

ÖSTERREICHISCHE  
BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXXIV. Jahrgang, Nr. 4—6.

Wien, April—Juni 1925.

Die systematische  
Stellung von *Taiwania cryptomerioides* Hayata.

Von Otto Sorger (Wien).

(Mit 3 Textabbildungen.)

Einleitung.

*Taiwania cryptomerioides* wurde zum ersten Male von N. Konishi im Februar 1904 auf Formosa, am westlichen Abhang des Mt. Morrison, in einer Höhe von 2000 m gefunden und von Hayata als neue Koniferengattung beschrieben (Journ. Linn. Soc., 1906, S. 331). Im nächsten Jahre bespricht Hayata dann ihre systematische Stellung (Bot. Mag., V., XXI., S. 21) und kommt zu dem Resultat, daß sie zwischen *Cunninghamia* und *Athrotaxis* zu stellen sei, weil sie dieser bezüglich der Beblätterung ähnlich sehe, jener aber in der Form der Zapfen nahe komme<sup>1)</sup>. Später wurde *Taiwania* auf Formosa noch öfter gefunden.

Das von mir untersuchte Material, ausgenommen die männlichen Blüten, wurde von Herrn Dr. Heinrich Handel-Mazzetti in der chinesischen Provinz Yünnan in der Nähe von Tschamutung in einer Höhe von 2175—2350 m im August 1916 gesammelt. *Taiwania* bewohnt dort die feuchten Regenwälder, in deren Gebieten für sie keine Unterbrechung der Vegetationsperiode eintritt. Wir werden sehen, daß der kaum merkliche Unterschied zwischen den Früh- und Spätholzzellen mit dieser Tatsache in Einklang gebracht werden kann. Anders verhält es sich auf Formosa, denn dort ist es nach den Angaben Konishis im Gebiete der *Taiwania* das ganze Jahr hindurch ziemlich kühl.

Die männlichen Blüten, die von Wilson auf Formosa gesammelt worden waren, erhielt ich erst<sup>2)</sup>, als die Arbeit fast fertig war. Sie änderten aber die festgestellte systematische Stellung nicht mehr.

<sup>1)</sup> Hayata will nämlich sowohl bei *Cunninghamia* als auch bei *Taiwania* am Grunde der Schuppe eine kleine Braktee gefunden haben.

<sup>2)</sup> Durch das Entgegenkommen der Direktion des botanischen Museums in Berlin-Dahlem, der ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage.

Anfangs war zwar die große Zahl der Pollensäcke (3—4) überraschend; als ich aber auch die gleiche Zahl bei *Athrotaxis cupressoides* fand, bei der in der Literatur immer zwei angegeben werden, war die anfängliche Schwierigkeit gelöst.

## I. Die Holzanatomie.

Zur Untersuchung der Holzanatomie standen mir nur wenigjährige Ästchen zur Verfügung und meine Angaben beschränken sich daher — das sei gleich anfangs hervorgehoben — auf Astholz. Da sich aber die meisten xylotomischen Untersuchungen auf Stammholz beziehen, oder doch nicht immer angegeben wird, ob Stamm- oder Astholz zur Untersuchung vorlag, erwies es sich als angezeigt, auch das Astholz der wahrscheinlich verwandten Koniferen-Gattungen zu untersuchen. Auf diese Weise war von vornherein die Möglichkeit ausgeschlossen, durch Vergleich von Ungleichwertigem, nämlich von Astholz mit Stammholz, zu Fehlresultaten zu gelangen. Als Vergleichsmaterial wählte ich Holz von *Athrotaxis cupressoides* Don, *Cryptomeria japonica* Don und *Cunninghamia sinensis* R. Br. Auch *Tsuga* untersuchte ich, weil sie in der Literatur im Zusammenhang mit *Taiwania* genannt wird. Da sich aber gegenüber den vier anderen Hölzern ein weitgehender Unterschied ergab — sie besitzt nämlich typisches Abietaceenholz — und diese Tatsache längst bekannt ist, verweise ich auf die diesbezüglichen Angaben in der Literatur (Gothan, Burgerstein, Penhallow).

Die vier untersuchten Holzarten weisen die für die meisten Cupressaceen-Hölzer typischen Merkmale auf. Harzparenchym vorhanden, Markstrahlen einreihig, weder horizontale Harzgänge in den Markstrahlen, noch vertikale im Holzparenchym. Die Hoftüpfel der Tracheiden stehen an den radialgestellten Wänden und nur im Spätholz findet man sie auch an den tangentialen Wänden.

Wichtig ist ferner die Art der Markstrahlzellwandtüpfelung. Man unterscheidet diesbezüglich drei Arten: 1. glatt; 2. abietoide Tüpfelung (charakteristisch für die Abietaceen), d. h. sowohl die horizontalen als auch die vertikalen Wände stark getüpfelt, die Tüpfel kreisrund und in der Aufsicht (Quer- oder Tangentialschnitt) lochporig erscheinend (Gothan, S. 43, Fig. 7a); 3. *Juniperus*-Tüpfelung. Diese ähnelt der abietoiden, die horizontalen Wände sind aber schwächer getüpfelt und die Tüpfelung erweist sich in der Aufsicht meist nicht als lochporig, sondern zeigt leiterförmige bis netzförmige Verdickungen (Gothan, S. 43, Fig. e und g). Gothan nennt diese Tüpfelung *Juniperus*-Tüpfelung, weil sie mit wenigen Ausnahmen, wie *J. procera* und *sabinoides*, für die Gattung *Juniperus* charakteristisch ist.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal liegt in der Art der Markstrahl­ tüpfel. Gothan versteht darunter die den Längstracheiden angehö­ renden Tüpfel, die auftreten, wo eine Markstrahlzelle eine Längs­ tracheide kreuzt. Da aber die Tüpfel des Kreuzungsfeldes der Längstracheide und nicht der Markstrahlzellwand angehören, ist dieser Ausdruck nicht recht am Platze, weil er leicht zu Verwirrungen Anlaß geben kann. Die Markstrahlzellwände besitzen ja ihre eigene Tüpfelung oder sind glatt. Man müßte z. B. nach Gothan für *Cryptomeria* angeben: „Mark­ strahlzellwände glatt, Markstrahl­ tüpfel cupressoid.“ Darin liegt aber ein leicht erkennbarer Widerspruch, weil man von glatten Markstrahlzell­ wänden eine Tüpfelung angibt, die aber nicht ihnen, sondern den be­ rührenden Längstracheiden angehört. Es ist daher die von Vierhapper vorgeschlagene Bezeichnung „Kreuzungsfeldtüpfel“ der Gothanschen „Markstrahl­ tüpfel“ vorzuziehen. Gothan unterscheidet vier Tüpfelungs­ arten: 1. Die podocarpoide Tüpfelung (Gothan, S. 47, Fig. 8a, b). Der Tüpfelporus ist sowohl im Frühholz als auch im Spätholz schmal und vertikal gerichtet. 2. Die cupressoid­ e Tüpfelung (Kräusel, S. 308, Abb. 9b). Der Tüpfelporus ist nur im Spätholz schmal und vertikal gerichtet, im Frühholz aber breit elliptisch und fast bis ganz horizontal gestellt. 3. Die glyptostroboide Tüpfelung (Kräusel, S. 308, Abb. 9d). Der Tüpfelporus ist im Spätholz schmal elliptisch, gegen das Frühholz zu werden die Tüpfel aber cupressoid. Der Porus nimmt aber weiter an Größe zu und erreicht schließlich die Größe der Behöfung, d. h. es entstehen „Eiporen“. 4. Die Eiporen (Gothan, S. 47, Fig. 8d, e). Die Tüpfel besitzen die Größe der Behöfung. Die Art der Kreuzungsfeld­ tüpfel ist, wie aus obigem hervorgeht, nur im Frühholz, u. zw. an Radial­ schnitten, zu erkennen.

In der Literatur findet man bezüglich der Markstrahlzell­ tüpfelung widersprechende Angaben. Gothan behauptet, daß alle Cupressaceen glatte Markstrahlzellwände besäßen mit Ausnahme von *Juniperus*, *Libo­ cedrus decurrens*, *Fitzroya patagonica* und *F. Archeri*. Er ist der Meinung, daß die Abbildung von Mayr (Taf. IX, Fig. unten links), wonach *Cupressus*, *Thuja*, *Sequoia*, *Taxodium* und *Chamaecyparis* ge­ tüpfelte Markstrahlzellwände besitzen sollen, falsch sei. Aber auch Pen­ hallow bildet Tüpfel an den Markstrahlzellwänden bei *Cupressaceae* ab. für die Gothan glatte angibt. So bei *Thuja gigantea* (S. 335, Fig. 19) und *Sequoia gigantea* (S. 338, Fig. 23) an den horizontalen, bei *Cupressus Macnabiana* (S. 336, Fig. 20) an den horizontalen und vertikalen Markstrahlzellwänden. Zu unterscheiden ist aber diese Art der Tüpfelung wegen ihrer geringen Tüpfelzahl von der Abietaceen­ tüpfelung ganz leicht. Man vergleiche zu diesem Zweck die Abbildung von Gothan (S. 43, Fig. 7a) mit den oben angeführten von Penhallow

Die *Juniperus*-Tüpfelung stellt eben den Übergang von den glatten Markstrahlzellwänden zur typischen Abietaceen-Tüpfelung dar, ist für einige von Gothan angegebene *Cupressaceae* charakteristisch, kann aber gelegentlich auch bei solchen auftreten, die gewöhnlich glatte Markstrahlzellwände besitzen.

Wie verhalten sich nun die vier untersuchten Holzarten? Sie zeigen vom dritten Jahresring an stets glatte Markstrahlzellwände, im zweiten Jahresring sehr selten und im ersten aber häufig Einschnürungen an den horizontalen und vertikalen Wänden. Im ersten Jahresring kann es sogar zur ausgesprochenen Tüpfelung der Markstrahlzellwände kommen. Auch in bezug auf die Kreuzungsfeldtüpfel, besonders in bezug auf deren Zahl pro Kreuzungsfeld, verhalten sich der erste und zweite Jahresring anders als die folgenden. Burgerstein gibt z. B. für *Cryptomeria* 1—2 Tüpfel im Kreuzungsfeld an. Dies stimmt aber bloß für die späteren Jahresringe. Im ersten und zweiten fand ich 4—6. Für *Cunninghamia* sind die entsprechenden Zahlen 1—2, bzw. 3—5. Burgerstein gibt an: „1—4 (zumeist 2)“. Die Zahlen für *Cunninghamia* stimmen also mit den von mir gefundenen fast überein. Es geht aus seinen Angaben hervor, daß er von *Cunninghamia* auch Astholz untersucht hat, während er dies von *Cryptomeria* nicht erwähnt und es ist daher verständlich, daß er für *Cryptomeria* 1—2 Tüpfel pro Kreuzungsfeld angibt.

Gothan versucht, das Holz von *Widdringtonia*, *Athrotaxis* und *Frenela* vom Cupressaceen-Holz zu unterscheiden, verwendet aber bei seinen Angaben reichlich Fragezeichen, die auch am Platze sind. Er schreibt S. 46: „*Libocedrus decurrens* und *Fitzroya patagonica* und *Archeri* unterscheiden sich von *Juniperus* dadurch, daß bei ersterer die ziemlich kleinen Markstrahltüpfel, die immer sehr gedrängt stehen, oft zu 4—5 übereinander liegen, wie ich das auch bei *Widdringtonia* (und *Athrotaxis*?) fand, die indes der *Juniperus*-Tüpfelung entbehren. Anfangs glaubte ich, daß auch im älteren Holz die Verhältnisse der Zahl der Markstrahltüpfel übereinander nur wenig Modifikationen erleiden würden. Leider hat sich das nicht bestätigt. In älterem Holz, das ich von *Fitzroya* und *Widdringtonia* untersuchte, war die Markstrahltüpfelzahl übereinander fast wie bei den übrigen Cupressineen (1, 2—3), so daß mit diesem Merkmal wenig anzufangen ist.“

Im Bestimmungsschlüssel für die rezenten Gymnospermenhölzer (S. 101) schreibt Gothan: „2. Markstrahltüpfel sehr klein, zu drei vier, selbst mehr übereinander (?) (*Widdringtonia*, *Athrotaxis* und *Frenela*?).“ Dazu als Fußnote: „*Frenela*, *Widdringtonia* und *Athrotaxis* lassen sich durch die Markstrahltüpfelzahl übereinander wohl kaum von dem Cupressineen-Gros unterscheiden.“ Leider muß ich Gothans An-

gaben bestätigen, denn im markfernen Holz besitzen die Kreuzungsfelder nur 1—2 Tüpfel und ihre Vermehrung in den Partien nächst dem Mark bis auf 4—5 kann nicht als charakteristisch angesehen werden, weil wir dieselbe Erscheinung bereits bei *Cryptomeria* und *Cunninghamia* kennengelernt haben. Für *Taiwania* gelten dieselben Tendenzen. Im älteren Holz findet man zwei Tüpfel pro Kreuzungsfeld und nur nächst dem Mark steigt die Tüpfelzahl bis auf sechs<sup>1)</sup>. Wir müssen also feststellen, daß die Art der Markstrahlzellwandtüpfelung und die Zahl der Tüpfel pro Kreuzungsfeld keine Unterscheidung der vier vorliegenden Holzgattungen zuläßt. Es erübrigt also, noch zu untersuchen, welcher Art die Kreuzungsfeldtüpfel sind und ob ihre Beschaffenheit eine Trennung der vier untersuchten Genera ermöglicht.

Bei *Athrotaxis*, *Cryptomeria* und auch bei *Taiwania* (Abb. 1, Fig. 1) fand ich typisch cupressoide Tüpfel. Horizontalstellung des Porus konnte ich aber, im Gegensatz zu Gothan, nur ganz ausnahmsweise, bei *Athrotaxis* überhaupt nicht, beobachten, u. zw. stets nur in der Nähe des Markes. *Cunninghamia* läßt sich aber von den drei anderen Gattungen durch die glyptostroboiden Kreuzungstüpfel unterscheiden. Der englumige Porus erreicht nämlich fast bei allen Tüpfeln — eine Ausnahme bilden nur die an den englumigen Spätholzzellen — nahezu die Größe der Behöfung und manchmal kommt es zur ausgesprochenen Eiporigkeit. Der Übergang aber von den englumigen zu den nahezu eiporigen Pori ist sprungweise und nicht wie bei *Cryptomeria*, *Athrotaxis* und *Taiwania* ein allmählicher. Auffallend ist bei *Cunninghamia* auch die bedeutende Größe der Kreuzungsfeldtüpfel, sowohl in Bezug auf die Größe des Kreuzungsfeldes, als auch im Vergleich mit den Tüpfeln der drei anderen untersuchten Hölzer.

Eine auffallende Erscheinung im Holze der *Taiwania*, die sehr mangelhafte Ausbildung der Jahresringe, muß ich noch erwähnen. Damit hängt auch die Tatsache zusammen, daß der Porus der Kreuzungstüpfel nie sehr steil steht und daß die radialen Wände der Spätholztracheiden nur selten Tüpfel besitzen, denn sie sind verhältnismäßig weitlumig. Überraschend ist diese schwach ausgeprägte Jahresring-

<sup>1)</sup> Es erweist sich daher als vorteilhaft, die Astholzanatomie an Mikrotomschnitten zu studieren, weil man auf diese Weise Schnitte bekommt, die vom Mark bis zur Rinde reichen, und es dann leicht ist, die lokalen Differenzen als solche zu erkennen und richtig zu deuten. Aus diesen Angaben erhellt aber auch die Notwendigkeit, zum mindesten bei Astholzabbildungen wegen der dort herrschenden Unregelmäßigkeiten die Örtlichkeit genau anzugeben. Vielleicht sind die widersprechenden Angaben in der Literatur auf die Unterlassung dieser Örtlichkeitsangabe zurückzuführen. Beim Stammholz, besonders bei älteren Stämmen, sind die Verhältnisse natürlich weniger wechselnd und nur dem Rhythmus der Jahresringbildung unterworfen.

bildung nicht, weil das Material, wie bereits eingangs erwähnt, aus einem Gebiet stammt, in dem für *Taiwania* keine Unterbrechung der Vegetationsperiode eintritt und daher wegen der gleichförmigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse die Jahresringbildung auf ein Minimum herabsinkt oder gänzlich unterbleibt, wie auch die Araucariten des Paläozoikums zeigen. Auf Formosa kommt es vielleicht zu einer schärfer ausgeprägten Jahresringbildung, denn dort scheinen nach den Angaben Hayatas die Bedingungen dazu vorhanden zu sein. Das Holz reagiert aber auf Klimawechsel sehr genau, wie Gothan von *Cedrus atlantica* erwähnt, die am Atlas in Algier schlechte Jahresringbildung zeigt, während ein bei Zürich kultiviertes Exemplar typisches Früh- und Spätholz ausbildet.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß sich das Astholz der *Taiwania* durch den Mangel eines typischen Spätholzes und die damit verbundenen Merkmale von den drei anderen Holzgattungen unterscheidet, daß aber diesem Merkmal keine zu große Bedeutung beizumessen ist. Im übrigen ist das Holz der *Taiwania* typisch cupressoid und von dem *Athrotaxis*- und *Cryptomeria*-Holz nicht zu unterscheiden, wohl aber von dem der *Cunninghamia*, das durch die großen, glyptostroboideen Tüpfel gekennzeichnet ist.

## II. Die Blätter.

### 1. *Taiwania cryptomerioides*.

Die Vielgestaltigkeit der Blätter ist für *Taiwania* charakteristisch. Zwei Haupttypen, das Sichel- und das Schuppenblatt, die durch Übergangsformen miteinander verbunden sind, lassen sich deutlich unterscheiden. Junge Bäume tragen nur schmale Sichelblätter. Diese sind an einjährigen Zweigen 10—15 mm lang, seitlich zusammengedrückt, oben und unten gekielt, aufrecht und gegen den Zweig eingebogen. An älteren 2—4jährigen Zweigen sind sie kürzer, dolchförmig, nur 6—8 mm lang und an ihrer Basis verbreitert. Die Schuppenblätter sind an jungen 1—3jährigen Zweigen 3—5 mm lang und  $1\frac{1}{2}$ —3 mm breit, in Profilstellung kurz sichelförmig, aufrecht eingebogen und am Stämmchen herablaufend. Die Blätter älterer Zweige sind 5—7 mm lang, 3—5 mm breit und mit ihrer Innenseite (morphologischen Oberseite) mit dem Stamm vollkommen verwachsen oder nur die kurze Spitze ist frei. Sie erscheinen in der Aufsicht als Deltoid, dessen höheres Dreieck aufwärts gerichtet ist.

### Anatomie des Sichelblattes.

Der Querschnitt an der Basis des Blattes einjähriger Zweige ist länglich-elliptisch, das Verhältnis der Achsen 3:1. Die Epidermiszellen

sind gewöhnlich länger als hoch, wechseln aber in ihrer Form und Größe ziemlich stark. Gegen außen sind sie verdickt und diese kutikuläre Verdichtungsschicht allein ist, wie die Reaktion mit Chodats Réactif genevois zeigt, verholzt. Jede Oberhautzelle besitzt zwei zapfenförmige Fortsätze, welche in die verholzte Kutikula hineinragen. Die Spaltöffnungen sind im untersten Teil des Sichelblattes regellos zerstreut, d. h. ihre Längssymmetrieachsen schneiden einander, ja stehen sogar, wenn auch selten, aufeinander senkrecht.

Unter der Epidermis lagert das einschichtige Hypoderm, das oben und unten und beiderseits vom Leitbündel geschlossen auftritt, in den vier dazwischenliegenden Teilen aber teilweise, nämlich in den Spaltöffnungsbahnen, fehlt. Der Querschnitt der Hypodermzellen ist meist kreisrund, seltener elliptisch, und seine Längsachse steht im letzteren Fall senkrecht auf die Blattoberfläche. Der starken Verdickung der Zellen entsprechend, ist das Lumen sehr klein, kreisrund oder spaltenförmig, bedingt durch die Form der Zelle. Selten kommt es zu einer Verdoppelung des Hypoderms. Manchmal findet man zwar statt einer normalen Hypodermzelle zwei kleinere, sie erreichen aber zusammen nur die Größe einer normalen, und man kann daher nicht von einer stärkeren Hypodermausbildung sprechen. Diese Verdoppelung kann gelegentlich an allen Stellen des Hypoderms auftreten.

Unter dem Hypoderm befindet sich das Assimilationsgewebe, das weder auf der Ober-, noch auf der Unterseite als Palisadenparenchym ausgebildet ist, sondern von runden Zellen gebildet wird, die schließlich allseits in langgestrecktes Ableitungsgewebe übergehen. Diese gegen das Gefäßbündel ziehenden, langgestreckten Zellen lassen Lücken zwischen sich frei.

Das Gefäßbündel findet man in der Mitte des elliptischen Querschnittes, also im Schnittpunkt der beiden Achsen. Das Xylem liegt, wie bei allen Koniferen mit einfachen Blättern, oben, also dem Stamm zugewendet, rechts und links vom Transfusionsgewebe begleitet, dessen Zellen allseits Tüpfel tragen. Darunter folgt das Phloëm und dann, durch einige Zellreihen vom Phloëm getrennt, ein Harzbehälter, der sich als sehr kurz erweist.

Nimmt man eine phylogenetische Beziehung zwischen dem Schuppen- und Sichelblatt an<sup>1)</sup>, dann ist dieser Harzbehälter entweder als werdender oder als reduzierter Harzgang aufzufassen, da wir im Schuppenblatt einen gut entwickelten Harzgang finden. Betonen will

<sup>1)</sup> V i e r h a p p e r sagt diesbezüglich: „Die Ontogenese spricht dafür, daß die Schuppenblätter jünger sind als die Blätter von linealer, Nadel- oder Dolchform, weil die Jugendformen schuppenblättriger Koniferen zumeist lineale oder nadel- oder dolchförmige Blätter besitzen.“

ich, daß dieser Harzbehälter funktioniert, d. h. regelmäßig Harz führt. Wäre dies nämlich nicht der Fall, dann müßte er, dem Primate der Funktion zufolge, als reduziertes Organ aufgefaßt werden. Der Harzgang läßt uns also im Stich, wenn wir überlegen, ob das Schuppenblatt oder das Sichelblatt das Primäre war und ob überhaupt eine Beziehung zwischen beiden besteht. Wir werden aber beim Vergleich des Gefäßbündelverlaufes im Sichel- und Schuppenblatt sehen, daß dort tatsächlich Verhältnisse herrschen, die nicht nur eine Beziehung zwischen den beiden Blattformen andeuten, sondern sogar eine Ableitung des Schuppenblattes aus dem Sichelblatt ermöglichen.

Mit dem Erlöschen des Harzbehälters oder schon etwas früher ändert sich aber die Form des Querschnittes (Abb. 1, Fig. 2). Die untere Hälfte erscheint zwar noch immer halbellenförmig, der obere Teil ist aber parallel zur Längsachse der Ellipse zusammengedrückt. Das Transfusionsgewebe ist schwächer ausgebildet und die Spaltöffnungen stehen jetzt nicht mehr regellos, sondern ihre Längsachsen sind, wenigstens bei der Mehrzahl, parallel angeordnet.

Das Dolchblatt steht an älteren Zweigen und unterscheidet sich — wie bereits erwähnt — schon morphologisch von der besprochenen Jungzweigform durch seine geringere Länge und die Verbreiterung an der Basis. Hand in Hand damit gehen auch anatomische Veränderungen, die vor allem den Gefäßbündelverlauf betreffen. Wir finden nämlich, daß zur Versorgung des verbreiterten unteren Blattkissens zwei Abzweigungen des Transfusionsgewebes gebildet werden, die rechts und links vom Harzgang ziehen und manchmal auch von Xylem begleitet sind, das gegen den Harzgang gelegen ist<sup>1)</sup>. Der Harzgang ist im untersten Teil vom Gefäßbündel ziemlich weit entfernt, nähert sich bis auf wenige Zellreihen, entfernt sich aber vor seinem Erlöschen wieder. Er erreicht meist eine größere Länge als im Sichelblatt der einjährigen Zweige.

#### Anatomie des Schuppenblattes.

Wie beim Sichelblatt werde ich auch jetzt zuerst die anatomischen Verhältnisse der Blätter an den jungen Zweigen angeben und dann beschreiben, wodurch sich die Blätter der älteren Äste unterscheiden.

Der Blattquerschnitt (Abb. 1, Fig. 3) zeigt im untersten Teil die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreieckes mit abgerundeten Ecken, das mit seiner breiten Basis mit dem Stamm verwachsen ist (Abb. 1, Fig. 3a). Für die Kutikula gilt das beim Sichelblatt Gesagte. Erwähnens-

<sup>1)</sup> Wir finden, daß im Schuppenblatt diese Verhältnisse noch deutlicher ausgeprägt sind, und ich werde sie daher dort eingehend besprechen.



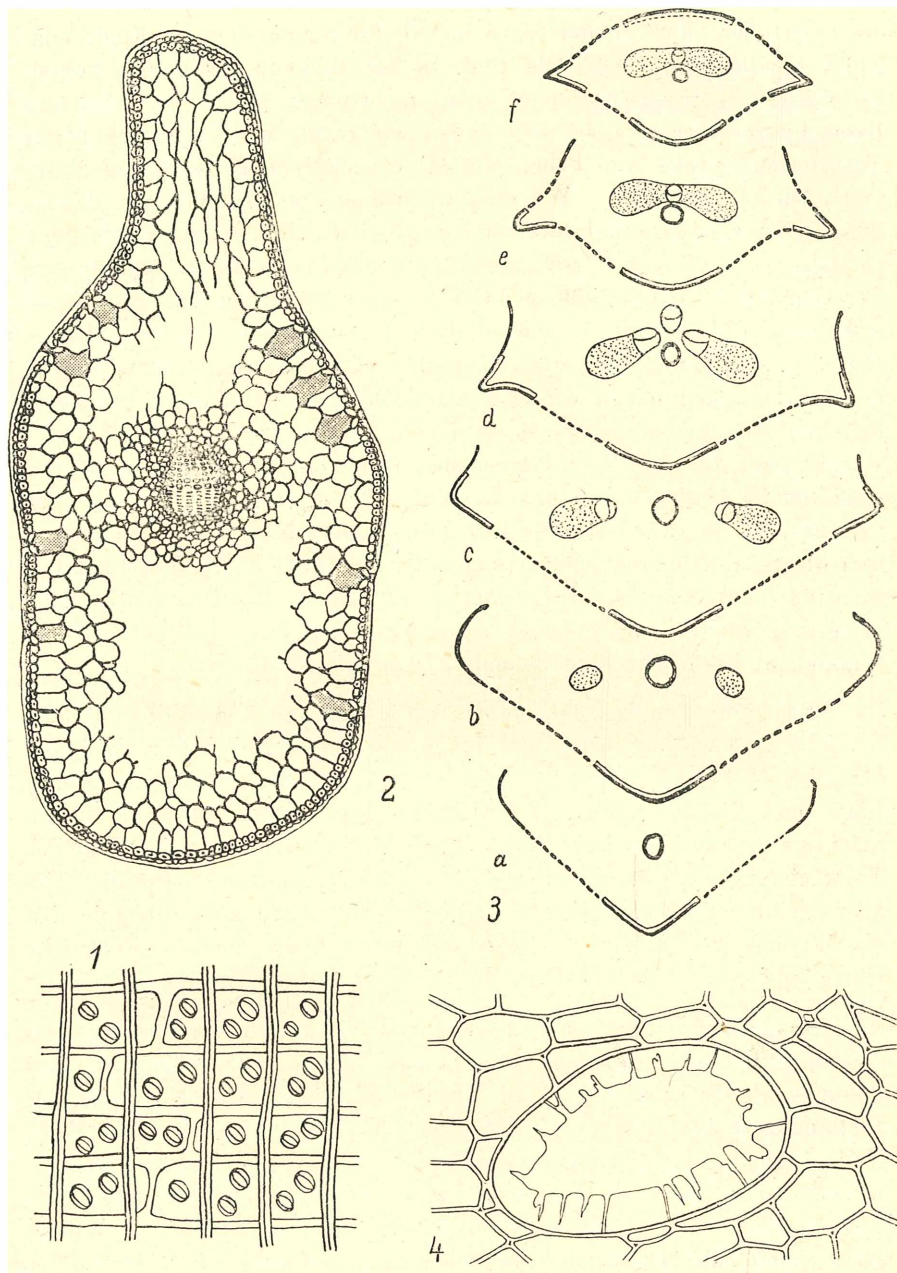


Abb. 1. Vegetationsorgane von *Taiwania cryptomerioides*.

Fig. 1 Radialschnitt durch Astholz des fünften Jahrringes, 500fach vergrößert. — Fig. 2 Querschnitt durch ein Sichelblatt, 70fach vergrößert. — Fig. 3 Schematische Querschnitte durch ein Schuppenblatt (einfache starke Linie = Epidermis; Doppel-  
 linie = Epidermis mit Hypoderm; gestrichelte Linie = Spaltöffnungen führende Epidermis; kräftige Kreislinie = Harzgang; zart umrandete weiße Fläche = Leit-  
 bündel; punktierte Fläche = Transfusionsgewebe). — Fig. 4 Brachysklereide aus  
 einem Schuppenblatt, 200fach vergrößert.

wert ist aber, daß in der Nähe der Befestigungsstelle die Epidermiszellen papillenartig vorgewölbt sind. In der Mediane des Blattes kommt es manchmal zur Ausbildung eines nicht sehr typischen Palisadenparenchyms. Etwas weiter oben finden wir rechts und links eine Platte Transfusionsgewebe von gleicher oder oft auch verschiedener Mächtigkeit (Abb. 1, Fig. 3b). Schneiden wir weiter, so erkennen wir, daß zu diesem Transfusionsgewebe Xylem hinzukommt, das harzgangwärts liegt. In dieser Höhe beginnt gewöhnlich auch das Loslösen vom Stamm und der Querschnitt nimmt jetzt die Gestalt eines Fünfeckes an. Schließlich tritt noch Phloëm hinzu, wieder dem Harzgang zugewendet (Abb. 1, Fig. 3c). Im weiteren Verlauf nähern sich die beiden Gefäßbündel, denn mit solchen haben wir es jetzt schon zu tun, und aus der Rhachis löst sich ein median gelegenes los (Abb. 1, Fig. 3d). Schließlich vereinigen sich die drei Gefäßbündel ober dem Harzgang und dieses eine Gefäßbündel begleitet nun den Harzgang, von ihm durch 3—4 Zellagen getrennt, bis in die Spitze des Blattes. Der Querschnitt ist jetzt rhombisch und die Spaltöffnungen stehen an allen vier Seiten (Abb. 1, Fig. 3f). Sie sind beim Schuppenblatt weder in Reihen angeordnet, noch parallel orientiert, sondern man findet sie regellos zerstreut und ihre Längssymmetrieachsen schneiden einander.

Das Schuppenblatt der mehrjährigen Äste zeigt denselben Gefäßbündelverlauf wie die Blätter der jüngeren Zweige. Neben dem medianen zentralen Harzgang finden wir aber auch 1, 2—3 akzessorische, deren Lage und Größe wechselt. Zwischen den Parenchymzellen liegen mächtige Brachysklereiden (Abb. 1, Fig. 4), die besonders in der Nähe der Verwachsungsstelle durch ihre Größe auffallen, gegen die Außenseite aber kleiner werden. Während die Brachysklereiden aber schon in den Nadeln der 2—3jährigen Äste vorkommen, findet man akzessorische Harzgänge erst in den Blättern der 4, 5—6jährigen Zweige.

Es erübrigt noch, die Angaben Hayatas zu besprechen. Der Querschnitt, den er abbildet, stammt aus dem oberen, freien Teil eines Schuppenblattes an einem jungen Zweig und auch die Beschreibung der Blattanatomie beschränkt sich auf diesen Teil, wenn er sagt (Bot. Mag., XXI., 1807, S. 26): „As shown in Plate I, Fig. 14, the leaf of *Taiwania* is rhomboidal in its outline with two acute edges on both sides, and round surfaces above and below“. Daß er Schuppenblätter älterer Zweige nicht untersucht hat, geht aus folgender Angabe hervor: „I shall try to compare these histological points with those of *Cunninghamia*. In the leaves of *Cunninghamia*, the hypodermis is most developed and sometimes sclerenchymatous fibres are seen scattered within the parenchyma, which is entirely absent in *Taiwania*.“

## 2. *Cunninghamia sinensis.*

Die Nadel der *Cunninghamia* ist flach, das Verhältnis der Breite zur Höhe ca. 6:1. An die gegen außen verdickten und verholzten Epidermiszellen legt sich eine einfache Hypodermis an, die sich an den Umbiegungsstellen verdoppelt und in den Bahnen der Spaltöffnungen fehlt. Mahlert gibt an, daß *Cunninghamia* an der Oberseite Palisadenparenchym besitze, Patschke aber behauptet, daß nur Schwammparenchym vorhanden sei. Ich fand beides; in besonders schönen Nadeln auch Palisadenparenchym, in schwächeren nur Schwammparenchym. Im Gegensatz zu Mahlert aber fand ich in einzelnen Fällen auch auf der Oberseite Spaltöffnungen, u. zw. auch dann manchmal, wenn Palisadenparenchym ausgebildet war. In der Mediane des Blattes fehlen sie aber stets, sowohl auf der Unter- als auch auf der Oberseite. Die Spaltöffnungen sind in Längsreihen angeordnet und die Längsachsen sind untereinander parallel. Das Leitbündel befindet sich in der Mediane des Blattes. Zu oberst liegt das Xylem, beiderseits von Transfusionsgewebe begleitet, dann folgt das Phloëm und darunter ein Harzgang. Eine verholzte Strangscheide ist vorhanden. Außerdem findet man noch zwei kleinere und kürzere Harzgänge, rechts und links vom median gelegenen. Sonderbarerweise erwähnt diese Mahlert nicht, obwohl sie Bernard, auf dessen Abbildungen er sich beruft, abbildet. Im Parenchym findet man Brachysklereiden. Sie sind aber im Gegensatz zu denen der *Taiwania* nur von der Größe der Hypodermiszellen und fast nie einzeln, sondern in Gruppen zu 2—3.

## 3. *Cryptomeria japonica.*

Die Blätter sind spitz, sichelförmig, ihr Querschnitt ist rhombisch. Unter der Epidermis, deren Zellen gegen außen verholzt und verdickt sind, liegt ein einschichtiges Hypoderm, das die Spaltöffnungsbahnen frei läßt. Die Spaltöffnungen befinden sich an allen vier Seiten des Blattes. Sie sind nicht in Längsreihen angeordnet und ihre Längsachsen sind untereinander nicht parallel. Das Gefäßbündel liegt in der Mitte des Querschnittes, das Xylem gegen oben und darunter das Phloëm. Unter dem Gefäßbündel liegt ein obligater Harzgang. Akzessorische Harzgänge und Bastzellen im Parenchym kommen nicht vor.

## 4. *Athrotaxis cupressoides.*

Die Verhältnisse zeigen hier eine auffallende Übereinstimmung mit denen im Blatte der *Taiwania*. Wie dort finden wir hier im untersten Teil einen medianen Harzgang und rechts und links eine Platte von Transfusionsgewebe. Im weiteren Verlauf kommt Xylem und schließlich auch Phloëm hinzu. Dann tritt aus der Achse ein Gefäß-

bündel heraus und vereinigt sich mit den beiden seitlichen. Schön zu sehen sind diese Verhältnisse aber nur bei den Blättern der mehrjährigen Zweige. Bei Blättern an jüngeren Zweigen kommt es meist nur zur Ausbildung von seitlichen Transfusionsgewebesträngen. Wie bei der *Taiwania* findet man nur in den Blättern der älteren Zweige Brachysklereiden und wie bei jener sind sie immer einzeln und durch ihre bedeutende Größe sofort auffallend.

##### 5. *Athrotaxis laxifolia* und *selaginoides*.

Die Blätter von *Athrotaxis laxifolia* und *selaginoides* zeigen denselben Gefäßbündelverlauf. Die seitlichen Stränge beschränken sich aber fast ausschließlich auf Transfusionsgewebe. Brachysklereiden findet man bei beiden Arten schon in den Blättern der einjährigen Zweige.

##### Die Beziehungen zwischen Sichel- und Schuppenblatt.

Wie kann nun der sonderbare Verlauf des Gefäßbündels im Schuppenblatte der *Taiwania* und in dem von *Athrotaxis* verständlich gemacht werden? Ich will den Erklärungsversuch bei *Taiwania* durchführen, weil dort die Verhältnisse klarer sind. Als phylogenetisch ältere Form fasse ich — wie schon eingangs erwähnt — das Sichelblatt auf. Als nun aber im Laufe der geologischen Epochen Verhältnisse eintraten, die eine Herabminderung der Transpiration verlangten, trat eine Reduktion der Blattfläche ein, und es dürften Formen entstanden sein, die ungefähr dem Dolchblatte glichen. Für das verbreiterte Blattkissen war jetzt eine eigene Versorgung notwendig. Die Eintrittsstelle des Gefäßbündels hätte gegen unten verlegt werden müssen, um auch die tiefer gelegenen Partien versorgen zu können. Sie war aber phylogenetisch erhärtet, eine Umlagerung also nicht mehr möglich. Die Pflanze mußte daher einen anderen Ausweg finden. Die beiden Transfusionsstreifen, die das Gefäßbündel rechts und links begleiteten, bildeten Abzweigungen gegen unten, die anfangs ganz kurz gewesen sein mögen und erst mit fortschreitender Annäherung des Blattes an den Schuppentypus sich ausbildeten. Auf diesem Stadium blieben die Dolchnadeln der *Taiwania* und die Nadeln von *Athrotaxis selaginoides* und *laxifolia* stehen. Dieser Schuppenbildungsprozeß schritt aber fort, die Hauptmasse des Blattes lag jetzt schon unter der Eintrittsstelle des Gefäßbündels und Hand in Hand ging damit eine weitere Ausbildung der seitlichen, nach unten verlaufenden Abzweigungen. Zum Transfusionsgewebe trat Xylem hinzu und später auch Phloëm, es bildeten sich also zwei vollkommene, nach abwärts ziehende Gefäßbündel aus. Dieses Stadium repräsentieren die Schuppenblätter von *Taiwania* und die von *Athrotaxis cupressoides*.

Daß aber dieser sonderbare Gefäßbündelverlauf wenigstens für *Athrotaxis cupressoides*, die doch schon fast ein Jahrhundert bekannt ist, nicht schon früher klargelegt wurde, dürfte auf zwei Ursachen zurückzuführen sein: erstens auf den Materialmangel dieser in Herbarien recht spärlich vertretenen Konifere und zweitens auf die mangelhafte Untersuchung. Sie beschränkte sich nämlich gewöhnlich auf die freie Spitze und gerade der wichtigere und größere Teil des Blattes, der mit dem Stamm verwachsen ist, wurde nicht beachtet.

Ein bemerkenswertes Ergebnis hat also die anatomische Untersuchung geliefert: das Vorkommen dreiteiliger Gefäßbündel in Koniferenblättern, eine Tatsache, welche für die Ableitung des Schuppenblattes aus nadel- oder dolchförmigen Blättern spricht und auch im Sinne der Systematik bemerkenswert ist, weil die gegen abwärts sich ausbildende Abzweigung zweiteilig ist, eine Erscheinung, die auch bei anderen Koniferengattungen, so *Pinus*, deutlich hervortritt und die Ableitung des Koniferenblattes von *Ginkgo*-ähnlichen Blattformen ermöglicht. Auch die Paläontologie stützt die Ansicht, daß sich das Schuppenblatt aus nadel- oder sichelförmigen Blättern entwickelt hat. Die älteren Formen der *Voltziae* (*Voltzia*) besaßen langnadelförmige bis lanzettliche, die jüngeren (*Ceratostrobos*) kürzere, dolchförmige, die jüngsten (Arten von *Voltziopsis*, z. B. *Leptostrobos*) schuppenförmige Blätter. Es gab aber auch *Voltzia*-Arten, die an den unteren Zweigen schuppenförmige, an den oberen aber längere, lineale Blätter trugen, die also in Bezug auf die Beblätterung der *Taiwania* recht ähnlich gesehen haben mögen.

### III. Die weibliche Blüte.

#### 1. *Taiwania* und *Athrotaxis*.

Die weiblichen Infloreszenzen stehen bei *Taiwania* endständig an einjährigen, mit Schuppenblättern besetzten Zweigen. Sie sind zylindrisch und entsprechen in der Form, nicht aber in der Größe den Zapfen der Fichte oder Tanne. Ihre Länge beträgt nämlich nur 14—20 mm. Die Zahl der Schuppen eines Zapfens schwankt zwischen 12 und 20. Sie sind ziemlich hart, im oberen Teil mit einem häutigen Saum umgeben und gegen die Basis keilförmig zugespitzt (Abb. 2, Fig. 4). Die fertilen Schuppen tragen zwei umgewendete Samen und sind im unteren Teil 8 mm lang und ebenso breit, im mittleren und oberen Teil 9—10 mm lang und 5—6 mm breit. Sie stehen spiralg und sind dachziegelartig angeordnet. Hayata behauptet, am Grunde der Schuppen eine kleine Braktee gefunden zu haben; ich konnte sie niemals beobachten und auch R. Pilger gibt an, sie nicht gesehen zu haben. Hayata dürfte die kleinen Teile, die beim Herausreißen einer Schuppe von der

Nachbarsechuppe manchmal hängen bleiben, als Braktee angesehen haben. Wenn aber tatsächlich nur eine Schuppe vorhanden ist, wie ist diese zu deuten?

Drei Möglichkeiten sind vorhanden: Es kann die Fruchtschuppe sein und die Deckschuppe fehlt, es kann aber auch die Deckschuppe sein und die Fruchtschuppe ist vollständig reduziert, oder es ist das Verwachsungsprodukt beider.

Gegen die erste Annahme spricht die Tatsache, daß wir in der Schuppe Transfusionsgewebe finden. Ob man nun die Fruchtschuppe als Achsenwucherung oder als phylloartiges Gebilde auffaßt, keine der beiden Deutungen verträgt sich mit dem Vorkommen von Transfusionsgewebe‘

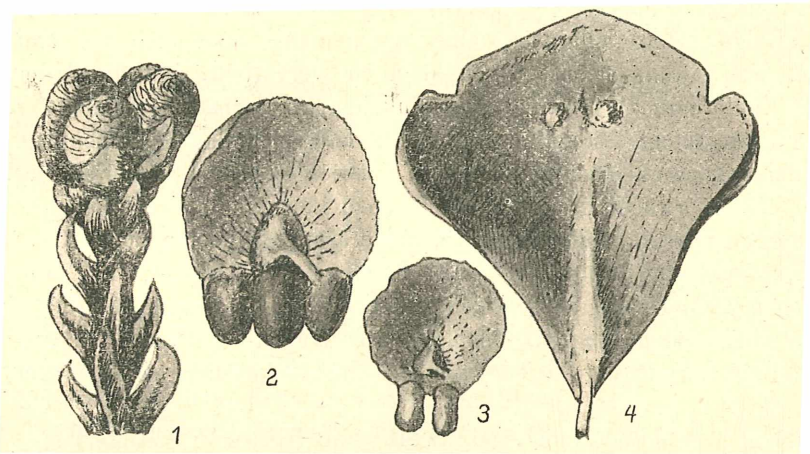


Abb. 2. Blütenorgane von *Taiwania cryptomerioides*.

Fig. 1 Männlicher Blütenstand, 8fach vergrößert. — Fig. 2 und 3 Staubblätter, 20fach vergrößert. — Fig. 4 Zapfenschuppe, 8fach vergrößert.

sie muß also wenigstens zum Teil Blattcharakter besitzen, d. h. Deckschuppe sein. Die zweite Möglichkeit erscheint deshalb recht unwahrscheinlich, weil wir innerhalb der *Taxodioideae* die entgegengesetzte Erscheinung, nämlich die schwache Ausbildung der Fruchtschuppe, finden. Die dritte Möglichkeit, daß es sich um das Verwachsungsprodukt beider Schuppen handelt, wird dadurch gestützt, daß wir sogar innerhalb einer und derselben Gattung, nämlich *Athrotaxis*, den Verschmelzungsprozeß beobachten können.

Bei *Athrotaxis cupressoides* ist die Fruchtschuppe beiderseits mächtig ausgebildet und der obere Teil erhält sogar ein eigenes Gefäßbündel. Die einzelnen Schuppen werden durch die bedeutenden Anschwellungen aber auseinandergetrieben und geben dem Zapfen die

charakteristische Form. Bei *Athrotaxis laxifolia* ist der untere Wulst verschwunden, der obere stark reduziert und erhält kein eigenes Gefäßbündel mehr, sondern das Fruchtschuppengefäßbündel endigt bei der Insertionsstelle der Samenanlagen. Bei *Athrotaxis selaginoides* endlich ist die Doppelnatur der Schuppe äußerlich kaum mehr zu erkennen, weil die Fruchtschuppe nur mehr als kleiner Wulst erscheint. Die Deckschuppe richtet sich daher auf. Denkt man sich den Verschmelzungsprozeß weiter fortgesetzt und auch die Deckschuppe stark zusammengedrückt, so kommt man zu einem Stadium, welches die Schuppe der *Taiwania* repräsentiert, bei der äußerlich die Doppelnatur nicht mehr zu erkennen ist. Aase prophezeit förmlich diesen Typus, wenn sie schreibt: „It should not be surprising to find forms in which the welding has taken place beyond the recognition of more than a single structure when one considers to what extent this process has taken place in *Chamaecyparis*, *Juniperus*, *Thuja*, *Cunninghamia* and *Podocarpus dacrydioides*.“

Auch der Gefäßbündelverlauf in der Schuppe der *Taiwania* (Abb. 3) rechtfertigt diese Auffassung. Im untersten Teil finden wir das Bild des nicht ganz geschlossenen Zentralzylinders, wie bei *Athrotaxis selaginoides* und *laxifolia*, mit gegen das Zentrum gekehrtem Xyleme. Im weiteren Verlauf lösen sich aber die Gefäßbündel, welche die Versorgung der Samenanlagen besorgen, nicht los, sondern bleiben, wie Abb. 3, Fig. e zeigt, wenn auch verkehrt orientiert, im Zusammenhang mit den Deckblattbündeln. Oberhalb der Insertionsstelle der Samenanlagen finden wir nur mehr die Deckblattbündel, alle gleich orientiert, mit gegen innen gekehrten Xylemen, häufig von Transfusionsgewebe begleitet.

In diesem Zusammenhang wird auch die Form des Zapfens verständlich, über die sich z. B. Beissner folgendermaßen äußert: „Eine sehr interessante Conifere, besonders in betreff der eigenartigen Zapfenform, welche von der aller anderen Gattungen abweicht, so daß es schwer ist, klar die Verwandtschaft mit anderen Formen festzustellen.“ Wir haben gesehen, daß schon bei *Athrotaxis selaginoides* die Reduktion

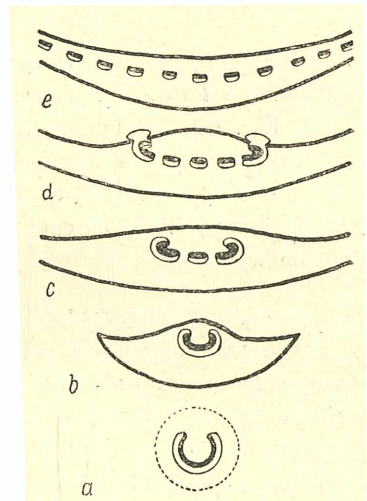


Abb. 3.

Schematische Querschnitte durch die Zapfenschuppe von *Taiwania cryptomerioides*.

der Fruchtschuppe ein Aufrichten der Braktee im Gefolge hatte. Bei *Taiwania* aber ist das Verschmelzungsprodukt weit dünner und es ist daher begreiflich, daß sich die Schuppe aufrichtet und der Zapfen bei vollkommener Verschiedenheit der inneren Struktur äußerlich eine Ähnlichkeit mit dem von *Tsuga* bekommt.

Erwähnen will ich noch, daß ein Teil der fertilen Schuppen eine Dreiteilung erkennen läßt (Abb. 2, Fig. 4), daß die Teilung der Schuppe für die Gattung *Voltzia* und für die von Potonié aufgestellte Sammelgattung *Voltziopsis* charakteristisch ist und auch die Fruchtschuppe von *Cryptomeria* kennzeichnet. Die *Voltzieae* aber repräsentieren fossile Koniferengattungen, die mit den Taxodioideen in Verbindung gebracht werden.

## 2. *Cunninghamia* und *Cryptomeria*.

Die Schuppe von *Cunninghamia sinensis* stimmt im Typus mit *Athrotaxis selaginoides* überein (vgl. Eames, S. 28, Fig. 53—59 mit S. 30, Fig. 60—66 und S. 32, Fig. 84 mit 85) und trägt drei, seltener zwei umgewendete Samenanlagen.

Bei *Cryptomeria japonica* erhält die wohlausgebildete, geteilte Fruchtschuppe ihre eigenen Gefäßbündel. Sie trägt 3—6 aufrechte Samenanlagen.

## IV. Die männliche Blüte.

Die männlichen Blüten der *Taiwania* sind 1—1½ mm lang und stehen endständig, zu 3—5 kopfig gehäuft, an einjährigen, mit Schuppenblättern besetzten Zweigen (Abb. 2, Fig. 1). Jede Blüte ist im Knospstadium von einer Braktee, einem metamorphisierten Schuppenblatt, geschützt. Die Zahl der Pollensäcke an den Staubblättern einer Staubblüte (Abb. 2, Fig. 2 u. 3) ist bis zu einem gewissen Grad von der Zahl der Blüten, die miteinander vereinigt sind, abhängig. Wenn fünf Blüten zusammenstehen, beträgt die Maximalzahl der Pollensäcke pro Staubblatt 2, wenn nur drei beisammenstehen, aber 4; die geringere Blütenzahl wird also durch die Vermehrung der Pollensäcke ausgeglichen. Die vierblütigen Köpfchen zeigen ein intermediäres Verhalten. Man findet nur ganz selten 4, öfter aber 3 und manchmal beträgt die Maximalzahl der Pollensäcke pro Staubblatt in einer oder der anderen der vier Einzelblüten nur 2. Bei allen Blüten findet man aber von der Basis gegen die Spitze eine Reduktion in der Zahl der Pollensäcke und in der Größe der Lamina, eine Erscheinung, die aus ernährungsphysiologischen Rücksichten leicht verständlich ist. Die untersten Staubblattkreise sind immer steril und fungieren als Perianth.

Alle drei Arten der Gattung *Athrotaxis* besitzen endständige Einzelblüten. Die Zahl der Pollensäcke beträgt aber nicht 2, wie Don



und Hooker bei *Athrotaxis cupressoides* angeben, sondern im unteren Teil der Blüte 3—4 pro Staubblatt und erst im oberen Teil sinkt ihre Zahl bis auf 2. Ich untersuchte von *A. cupressoides* sowohl Materia des Wiener Naturhistorischen Museums als auch solches aus dem Herbar des Botanischen Institutes in Berlin. Bei *A. selaginoides* steigt die Zahl der Pollensäcke nicht über 2. *A. laxifolia* konnte ich leider nicht untersuchen, weil weder das hiesige Botanische Institut, noch das Naturhistorische Museum, noch das Berliner botanische Institut männliche Blüten von *A. laxifolia* besitzt und ein diesbezügliches Ansuchen an den Botanischen Garten in Kew abschlägig beschieden wurde.

Die männlichen Blüten von *Cryptomeria japonica* bilden eine Ähre, jede Einzelblüte steht in der Achsel eines Deckblattes. Die Zahl der Pollensäcke schwankt zwischen 3 und 5.

Bei *Cunninghamia sinensis* sind die männlichen Blüten gleich den weiblichen kopfig gehäuft. Die Maximalzahl der Pollensäcke beträgt 4.

## V. Die systematische Stellung von *Taiwania*.

Welche systematische Stellung der *Taiwania* ergibt sich nun auf Grund der hier angegebenen Merkmale?

Aus der Holzanatomie kann man verhältnismäßig wenig erschließen. Die typisch cupressoiden Kreuzungsfeldtüpfel und auch die anderen angeführten Merkmale weisen auf die Zugehörigkeit zu den *Cupressaceae*. Innerhalb dieser kann aber keine nähere Zuordnung getroffen werden, weil ihrer ziemlich viele, nach Gothan *Sequoia gigantea*, *Cryptomeria*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Callitris*, *Thujopsis*, *Cupressus*, *Frenela* (?) und *Libocedrus* z. T. diese Tüpfelungsart aufweisen und auch sonst kein trennendes holzanatomisches Merkmal diese Gattungen charakterisiert. Alle Versuche, die Taxodioideen, zu denen *Taiwania* zweifellos gehört, xyotomisch von den Cupressinoxyla zu trennen, erwiesen sich als unmöglich und Gothan schreibt daher (S. 48): „Nach meinen Untersuchungen lassen sich die Taxodieen als solche nicht von dem Gros der Cupressinoxyla trennen, indem die Merkmale letzterer auch die der ersteren sind. Nur *Taxodium*, *Sequoia sempervirens* lassen sich erkennen, u. zw. mit Hilfe der Markstrahltüpfel.“

Die Blattanatomie weist eine auffallende Übereinstimmung mit *Athrotaxis* auf. Für beide ist die aus physiologischen Rücksichten erfolgte Verzweigung des Gefäßbündels im Schuppenblatte kennzeichnend. Auch die auffallend großen Brachysklereiden sind ein Charakteristikum der Blätter beider Koniferen. *Taiwania* besitzt aber außer den Schuppenblättern noch die Sichelblätter und diese zeigen eine große Ähnlichkeit

mit den Blättern von *Cryptomeria*. *Cunninghamia* besitzt aber eine vollkommen andere Blattform und weist auch andere anatomische Verhältnisse auf. Neben dem obligaten medianen Harzgang findet man fast ausnahmslos zwei seitliche und das Blattbündel ist von einer verholzten Scheide umgeben.

In bezug auf die weibliche Blüte stimmt *Taiwania* mit *Cryptomeria* und *Athrotaxis* überein, alle drei Gattungen tragen endständige Infloreszenzen, unterscheidet sich aber von *Cunninghamia*, weil bei dieser die Infloreszenzen kopfig gehäuft sind. Was die Stellung der Samenanlagen betrifft, muß hervorgehoben werden, daß *Cryptomeria*, im Gegensatz zu den drei anderen Genera, aufrechte Samenanlagen besitzt. Die Zahl der Samenanlagen ist weniger bedeutungsvoll, weil sie auch innerhalb einer Gattung ziemlich stark schwanken kann. Sie beträgt z. B. bei *Athrotaxis selaginoides* 2—3, steigt aber bei den anderen zwei Arten bis auf 6. Für *Cunninghamia* und *Cryptomeria* sind die entsprechenden Zahlen 2—3, bzw. 3—6. Das Verhältnis der Fruchtschuppe zur Deckschuppe ist innerhalb der *Taxodioidae* systematisch bedeutungslos, weil wir bei der Gattung *Athrotaxis* recht wechselnde Verhältnisse finden, eine wohlausgebildete Fruchtschuppe bei *A. cupressoides* und ihre fast völlige Reduktion bei *A. selaginoides*, diese Erscheinung aber überdies für eine Reihe von Koniferengattungen charakteristisch ist, wie aus den vorhin zitierten Worten Aases hervorgeht.

In der Form des männlichen Blütenstandes stimmt *Taiwania* nur mit *Cunninghamia* überein — bei beiden sind die männlichen Blüten kopfig gehäuft —, unterscheidet sich aber von *Cryptomeria* und *Athrotaxis*, die endständige Einzelblüten besitzen. Wie *Cunninghamia* und *Athrotaxis cupressoides* besitzt auch *Taiwania* 2—4 Pollensäcke. Bei *Cryptomeria* steigt diese Zahl bis auf 6, bei *A. laxifolia* und *A. selaginoides* sinkt sie bis auf 2. Da aber gerade die Zweizahl der Pollensäcke eine systematisch bedeutungsvolle Entwicklungsstufe kennzeichnet, wird es sich vielleicht als notwendig erweisen, auf *Athrotaxis cupressoides* eine neue Gattung zu begründen, denn auch unter den *Abietaceae* befindet sich keine Gattung, in der Arten mit zwei und solche mit mehr Pollensäcken vereinigt wären.

Welcher der drei Gattungen steht also *Taiwania* am nächsten? Ich glaube, daß bei dieser Betrachtung zuerst *Cryptomeria* ausgeschieden werden kann, weil sie wegen der aufrechten Samenanlagen für eine nähere Verwandtschaft kaum in Betracht kommt. Außerdem stehen die männlichen Blüten in Ähren. Es wird daher nur zu erwägen sein, ob sie *Cunninghamia* oder *Athrotaxis* näher kommt. Von *Cunninghamia* unterscheidet sie sich durch die Blattform und die Holzanatomie, auf

die ich allerdings kein besonderes Gewicht legen möchte, weil auch mehrere Gattungen der *Taxodioideae* glyptostroboide Tüpfel aufweisen. Außerdem durch die weiblichen Infloreszenzen, die bei *Cunninghamia* kopfig gehäuft sind, bei *Taiwania* einzeln stehen. Von *Athrotaxis* unterscheidet sie sich durch die männlichen Blüten, die bei ihr Köpfchen bilden, bei jener aber einzeln stehen und durch das Vorkommen der Sichelblätter neben den Schuppenblättern. In bezug auf die Stellung der Blüten, bzw. Blütenstände, nimmt sie also genau eine Zwischenstellung ein. Bei *Cunninghamia* stehen die männlichen Blüten und die weiblichen Infloreszenzen kopfig gehäuft, bei *Taiwania* nur die ersteren und bei *Athrotaxis* beide einzeln. Da auch die Zahl der Pollensäcke, die Stellung und Zahl der Samenanlagen keine prinzipielle Trennung ermöglicht, werden die vegetativen Organe entscheiden müssen. Darin aber ähnelt *Taiwania* der Gattung *Athrotaxis* weit mehr als der Gattung *Cunninghamia*, wie aus der obigen Charakteristik hervorgeht<sup>1)</sup>, und *Athrotaxis* ist daher als ihre nächstverwandte Koniferengattung zu betrachten.

Die Tatsachen der Pflanzengeographie scheinen im ersten Augenblick gegen eine nähere Beziehung zwischen *Taiwania* und *Athrotaxis* zu sprechen, weil jene ausschließlich auf der nördlichen, diese aber nur auf der südlichen Hemisphäre vorkommt. Durch die Berücksichtigung der Paläontologie wird aber diese Erscheinung verständlich, da die *Taxodioideae* im Tertiär weit verbreitet waren.

*Taxodium mexicanum* ist aus dem Oligozän und Miozän von Europa und Nordamerika bekannt und hat an der Bildung der Braunkohlenlager bedeutenden Anteil, während sie heute aus Europa vollkommen verschwunden ist und in Nordamerika auf ein kleines Verbreitungsgebiet beschränkt ist. *Sequoia Langsdorfi* Heer und *Sequoia Couttsiae* Heer waren im Tertiär auf der Nordhemisphäre weit verbreitet; die erstere ist vom Eozän bis zum Pliozän bekannt, *Sequoia Couttsiae* tritt aber erst später auf. Aber auch aus der Ober- und Unterkreide Grönlands sind durch Heer Zapfen und Blätter bekannt geworden, die mit *Sequoia* in Verbindung gebracht werden können. Heute aber ist die Gattung nur mehr durch zwei Arten vertreten: *S. gigantea* in Kalifornien und *S. sempervirens*, die ebenfalls nur mehr im westlichen Nordamerika vorkommt. *Cryptomeria*, heute auf Ostasien

<sup>1)</sup> Es könnte aber behauptet werden, daß man die Dolchblätter von *Taiwania* den Nadeln von *Cunninghamia* ebenso gleichsetzen könne, wie dies bei ihren Schuppenblättern mit denen von *Athrotaxis* möglich ist. Dem muß aber entgegengehalten werden, daß die Sichelblätter von *Taiwania* seitlich zusammengedrückt sind, während das *Cunninghamia*-Blatt median abgeflacht ist und daher auch andere anatomische Merkmale zeigt.

beschränkt, scheint ebenfalls weit verbreitet gewesen zu sein, wie Funde aus dem Eozän Englands vermuten lassen. *Athrotaxis*, die heute als typischer konservativer Endemit bezeichnet werden kann, wird mit Funden aus dem böhmischen Tertiär und solchen aus der unteren Kreide von Patagonien in Verbindung gebracht.

Wir sehen also, daß die *Taxodioidae* ehemals weit verbreitet waren, daß speziell die heute auf Tasmanien beschränkte Gattung *Athrotaxis* wenigstens durch verwandte Formen auch auf der Nord-Hemisphäre vertreten war und es daher nicht Wunder nehmen darf, wenn wir eine ihr verwandte rezente Gattung auf der Nord-Hemisphäre antreffen.

Welche paläontologische Formen können aber mit *Taiwania* in Verbindung gebracht werden? Wie schon gelegentlich bei Besprechung der Blattanatomie erwähnt wurde, weist die für sie charakteristische Heterophyllie auf die *Voltzieae* hin. Für diese ist aber die geringe Zahl der Samenanlagen und die Teilung der Schuppe charakteristisch, zwei Merkmale, die auch für *Taiwania* zutreffen, wenn auch das letzte nur andeutungsweise. *Voltzia heterophylla* Brongn. und *Voltzia Libeana* Geinitz unterscheiden sich aber von ihr durch den araucarioiden Bau des Holzes. Bei *Leptostrobus* Heer aber standen die langnadeligen Blätter an Kurztrieben, für eine fossile Form eine beachtenswert hohe Entwicklungsstufe. Alle anderen Funde sind aber zu wenig bekannt, als daß sie zu einem eingehenderen Vergleich herangezogen werden könnten.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß *Taiwania* der Gattung *Athrotaxis* nächst verwandt ist und einen sehr interessanten Koniferentypus repräsentiert, weil sie sich durch die Heterophyllie von allen ihren rezenten Verwandten unterscheidet, dadurch aber mit fossilen Koniferen, den *Voltzieae*, in Verbindung gebracht werden kann, ohne daß es allerdings möglich wäre, unter diesen eine als *Taiwania* anzusprechen. Aber noch ein zweites Merkmal teilt sie mit vielen fossilen Koniferen und unterscheidet sie von allen rezenten: Die Schuppe ist einfach und nur im Vergleich mit den Schuppen anderer Gattungen ist es möglich, sie als Verwachsungsprodukt aus Deck- und Fruchtschuppe aufzufassen. Diese nahen Beziehungen zu verbreiteten fossilen Formen und ihr beschränktes Verbreitungsgebiet in der Gegenwart lassen es daher als berechtigt erscheinen, *Taiwania* als einen Rest eines einst weit verbreiteten Koniferentypus zu betrachten.

\*

Vor allem bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. R. Wettstein, der mich zu dieser Arbeit angeregt hat, zu großem

Dank verpflichtet. Außerdem danke ich Herrn Kustos Dr. H. Handel-Mazzetti für die Überlassung des von ihm in China gesammelten Materiales, ferner den Herren Prof. Dr. F. Knoll, Dozent Dr. B. Schussnig, Assistent Dr. H. Neumayer und Assistent Dr. H. Brunswik, die meine Arbeit durch Beschaffung von Vergleichsmaterial und durch technische Ratschläge gefördert haben.

### Literaturverzeichnis.

- Aase H., Vascular Anat. of the Megasporophylls of Conifers. Bot. Gaz. (Chicago). IX., 1915, p. 277.
- Beissner L., Handbuch der Nadelholzkunde, 2. Aufl. Berlin 1909.
- Bernard Ch., Le bois centripède dans les feuilles de Conifères. Beih. z. Botan. Centralbl., XVII, 1904, S. 241.
- Bertrand C. E., Anat. comp. des tiges et des feuilles chez les Gnet. et les Conif. Paris 1874.
- Burgerstein A., Vergl. Anat. d. Holzes d. Conif. Wiesner-Festschrift 1908, S. 101.
- Coulter J. M. and Chamberlain Ch. F., Morpholog. of Gymnosperms. Chicago 1917.
- Don D., Description of two new Genera of the Natural Fam. of Plants called *Coniferæ*. Transactions of the Linn. Soc., XVIII., 1838, p. 163.
- Eames A., The Morphol. of *Agathis australis*. Ann. of Bot. (London), XXVII., 1913, p. 1.
- Eichler W. in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam., II., 1.
- Gothan W., Zur Anat. leb. und foss. Gymnosp.-Hölzer. Abh. d. preuß. geolog. Landesanstalt, N. F., H. 44, Berlin 1905.
- Hartig R., Das Holz unserer deutschen Nadelbäume. Berlin 1885.
- Hayata B., On *Taiwania*, a new gen. of *Conif.* Journ. Linn. Soc., XXXVII., 1906, p. 330.
- — On *Taiwania* and its affinity to other genera. Bot. Mag. (Tokyo), XXI., 1917, p. 21.
- Herzfeld St., Die Entwicklung der weiblichen Blüte von *Cryptomeria jap.* Don. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 1910.
- — Die weibl. Koniferenblüte. Österr. bot. Zeitschrift, LXIV., S. 321.
- Kräusel R., Die Bedeutg. d. Anat. leb. u. foss. Hölzer f. d. Phylog. d. Konif. Naturw. Wochenschrift, 32. Bd. (N. F., 16. Bd.), 1917, S. 305.
- Lotsy J. B., Vorträge über bot. Stammesgesch., III., 1911.
- Mahlert A., Beiträge zur Kenntnis d. Laubbl. d. Konif. Bot. Centralbl., XXIII., 1885, S. 54—59, 85—88, 118—122, 149—153, 180—185, 214—218, 243—249, 278—282, 310—312.
- Masters H. F., On Chinese Conifers. Journ. Linn. Soc., XXXIII., p. 424.
- Patschke W., Über d. extratrop. ostasiat. Konif. Bot. Jahrb., Bd. 48, 1913, S. 626.
- Penhallow D. P., The anatomy of the N.-A. Conif. together with certain exotic species form Japan and Australia. Americ. Natural., XXVIII., 1904, p. 243—273. 331—359, 523—554, 691—723.
- Pilger R. in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. Nachtrag II zu II.—IV
- Strasburger E., Die Koniferen und *Gnetaceæ*. Jena 1872.
- — Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1879.

- Thomas Fr., Zur vergl. Anat. d. Konif.-Laubbl. Jahrb. f. wiss. Bot., IV 1865/66, S. 23.
- Vierhapper Fr., Entwurf eines neuen Syst. d. Konif. Abh. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1910.
- Wettstein R., Handb. d. system. Bot., 3. Aufl., 1. Teil. Wien, 1923.
- Wiesner J. Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 3. Aufl., 2. Bd. Leipzig, 1918.
- Zimmermann L., Über das Transfusionsgewebe. Flora, LXIII. Bd., 1880, S. 2.

## Ist *Tsuga canadensis* Carr. im polnischen Interglazial nachgewiesen oder nicht?

Von Bruno Kubart (Graz).

A. Kozłowska fand im Interglazial von Rakow in Polen neben anderen Pflanzenresten einige Stücke von ein- bis vierjährigen Ästchen, zweijährigen Würzelchen und fünf einzelne Koniferen-Nadeln. Wurzel- und Zweigstücke waren noch mit der Rinde bekleidet. Die Autorin bestimmte diese Stücke als zu *Tsuga canadensis* gehörig.

Dieser Fund wäre anderen gleichartigen, bemerkenswerten Pflanzenresten aus europäischen Diluvialfloren, wie z. B. *Dulichium spathaceum* Pers., an die Seite zu stellen, was auch L. Diels in seinem Referate (a. a. O., S. 371) über einen dem gleichen Funde gewidmeten Artikel<sup>1)</sup> von Frl. A. Kozłowska in der „Botanical Gazette“ hervorgehoben hat. Auch H. Gams wies in seinem Vortrage auf der letztjährigen Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Innsbruck auf die Bedeutung dieses Fundes hin, wengleich ihm schon damals bekannt war, wie er dem Schreiber dieser Zeilen auf eine diesbezügliche Bemerkung hin mitteilte, daß auch von anderer paläobotanischer Seite die auf *Tsuga canadensis* lautende Bestimmung als nicht sicher aufgefaßt werde. Es ist daher gewiß gerechtfertigt, daß die von Kozłowska gegebene Bestimmung einer Überprüfung unterzogen wird, natürlich insoweit eine solche an den von ihr mitgeteilten Tatsachen und der beigegebenen Tafel überhaupt möglich ist.

Kozłowska ermittelte an ihrem Materiale folgenden anatomischen Bau:

<sup>1)</sup> Diese Arbeit ist mir erst nach Niederschrift dieser Ausführungen zugänglich gewesen. Sie konnte mich aber nicht zu irgendeiner Änderung meiner Darlegungen veranlassen, worauf ich im besonderen Falle auch S. 110 in der Fußnote hinweise. Es sei gestattet, an dieser Stelle noch zu bemerken, daß A. Kozłowska in dieser ihrer zweiten Mitteilung von den fünf *Tsuga canadensis*-Blättern, einem nach ihrer ersten Darstellung für sie sehr wichtigen Belegmaterial, nicht spricht.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [074](#)

Autor(en)/Author(s): Sorger Otto

Artikel/Article: [Die systematische Stellung von \*Taiwania cryptomerioides\* Hayata 81-102](#)