merkmale der verschiedenen Arten sich durchkreuzen, und wie schwer ein Einblick in die genetischen Verkettungen zu gewinnen ist. Gruppierungen, die nur den Blattindex (Blattlänge/Blattbreite x 100) oder die Anzahl der Sekundärnerven berücksichtigen, wie dies z. B. TANAI (1974) vornimmt, scheinen in diesem Fall nicht zielführend zu sein. So liegt z. B. bei *F. orientalis* der Blattindex bei einem Wert von 203. Zieht man zur Gruppierung nur den Blattindex heran, so müßte *F. orientalis* mit einem Wert von 203 zur *F. grandifolia*-Gruppe gerechnet werden. Dagegen sprechen aber viele andere Merkmalsausbildungen. Ähnlich verhält es sich bei den Arten *F. engleriana* und *F. japonica*. Die Blattindexwerte und die Anzahl der Sekundärnerven bedeuten, daß diese ebenfalls zur *F. grandifolia*-Gruppe gezählt werden müssen. Bei diesen Arten verlangt aber die Ausbildung vieler anderer Merkmale (siehe Beschreibung der Arten), daß diese sogar in eine eigene Gruppe zu stellen sind.

Aus diesem Grund beruht die folgende Gruppierung, die auch im wesentlichen die näher verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arten darstellen soll, auf Basis vieler Merkmalsausbildungen, wie sie ja bei der Beschreibung der Arten dokumentiert wurden. Er ergibt sich folgendes Bild:

*F. grandifolia* Gruppe  
*F. grandifolia* EHRH.  
*F. mexicana* MART.

*F. engleriana* Gruppe  
*F. engleriana* SEEM.  
*F. japonica* MAXIM.  
*F. multinervis* NAK.

*F. longipetiolata* Gruppe  
*F. longipetiolata* SEEM.  
*F. lucida* REHD. & WILS.  
*F. hayatae* PALIB.

*F. sylvatica* Gruppe  
*F. sylvatica* L.  
*F. orientalis* LIPSKY  
*F. crenata* BLUM.

## 6. Untersuchungen an fossilen Blättern der Gattung *Fagus*

### 6.1. Zur Erforschung tertiärer *Fagus*-Arten

In vielen Fossilflore vor allem des älteren und mittleren Miozän sind Fossilien der Gattung *Fagus* im Vergleich zu vielen anderen Gattungen unterrepräsentiert oder gar nicht vorhanden. Trotzdem werden schon seit der Frühzeit paläobotanischer Forschung Pflanzenreste, die dieser Gattung zuzuordnen sind, bestimmt und beschrieben. Die größten Schwierigkeiten, die bei der Bestimmung fossiler Blätter der Gattung *Fagus* auftraten, lagen anfänglich neben dem oft ungenügenden Erhaltungszustand auch in der geringen Kenntnis der rezenten Buchenarten. So herrschte ziemliche Unklarheit über Ausbildungsmöglichkeiten der Belaubung (Blattformen) innerhalb der Gattung. Aus diesem Grund ist es auch nicht verwunderlich, daß viele falsche oder unklare Bestimmungen in die Literatur eingegangen sind und zum Teil als Ausgangspunkt für Stammbäume, die die Entwicklung der Gattung darstellen sollten, verwendet wurden.

Schon 1838 beschreibt BIANCONI aus Sinigallia ein fossiles *Fagus*blatt, das er *Fagus sylvatica* nennt. Aus dieser miozänen Fundstelle in Sinigallia werden auch noch vier weitere fossile *Fagus*arten auf Grund von Blättern beschrieben (MASSALONGO 1858). Er benennt sie *Fagus Chiericii*, *Fagus Deucalionis*, *Fagus Gussonii* und *Fagus Marsilii*. CZECZOTT (1932) glaubt in *Fagus Marsilii* einen Blattpyp zu sehen, der direkt mit der rezenten Art *Fagus orientalis* zu vergleichen wäre. UNGER (1847) deutet in seinem Werk „Chloris protogea“ fossile Früchte, Cupulen und Blattreste aus Putschirn in Böhmen (Unter-Miozän ?) und Parschlug in der Steiermark als der Gattung *Fagus* zugehörig und belegt sie mit dem Namen *Fagus Deucalionis*. In der detaillierten Beschreibung geht UNGER nur mehr auf die Fossilien der Fundstelle Putschirn ein. Von den beschriebenen Blättern sind nur kleine Stük-

ke der Blattlamina erhalten, alles andere ist von UNGER selbst ergänzt worden. Nach der Ergänzung durch UNGER kommen die abgebildeten Blätter ihrem Aussehen nach *Fagus sylvatica* nahe. UNGER vergleicht diese Blätter dann auch mit *Fagus sylvatica*. Doch gerade diese Ergänzungen sowie die leicht gebogenen Sekundärnerven der noch erhaltenen Blatteile, veranlassen ILINSKAJA (1978) sicher mit Recht, diese Blattfragmente nicht der Gattung *Fagus* zuzurechnen.

In seinem eben erwähnten Werk beschreibt UNGER auch ein Blatt, das er *Fagus castaneaefolia* benennt. Dieses Blatt und noch einige andere dieser Art nahestehende Blätter hat UNGER in Leoben/Wartberg im Mürztal aufgesammelt. UNGER führt in seiner Beschreibung die große Ähnlichkeit des beschriebenen Blattes mit Blättern der Gattung *Castanea* an. Da das Blatt im Haupttypus auch mit Buchenblättern zu vergleichen ist und da vor allem die Früchte der Gattung *Castanea* fehlen, wird dieses Blatt zur Gattung *Fagus* gestellt. ETTINGSHAUSEN (1851) benennt fossile Blätter vom Laaerberg in Wien ebenfalls „*Fagus castaneaefolia*“. Nach Vergleichen der Blätter vom Laaerberg mit *Fagus castaneaefolia* aus Leoben zweifelt ETTINGSHAUSEN aber selbst an der artlichen Identität der beiden Funde. Vor allem die Ausbildung des Blattrandes ist nach seiner Darstellung nicht identisch mit dem bei UNGER abgebildeten Exemplar. Er glaubt auf Grund der Blättzähne dieses Blatt mit den von UNGER aus der Fundstelle Bilin als „*F. feroniae*“ (= *Alnus feroniae* CZECHOTT) beschriebenen Blättern vergleichen zu können.

In der Folge werden noch aus vielen anderen Fundstellen Fossilien, die zur Gattung *Fagus* gestellt werden, bekannt. Es sei nur die Beschreibung von *Fagus sylvatica* aus den pliozänen Fundstellen von Val d'Arno und Cascania erwähnt. Auch GAUDIN und STROZZI (1858) beschreiben fossile Blätter aus Cascania, die sie *F. sylvatica* zuordnen. SISMONDA (1865) hingegen publiziert aus den miozänen Ablagerungen von Turin Blätter unter dem Namen *F. castaneaefolia*. Es dauert aber auch nicht mehr allzu lange, bis die ersten Versuche gemacht werden, die Genealogie der Buche darzustellen, so z. B. UNGER (1869). Leider war zu dieser Zeit, wie schon erwähnt, die Gattung *Fagus* rezent nicht genau erfaßt, und viele Bestimmungen von Pflanzenresten, welche damals dieser Gattung zugerechnet wurden, sind heute als Fehlbestimmungen anzusehen. Das gilt auch vor allem für die Funde der O-Kreide (ETTINGSHAUSEN, 1867 und LESQUEREUX, 1878). So dienten also Fehlbestimmungen oder Funde, die nicht mit Sicherheit der Gattung *Fagus* angehören, als Ausgangspunkte für deren Entwicklung.

O. HEER (1867, 1878, 1880, 1883) veröffentlicht aus den fossilen Floren der Polarländer Blätter, die er der Gattung *Fagus* zurechnet, von welchen aber sicher ein Teil nicht dieser Gattung angehört. 1883 publizierte NATHORST, nachdem er Pflanzenfossilien aus den pliozänen Ablagerungen Japans bearbeitet hat, daß in dieser Flora zwei Typen von *Fagus*-Blättern vorhanden wären, von denen die eine *F. sylvatica*, die andere *F. grandifolia* entspricht. Diese relativ eindeutige und einfache Aussage wird aber nicht immer akzeptiert. ETTINGSHAUSEN (1883, 1894) glaubte, diese gut zu unterscheidenden Arten in einer Stammart vereinen zu müssen. Er kommt auch zum Schluß, daß die heutige Buche aus mehreren vorweltlichen Stammarten an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten hervorgegangen ist. Seiner Ansicht nach begann sich der Typus *F. sylvatica* schon im Eozän oder später in Formenelementen zu entwickeln. ETTINGSHAUSEN glaubt auch, daß sich die fossilen Buchenblätter der nördlichen Hemisphäre mehr oder weniger deutlich in den atavistischen Blattformen von *F. sylvatica* widerspiegeln. Da aber, wie ETTINGSHAUSEN weiter meint, *F. sylvatica* L. nicht von zwei oder mehr selbständigen Arten des Tertiärs oder der Kreide abstammen kann, wären diese fossilen Buchenformen nicht als selbständige Arten aufzufassen, sondern müßten in einer Art zusammengefaßt werden, der sie als Varietäten bzw. Formenelemente angehören. Als eine Art, der die fossilen Buchenblätter als Formenelement zugeordnet werden können, sieht er *Fagus feroniae* UNGER an. Diese Art stellt seiner Ansicht nach eine wichtige Stufe in der Entwicklung der Gattung *Fagus* dar. Erst viele Jahre später stellt sich die Unrichtigkeit dieser Theorie heraus, und die ablehnende Haltung anderer Forscher, wie etwa von HEER (1868) und SAPORTA (1891–92), dieser Theorie gegenüber wird bestätigt. SAPORTA hat den Namen *Fagus feroniae* in seinen Arbeiten nie verwendet und schon HEER hat überhaupt die Zugehörigkeit von *Fagus feroniae* zur Gattung *Fagus* bezweifelt. Erst viel später wird die fossile Art *Fagus feroniae* richtigerweise der Gattung *Alnus* zuge-

ordnet (CZECZOTT, 1934, KVACEK u. HOLY, 1974). SAPORTA (1873, 1882, 1884) sieht die Geschichte der Buche als fortschreitende Entwicklung. Er führt als ersten Ausgangspunkt die Cenomanischen Buchen, wie *F. polyclada* LESQU. aus Nordamerika mit zahlreichen Sekundärnerven und *F. prisca* ETTINGSH. mit weniger Sekundärnerven aus Europa an, deren Zugehörigkeit zur Gattung *Fagus* aber keineswegs als gesichert erscheint. Einen weiteren wichtigen Schritt in der Entwicklungsreihe stellt nach SAPORTA (1867) die Art *Fagus pristina* dar, die er aus den Tertiärablagerungen (U-Miozän) von Manosque beschreibt. *Fagus pristina* SAP. weist größere Übereinstimmungen mit der rezenten Art *Fagus grandifolia* auf. Aus diesem Grund glaubt SAPORTA, daß sich *F. sylvatica* und andere verwandte Arten aus der Art *F. grandifolia* entwickelt haben. Während noch die ältesten Formen *F. grandifolia* entsprechen und dieser Typus in Nordamerika unverändert bestehen blieb, erfuhren die Buchen im eurasiatischen Raum einige Abänderungen, z. B. Verlängerung des Blattstieles, Verringerung der Nervenzahl, häufigere Umwandlung der Randzähne in Buchten und Verminderung der Konsistenz des Blattgewebes. Auf diese Art und Weise entfernte sich die europäische Buche und deren verwandte Arten immer mehr vom Typus *F. grandifolia*, bis sich der Typus *F. sylvatica* herausbildete. *F. sylvatica* soll also nach SAPORTA das letzte Glied einer Kette von Abänderungen darstellen, die die ursprüngliche Art im eurasiatischen Raum allmählich durchgemacht hat. In diese Entwicklungsreihe gehört auch die Art *F. pliocenica*, die SAPORTA 1884 aus Cantal (Pliozän?) beschreibt. REROLLE vertritt ähnliche Ideen. Für ihn sind *F. grandifolia* und *F. sylvatica* Endglieder einer durch viele Variationen zusammenhängenden Reihe verschiedener Buchenformen. *F. pliocenica* SAP. wird von REROLLE (1884–85) erweitert, und zwar zu einer fossilen Art *F. miopliocenica*. Sie soll ein Mittelglied zwischen *F. grandifolia* und *F. sylvatica* sein. FLICHE (1886) vertritt die Meinung, daß die Buchen von Anfang an mit Blättern auftreten, die mit den Blättern der rezenten Art nahezu identisch sind. Sie lassen sich seiner Ansicht nach in Gruppen einteilen. Die erste Gruppe umfaßt den Typus *F. sylvatica* (*F. Feroniae-Deucalionis*), die zweite Gruppe den Typus *F. grandifolia* (*F. antipofi-pristina*). Er hält auch die fossile Art *F. deucalionis* aus dem Miozän nicht nur für eine Vorläuferart von *F. sylvatica*, sondern für diese selbst, genauso wie er auch *F. pliocenica* für identisch mit *F. sylvatica* hält.

Den Ideen SAPORTAS nähert sich KRASAN (1894) mit der Auffassung, daß unter dem Begriff der fossilen Arten immer nur Komplexe von Formenelementen verstanden werden können. Er definiert eine Entwicklungsreihe, die von *F. pristina* ausgehend über *F. grandifolia*, *F. pliocenica* zu *F. sylvatica* übergeht. Diese Tendenz glaubt er damit erklären zu können, daß den Buchen der nördlichen Hemisphäre seit dem Cenoman ein gleichsinniger Bildungstrieb innewohnt. Er meint dazu wörtlich: „Alle vertauschen im Laufe der unzähligen aufeinander folgenden Generationen die früheren Formenelemente mit anderen, und zwar solchen, die der jetzigen Waldbuche näher stehen. Auch diese wurden später durch andere, und zwar denen der lebenden Buche noch ähnlichere verdrängt, bis schließlich das Laub, und in entsprechender Weise auch die Frucht, den Charakter der jetzigen *F. sylvatica* annahm“. Dieser progressive Gestaltungstrieb blieb in Nordamerika bei der Ausbildung von *F. ferruginea* AIT. (*F. grandifolia* EHRH.) stecken, in China erreichte er die Stufe von *F. pliocenica* SAP., in Japan kam hauptsächlich *F. sieboldi* (*crenata* BL.) zur Geltung, in Europa kam es zur Ausbildung von *F. sylvatica* L.

Interessant und wichtig erscheint die Tatsache, daß nach KRASAN die Entwicklung der Buche in China auf der Stufe von *F. pliocenica* SAP. stehengeblieben ist. Zu dieser Aussage kam KRASAN auf Grund von Herbarmaterial, das ihm von C. von ETTINGSHAUSEN zur Verfügung gestellt worden ist. Bei Vergleichen zwischen *F. pliocenica* und dem Rezentmaterial konnte er größte Ähnlichkeiten feststellen. ETTINGSHAUSEN (1894) benannte das aus der chinesischen Provinz Szuch'uan (Setchuan) stammende Herbarmaterial, das er von A. v. ROSTHORN zur Verfügung gestellt bekam, *F. ferruginea* AIT. forma *Rosthornii*. Dieses bildete er auch mittels des Naturselbstdruckverfahrens ab. Daß es sich bei diesem Material um *F. longipetiolata* SEEM., der heute in China am weitesten verbreiteten Art der Gattung *Fagus* handelt, war damals noch nicht bekannt. Es war überdies eine der ersten Beschreibungen dieser rezenten chinesischen Art.

LAURENT (1904–1905) nimmt als Ausgangspunkt für seine Entwicklungsreihen wiederum die er-

sten zur Gattung *Fagus* gehörigen beschriebenen Arten der Ober-Kreide, *Fagus polyclada* LESQU. (*F. cretaceae* NEWB.) aus Nordamerika und *F. prisca* ETTINGSH. aus Europa. Er vertritt die Ansicht, daß sich die rezente Art *F. grandifolia* EHRH. zweimal aus verschiedenen Entwicklungsreihen unabhängig voneinander entwickelt hat, und zwar einmal über *F. polyclada* LESQU. (*F. cretaceae* NEWB.) – *F. pristina* SAP. – *F. antipofi* HEER – *F. ferruginea* (*F. grandifolia* EHRH.), das zweite Mal über *Fagus prica* ETTINGSH. – *F. pliocenica* (sens. lat.) – *F. grandifolia*.

Für die eurasiatischen Arten gibt er folgende Entwicklungsreihe an. Von *F. prisca* ETTINGSH. ausgehend verläuft die Entwicklung über *F. pliocenica* (sens. lat.) und *F. sylvatica* foss. zu *F. sylvatica* (und andere asiatische Arten). MENZEL (1906) und ZABLOCKI (1927) treten dafür ein, daß die von ihnen beschriebene fossile Art *F. ferruginea miocenica* die Formenelemente von *F. sylvatica* und *F. pliocenica* beinhaltet.

ENGELHARDT (1908) sieht die fossilen Blätter *F. pliocenica* GEYL. et KINK. aus dem Frankfurter Klärbecken der fossilen Art *F. deucalionis* UNG. nahestehend und glaubt darüber hinaus die größte Ähnlichkeit und auch Verwandtschaft mit der rezenten Art *F. sylvatica* feststellen zu können. Ähnlich wie SCHENK (1890) versucht REICHENBACH in KRÄUSEL (1919) bei der Neubearbeitung der *Fagaceae* des schlesischen Tertiärs verstärkt Bestimmungsmerkmale der rezenten *Fagus*-Arten heranzuziehen. DEPAPE (1922) und NEMEJC (1929) nehmen auf Grund von fossilen Blättern der Gattung *Fagus*, die sie beide *F. pliocenica* SAP. nennen, Beziehungen zur rezenten Art *F. orientalis* LIPSKY an. Auch H. CZECZOTT (1932) glaubt beim Vergleich von Blättern dieser Art große Ähnlichkeiten mit fossilen *Fagus*-Blättern Sudeuropas feststellen zu können.

POP (1936) beschreibt aus der pliozänen Flora von Borsec einen häufiger vorkommenden *F. grandiflora*-Typ und einen eher seltenen, der nach dem Autor *F. orientalis* (*F. crenata* ? *F. sylvatica* ?) nahestehen soll.

Fossile Blätter der Art *F. orientalis*, die STEFANOFF u. JORDANOFF (1935) beschreiben, sind nach Ansicht von POP (1936) eher der Art *F. ferruginea* zuzurechnen.

Nach der neuerlichen Bearbeitung der Klärbeckenflora von Frankfurt am Main durch MÄDLER (1939) ist es nach Ansicht dieses Autors notwendig, die fossilen Blätterfunde der Gattung *Fagus*, welche im Klärbecken vorliegen, in zwei Gruppen zu teilen, und zwar Blätter, bei denen die Sekundärnerven in die Blättzähne eindringen und dort enden (Gruppe *F. ferruginea*) und Blätter mit am Rand rückläufigen Sekundärnerven (Gruppe *F. sylvatica*). Diese Blätter lassen sich nach Ansicht des Autors aber nicht eindeutig mit Blättern der rezenten Art *F. sylvatica* vergleichen. Ebenfalls in der Klärbeckenflora gefundene Buchen-Cupulen werden mit Cupulen aus den Fundorten Reuver, Swalme, Brunssun, die dort mit ähnlich gearteten Blättern, wie sie in der Klärbeckenflora vorkommen, verglichen. Diese Cupulen aus Holland werden von Cl. u. Em. REID (1915) als *Fagus decurrens* beschrieben. MÄDLER benennt Blätter und Cupulen aus der Klärbeckenflora ebenfalls in diesem Sinne. Die Cupulen zeigen Merkmale der Arten *F. ferruginea* (*grandifolia*), *F. sieboldi* (*crenata* BL.) und *F. sylvatica*.

Die Blätter stehen in ihrer Merkmalsausbildung ebenfalls zwischen *F. ferruginea* (*grandifolia*) und *F. sylvatica*. Auch Merkmale von *F. sieboldi* (*crenata* BL.) kommen manchmal zum Vorschein. *Fagus decurrens* REID stellt also nach MÄDLER eine Zwischenform dar.

Wichtig aus österreichischer Sicht sind die von BERGER (1952, 1955) stammenden Beschreibungen von *F. pliocenica* SAP. und *F. attenuata* GOEPP. aus den Pflanzenfundstellen des Laaerberges und aus Vösendorf, die altersmäßig in das Pannon E eingestuft werden.

ANDREANSKY (1959) publiziert aus dem Sarmat von Ungarn nicht weniger als neun fossile Arten der Gattung *Fagus*, von welchen er fünf, nämlich *F. aperta*, *F. oblonga*, *F. palaeojaponica*, *F. latissima*, *F. angusta* überhaupt neu beschreibt. An Hand des Materials fossiler Blätter der Gattung *Fagus* vom Fundpunkt Willershausen, welches auch schon von STRAUS (1952, 1956) bearbeitet wurde, bemüht sich TRALAU (1962) nicht nur die fossilen Blätter der Gattung *Fagus* dieses Fundorts in zwei Gruppen einzuteilen (Gruppe *F. grandifolia* EHRH. und Gruppe *F. sylvatica* L.), sondern ordnet nahezu sämtliche bis dahin aus dem Jungtertiär Europas beschriebenen fossilen *Fagus*-Blätter diesen zwei Gruppen zu. Auf Grund vieler Funde von *Fagus*-Blättern im Piriner Kohlenbecken (Bul-

garien) versucht PALAMAREV (1963) eine Aussage über die Entwicklung der Gattung zu treffen. Er legt dabei besonderen Wert auf die Ausbildung des Blattrandes und auf den Nervaturverlauf in diesem Bereich.

Es werden eine Gruppe mit Blatzzähnen und craspedodromen Nervaturverlauf (rezente Arten: *F. grandifolia*, *F. longipetiolata*, *F. lucida*; fossile Arten: *F. pristina* SAP., *F. attenuata* GOEPP. und eine Gruppe mit nicht gezähntem, meist ganzrandigem oder gebuchtetem Rand und brachidodromem Nervaturverlauf (rezente Arten: *F. sylvatica* L., *F. orientalis* LIP., *F. engleriana* SEEM., *F. japonica* MAXIM., *F. crenata* BL., fossile Arten: *F. antipofi*, *F. pliocenica*, *F. deucalionis* .) unterschieden. Im Gegensatz zu KOLAKOVSKY (1960), der die Nervatur als Bestimmungshilfe heranzieht und ebenfalls eine Verbindung zwischen der fossilen Art *F. antipofi* und der rezenten Art *F. orientalis* annimmt, glaubt PALAMAREV eine Beziehung zwischen *F. antipofi* und *F. crenata* bzw. *F. japonica* aufzeigen zu können. Der Autor ist auch der Meinung, daß über *F. antipofi*, *F. crenata* von einer oligozänen Art abzuleiten wäre. Von *F. pliocenica* wiederum könnte sich *F. orientalis* ableiten lassen. Nach PALAMAREV wäre es auch denkbar, daß sich im Pliozän parallel zu *F. orientalis* von *F. deucalionis* ausgehend *F. sylvatica* entwickelt hat. Durch ein größeres evolutionäres Tempo wäre das wesentlich größere Areal in Europa zu erklären.

Zahlreiche Blattfunde einer fossilen *Fagus*-Art aus der Fundstelle Moravska Nova Ves bewegen KNOBLOCH (1969), sich etwas näher mit der Gattung *Fagus* zu beschäftigen. Er beschreibt sie als *Fagus haidingeri* KOV., erweitert aber die nicht ganz repräsentative Beschreibung von KOVATS (1856) für diese Art, da es sich bei der Erstbeschreibung höchstwahrscheinlich um zwei Blätter im Jugendstadium handelt. Über die Frage, ob auch der Typ *F. pliocenica* wie er von SAPORTA (1884) beschrieben wurde, ident mit *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH ist, ist sich KNOBLOCH nicht im klaren. Andererseits nimmt er an, daß viele Blätter, die in die Literatur unter dem Namen *F. pliocenica* SAP. eingegangen sind, ebenfalls der Gattung *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH angehören. TANAI (1974) versucht fossile Blätter der Gattung *Fagus* aus zahlreichen Fundorten Ostasiens und Nordwestamerikas (nördliches pazifisches Becken) in ihrer Stellung innerhalb der Gattung und ihre Beziehungen zu den rezenten Arten festzulegen. Vor allem auf Grund des Blattlängen/Blattbreiten-Index und der Anzahl der Sekundärnerven gliedert er die rezenten Arten in folgende drei Gruppen:

1. *Fagus grandifolia*-Gruppe (*F. grandifolia* EHRH., *F. japonica* MAXIM., *F. multinervis* NAKAI, *F. engleriana* SEEM.)
2. *Fagus sylvatica*-Gruppe (*F. sylvatica* L., *F. orientalis* LIPSKY, *F. crenata* BL., *F. hayatae* PALIB.)
3. *Fagus longipetiolata*-Gruppe (*F. longipetiolata* SEEM., *F. lucida* REHD u. WILS.).

TANAI versucht auch die fossilen Blätter der Gattung *Fagus* auf Grund ihres Blattcharakters in diese Gruppen einzuteilen und kommt dadurch zu folgenden Aussagen. Die *F. grandifolia*-Gruppe trat erstmals während des Oligozäns in Ostasien und im westlichen Nordamerika auf. Im westlichen Nordamerika verschwand diese Gruppe Ende des Miozäns, wahrscheinlich wegen fortschreitender Austrocknung (trockene Sommer), wohingegen sie im feucht gemäßigten Klima Ostasiens bis heute überlebte. Betrachtet man einzelne Arten, so fällt auf, daß *F. antipofi* HEER im U-Miozän in Ostasien sehr weit verbreitet war, hingegen im M-Miozän nur im warm gemäßigten Klima der höheren Breitengrade (Hokkaido, Sachalin, Kamtschatka). Im Bereich niedrigerer Breitengrade sind die Buchen dagegen sehr selten und meist kleinblättrig (*F. intermedia* NATH.). Im O-Miozän wurde *F. antipofi* durch zwei jüngere Arten, *F. protojaponica* und *F. palaeocrenata*, ersetzt, die sich dann während des Pliozäns zu den beiden heute in Japan vorkommenden Arten entwickelten. Im westlichen Nordamerika tritt nach TANAI die Gattung *Fagus* in hohen und mittleren Breiten erstmals im Oligozän auf, so z. B. *F. pacifica* (CHANEY, 1927). Dieser Art sehr ähnlich sind *F. washoensis* LA MOTTE, *F. idahoensis* CHANEY & AXELROD, die TANAI zusammen mit der nur aus Alaska als gesichert beschriebenen Art *F. antipofi* zur „*F. grandifolia*-Gruppe“ stellt. Die erwähnten Arten gelten als direkte Vorläufer der rezenten Art *F. grandifolia* EHRH.

WOLFE (1977) beschreibt eine fossile *Fagus*-Art aus Alaska unter dem Namen *Fagus* sp., die er in Schichten, welche altersmäßig an die Grenze Eozän–Oligozän eingestuft werden, auffindet. WOLFE

nimmt auch an daß diese Art schon im Eozän bestanden haben könnte.

CHELEBAEVA (1980) untersucht die Dichte der Tertiärnerven bei den rezenten Arten der Gattung *Fagus* (Anzahl/cm). Dabei kann sie zwei Typen unterscheiden. Der erste Typ weist 10–13, der zweite 6–9 Tertiärnerven pro cm auf. In die erste Gruppe gehören nach CHELEBAEVA *F. japonica* MAXIM. und *F. crenata* BL. Alle anderen *Fagus*-Arten gehören zur zweiten Gruppe mit einer geringen Anzahl von Tertiärnerven pro cm. Auf diese Ergebnisse aufbauend glaubt CHELEBAEVA auch zwei neue fossile Arten der Gattung *Fagus* von Kamtschatka beschreiben zu müssen, nämlich *F. ervajamensis* mit wenig Tertiärnerven pro cm und *F. evenensis* mit dichter Tertiärnervatur. Wie CHELEBAEVA feststellt, sind die fossilen Blätter von Kamtschatka und Sachalin irrtümlicherweise der Art *F. antipofi* zugeordnet worden. Sie gehören aber der Art *F. evenensis* an, da sie eine dichte Nervatur aufweisen, während *F. antipofi* zu den Arten mit wenig dichter Tertiärnervatur gehört.

Alle diese aus einer Vielzahl weiterer Beschreibungen herausgegriffenen Daten über fossile Buchenblätter und die Deutungen dieser durch verschiedene Bearbeiter zeigen deutlich die praktisch seit Beginn paläobotanischer Forschung bestehenden Bemühungen, die Herleitung der Gattungen bzw. deren Arten verständlich zu machen, sie zeigen aber auch deutlich, wie schwierig dieses Unterfangen ist.

## 6.2. Wichtige fossile *Fagus*-Arten und deren Benennung.

Bei Durchsicht und Vergleich der Literatur über fossile Nachweise der Gattung *Fagus* wird man mit einer großen Zahl von Namen fossiler *Fagus*-Arten konfrontiert. In der Folge soll ein Überblick über wichtige fossile *Fagus*-Arten und deren Benennung gegeben werden.

### *Fagus antipofi* HEER

Unter diesem Namen wurde eine von HEER (1858) erstmals beschriebene Buchenart, welche häufig in Fundstellen Alaskas, Grönlands oder auf Kamtschatka und Sachalin auftritt, belegt. Nicht alle dieser von HEER zur Gattung *Fagus* gezählten Blattfunde können als gesichert gelten.

CHELEBAEVA (1980) unterteilt eine große Anzahl als *Fagus antipofi* HEER, bestimmte Funde aus Kamtschatka und Sachalin auf Grund der Dichte der Tertiärnerven pro cm in zwei Arten. *F. irvajamensis* CHELEBAEVA ist eine Art mit wenig dichter Tertiärnervenfolge, wogegen die Art *Fagus evenensis* CHELEB. durch eine dicht Tertiärnervenfolge gekennzeichnet ist.

### *Fagus attenuate* GOEPPERT

Die Abbildung des Originals in GOEPPERTs Werk (1855) über die tertiäre Flora von Schossnitz sorgte einige Zeit für Unsicherheit. Sie zeigt nämlich neben den für die Art üblichen Blattzähnen deutlich ausgebildete Zwischenzähne. Diese Tatsache ließ auch Zweifel an der Zugehörigkeit des abgebildeten Blattes zur Gattung *Fagus* aufkommen (KILPPER, 1971). Schon REICHENBACH (1919) konnte jedoch die meisten dieser Zweifel beseitigen, indem er das Original (Textfigur 13) abermals abbildete. An der Abbildung REICHENBACHs lassen sich keine Zwischenzähne mehr erkennen und die noch vorhandenen Details lassen es gerechtfertigt erscheinen anzunehmen, daß enge Beziehungen zwischen diesem Blatt und Blättern der rezenten Art *F. grandifolia* EHRH. bestehen.

LANCUCKA et al. (1981) bildeten abermals den verschollen geglaubten Holotypus ab. Daher ist die Anregung von ILINSKAYA (1978), einen Neotypus zu schaffen, hinfällig. Die neuerliche Abbildung zeigt einen Blattrest, dessen erhaltene Merkmale an der Richtigkeit der Zuordnung zur Gattung *Fagus* keine Zweifel aufkommen lassen.

### *Fagus castaneafolia* UNGER (Abb. 9, Fig. 1; Taf. 10, Fig. 1).

Der Holotyp dieser von UNGER (1847) aufgestellten Art ist vor kurzem im Steirischen Landesmuseum „Joanneum“ wieder aufgefunden worden. Der Erhaltungszustand des Blattes ist als eher schlecht zu bezeichnen. Ob das Blatt sich ursprünglich in einem besseren Erhaltungszustand befand, oder nur bei der Abbildung in UNGERs Werk „Chloris protogea“ (Taf. 28, Fig. 1) wohlwollend behandelt wurde, kann heute nicht mehr festgestellt werden. So liegt am Original kein einziger vollständig erhaltener Blattzahn vor. Die Darstellung UNGERs zeigt dagegen gut erhaltene, stark ausgeprägte Blattzähne. UNGER selbst vergleicht das Blatt mit verschiedenen Arten der Gattung *Castanea* und

kommt, nur weil er keine dazugehörigen Früchte fand, zu dem Schluß, daß es sich eher um ein Blatt der Gattung *Fagus* handelt. Ob UNGER Früchte der Gattung *Fagus* aus derselben Lokalität bekannt waren, läßt sich nicht klären. Für die Zugehörigkeit des Blattes zur Gattung *Fagus* spricht lediglich der konstant parallele und gerade Verlauf der meisten Sekundärnerven. lediglich die Sekundärnerven im oberen Drittel der Blattlamina erscheinen etwas gebogen. Da dies bisweilen auch bei Blättern der Gattung *Fagus* auftritt, schließt es eine Zuordnung zu dieser Gattung nicht aus. Die Blattzähne bzw. die Blattrandausbildung lassen wegen des schlechten Erhaltungszustand keine Schlüsse zu.

Vielfach ist der Primärnerv bei Buchenblättern durch einen Zick-Zackkurs gekennzeichnet. Dies ist bei *F. castaneaefolia* nicht der Fall, doch schließt dies nicht eine Zuordnung zur Gattung *Fagus* aus, da auch ein Verlauf des Primärnervs ohne Richtungsänderung in der Variationsbreite enthalten ist. Das Blatt ist vor allem durch eine große Anzahl der beiderseits am Primärnerv entspringenden Sekundärnerven (19) und durch den langen Blattstiel gekennzeichnet. Die große Anzahl der Sekundärnerven legt einen Vergleich mit dem von SAPORTA (1867) aus Manosque als *F. pristina* beschriebenen Buchenblättern nahe. Diese Blätter weisen 16–18 Sekundärnerven auf. Die Blattstiele dieser Blätter sind aber wesentlich kürzer.

Die bestehenden Unsicherheiten lassen sich in diesem Fall wohl nur sehr schwer zerstreuen, da Blattmerkmale wie Nervatur höherer Ordnung oder die Ausbildung der Cuticula wegen des schlechten Erhaltungszustandes nicht mehr zugänglich sind. Es erscheint daher sinnvoll, den Namen *F. castaneaefolia* UNG. für die Benennung von Fossilien, die eindeutig der Gattung *Fagus* zugeordnet werden können, nicht zu verwenden.

#### *Fagus decurrens* REID

Der Name *Fagus decurrens* REID wurde ursprünglich von Cl. u. Em. REID (1915) auf Cupulen einer *Fagus*-Art aus den Fundstellen Reuver, Swalmen und Brunssum begründet. MÄDLER (1939) belegt auch seiner Meinung nach zu dieser Buchenart gehörende Blätter mit demselben Namen. Nach der Diagnose von MÄDLER zeichnen sich die Blätter besonders durch das Merkmal aus, daß die Sekundärnerven etwa 1 mm vor dem Blattrand umbiegen, oft rückläufig werden und einen besonderen Nerv in die Zähne senden.

#### *Fagus deucalionis* UNGER

UNGER (1847) belegt mit diesem Namen Blätter und Früchte aus den Fundstellen Putschirn in Böhmen und Parschlug in der Steiermark. In seiner detaillierten Beschreibung geht er nur auf die fossilen Reste aus Putschirn ein. Die beiden Blattreste, die UNGER bewegen, eine neue Art aufzustellen, werden durch ihn großzügig ergänzt. Es handelt sich daher nicht um eine wahrheitsgetreue Abbildung, sondern eher um eine Interpretation von ursprünglich nicht bestimmbar Blattresten. ILJINSKAJA (1978) vertritt die Auffassung, daß aus den vorhin genannten Gründen dieser Name nicht zur Benennung anderer fossiler Blattreste der Gattung *Fagus* herangezogen werden soll.

#### *Fagus haidingeri* KOVATS

KOVATS (1856) beschreibt und bildet unter diesem Namen zwei kleine, wahrscheinlich schon im Jugendstadium eingebettete Blätter ab. Die aus der Fundstelle Erdöbenye stammenden Blattreste zeichnen sich durch eine ovate Umrißform und einen gezahnten Blattrand aus. Auf Grund einer größeren Anzahl von Blattresten aus der Fundstelle Moravska Nova Ves. (Pannon F), die zu den von KOVATS abgebildeten Blättern enge Beziehungen aufweisen, sieht sich KNOBLOCH (1969) veranlaßt, die von KOVATS gegebene Beschreibung zu erweitern.

#### *Fagus haidingeri* KOVATS sensu KNOBLOCH

KNOBLOCH unternimmt den Versuch, die neu definierte Art mit rezenten Arten in Beziehung zu setzen (*F. grandifolia* EHRH., *F. sylvatica* L., *F. orientalis* LIPSKY), kommt aber zu dem Schluß, daß *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH mit keiner rezenten Art gut zu vergleichen ist.

#### *Fagus pistina* SAPORTA

Die fossilen Blattreste, welche SAPORTA (1867) unter diesem Namen beschreibt, zeichnen sich durch eine elliptische bis ovate Umrißform, einen deutlich gezahnten Blattrand und 16–18 beider-

seits des Primärnervs entspringenden Sekundärnerven aus. Die Blattstiele der abgebildeten Blätter sind kurz. SAPORTA selbst weist auf die Ähnlichkeit und die Beziehungen der von ihm selbst beschriebenen Blätter mit den von GOEPPERT aus Sosnica beschriebenen Blättern der fossilen Art *Fagus attenuata* hin. Damit verweist er auch auf die Beziehungen zur rezenten nordamerikanischen Art *Fagus grandifolia*.

#### *Fagus pliocenica* SAPORTA

SAPORTA (1884) belegt mit dem Namen *Fagus pliocenica* ein Blatt mit ovater Umrißform, welches seiner Abbildung nach etwa 8 cm lang und 3,7 cm breit ist. Der Blattrand zeigt nur leicht angedeutet zahnartige Ausbuchtungen. Dagegen zeigen die weiteren Abbildungen von Blättern dieser Art deutlich ausgebildete Blättzähne. Am Primärnerv des Holotypus entspringen zu beiden Seiten 10 Sekundärnerven. Die Sekundärnerven verlaufen von ihrem Ursprungspunkt am Primärnerv gerade bis knapp an den Blattrand, um dann nach oben in Richtung des nächstfolgenden Sekundärnervs abzubiegen.

#### *Fagus pliocenica* GEYLER & KINKELIN

GEYLER & KINKELIN (1887) und in der Folge ENGELHARDT & KINKELIN (1908) machen aus dem Frankfurter Klärbecken fossile Blätter einer *Fagus*-Art bekannt, die sie *F. pliocenica* benennen. Diese Blattfunde mit meist ovater Umrißform, kleinen spitzen Blättzähnen und durchschnittlich 7–10 Sekundärnerven werden von den Autoren mit der nordamerikanischen Art *F. grandifolia* EHRH. (*F. ferruginea*), mit *F. sylvatica* L. und der japanischen Art *F. crenata* BL. (*F. sieboldii* ENDL.) verglichen.

Neben den bereits angeführten Namen, welche zum Teil häufig zur Benennung fossiler *Fagus*-Reste herangezogen werden, werden auch vielfach Namen rezenter Arten mit fossilen Blattresten in Verbindung gebracht. So seine z. B. nur erwähnt:

- Fagus sylvatica* BIANCONI – 1838, S. 443, t. 12, f. 1;
- Fagus sylvatica* GAUDIN & STROZZI – 1858, S. 31, t. 6, f. 6;
- Fagus japonica* NATHORST – 1888, S. 37, t. 9, f. 3–8;
- Fagus orientalis* STEFANOFF & JORDANOFF – 1935, S. 36–38, t. 8, f. 37, 6. 9, f. 6 u. 7;
- Fagus ferruginea miocenica* MENZEL – 1906, S. 48, t. 3, f. 4, 5, 10–12;
- Fagus grangifolia* STRAUS – 1935, S. 182, t. 33, f. 6;
- Fagus ferruginea fossilis* MÄDLER – 1939, S. 83, t. 7, f. 21, 22.

Eine große Anzahl weiterer Namen für fossile *Fagus*-Arten führt TRALAU (1962) bei seinem Versuch, eine Zusammenstellung und Einteilung der fossilen *Fagus*-Arten durchzuführen, an.

### 6.3. Das fossile Untersuchungsmaterial

Eine wesentliche Aufgabenstellung der vorliegenden Arbeit liegt in der Dokumentation fossiler Blätter aus österreichischen Fundstellen, die der Gattung *Fagus* zugeordnet werden können. Dazu war es notwendig, diversen in der einschlägigen Literatur gegebenen Hinweisen nachzugehen oder noch nicht beschriebenes Material aus rund 50 österreichischen Fundpunkten in neun verschiedenen Sammlungen zu sichten. Es handelt sich dabei um die

- Sammlung der Geologischen Bundesanstalt, Wien,
- Sammlung des Naturhistorischen Museums, Abteilung Geologie/Paläontologie, Wien,
- Sammlung des Instituts für Paläontologie/Paläobotanik, Wien,
- Sammlung des Burgenländischen Landesmuseums, Eisenstadt,
- Sammlung des Kärntner Landesmuseums, Klagenfurt,
- Sammlung des Steirischen Landesmuseums „Joanneum“, Graz,
- Sammlung des Niederösterreichischen Landesmuseums, Wien,
- Sammlung des Heimatmuseums Favoriten, Wien,
- Privatsammlung – Univ. Prof. Tollmann, Wien,
- Privatsammlung – Fachlehrer Schütz, Wien.

Zusätzlich konnte Material aus eigenen neuen Aufsammlungen verwendet werden. Auffällig ist das eher spärliche Auftreten oder gänzliche Fehlen von fossilen Resten der Gattung *Fagus* vor allem in Floren des älteren und mittleren Miozän, deren andere Florenzusammensetzung durchaus ein Auftreten der Gattung erwarten lassen würde. Eine Erklärung wäre vielleicht in der Tatsache zu sehen, daß in den artenreichen Mischwäldern gerade des älteren und mittleren Miozän die Gattung *Fagus* sicherlich keine dominierende Rolle gespielt hat, denn es ist keineswegs anzunehmen, daß in großen Arealen reine Buchenwälder dominierten, wie dies heute z. B. bei der europäischen Rotbuche (*F. sylvatica*) zu beobachten ist. In Floren des jüngeren Miozän (Pannon, Pont) sind bisweilen sehr häufig Blattreste von *Fagus* anzutreffen.

In Blattfloren folgender Fundpunkte konnten Blätter die der Gattung *Fagus* angehören, aufgefunden werden: Aflenz/Steiermark, Fohnsdorf/Steiermark, Leoben–Seegraben/Steiermark, Leoben/Wartberg/Steiermark, Parschlug/Steiermark, Lintsching/Salzburg, Lohnsdorf/Oberösterreich, Guntamsdorf/Niederösterreich, Rohrbach/Niederösterreich, Vösendorf/Niederösterreich, Laaerberg/Wien, Oberschützen/Burgenland, Schlaining/Burgenland, Stegersbach/Burgenland.

Trotz intensiver Bemühungen blieben die von HOFMANN (1929) aus dem Tertiär des Lavanttales als *F. castaneaefolia* UNG. und aus dem Tertiär des Lungau als *F. ferruginea* AIT. bestimmten Blattreste verschollen, wie überhaupt auch das vorliegende Material sicherlich nicht alle in österreichischen Fundstellen jemals aufgefundenen Fossilien der Gattung *Fagus* beinhaltet. Trotzdem läßt sich aus dem vorliegenden Material schon ein guter Überblick gewinnen.

#### Erhaltungszustand

Der Erhaltungszustand der aufgefundenen Fossilien ist häufig nicht sehr gut. So können nur an einer sehr geringen Anzahl von Blättern noch Reste eines Kohlefilms beobachtet werden. Versuche, davon eine Cuticula zu gewinnen, waren leider in allen Fällen erfolglos. Die gebleichten Stückchen des Kohlefilms zeigen keinerlei Zellstrukturen.

Der Erhaltungszustand von Nervaturdetails ist sehr unterschiedlich. So liegen neben Blättern, bei denen außer dem Primärnerv und den Sekundärnerven keinerlei Details mehr zu sehen sind, auch Blätter, welche die Tertiärnervatur aber auch die Nervatur höherer Ordnung relativ gut zeigen, vor. Auch der Blattrand, welcher gleichfalls von großer Bedeutung für die Bestimmung der *Fagus*-Arten ist, zeigt an den Fossilien meist einen recht unterschiedlichen Erhaltungszustand, doch finden sich fest an jedem Blattrest, Blattrandpassagen, die die ursprüngliche Ausbildung noch gut erkennen lassen.

#### 6.4. Nachweise von *Fagus attenuata* GOEPP. aus tertiären Pflanzenfundstellen Österreichs

- 1855 *Fagus attenuata* GOEPPERT, Schossnitz, H. R. GOEPPERT, S. 18, t. 5, f. 9;  
 1867 *Fagus pristina* SAPORTA, Manosque, G. de SAPORTA, Ann. Sci. nat. Bot., ser. 5, 8:69, t. 6;  
 1919 *Fagus attenuata* GOEPP., Schossnitz, E. REICHENBACH, Jb. Preuss. Geol. L.-A., 38(2):123, Textfig. 12, 13, t. 11, f. 4, 5;  
 1981 *Fagus attenuata* GOEPP., Sosnica, M. LANCUCKA-SRODONIOWA et al., Act. Palaeobot. 21(2):108, t. 2, f. 4, 5;  
 1982 *Fagus attenuata* GOEPP., Ebelsberg/Linz, J. KOVAR, Beitr. Paläont. Österr., 9:58–64, 6. 7, f. 1–4, t. 27, f. 11–13.

Fundort: Lintsching bei Tamsweg, Lungau/Salzburg, 2 Blätter.

Altersstellung: Karpat/Miozän

Aufbewahrungsort: Sammlung des Institutes für Paläontologie/Paläobotanik.

a. Blatt Nr.: Li/392 (Abb. 9, Fig. 2; Taf. 10, Fig. 2–4)

Erhaltungszustand: Brauner, leicht limonitisierter Blattabdruck auf graubraunem Schiefertone. Kohlige Substanz konnte keine aufgefunden werden. Der Blattrand ist teilweise erhalten. Ein Teil der Blattspitze fehlt gleichfalls.

Umrissform: schmal elliptisch (L/B = ca. 3/1). Blattgröße: Länge: ca. 10,8–11 cm, Breite: ca. 3,8–4 cm. Die größte Blattbreite findet sich knapp unterhalb der Blattmitte.

Blattspitze: acut, Blattbasis: acut–cuneat, Blattrand: Kleine, aber deutlich ausgebildete Blättzähne

kennzeichnen den Blattrand. Auch die ersten basisnahen Sekundärnerven enden bereits in Blatzzähnen. Zahnform: Basalseite: konvex—gerade. Die Größe der Winkel zwischen der Apikalseite der Blatzzähne und dem fortlaufenden Blattrand liegt zwischen  $45^\circ$  und  $65^\circ$

Blattstiel: 10 mm.

Blattnervatur: Primärnerv: Der Primärnerv verläuft gerade bis zur Blattmitte, von dort im leichten Zick-Zackkurs bis zur Blattspitze. Sekundärnerven: An beiden Seiten des Primärnervs entspringen 15–16 deutlich ausgebildete Sekundärnerven und münden in den Blatzzähnen. Abzweigungswinkel:  $55^\circ$ – $30^\circ$ . Die Nervatur höherer Ordnung ist nicht mehr auswertbar.

b. Blatt Nr.: Li/391 (Abb. 9, Fig. 3; Taf. 10, Fig. 5)

Erhaltungszustand: Brauner, leicht limonitisierter Blattabdruck auf gelbbraunem Schieferthon. Die Blattspitze ist nicht mehr vorhanden, auch fehlt der Großteil des rechten Blattrandes. Inkohlte Blattsubstanz ist keine erhalten geblieben.

Umrißform: elliptisch ( $L : B = 2 : 1$ ). Blattgröße: Länge: ca. 10,5–11 cm, Breite: ca. 4,5–4,8 cm. Die größte Breite des Blattes findet sich knapp unterhalb der Blattmitte. Blattspitze: ? Blattbasis: acut—cuneat. Blattrand: Der Blattrand zeigt deutlich ausgeprägte Blatzzähne. Auch bei diesem Blatt enden bereits die ersten basisnahen Sekundärnerven in Blatzzähnen. Zahnform: Basalseite: konvex—gerade, Apikalseite: konkav—gerade, Winkel zwischen Apikalseite und fortlaufendem Blattrand:  $40^\circ$ – $60^\circ$

Blattstiel: 12,5 mm; das Ende des Blattstieles ist etwas verdickt.

Blattnervatur: Primärnerv: Der primärnerv verläuft gerade. Sekundärnerven: Das nur zum Teil erhaltene Blatt zeigt noch 13 an beiden Seiten des Primärnervs entspringende Sekundärnerven (bei vollständig erhaltenem Blatt ca. 15). Abzweigungswinkel: Blattbasis:  $45^\circ$ – $40^\circ$ , Blattspitze:  $30^\circ$ – $25^\circ$  Zueinander verlaufen die Sekundärnerven parallel und enden in den Blatzzähnen. Nur in basisnahen Teil des Blattes weichen sie gegen den Blattrand hin auseinander und sind auch zur Blattspitze hin deutlich konvex gebogen. Die Nervatur höherer Ordnung ist schlecht erhalten und einer Untersuchung nicht mehr zugänglich.

**B e m e r k u n g e n** Eine von E. HOFMANN aufgestellte Bestimmungsliste tertiärer Pflanzenreste aus dem Lungauer Tertiär (ohne Fundortangabe) wird von EXNER (1957) publiziert. Diese Liste enthält auch zwei Bestimmungen fossiler Buchenblätter, nämlich *Fagus ferruginea* AIT. und *Fagus* sp. Die Benennung eines Blattes als *F. ferruginea* durch HOFMANN deutet bereits auf die Ähnlichkeit dieses Blattes mit Blättern der rezenten nordamerikanischen Buchenart hin. Leider ist diese kleine Kollektion von Pflanzenresten, die sich am Institut für Geologie der Universität Wien befinden soll, derzeit nicht auffindbar.

Die zwei nun vorliegenden Blätter aus der alten Ziegelei Lintsching/Salzburg sind bis jetzt die einzigen Nachweise der Gattung *Fagus* aus dieser ansonsten reichhaltig Pflanzenreste führenden Fundstelle. Die vorliegenden Blätter zeigen in ihrer Merkmalsausbildung deutliche Ähnlichkeiten mit der von SAPORTA (1867) als *Fagus pristina* beschriebenen fossilen Buchenart. *Fagus attenuata* GOEPP. unterscheidet sich hauptsächlich durch die etwas geringere Anzahl an Sekundärnerven, die sonstigen großmorphologischen Ähnlichkeiten gestatten aber eine Zuordnung zum Formenkreis von *F. attenuata* GOEPP.

**F u n d o r t** Fohnsdorf/Steiermark, 2 Blätter.

**A l t e r s s t e l l u n g** Karpat/Miozän

**A u f b e w a h r u n g s o r t** Sammlung der Geologischen Bundesanstalt, Wien.

a. Blatt Nr.: Fo/1 (Abb. 9, Fig. 6, Taf. 11, Fig. 2–3)

Erhaltungszustand: Das fossile Blatt zeigt einen fast vollständig erhaltenen Kohlefilm. Trotzdem ist es nicht gelungen brauchbare Cuticeln zu gewinnen. Die gebleichten Stückchen zeigen keine Struktur.

Umrißform: leicht ovat—elliptisch. Blattgröße: Länge: 10,8 cm, Breite: 5,2 cm. Die größte Blattbreite befindet sich etwas unterhalb der Blattmitte.

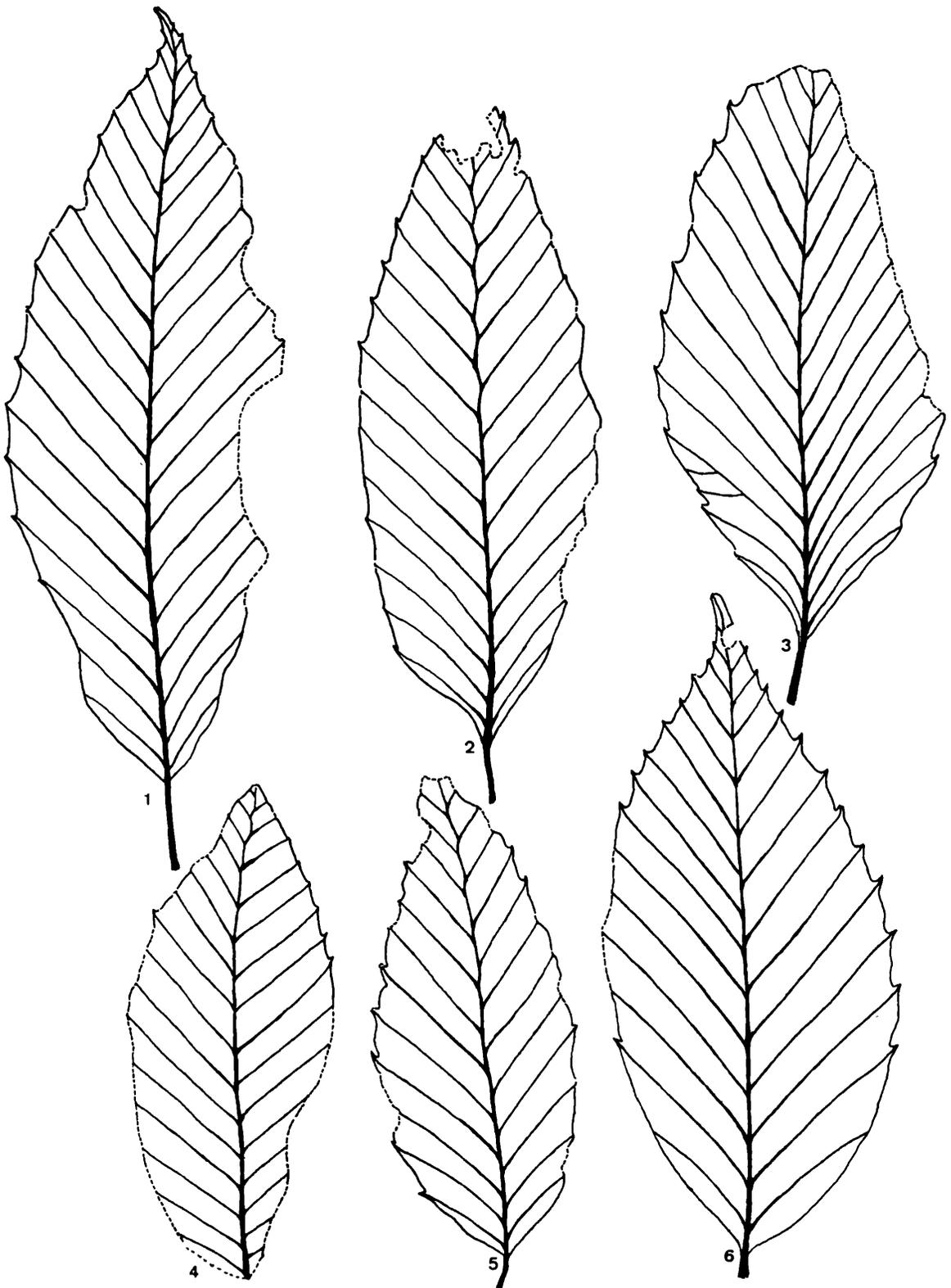


Abb. 9. Fig. 1: *Fagus castaneaefolia* UNG., Leoben, Fig. 2–3: *Fagus attenuata* GOEPP., Lintsching, Fig. 4: *Fagus attenuata* GOEPP., Leoben–Seegraben, Fig. 5: *Fagus attenuata* GOEPP., Aflenz, Fig. 6: *Fagus attenuata* GOEPP., Fohnsdorf.

Blattspitze: acut–leicht acuminat, Blattbasis: obtus. Blattrand: Deutlich ausgebildete Blättzähne charakterisieren den Blattrand. Zahnform: Basalseite: konvex–gerade. Apikalseite: konkav–gerade. Winkel zwischen Apikalseite und fortlaufendem Blattrand:  $70^{\circ}$ – $95^{\circ}$

Blattstiel: ca. 7–8 mm

Blattnervatur: Primärnerv: Der Primärnerv zeigt einen geraden Verlauf. Sekundärnerven: Es entspringen beiderseits des Primärnervs 13 Sekundärnerven, die nach geradem parallelen Verlauf in den Blättzähnen enden. Abzweigungswinkel: Blattbasis:  $50^{\circ}$ – $45^{\circ}$  Blattspitze:  $45^{\circ}$ – $35^{\circ}$ . Die Nervatur höherer Ordnung ist nur in ganz kleinen Bereichen des Blattes sichtbar und für eine Untersuchung nicht zugänglich.

b. Blatt Nr.: Fo/2 (Taf. 11, Fig. 1)

Erhaltungszustand: Auch dieses Blatt zeigt eine gute Erhaltung. Es fehlt ein Stück der Blattspitze, doch Blattbasis und Blattrand liegen vollständig vor. Das Blatt besitzt einen noch gut erhaltenen Kohlefilm. Es lassen sich aber auch hier keine brauchbaren Cuticeln gewinnen.

Umrißform: ellipitisch. Blattgröße: Länge: ca. 8,5–9 cm. Breite: 4,5 cm. Die größte Blattbreite befindet sich im Bereich der Blattmitte. Blattspitze: acut. Blattbasis: obtus. Blattrand: Der Blattrand ist deutlich gezähnt. Zahnform: Basalseite: konvex, Apikalseite: konkav. Winkel zwischen Apikalseite und fortlaufendem Blattrand:  $45^{\circ}$ – $75^{\circ}$

Blattstiel: 8 mm

Blattnervatur: Primärnerv: Der Primärnerv verläuft gerade, ohne wesentliche Richtungsänderung. Sekundärnerven: Beiderseits des Primärnervs entspringen 15–16 Sekundärnerven. Abzweigungswinkel: Blattbasis:  $55^{\circ}$ – $50^{\circ}$ , Blattspitze:  $45^{\circ}$ – $40^{\circ}$ . Die Sekundärnerven verlaufen gerade, zueinander parallel und enden in den Blättzähnen. Die Nervatur höherer Ordnung ist für eine Untersuchung nicht zugänglich.

**B e m e r k u n g e n ;** Die im Museum der Geologischen Bundesanstalt in Wien aufbewahrten Blätter tragen die Beschriftung *Fagus castaneaefolia*. Der Grund für diese Benennung dürfte in den großen gut entwickelten Blättzähnen gelegen sein. Die Gestalt der Blattlamina unterscheidet sich aber recht deutlich von der wie sie bei *F. castaneaefolia* UNG. auftritt. Nahezu identische Blätter konnten an rezenten Herbarbelegen der nordamerikanischen Buche beobachtet werden. Die großmorphologischen Merkmale liegen durchaus in der Variationsbreite von *Fagus attenuata* GOEPP., daher werden auch diese Blätter zu diesem Formenkreis gestellt.

**F u n d o r t** Leoben–Seegraben/Steiermark, 1 Blatt

**A l t e r s s t e l l u n g :** Karpat/Miozän

**A u f b e w a h r u n g s o r t :** Sammlung der Geologischen Bundesanstalt, Wien

Blatt Nr.: Leoben/1 (Abb. 9, Fig. 4, Taf. 11, Fig. 4)

Das fossile Blatt liegt als nicht sehr gut erhaltener Blattabdruck vor. Teile der Blattspitze, der Blattbasis und des Blattrandes sind nicht mehr vorhanden. Von der ursprünglichen Blattsubstanz finden sich lediglich kleine Stückchen eines Kohlefilms. Diese erbringen keine kutikularen Strukturen. Der Abdruck befindet sich auf grauen, stark schwefelkiesführendem Tonschiefermaterial.

Umrißform: schmal elliptisch. Blattgröße: Länge: ca. 8 cm, Breite: 3,2 cm. Die größte Blattbreite liegt etwa in der Blattmitte. Blattspitze: acut, Blattbasis: acut, Blattrand: Der Blattrand ist gezähnt. Zahnform: Basalseite: gerade, Apikalseite: gerade. Winkel zwischen Apikalseite und fortlaufendem Blattrand:  $60^{\circ}$ – $80^{\circ}$

Blattstiel: nicht mehr vorhanden.

Blattnervatur: Primärnerv: Der Primärnerv verläuft vorerst ohne Richtungsänderung bis in das obere Drittel des Blattes und setzt dort seinen Verlauf im charakteristischen, deutlich ausgebildeten Zick-Zackkurs fort. Sekundärnerven: Am Primärnerv entspringen an beiden Seiten 15 deutlich ausgebildete Sekundärnerven, die im basisnahen Teil des Blattes einen leicht divergierenden, gegen die Blattspitze hin aber den für *Fagus* üblichen geraden und zueinander parallelen Verlauf zeigen. Abzweigungswinkel: Blattbasis:  $55^{\circ}$ – $45^{\circ}$ , Blattspitze:  $45^{\circ}$ – $40^{\circ}$  Tertiärnerven und Nervatur höherer Ord-

nung: Die Tertiärnerven und die Nervatur höherer Ordnung sind sehr schlecht erhalten. Es läßt sich lediglich die durchschnittliche Anzahl der Tertiärnerven pro cm festlegen. Es entspringen pro cm durchschnittlich 7–9 Tertiärnerven.

**Bemerkungen:** Bei dem vorliegenden fossilen Blatt handelt es sich höchstwahrscheinlich um das von HOFMANN (1933) als *Fagus ferruginea* AIT. beschriebene Buchenblatt aus Leoben. Mit dieser Benennung deutet HOFMANN bereits auf die Beziehungen, die zwischen dem fossil vorliegenden Blatt und der rezenten nordamerikanischen Art bestehen, hin. Alle noch vorhandenen Merkmale bestätigen diese Bestimmung. Das Blatt wird daher ebenfalls zum Formenkreis der fossilen *F. attenuata* GOEPP. gestellt.

**Fundort:** Aflenz/Hochschwab, Steiermark, 1 Blatt

**Altersstellung:** Badenien/Miozän

**Aufbewahrungsort:** Privatsammlung Fachlehrer Schütz, Wien

Blatt Nr. Aflenz/1 (Abb. 9, Fig. 5, Taf. 10, Fig. 6–7)

**Erhaltungszustand:** Das Blatt liegt als gut erhaltener, schwach limonitisierter Abdruck vor. Eine inkohlte Blattsubstanz ist nicht mehr vorhanden.

**Umrißform:** schmal elliptisch. **Blattgröße:** Länge: 8 cm, Breite: 3,1 cm. Die größte Blattbreite liegt unterhalb der Blattmitte. **Blattspitze:** acut, **Blattbasis:** cuneat. **Blattrand:** Die gut erhaltenen Blattrandpartien zeigen kleine spitze deutlich ausgebildete Blatzzähne. **Zahnform:** Basalseite: konvex–gerade, Apikalseite: konkav–gerade. **Winkel zwischen Apikalseite und fortlaufendem Blattrand:** 45°–60°

**Blattstiel:** 6 mm

**Blattnervatur:** **Primärnerv:** Der Primärnerv verläuft von der Blattbasis an gerade bis in das obere Drittel des Blattes. Dort setzt der Primärnerv seinen Verlauf mit deutlichem Zick-Zackkurs bis zur Blattspitze fort. **Sekundärnerven:** Am Primärnerv entspringen an beiden Seiten 13 deutlich ausgebildete Sekundärnerven. Die basisnahen Sekundärnerven verlaufen leicht konvex gebogen bis an den Blattrand. Die nächstfolgenden verlaufen ohne wesentliche Krümmung, parallel zueinander, bis an den Blattrand, um dort in den Blatzzähnen zu enden. **Tertiärnerven und Nervatur höherer Ordnung:** Die Tertiärnerven und Teile der Nervatur höherer Ordnung sind nur mehr an wenigen Stellen der Blattlamina zu beobachten und auch in diesen Bereichen nicht mehr gut erhalten. Es entspringen 7–8 Tertiärnerven pro cm.

**Bemerkungen:** Mit dem fossilen Blatt aus Aflenz (Badenien) liegt ein weiterer schöner Beweis für das Auftreten einer der heutigen nordamerikanischen Buche *F. grandifolia* EHRH. sehr nahestehenden fossilen Buchenart, vor. Gut vergleichbar sind die von KNOBLOCH (1971) aus Seußien beschriebenen fossilen Buchenblätter, die er *Fagus attenuata* GOEPP. ssp. *seussensis* benennt.

**Fundort:** Parschlug/Steiermark, 1 Blatt, 1 Cupula

**Altersstellung:** Karpat/Miozän

**Aufbewahrungsort:** Sammlung des Steirischen Landesmuseums „Joanneum“, Graz

**Erhaltungszustand:** Fragment (untere Blatthälfte) eines Blattabdruckes auf dem für die Fundstelle Parschlug so charakteristisch rötlich-braun gefärbten Brandschiefer.

Bei diesem Blatt handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um das Fragment eines jungen Blattes. Die Zuordnung zur Gattung *Fagus* und die Benennung *Fagus attenuata* beruht auf dem charakteristischen geraden parallelen Verlauf der Sekundärnerven und auf den deutlich, wenn auch sehr klein ausgebildeten Blatzzähnen, in welchen die Sekundärnerven enden. Der Blattstiel ist nur mehr fragmentarisch vorhanden. Tertiärnerven und Nervatur höherer Ordnung sind nicht mehr erhalten. Interessant ist das Vorkommen eines Cupulaabdruckes (siehe Taf. 10, Fig. 8) im gleichen Aufsammlungsmaterial aus der Fundstelle Parschlug. Dieser Abdruck wurde *F. deucalionis* UNG. benannt. Es besteht die Möglichkeit, daß es sich um den von UNGER (1852) in seinem Werk „Iconographia plantarum fossilium“ abgebildeten Cupulaabdruck handelt. Die Höhe des vorliegenden Cupulabehers beträgt ca. 1,3 cm, die Breite 1,1 cm. Der Cupulastiel ist nicht mehr vollständig erhalten. Von

den die Oberfläche der Cupula besetzenden stachelartigen Anhängen sind nur mehr Ansätze zu erkennen.

Am Ende dieses Kapitels soll noch einmal auf den bedeutenden Nachweis, der das Auftreten der Art *F. attenuata* in Österreich schon im Oligozän bestätigt, durch KOVAR (1981, Taf. 2, Fig. 11–13, Taf. 20, Fig. 1–4; 1982) verwiesen werden. Der Fund stammt aus den Schiefertönen von Ebelsberg/Linz, die in das O-Oligozän eingestuft werden. Die Bestimmung erfolgte auf Grund großmorphologischer Ähnlichkeiten der Blattreste mit der von GOEPPERT (1855) aufgestellten Art *F. attenuata*.

#### 6.5. Nachweise von *Fagus haidingeri* KOVATS sensu KNOBLOCH aus tertiären Pflanzenfundstellen Österreichs

- 1856 *Fagus haidingeri* KOV., Erdöbenye, J. KOVATS, Arb. Geol. Ges. Ung., 1:S. 24, t. 4, f. 6, 7;  
 1884 *Fagus pliocenica* SAP., Cantal, G. de SAPORTA, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 6, 17:88–97, 6. 6, f. 1–6;  
 1894 *Fagus pliocenica* SAP., Cantal, F. KRASAN, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 61:45–48, t. 1;  
 1896 *Fagus antipofi* HEER, Montescano, F. SORDELLI, Studii sulli vegetazione di Lombardii, Milano;  
 1922 *Fagus pliocenica* SAP., Saint-Marcel, G. DEPAPE, Ann. Sci. Nat. Bot., 5:143–145, t. 6, f. 1–5;  
 1923 *Fagus silvatica* L., Reuver, L. LAURENT & P. MARTY, Med. Rijks. Geol. Dienst, ser. B, 1:1–80, t. 1–14;  
 1952 *Fagus pliocenica* SAP., Brunn–Vösendorf, W. BERGER, Palaeontographica, B, 92:89, Beil. I, Abb. 35, Beil. II, 33–34;  
 1955-56 *Fagus cf. orientalis* LIP., I. VÖRÖS-SZABO, Jb. Ung. Geol. Anst., 44:184, t. 17, f. 5;  
 1959 *Fagus palaeojaponica* ANDREANSZKY, G. ANDREANSZKY, Die Flora d. Sarmat. Stufe in Ungarn. S. 96, t. 25, f. 4;  
 1959 *Fagus aperta* ANDREANSZKY, G. ANDREANSZKY, Die Flora d. Sarmat. Stufe in Ungarn. S. 95, t. 25, f. 5;  
 1959 *Fagus angusta* ANDREANSZKY, G. ANDREANSZKY, Die Flora d. Sarmat. Stufe in Ungarn, S. 97, t. 26, f. 3;  
 1959 *Fagus oblonga* ANDREANSZKY, G. ANDREANSZKY, Die Flora d. Sarmat. Stufe in Ungarn, S. 95, t. 25, f. 6;  
 1962 *Fagus pliocenica* SAP., Hodonin, E. KNOBLOCH, Casop. min. geol., 7:358, t. 54, f. 4;  
 1963 *Fagus pliocenica* SAP., E. KNOBLOCH, N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1963:8;  
 1969 *Fagus haidingeri* KOV. sensu KNOBL., Moravska Nova Ves, E. KNOBLOCH, Tertiäre Floren von Mähren, S. 79, Abb. 184–209, t. 36, f. 2–8, 10, 11, t. 37, f. 1–11, t. 38, f. 2–11;  
 1972 *Fagus haidingeri* KOV. s. KNOBL., Domanski Wierch, E. ZASTAWNIK, Act. Palaeobot., 8(1):23–25, t. 4, f. 3–7, t. 5, f. 1–7, t. 17, f. 5–6, t. 18, f. 1–5;

Wie aus dem vorliegenden Material hervorgeht, läßt sich aus tertiären Pflanzenfundstellen Österreichs, vor allem solchen obermiozänen Alters (Pannon, Pont) eine zweite Buchenart (Gruppe), nämlich *Fagus haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH, nachweisen.

KNOBLOCH (1969) erweitert, wie bereits erwähnt, die Artbeschreibung, die KOVATS (1856) auf Basis zweier Funde wahrscheinlich schon im Jugendstadium eingebetteter Blätter aus der Fossilagerstätte Erdöbenye getätigt hat, auf Grund einer größeren Anzahl fossiler *Fagus*-Blätter aus der Fundstätte Moravska Nova Ves. Das Material, das der Beschreibung zugrunde liegt, ist seiner eigenen Aussage nach durch einen schlechten Erhaltungszustand gekennzeichnet, was auch aus den Tafelabbildungen deutlich hervorgeht. KNOBLOCH definiert die ihm vorliegenden Blätter folgendermaßen: „Blätter länglich-oval bis oval, feingezähnt oder ganzrandig. Am häufigsten kommen schmal-eiförmige Blätter vor mit der größten Breite unter der Mitte. Sie verschmälern sich allmählich in die Spitze. Die Basis ist abgerundet oder schwach herzförmig, seltener keilförmig. Der Hauptnerv ist gerade oder schwach geschlängelt. Die Sekundärnerven verlaufen entweder vollständig gerade und sind nur am Ende ein wenig umgebogen oder sie verlaufen in Bögen. Vom Hauptnerv zweigen sie wechselständig ab (bei den schmälern Blättern unter Winkeln von 40°, bei den breiteren bis zu 60°). Die Zahl schwankt zwischen 6 und 11, im Durchschnitt liegt sie bei 10. Die Sekundärnerven enden in sehr kleinen Zähnen am Blattrande. Dieser ist stellenweise gewellt (ähnlich wie bei den heutigen Buchen). Die Zähne blieben infolge des schlechten Erhaltungszustandes nur teilweise erhalten. Teilweise waren aber die Blätter zweifellos ganzrandig. Die tertiären Nerven waren schwach und sind bei den meisten Blättern nicht erkennbar. Sie verlaufen senkrecht oder etwas schief zwischen den Sekundärnerven. Diese Nerven gabeln sich immer in verschiedenem Maße, so daß ein polygonales Netzwerk

entsteht, das gegenüber den Sekundärnerven seine senkrechte bis mäßig schiefe Orientierung beibehält“. KNOBLOCH ist auch überzeugt, daß mit *F. haidingeri* eine Art vorliegt, die durch eher geringe Dimensionen gekennzeichnet ist. Er gibt für Blätter aus Moravska Nova Ves eine maximale Blattlänge von 8 cm und eine maximale Breite von 4 cm an und ist der Auffassung, daß es sich hier um ein primäres Merkmal handelt, da in einer 30 cm mächtigen Fundschicht die darin vorkommenden *Fagus*-Blätter nicht über die angegebenen maximalen Längen- und Breitenwerte hinausgehen. Eine Unterstützung seiner Ansicht glaubt KNOBLOCH in den Abbildungen BERGERS (1952, 1955) zu finden, die dieser als *F. pliocenica* (*pliocenica*) SAP. von den Fundstellen Brunn-Vösendorf und Laaerberg beschreibt. Bei der Durchsicht einiger Stücke dieses Materials dieser Fundorte, aber auch teilweise nicht beschriebenen Materials von ebendort, können aber auch durchaus Blätter mit weit aus größeren Dimensionen, was Länge und Breite betrifft, beobachtet werden. Das bestätigt sich auch an Fossilmaterial der Fundstelle Lohnsburg (Beuschelsandgrube), in welchem zahlreiche *Fagus*-Blätter vorkommen, die der Art *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH angehören. Der Faktor Größe sollte demnach kein ausschließlicher Grund für die Artzugehörigkeit sein, vor allem dann nicht, wenn wichtige andere Blattmerkmale für die Zugehörigkeit zu dieser Art sprechen. Auch eine größenstatistische Analyse von Blättern der rezenten Art *F. sylvatica* L. an verschiedenen Standorten scheint die Ansicht zu bestätigen, daß äußere Faktoren, wie z. B. Boden, Licht, Höhenlage, einen großen Einfluß auf die Blattgröße haben. So gesehen ist es auch fraglich, ob man vom Fossilinhalt einer oder weniger Fundstellen auf die mögliche Variationsbreite hinsichtlich der Größe der Blätter einer Art Rückschlüsse ziehen kann. Wahrscheinlich auf Grund des eher schlechten Erhaltungszustandes nimmt KNOBLOCH auf die wichtigen Faktoren der Blattrandausbildung und der Ausbildung der Nervatur wenig Bezug. Der Blattrand zeigt bei *F. haidingeri* meist kleine Blattzähne. Der dazwischen verlaufende Blattrand ist wellig (S-förmig) bis gekerbt ausgebildet. Vergleicht man eine größere Anzahl von Blättern, so trifft man nicht selten auf solche, deren Blattrand nur gegen die Blattspitze hin bezahnt ist. Des öfteren kommen auch Blätter vor, deren Blattzähne bis auf angedeutete Ausbuchtungen des Blattrandes reduziert sind. Auch die Größe der Blattzähne ist ziemlich variabel. Der Verlauf der Sekundärnerven ist ebenfalls von der Größe der Blattzähne abhängig. So verlaufen bei Blättern mit kleineren Blattzähnen die Sekundärnerven bis knapp an den Blattrand, biegen nach aufwärts in Richtung des nächstfolgenden Sekundärnervs und senden jeweils einen kleinen Teilast in die Blattzähne. Bei Blättern mit sehr kräftig entwickelten Blattzähnen verlaufen die Sekundärnerven direkt als Ganzes in die Blattzähne. Diese Tatsache bewegt MÄDLER (1939) unter anderem dazu, die fossilen Buchenblätter aus dem Frankfurter Klärbecken zwei verschiedenen Arten zuzuteilen (*F. decurrens* REID, *F. ferruginea* AIT.).

An mehreren Exemplaren des eigenen zur Untersuchung vorliegenden Materials (Vösendorf, Lohnsburg) können an ein und demselben Blatt beide Möglichkeiten des Verlaufs der Sekundärnerven beobachtet werden. Einige Blätter der Fundstelle Lohnsburg zeigen in Basisnähe Zwischenzähne, die von einem Teilast des jeweiligen in der Nähe verlaufenden Sekundärnervs versorgt werden.

Versucht man die fossile Art *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH in Beziehung zu rezenten Arten zu setzen, so ergeben sich interessante Aspekte. KNOBLOCH (1969) zieht zum Vergleich lediglich die rezenten Arten *F. sylvatica* L., *F. orientalis* LIPSKY und *F. grandifolia* EHRH. heran und kommt auf Grund biometrischer Messungen zum Schluß, daß keine rezente Art bekannt ist, mit der sich die fossile Art *F. haidingeri* gut vergleichen ließe oder zu der enge Beziehungen bestehen würden. Schon KRASAN (1894) ist hier ganz anderer Ansicht. Er erkennt sofort Beziehungen zwischen der von ihm beschriebenen Pliozänbuche der Auvergne *F. pliocenica* SAP.) und einer rezenten Buche aus China, die kurz davor C. v. ETTINGSHAUSEN (1894) auf Grund von ihm überbrachten Herbarbelegen als *F. ferruginea* forma *Rosthornii* und *F. ferruginea* forma *dentata* bestimmte; Dies geschah wahrscheinlich durch eine Reihe von Ähnlichkeiten mit der in Nordamerika beheimateten rezenten Buchenart *F. grandifolia* EHRH. (*F. ferruginea* AIT.). Daß es sich um die heute am weitesten verbreitete Buchenart Chinas, *F. longipetiolata*, handelt, war damals nicht bekannt. Die Aussagen KRASANS über die große Ähnlichkeit der Blätter dieser zwei Arten werden in der Folge wenig beachtet. Betrachtet bzw. vergleicht man jedoch die Ausbildung verschiedener Blattmerkmale der rezenten

Art *F. longipetiolata* SEEM. und der fossilen Art *F. haidingeri*, die wiederum mit anderen aus dem jüngeren Tertiär beschriebenen Arten enge Beziehungen aufweist oder identisch ist, näher, so kann man verblüffende Ähnlichkeiten feststellen. Wie auch schon KOVAR (1981) bemerkt, bestehen mit Sicherheit Beziehungen zwischen der rezenten Art *F. longipetiolata* SEEM. und dem Formenkreis der fossilen Art *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH.

Aus Pflanzenfundstellen Wiens, Niederösterreichs, des Burgenlandes und Oberösterreichs konnten bis jetzt Funde von *F. haidingeri* nachgewiesen werden. Diese Pflanzenfundstellen können mit einer Ausnahme ihrer Altersstellung nach dem Obermiozän (Pannon, Pont) zugerechnet werden. Ein Fund stammt aus den pflanzenführenden Schichten des Rohrbacher Konglomerats, welcher bereits ins Pliozän eingestuft wird.

#### 1. *Fagus haidingeri* aus Fundstellen Wiens und Niederösterreichs

(Abb. 10, Fig. 1–14, Abb. 11, Fig. 1–9, Abb. 12, Fig. 1–4, Taf. 11, Fig. 5–8, Taf. 12, Fig. 5–8)

Zahlreiche Funde von Blattresten der Art *F. haidingeri* liegen aus diesem Raum vor. Eine detaillierte Beschreibung wird daher nur von besonders typischen und gut erhaltenen Blättern gegeben.

a. F o s s i l b e s c h r e i b u n g : Drei Blätter (Abb. 10, Fig. 1–3; Taf. 12, Fig. 1–3)

F u n d o r t Laaerberg/Wien, Arsenal

A l t e r s s t e l l u n g : Pannon E

A u f b e w a h r u n g s o r t Sammlung der Geologischen Bundesanstalt Wien, Nr. 1851/02/8

Bei den vorliegenden drei Blättern handelt es sich um die Originale, die ETTINGSHAUSEN (1851) als *F. castaneaeifolia* UNG. bestimmt und in seinem Werk „Die Tertiärfloren der österreichischen Monarchie, Teil 1: Die tertiäre Flora der Umgebung von Wien“, 1851, S. 13, t. 1, f. 21–23, beschreibt und abbildet. Vor allem das Blatt, welches ETTINGSHAUSEN auf Tafel 1, f. 23 abbildet, zeigt noch einige wichtige gut erhaltene Details.

Erhaltungszustand: Das Blatt liegt als nicht mehr ganz vollständig erhaltener Abdruck auf sandigem Mergel vor.

Umrißform: Länge: 10,2 cm, Breite: ca. 4 cm. Die größte Breite liegt deutlich unterhalb der Blattmitte. Blattspitze: acut–leicht acuminat, Blattbasis: gerundet, Blattrand: Die vollständig erhaltenen Blattrandpartien lassen eine wellig bis leicht gekerbte Ausbildung des Blattrandes erkennen. In den Kerbentälern sitzen kleine Blattzähne bzw. zahnartige Ausbuchtungen. Die meisten Blattzähne sind unvollständig erhalten und lassen keine weitere Beschreibung zu.

Blattstiel: nicht vorhanden

Blattnervatur: Primärnerv: verläuft bis etwa zur Mitte des Blattes ohne Richtungsänderung, um von dort seinen Verlauf mit deutlichem Zick-Zackkurs bis zur Blattspitze fortzusetzen. Sekundärnerven: Am Primärnerv entspringen alternierend von beiden Seiten 13 deutlich ausgebildete Sekundärnerven. Mit Ausnahme der ersten drei basisnahen Sekundärnerven, die sich in ihrem Verlauf leicht konvex nach oben wölben und dadurch einen divergierenden Verlauf zeigen, ziehen die weiteren Sekundärnerven gerade bis knapp an den Blattrand, um dort leicht nach oben biegend in den Blattzähnen zu enden. Ursprungswinkel: Blattbasis: 53°–45°, Blattspitze: 45°–40° Tertiärnerven und Nervatur höherer Ordnung sind nicht erhalten.

Die zwei weiteren Blätter, welche von ETTINGSHAUSEN zu *F. castaneaeifolia* UNG. gestellt wurden, zeigen einen wesentlich schlechteren Erhaltungszustand.

B e m e r k u n g e n Auf Grund der Ausbildung der Blattzähne an diesen Blattresten zweifelt auch ETTINGSHAUSEN bereits an der Zugehörigkeit zu der von UNGER (1847) aufgestellten Art *F. castaneaeifolia*, doch glaubt ETTINGSHAUSEN gerade wegen der etwas anderen Gestaltung der Blattzähne eine Beziehung zu der damals als „*F. feroniae*“ (= *Alnus feroniae* CZECZOTT) geführten Art herstellen zu können. STUR (1867) übernimmt bei der Überprüfung der von ETTINGSHAUSEN aufgestellten Florenliste dessen Bestimmungsergebnis. BERGER (1952) deutet seinen eigenen Angaben nach diese Blattreste lediglich auf Grund der von ETTINGSHAUSEN gegebenen Abbildungen

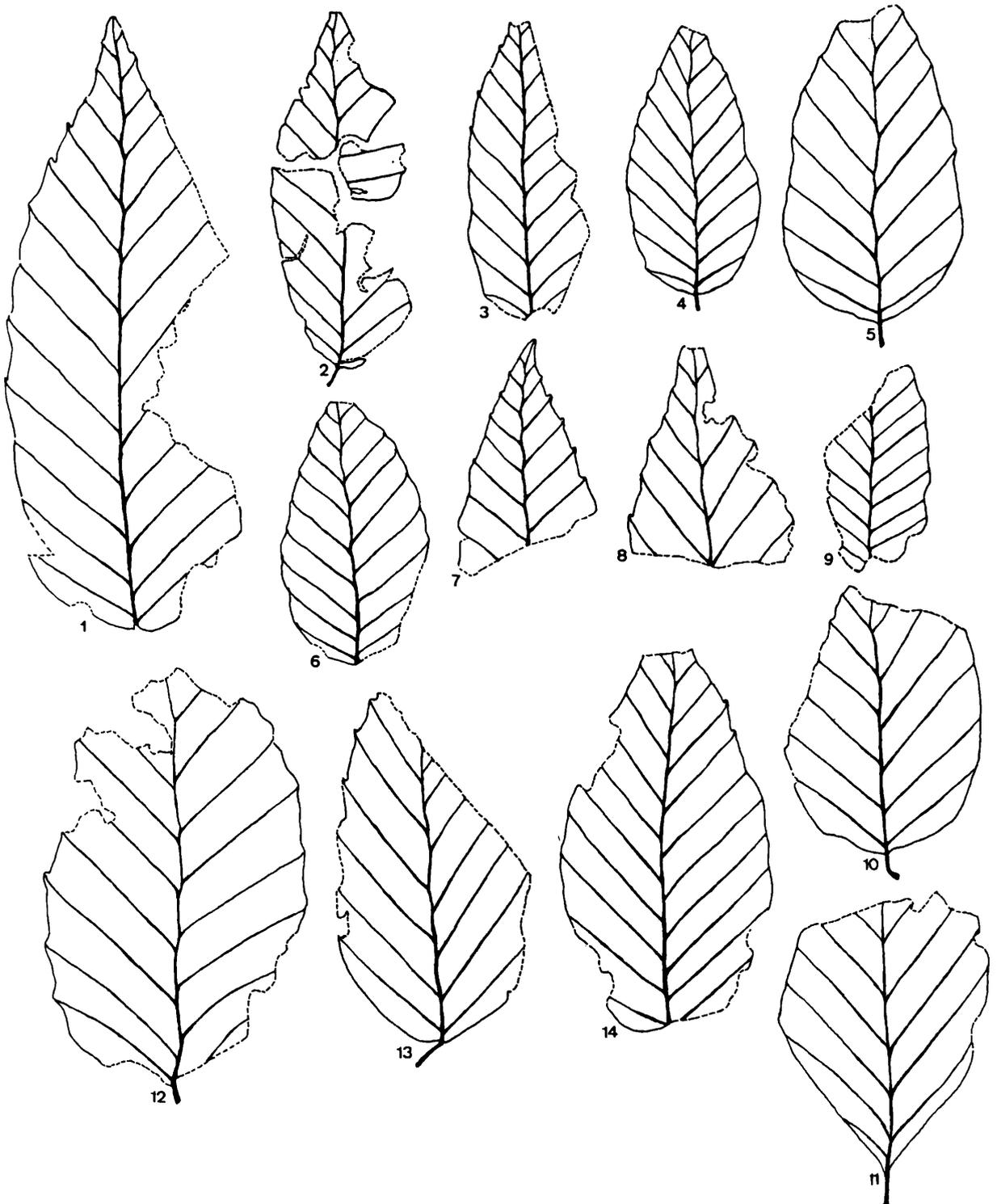


Abb. 10. Blätter von *Fagus haidingeri* KOV. aus verschiedenen Fundpunkten Wiens und Niederösterreichs. Fig. 1–12: Laaerberg/Wien, Fig. 13: Vösendorf, Fig. 14: Guntramsdorf (nat. Größe).

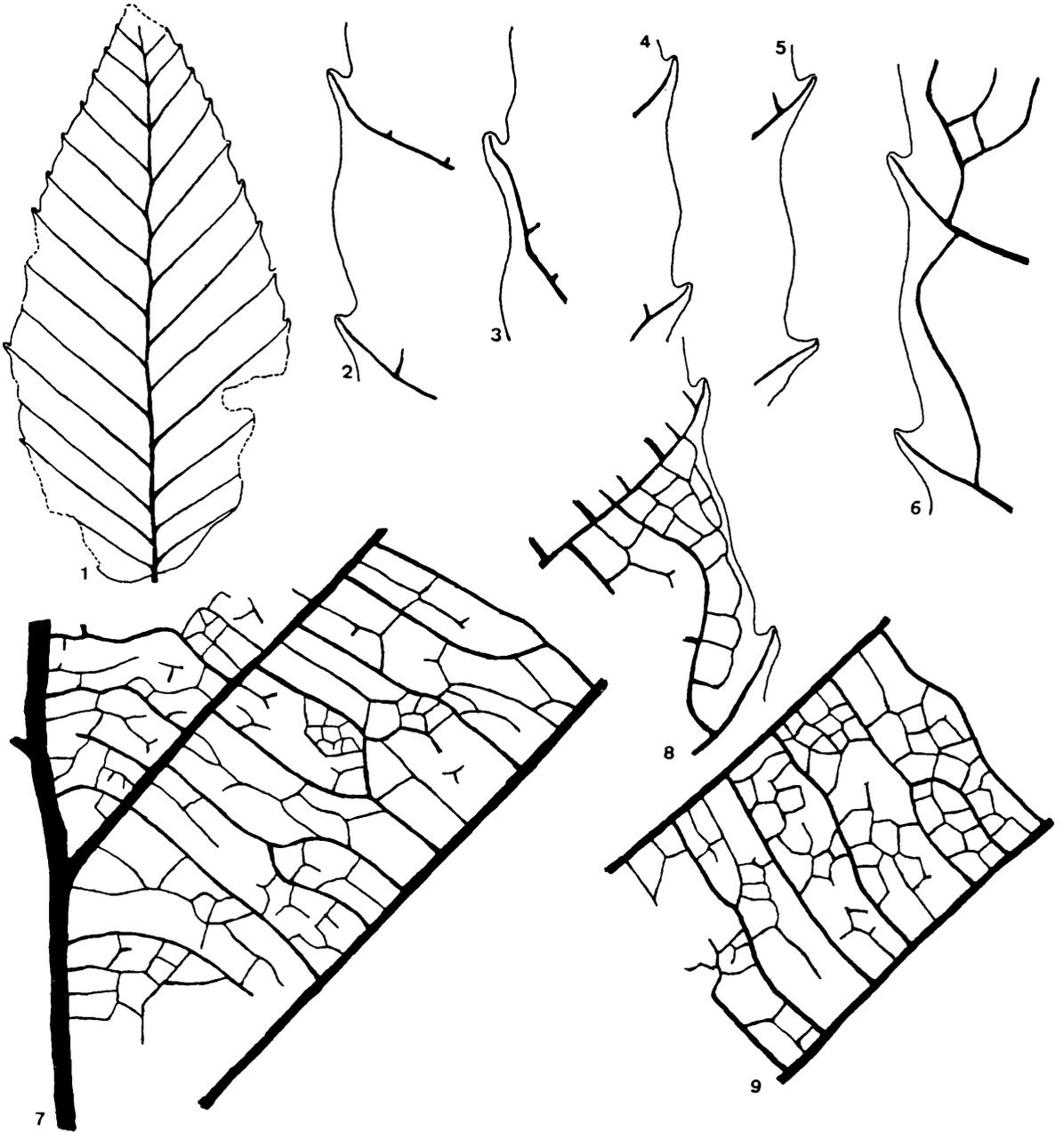


Abb. 11. *Fagus haidingeri* KOV., Vösendorf. Fig. 1: Umrißform des Blattes (nat. Größe), Fig. 2–6: Details der Blatt-  
randausbildung (5 x), Fig. 7–9: Ausbildung und Verlauf der zum Teil erhaltenen Tertiär- und Quartärner-  
ven (5 x).

und stellt sie zu *F. attenuata* GOEPPERT. Betrachtet man die Abbildungen, so liegt dieser Schluß nahe. Wie man aber nach Untersuchung des Originalmaterials feststellen kann, besteht ein relativ großer Unterschied zwischen den in den Abbildungen festgehaltenen Blattmerkmalen und den tatsächlich am Original vorliegenden. Diese erlauben es, wenn sie auch teilweise schlecht erhalten sind, die vorliegenden Blätter mit dem Formenkreis von *F. haidingeri* in Beziehung zu setzen.

b. Fundort Brunn–Vösendorf

Altersstellung : Pannon E

Aufbewahrungsort Sammlung des Instituts für Paläontologie, Wien.

Fossilbeschreibung: 1 Blatt (Abb. 11, Fig. 1–9, Taf. 11, Fig. 5–8)

Dieses gut erhaltene Buchenblatt, welches aus den Congerenschichten von Brunn–Vösendorf vorliegt, beschreibt BERGER (1952, S. 89, Beil. 2, Abb. 33) als *F. pliocenica* SAP. Dieses Blatt zeigt folgende Merkmale.

Umrissform: ovat. Blattgröße: Länge: ca. 8,5 cm, Breite: 4 cm. Die größte Breite des Blattes liegt deutlich unter der Blattmitte. Blattspitze: acut. Blattbasis: gerundet. Blattrand: Der gut erhaltene Blattrand zeigt kleine spitze Blatzzähne, die in den Kerbentälern des gekerbten Blattrandes entspringen. Zahnform: Basalseite: konvex-gerade, Apikalseite: gerade-konkav. Winkel zwischen Apikalseite des Blatzzahnes und fortlaufendem Blattrand:  $50^{\circ}$ – $70^{\circ}$

Blattstiel: nicht mehr vorhanden

Blattnervatur: Primärnerv: verläuft im basisnahen Teil des Blattes gerade, setzt im Mittelteil des Blattes den Verlauf mit leichtem Zick-Zackkurs fort, um dann gegen die Blattspitze hin wieder ohne bemerkenswerte Richtungsänderung zu verlaufen. Sekundärnerven: Es entspringen am Primärnerv beiderseits 13–14 deutlich ausgeprägte Sekundärnerven. Die ersten basisnahen Sekundärnerven sind leicht konvex nach oben gebogen und zeigen einen etwas divergierenden Verlauf. Die Sekundärnerven im Mittelfeld des Blattes verlaufen völlig gerade bis knapp an den Blattrand. Dort biegen sie leicht nach oben ab und enden in den Blatzzähnen. Einige Blatzzähne werden lediglich von einem Teilast des jeweiligen knapp vor dem Blattrand abbiegenden Sekundärnervs versorgt. Abzweigungswinkel: Blattbasis:  $55^{\circ}$ – $50^{\circ}$ , Blattspitze:  $45^{\circ}$ – $40^{\circ}$ . Die Tertiärnerven und Nervatur höherer Ordnung sind nur mehr teilweise erhalten. Eine detaillierte Beschreibung ist daher nicht mehr möglich.

Ein weiteres aus Vösendorf vorliegendes, nur mehr fragmentarisch erhaltenes Blatt wird von BERGER (1952, S. 88, Beil. 1, Abb. 31) als *F. attenuata* GOEPP. beschrieben. Dieses Blatt dürfte schon im Jugendstadium eingebettet worden sein. Einen Hinweis darauf geben noch sichtbare parallel zu den Sekundärnerven im Intercostalfeld verlaufende Falten (Taf. 12, Fig. 8). Eine genauere Bestimmung des Blattes läßt die eher schlechte Erhaltung nicht zu.

c. Weitere Funde von *F. haidingeri* aus dem Raum von Wien (Abb. 10, Fig. 4–14, Taf. 12, Fig. 4–12).

Aus der Sammlung des Paläontologischen Institutes/Paläobotanik bzw. aus den Sammlungen KITTEL und WITTULA des Naturhistorischen Museums/Abteilung Geologie und Paläontologie, Wien, stammen weitere Funde fossiler Blätter vom Fundort Laaerberg, die der Gattung *Fagus* zugerechnet werden können. Es sind dies fast vollständig erhaltene Abdrücke kleiner Blätter (Länge 4–6 cm, Breite 2–3 cm) mit schmal ovater Umrissform, gerundeter Blattbasis und einer acut ausgebildeten Blattspitze. Der Primärnerv verläuft teils ohne wesentliche Richtungsänderung oder in mehr oder weniger deutlich ausgebildetem Zick-Zackkurs. Die meist mit Winkeln zwischen  $50^{\circ}$  bis  $35^{\circ}$  entspringenden 8–11 Sekundärnerven verlaufen gerade oder schwach gebogen. Der Blattrand ist gewellt bis gekerbt ausgebildet. Die auch bei einzelnen Blättern auftretenden Blatzzähne sind häufig nur mehr fragmentarisch erhalten oder erscheinen lediglich als stumpfe Ausbuchtungen. An zwei erhaltenen Blattspitzen kann man die Verlängerung der an sich acut ausgebildeten Blattspitzen zu acuminater Form beobachten. Zwei weitere Sammlungsstücke vom Laaerberg aus dem Naturhistorischen Museum/Abteilung Geol. u. Paläontol., Wien, sind mit dem Namen *F. deucalionis* belegt. Es handelt sich dabei jeweils um die untere Hälfte von Blattabdrücken, die mit großer Sicherheit zur Gattung *Fagus* gestellt werden können. Diese zwei Blattfragmente stellen Reste zweier etwas größerer Blätter dar, von denen die Blattbasis des einen acut, die des anderen gerundet ausgebildet ist. Die Sekundärnerven verlaufen völlig gerade. Der Blattrand ist bei beiden Blattresten leicht gewellt ausgebildet. Auf Grund der wenigen Merkmalsdetails ist es nicht möglich, diese Blattfragmente mit Sicherheit einer Art zuzuordnen, doch erscheint es naheliegend, daß auch diese Reste in enger Beziehung zu der aus dieser Fundstelle nachgewiesenen Art *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH stehen.

Ein weiterer Fund aus Guntramsdorf (Pannon E), der in der Sammlung der Geol. Bundesanstalt aufbewahrt wird, kann, was Form und Ausbildung der Blattmerkmale betrifft, zur Art *F. haidingeri* gestellt werden.

d. Fundort Rohrbach (Steinbruch)/Niederösterreich

Altersstellung Pliozän

Aufbewahrungsort Niederösterreichisches Landesmuseum

Fossilbeschreibung 1 Blatt (Abb. 12, Fig. 1–4, Taf. 13, Fig. 11)

Äußerst interessant ist ein fossiles Blatt, welches im Niederösterreichischen Landesmuseum aufbewahrt wird und aus den pflanzenführenden Schichten des Rohrbacher Konglomerates, welche altersmäßig in das Pliozän gestellt werden, stammt. Dieses Blatt, welches von HOFFMANN (1933, S. 42) als *F. ferruginea* AIT. bestimmt wurde, liegt als Blattabdruck mit teilweise gut erhaltener Nervatur vor. Der Abdruck findet sich auf einer ockerfarbenen Mergelschicht, die wiederum einer Sandsteinschicht aufliegt. Eine inkohlte Blattsubstanz ist nicht vorhanden. Folgende Beschreibung kann gegeben werden:

Umrißform: ovat. Blattgröße: Länge 8,4–8,6 cm, Breite: 4,1 cm. Die größte Blattbreite befindet sich deutlich unterhalb der Blattmitte. Blattspitze: acut–leicht acuminat. Blattbasis: gerundet. Blattrand: Der Blattrand ist nicht mehr vollständig erhalten, trotzdem kann man an gewissen Teilstücken die ursprüngliche Ausbildung erkennen. Im unteren Teil der Blattmitte ist der Blattrand ganzrandig, leicht gewellt ausgebildet. Im oberen Teil des Blattes ist der Blattrand zwischen kleinen, nur mehr bruchstückhaft erhaltenen Blättzähnen, in welchen die Sekundärnerven enden, stärker gekerbt.

Blattstiel: 1,1 cm.

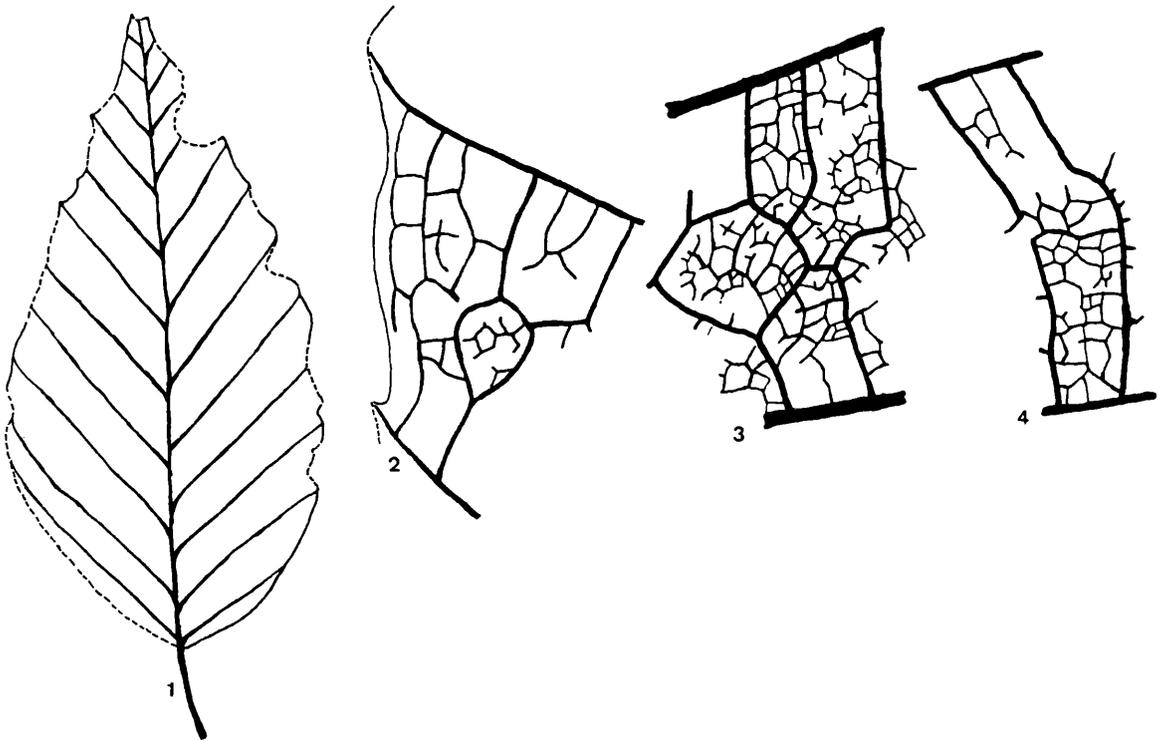


Abb. 12: *Fagus haidingeri* KOV., Rohrbach/Niederösterreich. Fig. 1: Umrißform des Blattes (nat. Größe), Fig. 2–4: Details der Blattrandausbildung und der erhaltenen Nervatur höherer Ordnung (5 x).

Blattnervatur: Primärnerv: verläuft von der Blattbasis gerade bis in das obere Drittel der Blattlamina und von dort im leichten Zick-Zackkurs bis zur Blattspitze. Sekundärnerven: Dem Primärnerv entspringen an beiden Seiten 12 deutlich ausgebildete Sekundärnerven. Sie verlaufen zum Teil ganz leicht konkav gebogen oder gerade vom Ursprungspunkt am Primärnerv bis an den Blattrand, wo sie auch enden. Der Verlauf in die Blättzähne läßt sich nicht mehr genau rekonstruieren. Abzweigungswinkel: Blattbasis:  $55^{\circ}$ – $45^{\circ}$ , Blattspitze:  $45^{\circ}$ – $40^{\circ}$ . Tertiärnerven und Nervatur höherer Ordnung

sind zum Teil erhalten und einer Untersuchung zugänglich: Anzahl/cm: 6–8 Tertiärnerven. Abzweigungswinkel am Sekundärnerv: meist zwischen  $80^\circ$  und  $90^\circ$  Verlauf: Die Tertiärnerven verlaufen meist relativ gerade durch das Intercostalfeld. Die Quartärnerven sind nur mehr beschränkt sichtbar. Sie teilen den Raum zwischen den Tertiärnerven in meist viereckige Inseln.

**B e m e r k u n g e n** Die ausgeprägte ovate Form der Blattlamina, der zumindest im oberen Teil des Blattes leicht gekerbte Blattrand und die nur im oberen Teil des Blattes stärker hervortretenden Blatzzähne sprechen gegen eine Stellung dieses Blattes zum Formenkreis der rezenten nordamerikanischen Buche *F. grandifolia* (= *F. ferruginea* AIT.). Die festgestellten Merkmale dagegen für eine Einordnung in den Formenkreis von *F. haidingeri*, der ja bekanntlich seinen Merkmalen nach enge Beziehungen zur chinesischen Art *F. longipetiolata* aufweist.

2. *Fagus haidingeri* aus der Fundstelle Lohnsburg/Kobernauber Wald, Oberösterreich (Abb. 13, Fig. 1–15; Abb. 14, Fig. 1–11, Taf. 13, Fig. 1–10).

**F u n d o r t** Lohnsburg/Kobernauber Wald, Oberösterreich

**A l t e r s s t e l l u n g** Pannon

**A u f b e w a h r u n g s o r t** Sammlung des Inst. für Paläontologie, Abt. Paläobotanik.

**Erhaltungszustand:** Eine große Anzahl zum größten Teil gut erhaltener, leicht limonitisierter Blattabdrücke liegt aus der Fundstelle Lohnsburg (Beuschelsandgrube) vor. An den Blättern findet sich kein Kohlefilm mehr, doch zeigen die Blattabdrücke vielfach eine ausgezeichnete Erhaltung. Die relativ große Anzahl der vorliegenden Blattabdrücke ermöglicht einen Überblick über die Variationsbreite der Gattung *F. haidingeri*.

**Umrißform:** In den häufigsten Fällen ist die Umrißform der vorliegenden Blätter ovat, seltener elliptisch.

**Größe:** Betrachtet man das vorliegende Material oberflächlich, so könnte man versucht sein, diese Art als kleinblättrig zu bezeichnen, da viele der vollständig erhaltenen Blätter zwischen 5 und 8 cm lang und 2,5 bis 4 cm breit sind. Es treten aber auch Blätter mit bis zu 11,5 cm Länge auf. Viele der großen Blätter sind aber nur mehr fragmentarisch erhalten und einer exakten Messung nicht mehr zugänglich. Der größte Durchmesser findet sich meist weit unterhalb der Blattmitte, nur in eher seltenen Fällen nähert er sich der Blattmitte.

**Blattspitze:** In den häufigsten Fällen ist die Blattspitze bei den Blättern dieser Fundstelle acut ausgebildet. Es treten aber auch immer wieder Blätter mit leicht acuminat ausgebildeter Blattspitze auf.

**Blattbasis:** Die Form der Blattbasis variiert sehr stark. So treten etwa im gleichen Ausmaß Blätter mit gerundeter, breit keilförmiger (cuneat) oder acut ausgebildeter Blattbasis auf. Seltener kommen Blätter vor, deren Blattbasis eine herzförmige (cordat) Form aufweist.

**Blattrand:** Im Normalfall ist der Blattrand einfach gezähnt. Die zwischen den Blatzzähnen verlaufenden Blattrandpartien sind gewellt bis gekerbt. Die Blatzzähne sind deutlich, aber meist relativ klein ausgebildet. Die Apikalseiten der Blatzzähne zeigen häufig einen konkaven bis geraden Verlauf, wohingegen die Basalseiten durch einen konvex bis geraden Verlauf gekennzeichnet sind. Die Winkel, die von der Apikalseite der Blatzzähne und dem fortlaufenden Blattrand eingeschlossen werden, liegen häufig zwischen  $30^\circ$  und  $60^\circ$ . Blätter mit größeren Blatzzähnen, bei denen auch die Winkel zwischen der Apikalseite der Blatzzähne und dem Blattrand größer als  $75^\circ$  sind, liegen in der normalen Variationsbreite dieser Art und geben auch durch kein anderes Merkmal Anlaß, sie als eigenständige Art abzutrennen.

**Blattstiel:** Der Blattstiel ist sehr selten vollständig erhalten. Die wenigen erhaltenen Blattstiele weisen eine Länge zwischen 1 und 1,5 cm auf.

**Nervatur:** Primärnerv: Der Verlauf des Primärnervs bei den einzelnen Blättern ist unterschiedlich. Etwa in gleicher Anzahl treten Blätter auf, deren Primärnerv in Basisnähe ohne Richtungsänderung verläuft und erst gegen die Blattspitze hin einen Zick-Zackkurs aufweist, und Blätter, deren Primärnerv von der Basis an durch einen Zick-Zackkurs gekennzeichnet ist. Seltener kommen Blätter vor, deren Primärnerv ohne Richtungsänderung von der Blattbasis bis zur Blattspitze zieht. Sekundärnerven: Anzahl: Durchschnittlich entspringen an beiden Seiten des Primärnervs 9–12 deutlich ausge-

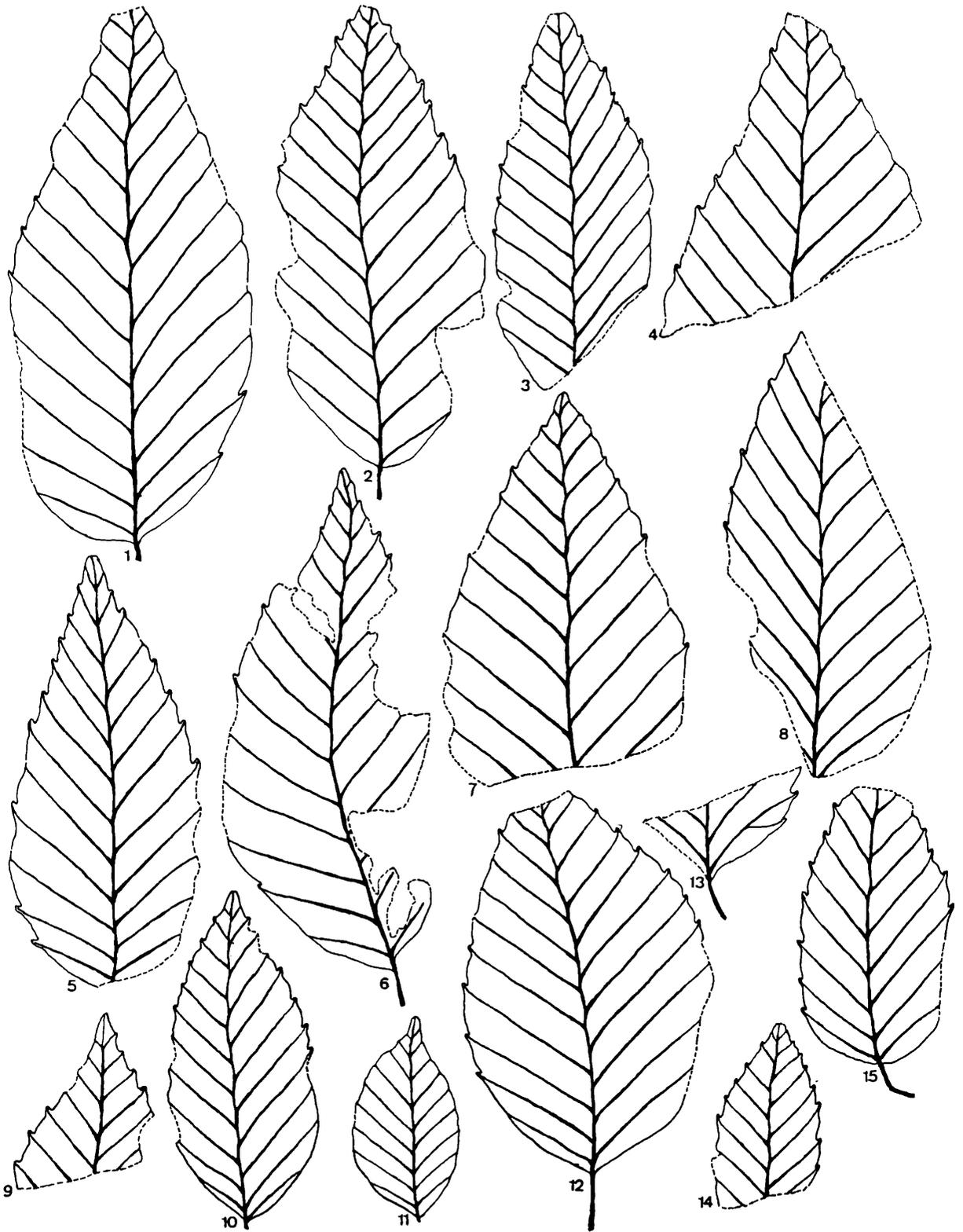


Abb. 13. Fig. 1--15: Übersicht über die Variationsbreite der Blätter von *Fagus haidingeri* KOV. des Fundpunktes Lohnsburg/Kobernauber Wald, Oberösterreich (nat. Größe).

bildete Sekundärnerven. Abzweigungswinkel: Sie sind häufig im basisnahen Teil der Blätter größer ( $60-40^\circ$ ) und werden gegen die Blattspitze hin kleiner ( $40-30^\circ$ ).

Verlauf: Die basisnahen Sekundärnerven verlaufen häufig konvex gebogen, leicht divergierend bis an den Blattrand. Ansonsten ist ihr Verlauf entweder völlig gerade vom Ursprungspunkt am Primärnerv bis an den Blattrand, um dort leicht aufwärtsbiegend in den Blättzähnen zu enden, oder sie sind während ihres ganzen Verlaufs leicht konkav gebogen. Bei Blättzähnen, die deutlich und kräftig ausgebildet sind, enden die Sekundärnerven in diesen, bei schwächer ausgebildeten Blättzähnen biegen sie knapp davor ab und senden nur einen Teilast in die Blättzähne. Beide Varianten können an ein und demselben Blatt vorkommen. Es erscheint daher nicht sinnvoll, diese Merkmale zur Aufstellung zweier getrennter Arten heranzuziehen. Tertiärnerven: An vielen Blattresten ist die Ausbildung der Tertiärnerven, aber auch der Nervatur höherer Ordnung gut zu beobachten. Anzahl: Es entspringen

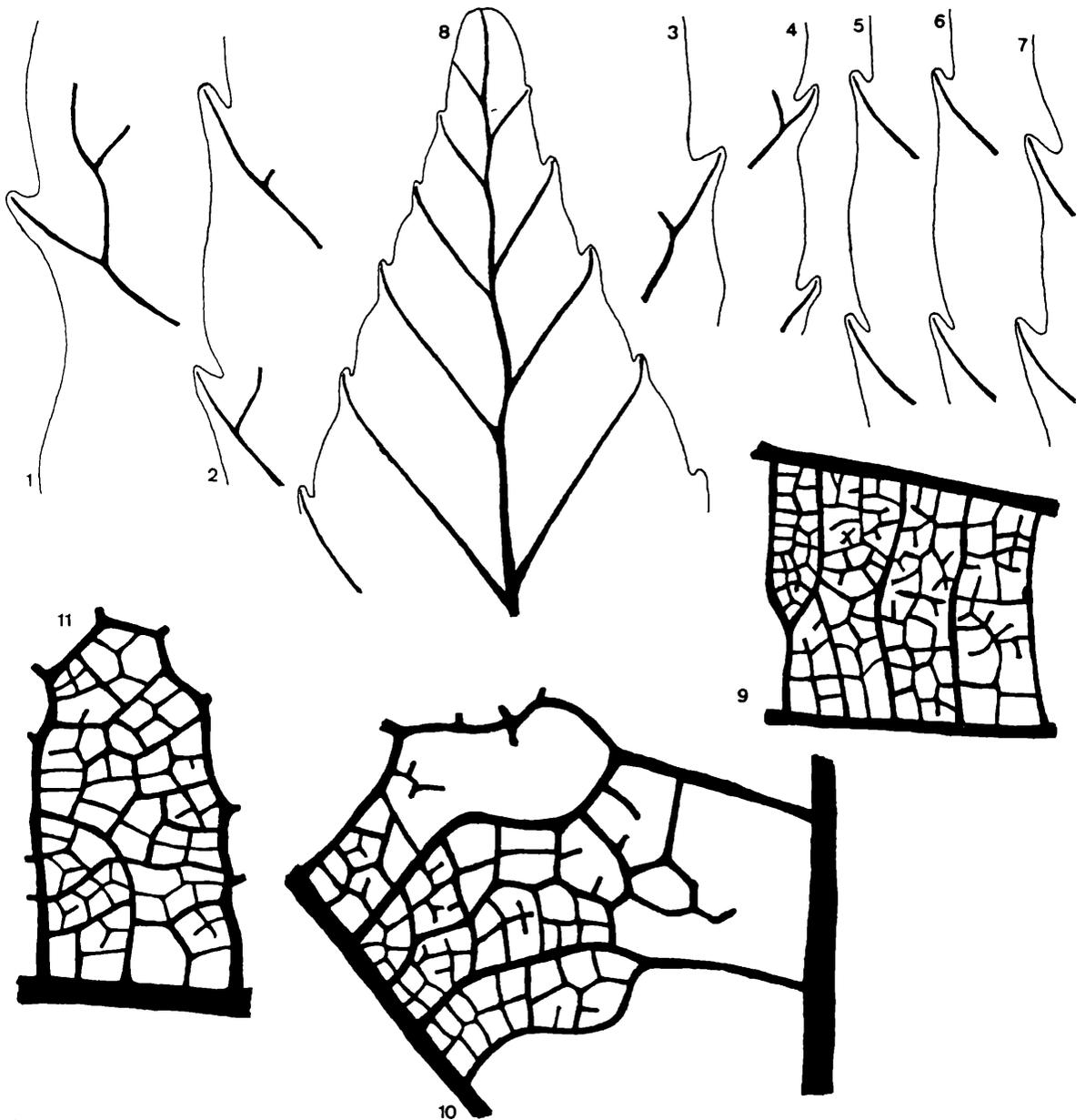


Abb. 14. *Fagus haidingeri* KOV., Lohnsburg. Fig. 1–8: Details der Ausbildung des Blattrandes und des Verlaufes der Sekundärnerven (Fig. 1–7: 6 x, Fig. 8: 3 x), Fig. 9–11: Details der Ausbildung der erhaltenen Nervatur höherer Ordnung (Fig. 9–10: 8,5 x, Fig. 11: 12,5 x).

durchschnittlich 6–9 Tertiärnerven pro cm. Abzweigungswinkel: liegen meist zwischen  $80^\circ$  und  $90^\circ$

Verlauf: Die Tertiärnerven durchziehen in der Regel relativ gerade, nur wenig gebogen das Interco-stalfeld.

Nervatur höherer Ordnung: Die Nervatur höherer Ordnung teilt die Felder zwischen den Tertiärnerven weiter. Die dadurch entstehenden Areolen sind klein (100–130  $\mu$ ).

Nervenenden: Die in die Areolen eindringenden Nervenenden sind einfach, nicht verzweigt ausgebildet. Häufig treten Areolen auf, in die kein Nervenende verläuft.

**B e m e r k u n g e n** Die fossilen Blattreste der Gattung *Fagus* aus der Fundstelle Lohnsburg–Beuschelsandgrube lassen, da wie schon erwähnt eine größere Anzahl vorliegt und der Erhaltungszustand bisweilen ausgezeichnet ist, einen Überblick über die Variationsbreite zu. Die Tatsache, daß vor allem kleinere Blätter vollständig erhalten sind und als solche in großer Zahl auftreten, darf nicht sofort zu dem Schluß führen, man hätte eine Art vorliegen, die durch kleine Blätter charakterisiert ist. Denn es liegen aus dieser Fundstelle auch eine große Zahl nur mehr unvollständig erhaltener Blattreste vor, die auf weit größere Blätter schließen lassen. Die die Ausbildung des Blattrandes betreffende Variationsbreite zeigt sich an diesen Blättern ebenfalls höchst eindrucksvoll. So können Blätter mit kleinen Blättzähnen, in die nur ein Teilast des jeweiligen Sekundärnervs verläuft, neben Blättern mit größeren, deutlich ausgebildeten Blättzähnen, in die die Sekundärnerven als ganzes verlaufen und dort enden, beobachtet werden. MÄDLER (1939) definiert auf Grund dieser Gegebenheiten zwei Arten, nämlich *F. ferruginea* AIT. foss. und *F. decurrens* REID. Übergänge zwischen den beiden Ausbildungsmöglichkeiten des Blattrandes und des Verlaufs der Sekundärnerven in diesem Bereich, die ich am Material aus Lohnsburg beobachten konnte, deuten aber meiner Ansicht nach darauf hin, daß es sich nur um eine Buchenart handelt. Bestärkt wird diese Ansicht durch Vergleiche mit der rezenten chinesischen Art *F. longipetiolata* SEEM., an der eine sehr ähnliche Ausbildung dieser Blattmerkmale beobachtet werden kann. Auch die Nervatur höherer Ordnung, die bisweilen ausgezeichnet erhalten ist und beobachtet werden kann, zeichnet sich durch eine recht einheitliche Ausbildung aus. Mit großer Sicherheit gehören alle Buchenblätter dieser Fundstelle dem Formenkreis der fossilen Art *F. haidingeri* KOV. sensu KNOBLOCH an.

### 3. *Fagus haidingeri* aus Fundstellen des Burgenlandes (Abb. 15, Fig. 1–4, Taf. 12, Fig. 11–12).

Aus vier verschiedenen Fundpunkten des Burgenlandes können bis jetzt Funde von *F. haidingeri* nachgewiesen werden:

Neusiedl am See (Pannon E), Oberschützen (Pannon), Drumling (Pannon), Stegersbach (Pannon E).

Alle erwähnten Fundpunkte werden nach ihrer Alterseinstufung in das Pannon (O-Miozän) gestellt. Die Funde aus Neusiedl am See, die von KNOBLOCH (1978) beschrieben wurden, sind zwar sehr schlecht erhalten, doch zeigen sie noch einige Merkmale, die eine Zuordnung zu *F. haidingeri* erlauben. Einen besseren Erhaltungszustand, wenn auch nur fragmentarisch vorliegend, zeigen die Blätter aus Oberschützen und Drumling. Ihre Merkmalsausbildungen lassen keinen Zweifel an der Zugehörigkeit zu *F. haidingeri* aufkommen. Die Blattfunde aus Stegersbach beweisen abermals, daß es sich bei *F. haidingeri* nicht um eine kleinblättrige Buchenart handelt. Die Blätter erreichen eine Länge bis zu 12,5 cm und eine Breite bis 4,5 cm. Weitere Grabungen in dieser Fundstelle, aber auch in anderen Fundstellen, werden bald ein wahrscheinlich noch klareres Bild über die Variationsbreite dieser Buchenart liefern.

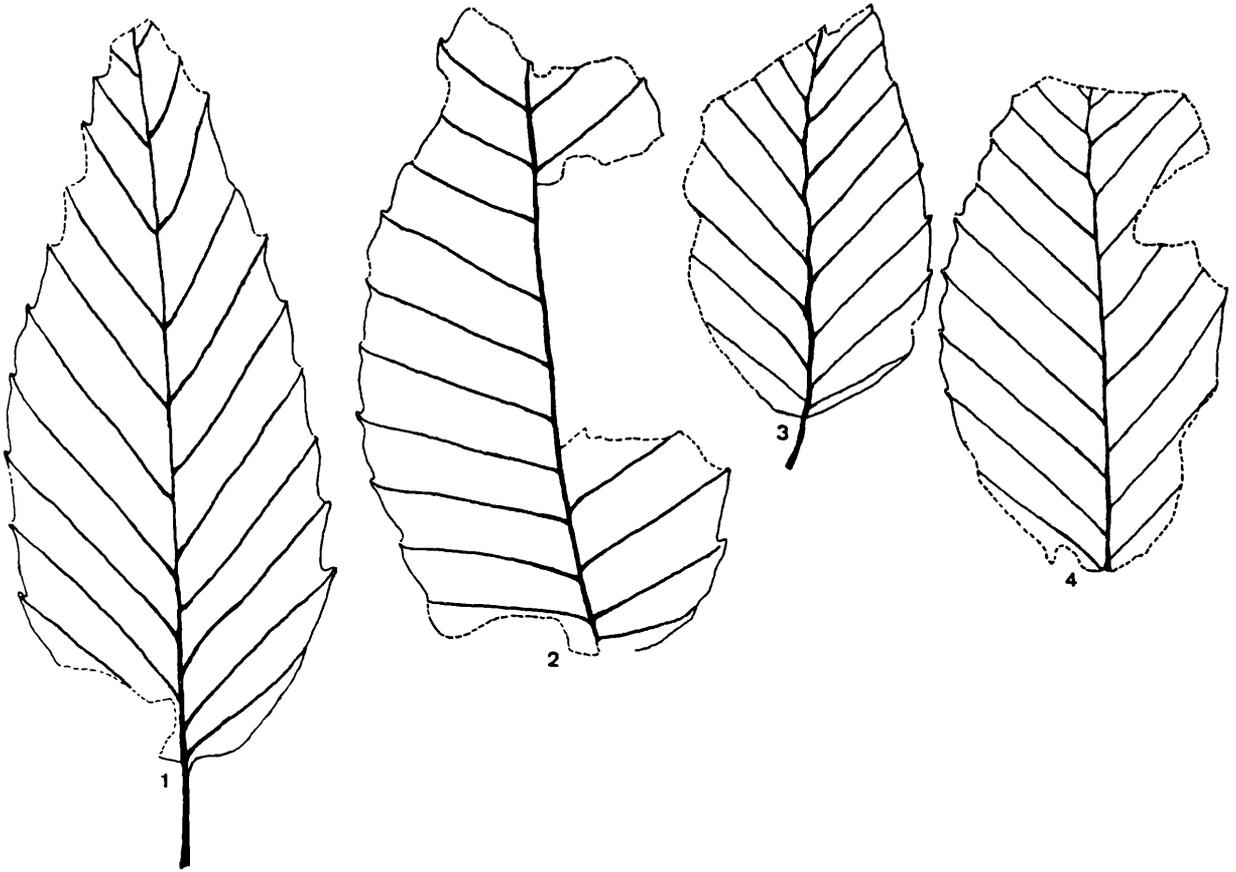


Abb. 15. Blätter von *Fagus haidingeri* KOV. aus verschiedenen Fundpunkten des Burgenlandes. Fig. 1–2: Stegersbach, Fig. 3: Oberschützen, Fig. 4: Drumling/Schlaining (nat. Größe).

### 7. Schlußbemerkung

Das vorliegende und bearbeitete Material an fossilen *Fagus*-Blättern ermöglicht eine Einteilung in zwei Formenkreise. Ein Formenkreis (*F. attenuata*) beinhaltet Blätter, die nach ihrer Merkmalsausbildung große Ähnlichkeiten mit Blättern der rezenten, im östlichen Nordamerika beheimateten Buchenart *F. grandifolia* aufweisen. Der älteste Nachweis eines Blattes aus einer österreichischen Fundstelle, das diesem Formenkreis zugerechnet werden kann, gelang KOVAR (1981, 1982) aus der in das O-Oligozän eingestuften Fundstelle Ebelsberg/Linz. Blätter, die dem zweiten Formenkreis (*F. haidingeri*) zugerechnet werden, zeigen in ihrer Merkmalsausbildung große Ähnlichkeiten mit der rezenten *F. longipetiolata*-Gruppe. Diese Tatsache bemerkt auch schon KRASAN (1894). Auch KOVAR (1981, 1982) verweist auf die Beziehungen der fossilen Blätter zu den rezenten chinesischen Arten *F. longipetiolata* und *F. lucida*. KNOBLOCH (1969) sieht keine Möglichkeit, Blätter von *F. haidingeri* mit solchen rezenter Buchenarten in Beziehung zu setzen. Er begründet dies mit vergleichenden biometrischen Studien an drei Arten *F. sylvatica*, *F. orientalis*, *F. grandifolia* der aber elf Arten umfassenden Gattung. Der Formenkreis von *F. haidingeri* ist in Europa vor allem in Ablagerungen des O-Miozäns häufig anzutreffen. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Zusammenstellung von TRALAU (1962) über spätertertiäre *Fagus*-Arten Europas. Der Autor gliedert fossile Blattfunde der Gattung *Fagus* in eine *F. grandifolia*-Gruppe und eine *F. sylvatica*-Gruppe. Viele der sowohl zur *F. grandifolia*-Gruppe aber auch zur *F. sylvatica*-Gruppe gestellten Blätter gehören wohl eher dem Formenkreis von *F. haidingeri* an. Die Blätter, die TRALAU aus der Fundstelle Willershausen (O-Pliozän) beschreibt und ebenfalls in die vorhin genannten Gruppen gliedert, müßten noch-

mals untersucht werden. Aus den Abbildungen läßt sich erkennen, daß in dieser Fundstelle Blätter zweier Formenkreise auftreten, daß es sich jedoch anstatt des Formenkreises von *F. grandifolia* um den Formenkreis von *F. haidingeri* handelt. Viele Blätter dieser Fundstelle, welche von TRALAU zur *F. sylvatica*-Gruppe gestellt werden, zeigen tatsächlich große Ähnlichkeiten mit Blättern der rezenten Art *F. sylvatica*. Aus österreichischen Fundstellen sind Blätter, die Beziehungen zur rezenten Art *F. sylvatica* aufweisen, bis jetzt unbekannt. Anscheinend beginnt sich die Art *F. sylvatica* erst im Laufe des Pliozäns herauszudifferenzieren. All dies kann nur bestätigen, daß die Aussage (TRALAU, 1962, TANAI, 1974), nach der die *F. grandifolia*-Gruppe in Europa bis an das Ende des Tertiärs überlebt hat und die *F. sylvatica*-Gruppe schon im späten Miozän in Europa in Erscheinung tritt, keine Gültigkeit besitzt.

## 8. Literatur

- ANDREANSZKY, G., 1959. Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. — 360 S., 238 Abb., 68 Taf., Budapest.
- BANDULSKA, H., 1924. On the cuticles of some fossil and recent Fagaceae. — Journ. Linn. Soc. Bot. 46: 427–441, London.
- BERGER, W., 1952. Die altpliozäne Flora der Congerenschichten von Brunn–Vösendorf bei Wien. — Palaeontographica, B, 92:79–121, Beil. I–IV, Stuttgart.
- BERGER, W., 1955. Die altpliozäne Flora des Laaerberges in Wien. — Palaeontographica, B, 97:81–113, Abb. 1–175, Stuttgart.
- BERGER, W., 1955. Nachtrag zur altpliozänen Flora der Congerenschichten von Brunn–Vösendorf bei Wien. — Palaeontographica B, 97:74–80, 20 Abb., Stuttgart.
- BERRY, E. W., 1923. Tree Ancestors. — Williams Wilkison Comp., 270 S., Baltimore.
- BIANCONI, G., 1838. Sulla determinazioni delle Foglie fossilie. — Nouv. Ann. sci. Nat., 1:1.
- CHANEY, R. W., 1927. Geology and Palaeontology of the Crooked River basin, with special reference to the Bridge Creek flora. — Publ. Carnegie Inst., 2346: 45–138, Washington.
- CHANG, Y.-T., 1966. Ad studium specierum sinicum Fagi. — Acta Phytotax. Sin., 11:115–128, Peking.
- CHELEBAEVA, A. I., 1980. New Cainozoic species of *Fagus* (Fagaceae) from Kamchatka and the significance of Tertiary venation for the diagnostic of *Fagus* species. — Bot. Zhurn., 65(1):3–12, Moskau.
- CZECZOTT, H., 1932. The distribution of *Fagus orientalis* LIPSKY. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 8, Zürich.
- CZECZOTT, H., 1934. What is *Fagus feroniae* UNGER? — Act. Soc. Bot. Poloniae, 9:109–116, Warschau.
- DEPAPE, G., 1922. Recherches sur la flore pliocène de la Vallée du Rhône. Flores du Saint Marcel (Ardèche) et des environs de Theziers. — Ann. sci. Nat. Bot. ser. 6:73–266, Paris.
- DIELS, L., 1901. Die Flora von Central-China. — Bot. Jahrb. Engler, 29:169–659, Leipzig.
- DILCHER, D. L., 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. — Bot. Rev. 40:1–157, New York.
- ENGELHARDT, H. & KINKELIN, F., 1908. Oberpliozäne Flora und Fauna des Untermiozäns, insbesondere des Frankfurter Klärbeckens. — Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., 29:151–306, 14 Taf., Frankfurt a. Main.
- ETTINGSHAUSEN, V. v., 1851. Die Tertiär-Flora der österreichischen Monarchie: I. Die tertiäre Flora der Umgebung von Wien. — Abh. geol. Reichsanst. Wien 1(1):1–36, 5 Taf., Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. v., 1867. Die Kreideflora von Niederschöna in Sachsen, ein Beitrag zur Kenntnis der ältesten Dicotylengewächse. — Sitzungsber. d. math.-naturwiss. Cl. d. Akad. Wiss., 55:235–264, Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. v., 1883. Zur Tertiärflora Japans. — Sitzungsber. Acad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., 88: 1–14, Wien.
- ETTINGSHAUSEN, C. v., 1894. Die Florenelemente der europäischen Tertiärbücher (*Fagus feroniae* UNG.). — Denkschr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., 61:1–16, Wien.
- EXNER, CH., 1957. Erläuterungen zur geologischen Karte der Umgebung von Gastein. — Geol. Bundesanst. Wien, Wien.
- FERGUSON, D. K., 1971. The Miocene flora of Kreuzau, Western Germany. — Verh. Kon. nederl. Akad. Wet., Afd. Naturkol., Tweede Reekks, 60(1):5–274, 51 Fig., 51 Taf., Amsterdam.
- FLICHE, P., 1886. Note pour servir à l'étude de la nervation. — Bull. de la Soc. Sci. de Nancy, ser. 2, 8(19): 1–29, 10 Fig., Nancy.
- GAUDIN, CH. TH. & STROZZI, C., 1858–1862. Contribution à la flore fossile italienne, I–VI, Zürich.
- GEYLER, TH. & KINKELIN, F., 1887. Oberpliozänflora aus den Baugruben des Klärbeckens und der Schleuse bei Höchst am Main. — Abh. Senckenberg. naturf. Ges., 15:1–47, Stuttgart.
- GOEPPERT, H. R., 1855. Die Tertiärflora von Schlossnitz in Schlesien. — 52 S., 26 Taf., Görlitz.
- HEER, O., 1858. [in:] ABICH: Beiträge zur Paläontologie des asiatischen Russlands. — Mem. Akad. sci. St. Petersburg, ser. 6, 7:1–752, St. Petersburg.
- HEER, O., 1868. Miozäne Flora von Grönland. — [in:] Flora fossilis arctica, 1:86–129, Taf. 1–19 und 45–50, Zürich.
- HEER, O., 1876. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens

- gegründet auf den Sammlungen der schwedischen Expedition vom Jahre 1872 auf 1873. — Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 14(5):1–141, 32 Taf., Stockholm.
- HEER, O., 1878. Primitiae florum fossilium Sachalinensis. — Mem. Akad. Imp. Sci. St. Petersburg, ser. 7, 15(7): 1–61, St. Petersburg.
- HEER, O., 1878. Beiträge zur miozänen Flora von Sachalin. — Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 15(4): 3–10, Stockholm.
- HEER, O., 1880. Nachträge zur fossilen Flora Grönlands. — Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 18(2):1–17, 6 Taf., Stockholm.
- HEER, O., 1883. Die tertiäre Flora von Grönland. — [in:] Flora fossilis arctica, 7:47–227, 38 Taf., Zürich.
- HICKEY, L., 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. — Amer. Journ. Bot., 60:17–33, Washington.
- HICKEY, L., 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. [in:] METCALFE & CHALK: Anatomy of the dicotyledons. — Oxford University Press, London.
- HILL, R. S., 1980. A numerical taxonomic approach to the study of angiosperm leaves. — Bot. Gaz., 141(2): 213–229, Chicago.
- HOFMANN, E., 1929. Fossile Pflanzenreste aus dem Tertiär des Lavanttales. — Verh. Geol. Bundestanst., 4: 101–120, Wien.
- HOFMANN, E., 1933. Tertiäre Pflanzenreste von verschiedenen österreichischen Lagerstätten. — Mitt. Geol. Ges., 25:144–176, Wien.
- HOFMANN, E., 1933. Pflanzenreste aus dem Rohrbacher Steinbruch. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 83: 42–44, Wien.
- ILJINSKAJA, I. A., 1978. On the validity of types of the names of species of the fossil Angiosperms. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 30:174–177, Frankfurt am Main.
- KILLPER, K., 1971. Neue Pflanzenfossilien aus dem Niederrheinischen Tertiär. — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1971:348–355, 6 Abb., Stuttgart.
- KNAPP, R., 1965. Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. — G. Fischer-Verlag, Stuttgart.
- KNOBLOCH, E., 1969. Tertiäre Floren von Mähren. — 201 S., 309 Abb., 78 Taf., Brno.
- KNOBLOCH, E., 1971. Die tertiäre Flora von Seußen und Pilgramsreuth (Nordbayern). — Erlanger Geol. Abh., 87:1–26, 4 Taf., Erlangen.
- KNOBLOCH, E., 1978. Die Flora aus dem Pannon von Neusiedl a. See (Burgenland, Österreich). — Paleont. Conf. Deptmt. Paleont. Fac. Natur. Sci., Karl. Univ. Praha, 1977:157–168, Prag.
- KOLAKOVSKY, A. A., 1960. On the history of beech in Eurasia. — Trudy Moskovsk. Obsc. Isp. Prir., 3:141–156, Moskau.
- KOVAR, J., 1981. Die Blätter aus dem marinen Schiefer-ton (Egerien, Ober-Oligozän) des Linzer Raumes (Oberösterreich). — Diss. Phil. Fak. Univ. Wien, 309 S., 38 Taf., Wien.
- KOVAR, J., 1982. Eine Blätter-Flora des Egerien (Ober-Oligozän) aus marinen Sedimenten der zentralen Paratethys im Linzer Raum (Österreich). — Beitr. Paläont. Österr., 9:1–134, 38 Taf., Wien.
- KOVATS, J., 1856. Fossile Flora von Erdöbenye. — Arb. Geol. Ges. Ung., 1:1–38, 7 Taf., Pesth.
- KRASAN, F., 1894. Die pliozäne Buche der Auvergne. — Denkschr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 61: 45–48, 1 Taf., Wien.
- KVACEK, Z. & HOLY, F., 1974. *Alnus julianaeformis* (STERNBERG 1823) comb. nov. a noteworthy Neogene alder. — Casopis miner.-geol. 19(4):367–372, 1 Textfig., 4 Taf., Prag.
- LANCUCKA-SRODONIOWA, M., WALTHER, H. & ZASTAWNIAK, E., 1981. A preliminary report on a new study of the neogene flora from Sosnica near Wroclaw in Lower Silesia, West Poland (Leave and Fruit – Seed Floras). — Act. Palaeobot. 21(2):101–114, 3 Taf., Warschau–Krakau.
- LAURENT, L. & MARTY, P., 1904–1905. Flore pliocène des Cinerites du Pas-de la Mougudo et de Saint-Vicent-la Sabie (Cantal), avec une introduction géologique et paléontologique, par P. MARTY. — Ann. Mus. d'Hist. Nat. Marseille, Géol., 9(1):1–70, 5 Abb., 4 Taf., 9(2):70–313, 54 Abb., 20 Taf., Marseille.
- LESQUEREUX, L., 1883. Contribution to the flora of the Western Territories. III. The Cretaceous and Tertiary floras. — Report U. S. Geol. Survey, 8:1–283, 58 Taf., Washington.
- LI, H. L., 1963. Woody Flora of Taiwan. — Livingstone Publ. Co, 974 S., Narberth, Pennsylvania.
- LITTLE, R. R. jr., 1965. Mexican Beech, a variety of *Fagus grandifolia*. — Castanea 30:167–170, Morgantown, W. Va.
- MÄDLER, K., 1939. Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. — Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., 446: 1–202, 34 Abb., 13 Taf., Frankfurt am Main.
- MASSALONGO, A. & SCARABELLI, G., 1858. Studii sulla flora fossile e geologia stratigraphica del senigalliese. — Imola.
- MENZEL, P., 1906. Über die Flora der Senftenberger Braunkohlenablagerungen. — Abh. K. Preuss. Geol. Landesanst., N. F. 46:1–176, 6 Abb., 9 Taf., Berlin.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E., 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. — Jena.
- NATHORST, A. G., 1883. Contributions à la Flore Fossile du Japon. — K. Svenska Vet. Akad. Handl. 20(2): 1–56, 14 Taf., Stockholm.
- NEMEJC, F., 1929. The floras of the Czechoslovakian Travertins. — Act. Bot. Bohemica, 8:87–103, Prag.
- OHWI, J., 1965. Flora of Japan. — 1067 S., 16 Taf., 17 Fig., 5 Karten, Washington.
- PALAMAREV, E., 1963. Die Tertiärflora des Piriner Kohlebeckens. — Mitt. Bot. Inst., 2:69–101, 3 Taf., Sofia.
- POP, E., 1936. Die pliozäne Flora von Borsec (Ostkarpathen). — Univ. Reg. Ferd. Cluj, Fac. de Stiinte, 1:1–189, 22 Taf., Cluj.
- PRAGLOWSKI, J., 1982. Fagaceae L. (Fagoideae). —

- World Pollen and Spore Flora, 11:1–28, Stockholm.
- REICHENBACH, E., 1919. Coniferen und Fagaceen. – [in:] KRÄUSEL, R., 1919. Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. – Jahrb. Preuss. L.-Anst., 1917, 38(II): 1–338, 68 Abb., 9 Taf., Berlin.
- REID, CL. & REID, E. M., 1915: The pliocene Floras of the Dutch-Prussian border. – Meded. Rijksosp. Delfst. 6:1–178, 20 Taf., Gravenhage.
- REROLLE, L., 1884. Etudes sur les végétaux fossiles de Cerdagne. – Rev. Sci. nat., ser. 3, 4:167–191, 252–298, 368–386, Taf. IV–VI, IX–XIV, Montpellier.
- RÜBEL, E., 1932. (Hrsg.): Die Buchenwälder Europas. – Veröff. geobot. Inst. Rübel, 502 S., Zürich.
- SALISBURY, E. J., 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special references to the woodland flora. – Phil. Transact. R. Soc. London, ser. B, 216:1–65, London.
- SAPORTA, G. de., 1967. Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. – Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 5, 8:1–136, 15 Taf., Paris.
- SAPORTA, G. de., 1873. Sur les caractères propres à la végétation pliocène à propos des découvertes d. J. RAMES, dans le Cantal. – Bull. soc. géol. France, ser. 6, 1:212–232, Paris.
- SAPORTA, G. de., 1884. Nouvelles observations sur la flore fossile de Mogi, dans le Japon méridional. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 6, 17:73–106, 11 Textfig., 3 Taf., Paris.
- SAPORTA, G. de, 1891. Recherches sur la végétation du niveau aquitainien de Manosque. – Mém. Soc. Géol. de France, Paléontologie, 3(9):1–83, 20 Taf., Paris.
- SCHENK, A., 1890. Paläophytologie. – [in:] ZITTEL, K. A.: Handbuch der Paläontologie, II. Abt., 958 S., 428 Abb., München–Leipzig.
- SCHENK, C. A., 1939. Fremdländische Wald- und Parkbäume Bd. III. Die Laubbölzer. – Paul Paray, Berlin.
- SCHUBERT, R., 1966. Pflanzengeographie. – 266 S., Akademie-Verlag, Berlin.
- SCHULZE, E. D., 1970. Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Buche *Fagus sylvatica* in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. – Flora 165(1970):177–232, Jena–Regensburg.
- SISMONDA, E., 1865. Matériaux pour servir à la Paléontologie du Terrain tertiaire du Piémont. – Mém. réal. Acad. Sci. Torino, ser. 2, 22:391–472, 33 Taf., Torino.
- SMILEY, C. J. & HUGGINS, L. M., 1981. *Pseudofagus idahoensis*, n. gen. et spec. (Fagaceae) from the Miocene Clarkia flora of Idaho. – Amer. J. Bot. 58:741–761, Washington.
- STACE, C. A., 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. – Bull. Brit. Mus. Bot., 4(1):1–78, London.
- STEFANOFF, B. & JORDANOFF, D., 1935. Studies upon the pliocene Flora of the Plain of Sofia (Bulgaria). – Abh. bulg. Akad. Wiss. (Sbornik), 29:1–150, 84 Abb., 24 Taf., Sofia.
- STRAUS, A., 1935. Vorläufige Mitteilung über den Wald des Oberpliozäns von Willershausen (Westharz). – Mitt. Deutsch. Dendr. Ges., 47:182–186, Dortmund.
- STRAUS, A., 1952. Beiträge zur Pliozänflora von Willershausen. – Palaeontographica B, 93:1–44, 21 Taf., Stuttgart.
- STRAUS, A., 1956. Beiträge zur Kenntnis der Pliocänflora von Willershausen, V. – Die Gattung *Castanea* und *Quercus*. – Abh. Deutsch. Akad. Wiss., Kl. Chem. Geol. Biol., 1956(4):1–20, 2 Abb., 8 Taf., Berlin.
- STUR, D., 1867. Beiträge zur Kenntnis der Flora der Süßwasserquarze, der Congerien- und Cerithienschichten im Wiener und Ungarischen Becken. – Jahrb. geol. Reichsanst., 17:77–188, 2 Taf., Wien.
- TANAI, T., 1974. Evolutionary trend of the genus *Fagus* around the northern Pacific basin. [in:] LAKHANPAL, R. N.: Origin and phytogeography of angiosperms. – Birbal Sahni Inst. Paleobot., Spec. Publ. 1:62–83, 5 Taf., Locknow.
- TRALAU, H., 1962. Die spätertertiären *Fagus*-Arten Europas. – Botaniska Not. 115(2):147–176, 4 Taf., Lund.
- UNGER, F., 1847. *Chloris porotogaea*. – Beitr. zur Flora der Vorwelt. – 150 S., 50 Taf., Leipzig.
- UNGER, F., 1852. *Iconographia plantarum fossilium*. – Denkschr. K. Acad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., 4: 46 S., 22 Taf., Wien.
- UNGER, F., 1869. Geologie der europäischen Waldbäume, Laubbölzer. – Mitt. nat. Ver. Steierm., Bd. 2(1): Graz.
- WANG, C. W., 1961. The forest of China. – Harvard Univ. Publ. Maria Cabot Found, 5:1–313, Cambridge, Mass.
- WILSON, E. H., 1916. *Fagus*. [in:] SARGENT, Ch. S.: *Plantae Wilsonianae*, 3:190–192, Boston.
- WOLFE, J. A., 1977. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. – U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 997: 1–108, 30 Taf., Washington.
- WOLFE, J. A., 1977. Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. – U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 1106:1–37, Washington.
- ZASTAWNIAK, E., 1972. Pliocene leaf flora from Domanski Wierch near Czarny Dunajec (Western Carpathians, Poland). – Act. Palaeobot. 13(1):1–73, 30 Taf., Warschau–Krakau.

## TAFELLEGENDE

## Tafel 1

Fig. 1–3	<i>Fagus grandifolia</i> EHRH.	Nat. Größe
Fig. 4	<i>Fagus mexicana</i> MART.	Nat. Größe
Fig. 5	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Nat. Größe
Fig. 6	<i>Fagus orientalis</i> LIPSKY	Nat. Größe
Fig. 7–9	<i>Fagus hayatae</i> PALIBIN	Nat. Größe
Fig. 10–11	<i>Fagus lucida</i> REHD & WILS.	Nat. Größe

## Tafel 2

Fig. 1	<i>Fagus engleriana</i> SEEM.	Nat. Größe
Fig. 2–5	<i>Fagus longipetiolata</i> SEEM.	Nat. Größe
Fig. 6–7	<i>Fagus japonica</i> MAXIM.	Nat. Größe
Fig. 8–9	<i>Fagus multinervis</i> NAK.	Nat. Größe
Fig. 10–11	<i>Fagus crenata</i> BLUME.	Nat. Größe

## Tafel 3

Fig. 1–4	<i>Fagus longipetiolata</i> SEEM.; Ausbildung der Blatzzähne und Verlauf der Sekundärnerven. 3,5 x.
Fig. 5	<i>Fagus crenata</i> BLUME.; Ausbildung der Blatzzähne und Verlauf der Sekundärnerven. 3,5 x.
Fig. 6	<i>Fagus lucida</i> REHD & WILS.; Ausbildung der Blatzzähne und Verlauf der Sekundärnerven. 3,5 x.
Fig. 7–8	<i>Fagus grandifolia</i> EHRH.; Ausbildung der Blatzzähne und Verlauf der Sekundärnerven. 3,5 x.

## Tafel 4

Ausbildung und Verlauf der Nervatur höherer Ordnung:

Fig. 1	<i>Fagus grandifolia</i> EHRH.	50 x
Fig. 2	<i>Fagus mexicana</i> MART.	50 x
Fig. 3	<i>Fagus sylvatica</i> L.	50 x
Fig. 4	<i>Fagus orientalis</i> LIPSK.	50 x
Fig. 5	<i>Fagus longipetiolata</i> SEEM.	50 x
Fig. 6	<i>Fagus lucida</i> REHD & WILS.	50 x

## Tafel 5

Ausbildung und Verlauf der Nervatur höherer Ordnung:

Fig. 1	<i>Fagus engleriana</i> SEEM.	50 x
Fig. 2	<i>Fagus hayatae</i> PALIB.	50 x
Fig. 3	<i>Fagus multinervis</i> NAK.	50 x
Fig. 4	<i>Fagus japonica</i> MAXIM.	50 x
Fig. 5	<i>Fagus crenata</i> BL.	50 x
Fig. 6	<i>Fagus crenata</i> BL.	50 x

## Tafel 6

Fig. 1	<i>F. grandifolia</i> EHRH.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 2	<i>F. grandifolia</i> EHRH.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 3	<i>F. mexicana</i> MART.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 4	<i>F. mexicana</i> MART.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 5	<i>F. sylvatica</i> L.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 6	<i>F. sylvatica</i> L.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 7	<i>F. orientalis</i> LIPSK.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 8	<i>F. orientalis</i> LIPSK.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x.

## Tafel 7

Fig. 1	<i>F. longipetiolata</i> SEEM.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 2	<i>F. longipetiolata</i> SEEM.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 3	<i>F. longipetiolata</i> SEEM.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 4	<i>F. longipetiolata</i> SEEM.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 5	<i>F. lucida</i> REHD & WILS.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 6	<i>F. lucida</i> REHD & WILS.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 7	<i>F. engleriana</i> SEEM.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 8	<i>F. engleriana</i> SEEM.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x.

## Tafel 8

Fig. 1	<i>F. hayatae</i> PALIB.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 2	<i>F. hayatae</i> PALIB.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 3	<i>F. multinervis</i> NAK.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 4	<i>F. multinervis</i> NAK.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 5	<i>F. japonica</i> MAXIM.; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 6	<i>F. japonica</i> MAXIM.; Epidermis der Blattoberseite.	800 x
Fig. 7	<i>F. crenata</i> BLUME; Epidermis der Blattunterseite.	800 x
Fig. 8	<i>F. crenata</i> BLUME; Epidermis der Blattoberseite.	800 x.

## Tafel 9

Ausbildung der Cupula bei verschiedenen *Fagus*-Arten:

Fig. 1	<i>Fagus grandifolia</i> EHRH.	3 x
Fig. 2	<i>Fagus mexicana</i> MART.	3 x
Fig. 3	<i>Fagus sylvatica</i> L.	3 x
Fig. 4	<i>Fagus orientalis</i> LIPSK.	3 x
Fig. 5	<i>Fagus longipetiolata</i> SEEM.	3 x
Fig. 6	<i>Fagus hayatae</i> PALIB.	3 x
Fig. 7	<i>Fagus lucida</i> REHD & WILS.	3 x
Fig. 8	<i>Fagus crenata</i> BL.	3 x
Fig. 9	<i>Fagus japonica</i> MAXIM.	3 x.

## Tafel 10

Fig. 1	„ <i>Fagus castaneaeifolia</i> UNG.“ (Original); Leoben (Originalabbildung in: UNGER 1874: <i>Chloris protogea</i> , t. 28, f. 1).	Nat. Größe
Fig. 2	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Lintisching	
Fig. 3	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Lintisching. Ausbildung des Blattrandes und Verlauf der Sekundärnerven.	2 x
Fig. 4	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Lintisching. Ausbildung des Blattrandes.	2,5 x
Fig. 5	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Lintisching.	Nat. Größe
Fig. 6	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Afrenz.	Nat. Größe
Fig. 7	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Afrenz. Detail der Blattrandausbildung.	4 x
Fig. 8	<i>Fagus</i> -Cupula ( <i>Fagus deucalionis</i> UNG.); Parschluss.	2,5 x

## Tafel 11

Fig. 1	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Fohnsdorf.	Nat. Größe
Fig. 2	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Fohnsdorf.	Nat. Größe
Fig. 3	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Fohnsdorf. Blattrandausbildung und Verlauf der Sekundärnerven.	4 x
Fig. 4	<i>Fagus attenuata</i> GOEPP.; Leoben—Seegraben.	Nat. Größe
Fig. 5	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Brunn—Vösendorf. (Originalabbildung in: BERGER, W. 1952: Beilage II, Abb. 33)	Nat. Größe
Fig. 6	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Brunn—Vösendorf. Blattrandausbildung und Verlauf der Sekundärnerven.	3 x
Fig. 7	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Brunn—Vösendorf. Detail der Blattrandausbildung.	7 x
Fig. 8	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Brunn—Vösendorf. Detail der Blattrandausbildung.	7 x.

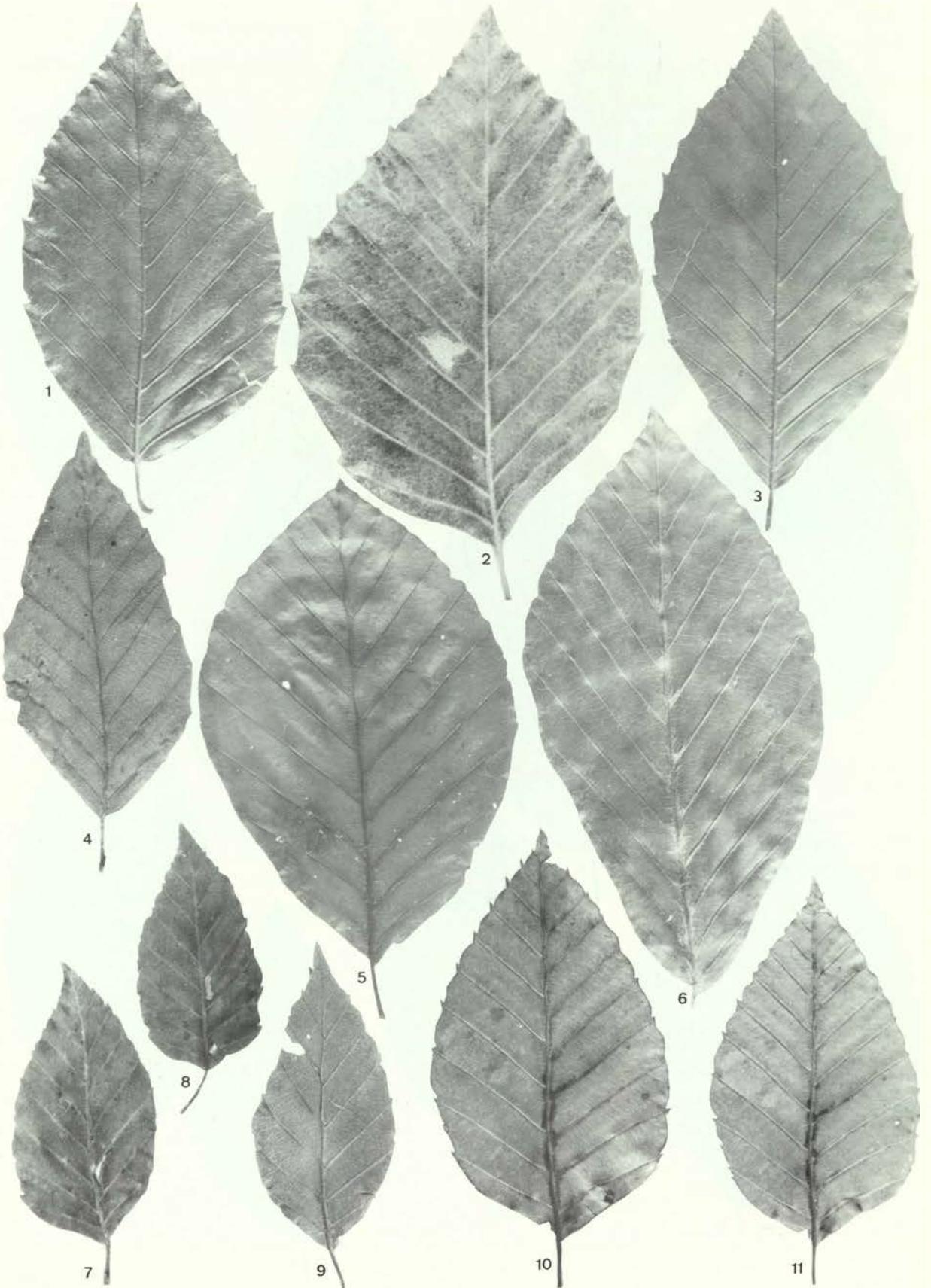
## Tafel 12

Fig. 1	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Laaerberg. (Originalabbildung in: ETTINGSHAUSEN, S. c. 1851: Die tertiäre Flora von Wien, t. 1, Fig. 23). Nat. Größe.	
Fig. 2	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Arsenal. (Originalabbildung in: ETTINGSHAUSEN, C. v. 1851: Die tertiäre Flora von Wien, t. 1, f. 22). Nat. Größe.	
Fig. 3	<i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Arsenal. (Originalabbildung in: ETTINGSHAUSEN, C. v. 1851: Die tertiäre Flora von Wien, t. 1, f. 21). Nat. Größe	

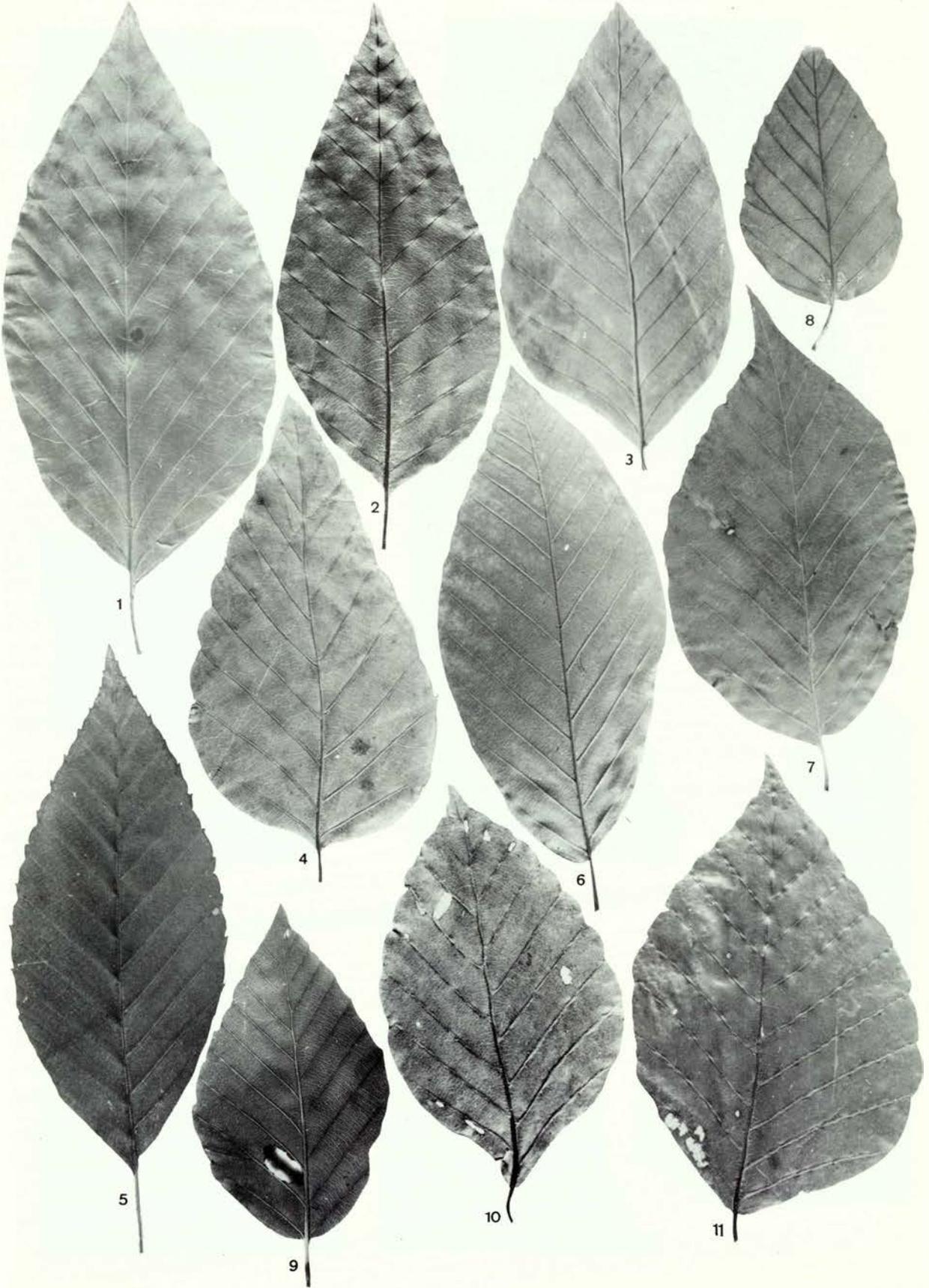
- |         |   |            |
|---------|---|------------|
| Fig. 4  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Laaerberg.<br>Blattrandausbildung und Verlauf der Sekundärnerven.          | 3 x        |
| Fig. 5  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Laaerberg.   | Nat. Größe |
| Fig. 6  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Guntramsdorf.   | Nat. Größe |
| Fig. 7  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Guntramsdorf.<br>Detail der Blattrandausbildung.                                | 1,5 x      |
| Fig. 8  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Brunn—Vösendorf.<br>(Originalabbildung in: BERGER, W. 1952: Beilage I, Abb. 31) | 1,5 x      |
| Fig. 9  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Laaerberg.   | Nat. Größe |
| Fig. 10 | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Wien—Laaerberg.   | Nat. Größe |
| Fig. 11 | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Oberschützen.   | Nat. Größe |
| Fig. 12 | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Stegersbach.  | Nat. Größe |

#### Tafel 13

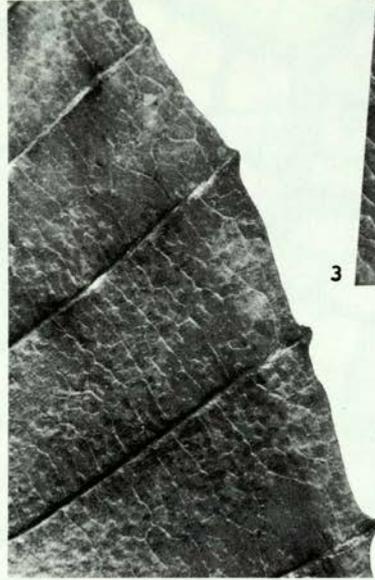
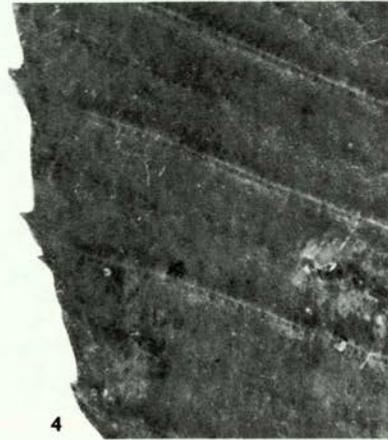
- |           |   |             |
|-----------|---|-------------|
| Fig. 1    | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Lohnsburg.  | Nat. Größe  |
| Fig. 2—4  | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Lohnsburg.<br>Details der Blattrandausbildung und Verlauf der Sekundärnerven. | 3 x         |
| Fig. 5    | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Lohnsburg.  | Nat. Größe  |
| Fig. 6—10 | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Lohnsburg.<br>Details der Blattrandausbildung.                                | 2 x         |
| Fig. 11   | <i>Fagus haidingeri</i> KOV.; Rohrbach.   | Nat. Größe. |



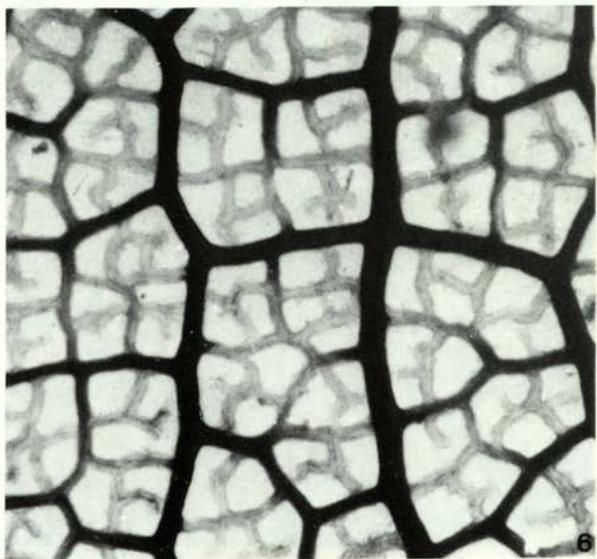
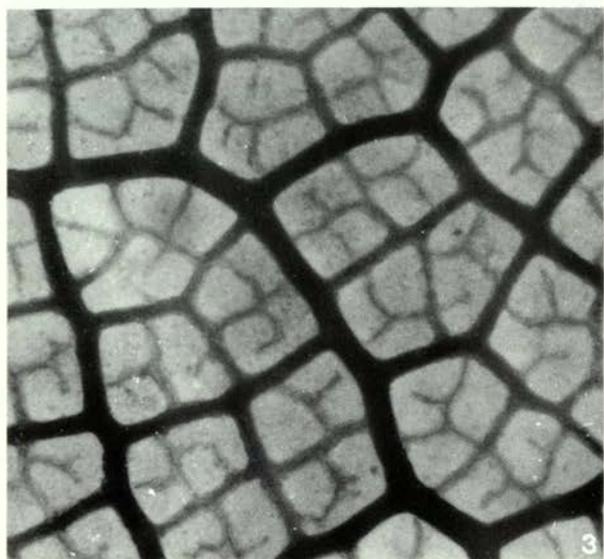
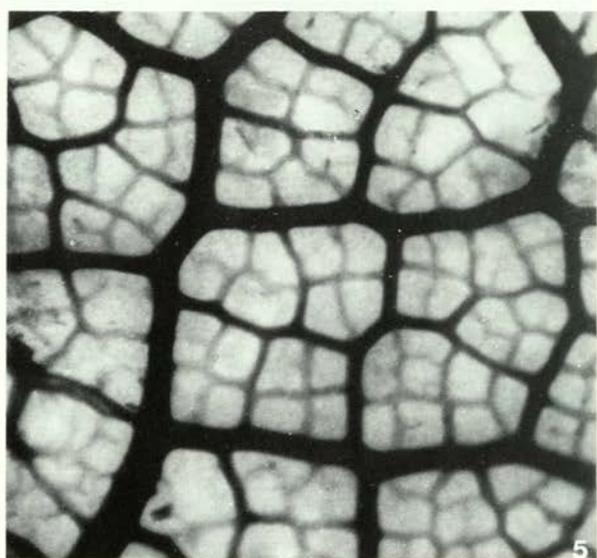
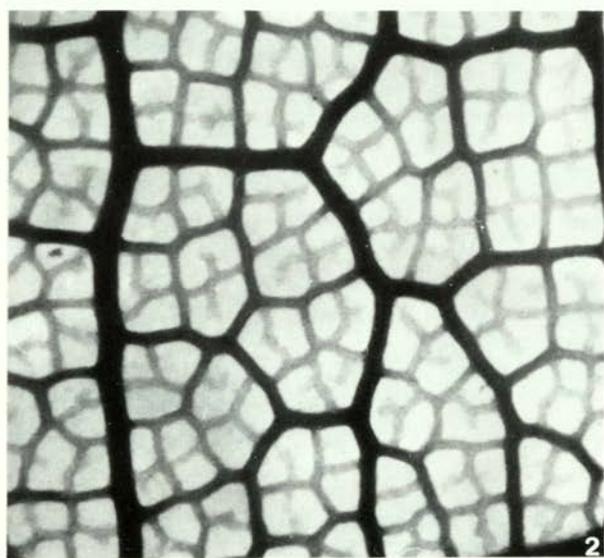
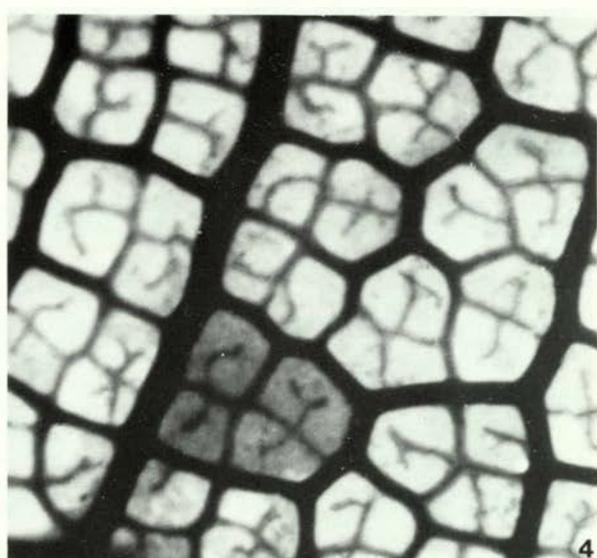
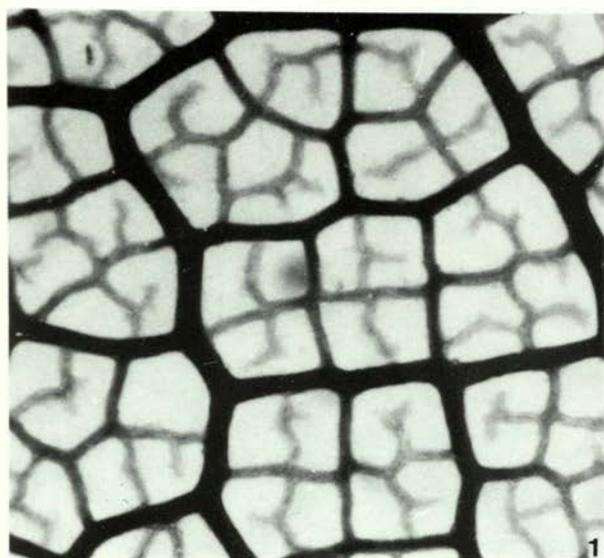




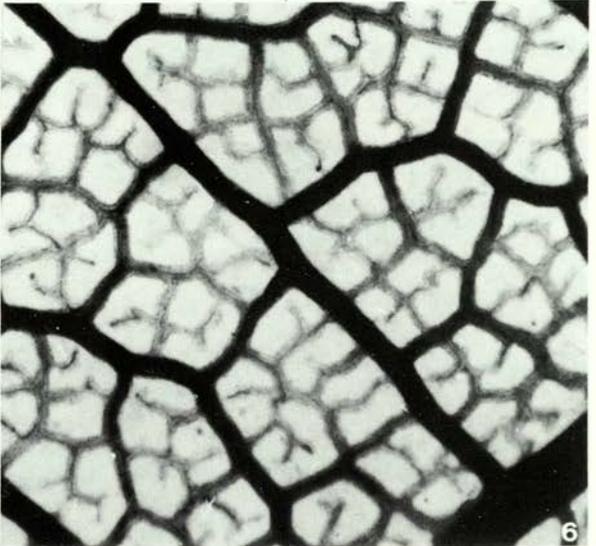
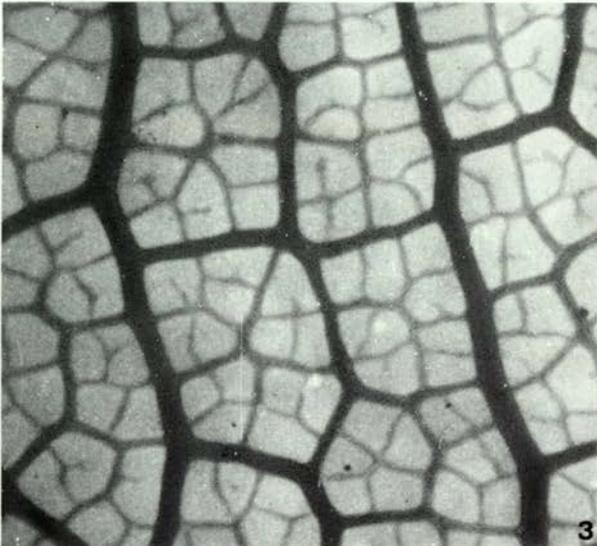
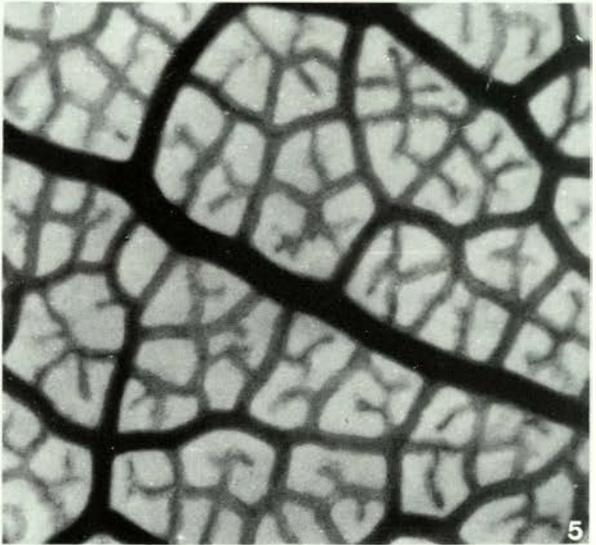
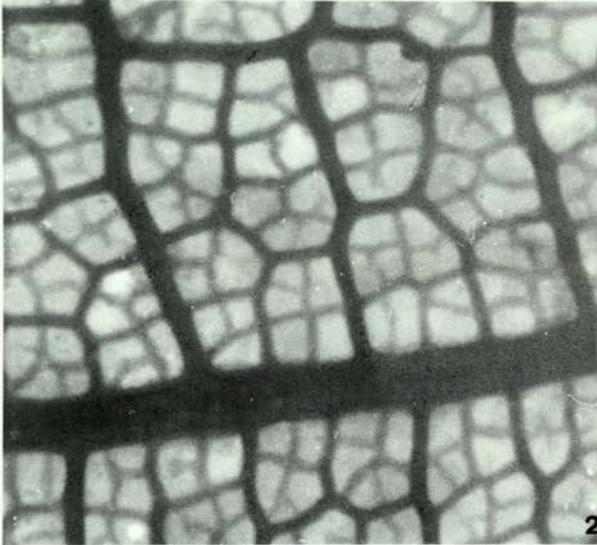
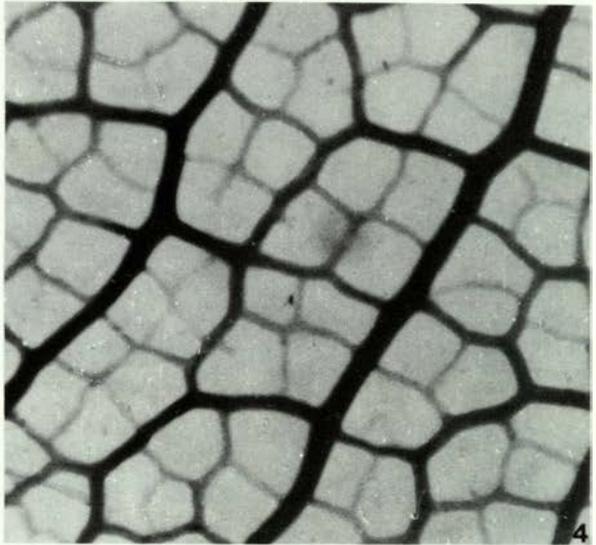
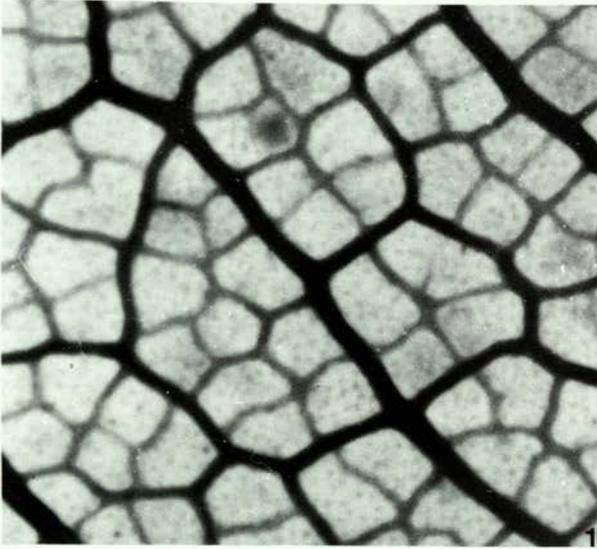




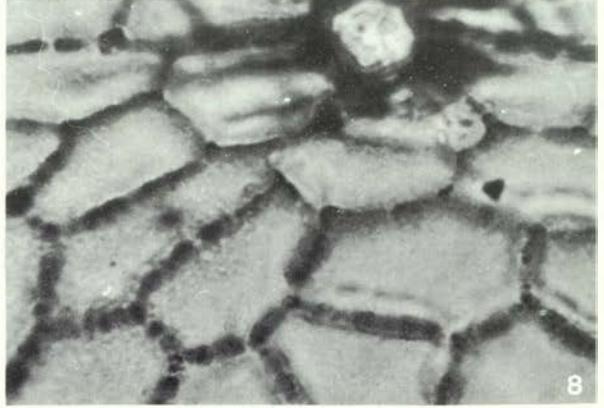
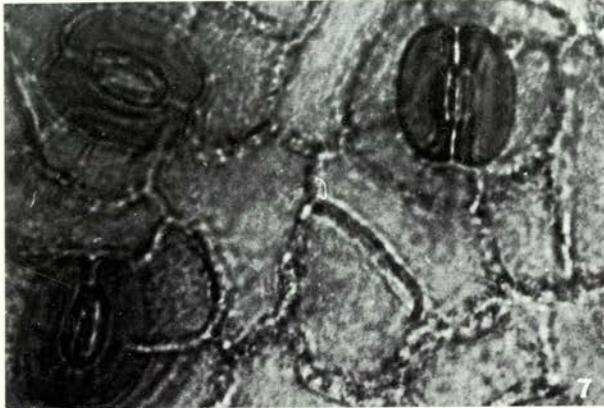
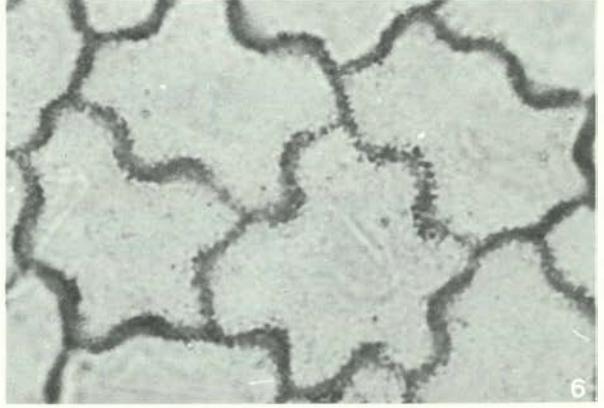
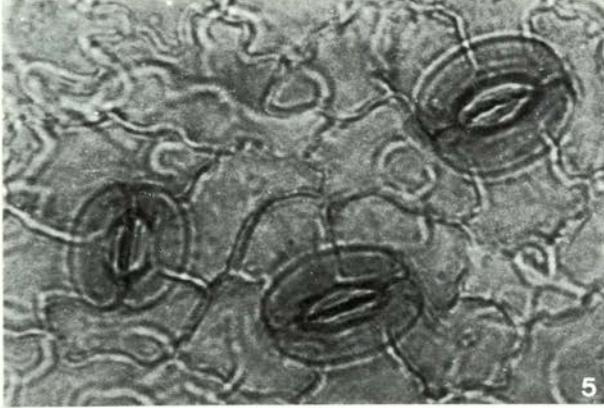
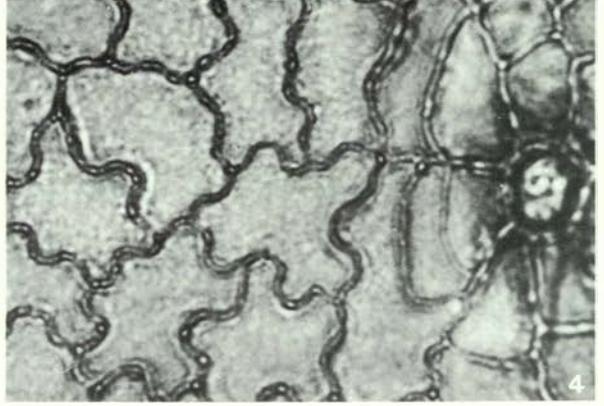
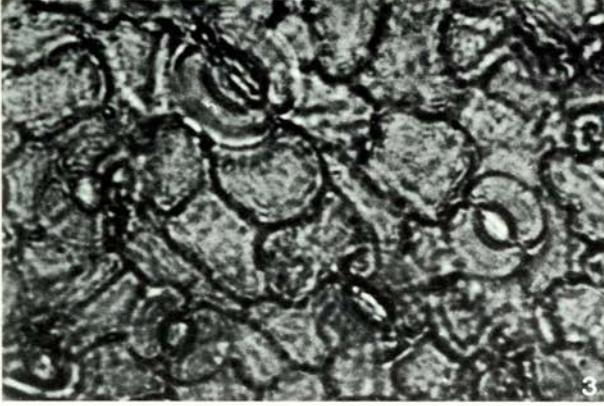
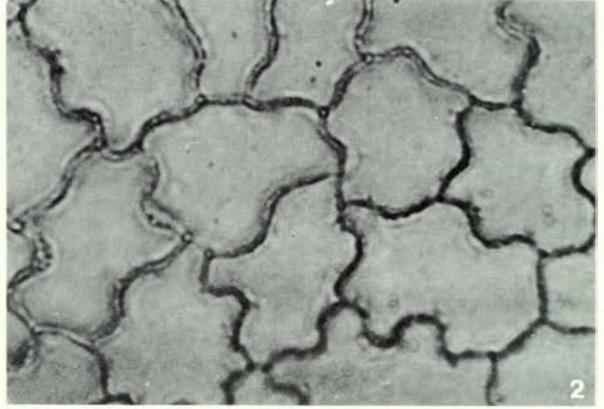
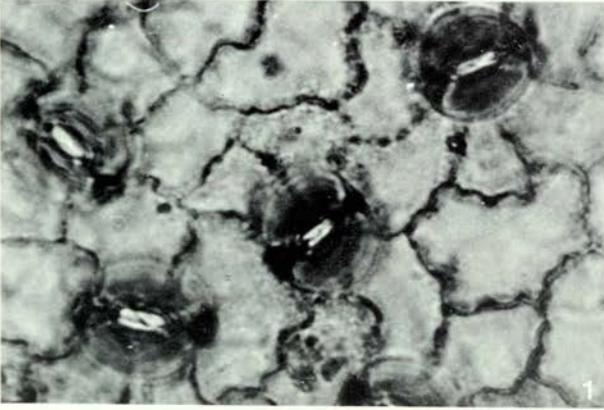




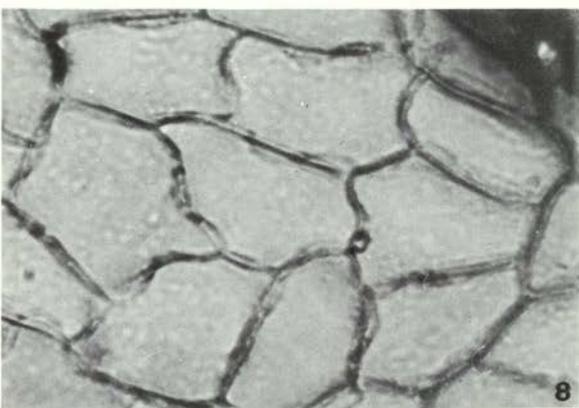
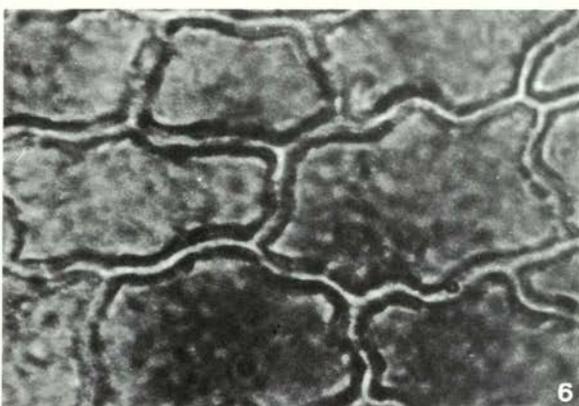
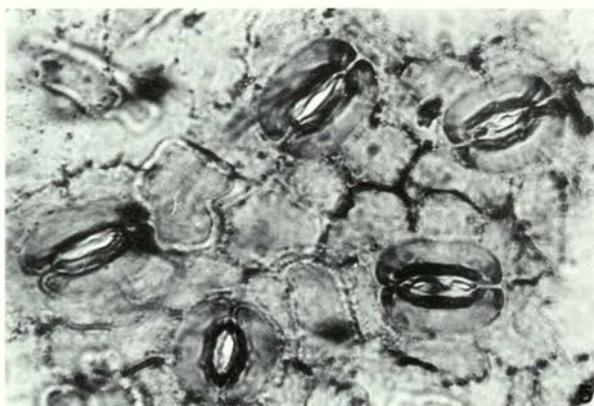
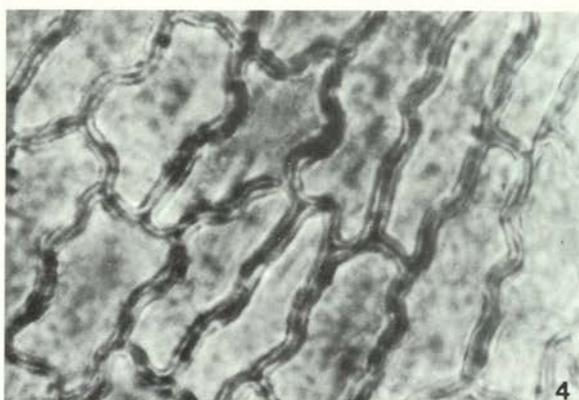
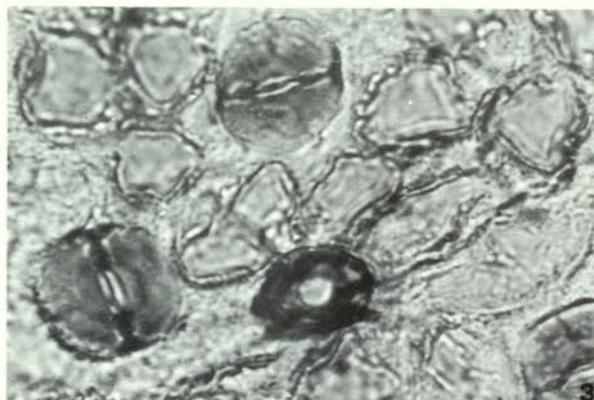
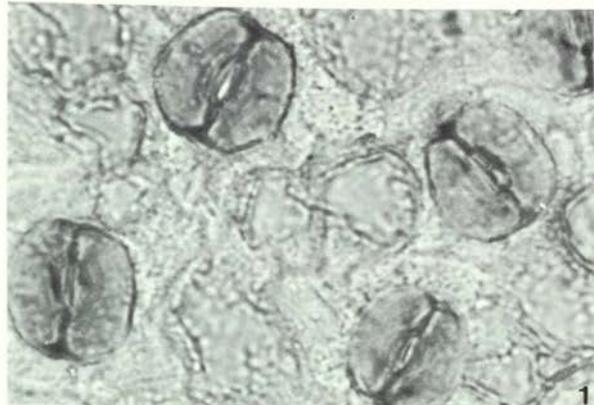




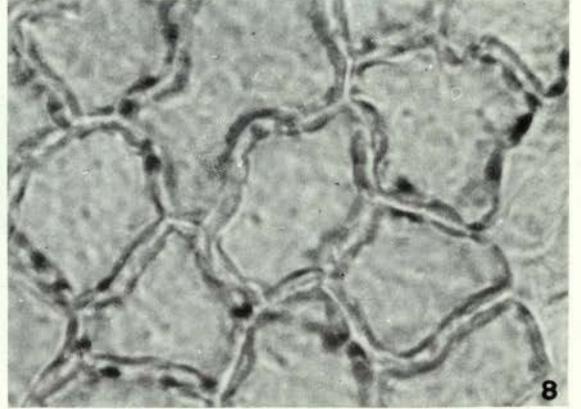
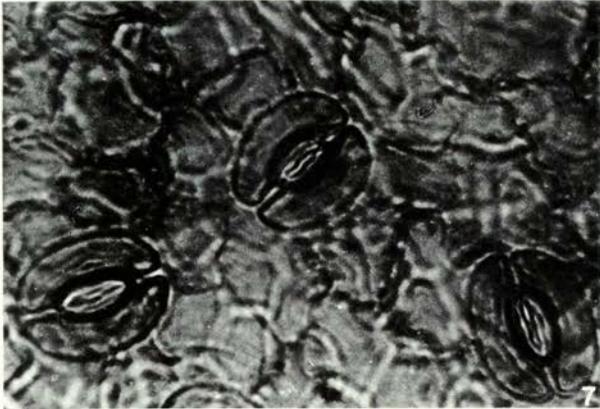
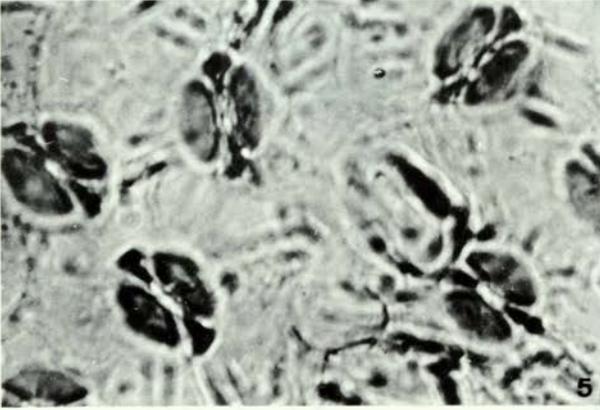
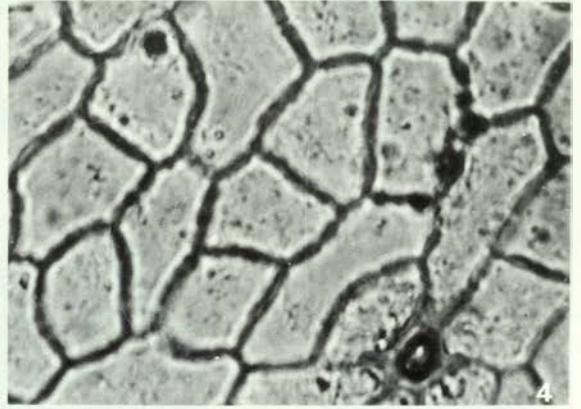
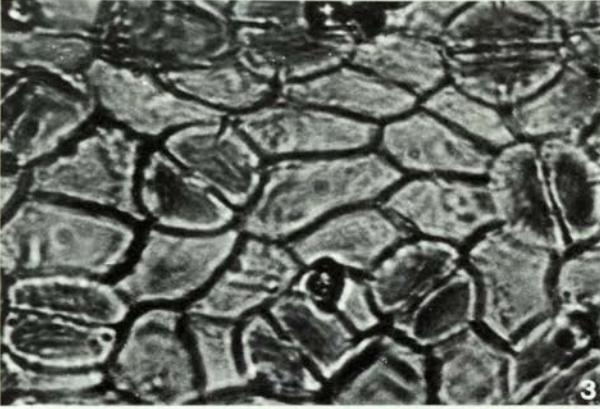
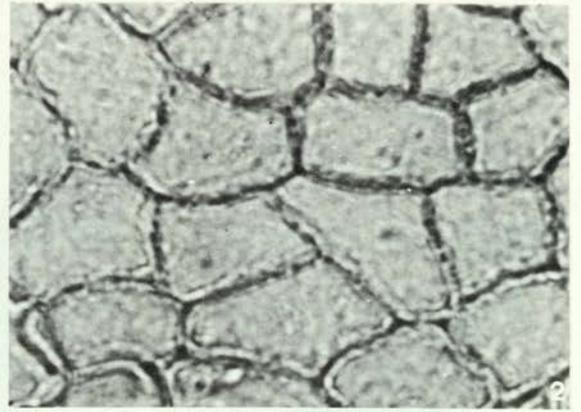
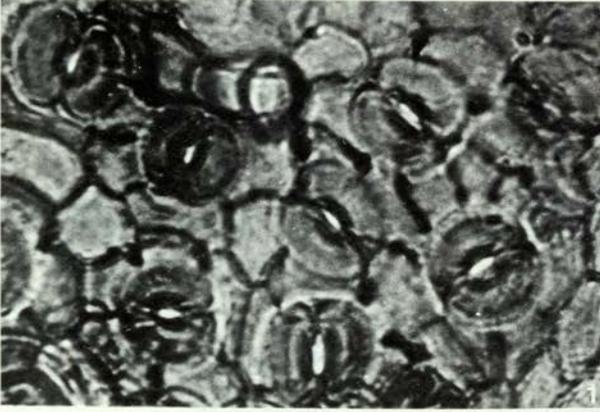








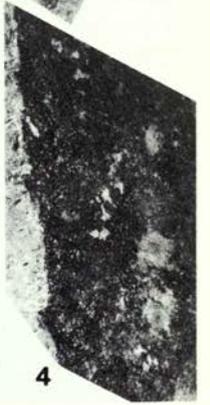
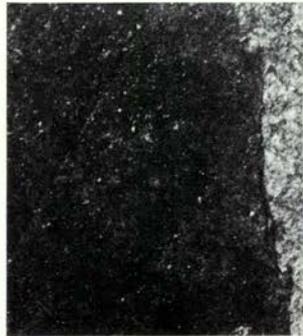








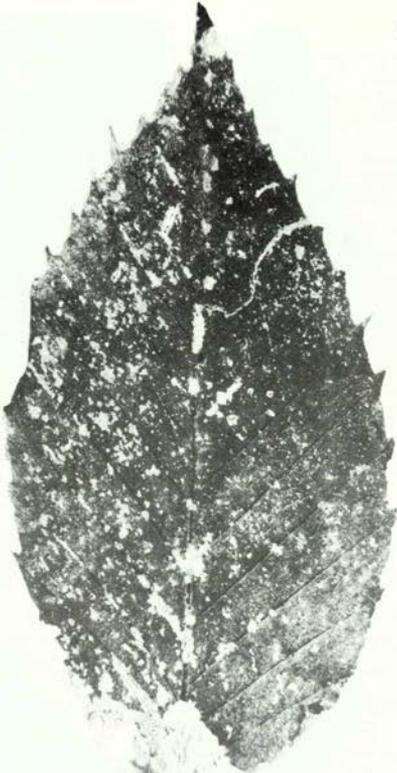








1



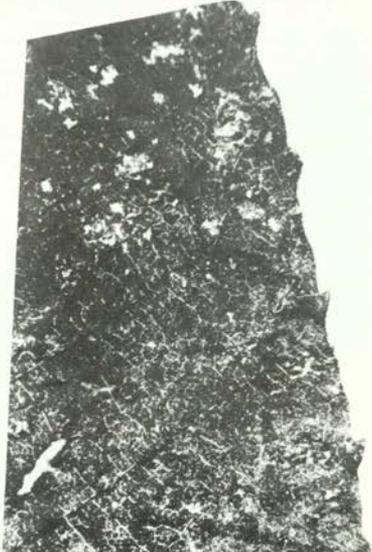
2



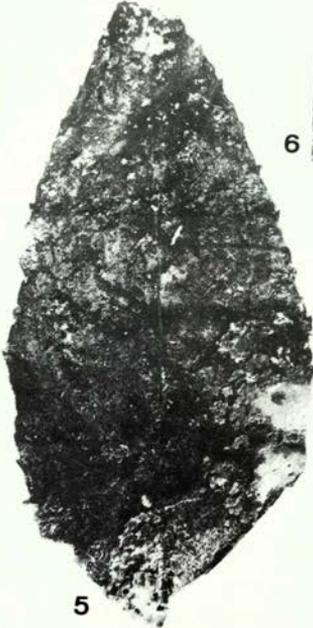
3



4



6



5



7



8



