

Zur entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung triadischer, angiospermider Pollenapertur- und Strukturanlagen.

On the evolutionary significance of Triassic angiospermid pollen apertur and exine structur concepts.

von

Wilhelm KLAUS, Wien²

KLAUS, W. Zur entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung triadischer, angiospermider Pollenapertur- und Strukturanlagen. — Beitr. Paläont. Österr. 6:135–177, Wien.

Z u s a m m e n f a s s u n g Angiospermeide Pollenapertur- und Exinenstrukturkonzepte erscheinen bereits in ersten Andeutungen in der Mittel-Trias (Muschelkalk) vorwiegend in der Fazies von Evaporiten. Sie treten meist ganz vereinzelt in reichen Gymnospermenmikroflora auf, begleitet von Pollen mit deutlichen Merkmalen für Zoophilie. Erste Anlagen zu Aperturkonzepten von Angiospermentaxa, sowohl der Magnoliales als auch der Proteaceae (Garside's law vorherrschend) werden erkennbar.

Äquatoriale Aperturen beginnen die vorhandenen polaren (proximal, distal) zu ergänzen.

Triporoide, diporoide, colpoide, trichotomosulcate, polychotomosulcate (parasyncolpate), monosulcate und tritenuitate (-colpoide) Aperturen treten auf.

Die Exine weist bereits collumelläre Strukturen und stellenweise Ansätze von angiospermiden Reticulumbildungen auf.

Konkret eingegangen wird auf folgende Apertur- und Strukturkonzepte der Mittel-Trias:

1. Trilet-trichotomosulcat-triporoid an Hand von REM- und LIM-Studien des Formenkreises „*Dacrycarpites europaeus* MÄDLER (1964)“. Vergleich: Schizandraceae-Apertursymmetrie.

Aus den in der Mittel-Trias erkennbaren **Ü b e r g ä n g e n** von **S a c c u s**strukturen der Gymnospermen in angiospermeide **R e t i c u l u m** und Columellabildungen der Exine könnte gefolgert werden, daß Exinenreticulumbildungen der ersten „Unter-Kreide-Angiospermen“ aus reduzierten Saccusstrukturen der Gymnospermen hervorgegangen sind. Die Saccusexine rezenter Pinaceae wird auf Grund von REM-Studien als zweiteilige Kombination, und zwar basal columellär, in höheren Abschnitten alveolär, aufgefaßt und auf Grund der Strukturrückverfolgbarkeit bis ins Ober-Karbon als Ausgangsmöglichkeit sowohl columellärer als auch alveolärer und weiterer Zwischentypen anvisiert (vgl. Abb. 4).

Im Anhang werden folgende weitere Mittel-Trias-Aperturkonzepte kurz beschrieben und bebildert:

2. Monolet-polychotomes Konzept (Formenkreis *Asteropollis asteroides* HEDLUND & NORRIS).

3. Trilet-trichotomosulcat-trisaccat mit Nexinenporoiden (Garside's law, Vergleich mit Ober-Kreide Normapollis p. p.).

4. Trilet-anazonosulcat-trisaccat mit Nexinenporoiden (Garside's law, Vergleich mit Unter-Kreide Formenkreis *Penetetrapites* HEDLUND & NORRIS).

5. Trilet-trichotomosulcat-trisaccoides Konzept (Tendenz zu Fischer's law).

6. Trilet-anazonosulcat-anaporat-pseudomonosaccat (Vergleich: Winteraceae).

7. Konzept der Polwanderung an monosulcaten (bifissuraten) bis tricolpoidaten Mittel-Trias-Pollenkörnern (Fischer's law).

8. Bisaccoide, biporoide Pollenkörner der Mittel-Trias (vgl. Proteaceae-Grevilleoideae).

Auf paläogeographische, klimatische und weitere ökologische Bedingungen zur Zeit des ersten Auftretens praeangiospermider Pollenbaupläne der Trias wird im Zusammenhang mit der Interpretation der Schwefelisotopenveränderungen im Laufe der Erdgeschichte hingewiesen.

S u m m a r y Mid Triassic evaporites and intercalated shales contain rich gymnosperm pollenfloras, occasionally also with aberrant pollen grains of angiospermid apertur and exine structure concepts. Some grains show surface characters pointing towards animal pollination. First indications towards

¹ Aus einem Vortrag anlässlich des Symposiums zum 250. Geburtstag von Nikolaus Freiherrn von Jacquin am 16.2. 1977 in Wien.

² Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Wilhelm Klaus, Institut für Paläontologie der Universität Wien, A-1010 Wien, Universitätsstraße 7, Austria.

basic angiospermid concepts like Magnoliales as well as Proteaceae (Garside's law dominating) can be met. The following aperturcharacters can be found: triporoid, diporoid, colpoid, trichotomosulcat, polychotomosulcat (parasyncolpat), monosulcat and tritenuit (-colpoid).

The *sexine* in rare cases consists of *columellae*, partly arranged in a *reticulum* pattern.

As first item is presented in detail the aperturesystem and exinestructure of „*Dacrycarpites europaeus* MÄDLER 1964“ from the Muschelkalk. Based upon REM- and LIM-studies a

1. Trilet-trichotomosulcat-triporoidat system has been encountered which can be compared with aperturesymmetry of Schizandraceae (pl. 1, 2, 3).

In connection with that system a triassic pollengrain is presented (pl. 4, fig. 3) which has many features (tetrachotomosulcat) in common with *Asteropollis asteroides* HEDLUND & NORRIS from the first Lower Cretaceous angiosperm pollen community of Oklahoma.

Upon the observable gradually change from *saccat* into angiospermid *reticulate* exinestructures (see plate 2) with *columellae* on mid-triassic pollengrains, one could conclude that the „first“ Lower Cretaceous reticulum pattern may have evolved from *saccat* areas of gymnosperm pollengrains.

The modern conifer alveolum is considered to be a combination of *columellae* at the *sexine*basis and *alveolae* only in the higher region toward the tectum. This concept can be traced back to carboniferous time and may favour in evolution either *alveoles* (Cycadaceae) or *columellae* (Angiospermae) or a combination (Cheirolepidaceae, Pinaceae, see Abb. 4).

A short outlook on additional angiospermid aperture concepts of mid-triassic time follows with a brief description and microphotograms on plate 4.

2. Monolet-polychotom concept (cf. *Asteropollis* NORRIS & HEDLUND), comparison with parasyncolpat Schizeaceae.

3. Trilet-trichotomosulcat-trisaccat systems with *nexine*-poroids (Garside's law, to compare with some Normapolles types. Plate 4, fig. 6).

4. Trilet-anazonosulcat-trisaccat with *nexine*-poroids (Garside's law, to compare with *Penetetrapites* HEDLUND & NORRIS from Lower Cretaceous of Oklahoma. Plate 4, fig. 5).

5. Trilet-trichotomosulcat-trisaccoid with extended sulcus ends (tending towards Fischer's law. Plate 4, fig. 4).

6. Trilet-anaoznosulcat-ulcerat-pseudomonosaccat (comparison-example: Winteraceae. Plate 3, fig. 7).

7. Concept of dislocation of tetradscaer (movement by 90°). Monosulcat-bifissurat and *saccat-tricolpoidat* (Fischer's law. Plate 4, fig. 13, 14).

8. Bisaccate, biporoidare concept (cf. Proteaceae-Grevilleoideae. Plate 4, fig. 1).

Palaeogeography, ecology and general climatic conditions of atmosphere and ocean water during the evolution of praeangiospermid pollengrain features in Triassic time are discussed. The striking coincidence of Sulfurisotop-events with evolutionary trends in plant life is pointed out and discussed.

1. EINLEITUNG.

Mehrere Jahrzehnte pollenstratigraphischer Untersuchungen von Salzlagerstätten Europas und aus Übersee vermitteln einen gewissen Überblick über die Besonderheiten salinarer, semiarider Mikrofloren im Vergleich zu den überwiegend im humiden Fossilisationsbereich gewonnenen palynologischen Ergebnissen (KLAUS 1953 b, c, 1964, 1965–1977, MANTEN 1966, a, b, STRAKA, 1975). Der Schwerpunkt lag im Aufbau einer Salzsporenstratigraphie im Bereich der Ostalpen („Haselgebirge“, Ober-Perm, Unter-, Mittel-Trias) und in Deutschland auf der Horizontierung von Salzdiapir-Proben mit Deckschichten (Ober-Perm, Röt, Muschelkalk, Keuper, Ober-Jura). In Übersee konnte der seltene Fall eines Ober-Karbon Salzes im Vergleich zu bekannten „swamp floren“ ähnlichen Alters studiert werden und im Nahen Osten und in Afrika Erfahrungen mit Tertiärsalzfloren gesammelt werden.

Für stratigraphische Zwecke genügte die Dokumentation der am häufigsten und auch bei wechselnden Faziesverhältnissen über weite regionale Bereiche noch auffindbaren Mikrosporen.

Sehr seltene, morphologisch stark abweichende Einzelformen konnten bei Routinearbeiten kaum Berücksichtigung finden, zumal die Funde zufällig und schwer wiederholbar auftreten. Etwas reicher an solchen anormalen Formen erweisen sich Mikrofloren, welche im ariden bis semiariden Bereich mit ihrer Evolution begannen, hier auch die reichste Entfaltung fanden und später am Standort unter immer höheren humiden Einfluß gerieten. Solche salinaren Restfloren neigen zum Beispiel im Gymnospermenbereich des germanischen Muschelkalkes zu einer ungeheuren Variabilität und zu mannigfaltigsten Reduktionsformen („aberrante“ Formen) bevor sie im darauffolgenden Keuper allmählich aussterben oder abwandern.

Für die Reduktionsformen des Gymnospermensaccus und dessen Struktur trifft dies in besonderem Maße zu. Aber auch im Aperturbereich der Pollenkörner treten unter solchen Verhältnissen die merkwürdigsten Veränderungen auf. Auch die beträchtlichen Exinenstrukturveränderungen in der Trias, welche sich an solchen seltenen Einzelkörnern vorfinden, mögen die Evolutionsüberlegungen über die Funde der Unter-Kreide mit den ersten Angiospermen ergänzen. Es zeigt sich, daß in der Phase der Produktion neuer Denkmodelle über Aperturentstehungen der Angiospermen das Fossilmaterial der Triaspollenkörner einige Beachtung verdient.

Neben Lichtmikroskopie konnte durch angepaßte Präparationstechnik (KLAUS 1953 a, VAN CAMPO & SIVAK 1972) auch an fossilen Triaseinzelkörnern das Rasterelektronenmikroskop zum Einsatz gelangen und neue Erkenntnisse über deren Porenbau und Exinenstruktur vermitteln.

Üblicherweise pflegt man sehr seltenen neuen Einzelfunden in der Palynologie skeptisch gegenüberzustehen. Im Hinblick auf die mögliche Zoophilie ist jedoch zu berücksichtigen, daß vergleichsweise auch in einem sehr pollenreichen Präparat des Jung-Tertiärs erfahrungsgemäß insektenblütiger Pollen nur mit äußerster Seltenheit (wie etwa *Liguliflorae*) zu finden sind. Warum sollte es in der Trias bei ähnlichen Voraussetzungen anders sein? Weiters besteht auch die Möglichkeit, daß aberrante Körner, welche – wie aus Rezentuntersuchungen bekannt – normalerweise nicht ausstäuben, durch Insekten aus den Mikrosporangien geholt und verbreitet werden. Wenn man dem Problem der Anfänge der Angiospermie nachgeht, scheint es eher signifikant, daß morphologisch in Richtung Angiospermie abweichende Pollenformen im Gymnospermenkreis so extrem selten in der Trias auftreten.

Altersmäßig handelt es sich bei den Funden um germanotypen Muschelkalk in Evaporitfazies (Mittel-Trias). Jedoch nur wenige Proben davon enthalten diese seltenen Funde. Als Aufbereitungstechnik wurde die übliche HCl-HF-Methode mit anschließender vorsichtiger SCHULZE-Mazeration verwendet. Die lichtmikroskopischen Aufnahmen erfolgten zwischen zwei Deckgläsern KLAUS (1953 a), die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen am selben Korn nach Einzelkornübertragung und Goldbedampfung (VAN CAMPO & SIVAK 1972)

2. ALLGEMEINER TEIL.

Grundsätzliche Bau- und Strukturprinzipien des Angiospermenpollen

Bevor auf die detaillierte Darstellung der Morphologie und Struktur einiger seltener Triaspollenkörner eingegangen werden kann, scheint es nützlich, die grundsätzlichen Diagnosemerkmale von Angiospermenpollenkörnern gegenüber jenen von Gymnospermen und Pteridophyten zu analysieren (Abb. 1). Die Erkenntnisse gehen im wesentlichen auf die grundlegenden Arbeiten von CHALONER (1970), DOYLE et al. (1969, 1970, 1973), ERDTMAN (1952, 1957, 1964, 1965), FAEGRI & IVERSEN (1964), HUGHES (1976), MULLER (1969, 1970), VAN CAMPO et al. (1971, 1972, 1973), WODEHOUSE (1955), WALKER (1971, 1972, 1974, 1975) und andere zurück.

Wesentliche Unterscheidungskriterien bieten:

1. die Keimstellen (Aperturen) und 2. die Exinenstruktur.

Zu 1. Keimstellen (Aperturen) (vgl. Abb. 1).

Polarität, Form und Zahl gestatten eine verhältnismäßig eindeutige Charakterisierung. Unter Polarität einer Keimstelle versteht man ihre Anordnung an der (idealisiert sphärischen) Pollenkornoberfläche in Beziehung zum polaren und distalen Pol. Es sind somit drei ausgewählte Anordnungen möglich.

a) Proximale Keimstellen (catatrem)

Der proximale Pol ist jener ursprüngliche Berührungspunkt, wo die vier Pollenkörner nach der Tetradenbildung im innersten Zusammenhang lagen. Durch den gegenseitigen Druck entstehen Kontaktbildungen, längs welcher sich die Sporen meist zur Keimung öffnen (Laesurae). Diese Art proximaler Keimstelle ist wohl die ursprünglichste. Sie beginnt als trilete Marke mit den ersten Landpflanzensporen im Ober-Silur und Devon und dominiert heute noch unter den Pteridophyta und Bryophyta (weitere Ableitungen dieses Typus vgl. Abb. 1). An Angiospermenpollenkörnern tritt die trilete proximale Marke als seltene Ausnahme rudimentär und dann auch nur in Kombination mit weiteren Keimstellenanordnungen auf (Winteraceae, Illiciaceae, Fossiltypen der Ober-Kreide und des Alt-Tertiär, „successiforme“ Morphotypen).

b) Distale Keimstellen (anatomrem)

Solche treten am nach „außen“ gerichteten Pol, also gegenüber dem proximalen Pol auf und können verschiedenste Formen, begonnen von einer ungenau abgegrenzten Tenuitas bis zur genau definierten Längsfurche, dem Sulcus, aufweisen. Die distale Keimstelle tritt bereits im jüngeren Paläophytikum auf und dominiert im Mesophytikum in breitester Formenmannigfaltigkeit. Es ist die Keimstellenpolarität der Gymnospermae schlechthin. Jedoch auch innerhalb der Angiospermae findet sich in vielen Formvarietäten der Sulcus als distale Keimstelle, besonders bei den Monocotyledonen, aber auch bei den Magnoliaceae. Der Monosulcus kann auch symmetrisch zu einem Dreieck verändert werden, wobei dieses mit den fiktiven Y-Markenstrahlen alterniert (Trichotomosulcus – z. B. Palmae). Oder bei weiterführender Entwicklung kann dieser zum vielstrahligen Polychotomosulcus erweitert oder zu einer (oder mehreren) porenähnlichen Apertur verengt werden (Ulcus-Poaceae). Um den distalen Ulcus kann in der gesamten Exine (Sexine oder Nexine oder beides) in einem Abstand parallel zum Äquator eine ringförmige Verdünnung (Zonosulcus) ausgebildet werden (Winteraceae, Nymphaeaceae), welche bei fossilen Pollenkörnern der Gymnospermae weit verbreitet und z. T. auch mit Operculum versehen ist.

c) Äquatoriale Keimstellen (zonotrem)

Die charakteristische Angiospermenpolarität der Keimstellen. Und zwar vorwiegend der Dicotyledonen. Die Aperturen treten im Äquator in einer Vielzahl von meridional verlaufenden Schlitzen (Colpen, sing. Colpus) oder als mehr oder weniger kreisrunde Poren genau im Äquator (Porus) oder auch als Kombination beider (Colpus + Porus = colporat) auf. Typisch sind tricolpate, triporate und tricolporate Formen. Selten entsteht statt einer Radiär- eine Bilateralsymmetrie, wo dann nur zwei Poren auftreten (diporat – Proteaceae). Auch entwickeln die radiärsymmetrisch gebauten Pollenkörner mit dreizähliger Symmetrie, obwohl äußerlich ähnlich, zwei völlig verschiedene Pollentypen. In bezug zur fiktiven Y-Marke können die Aperturen im Äquator in der Hälfte, d. h. „zwischen“ den Y-Strahlen liegen (Fischer's Gesetz: Die überwiegende Zahl der rezenten Dikotylen der Nordhemisphäre der Erde) oder die Keimstellen liegen genau in Verlängerung eines Y-Strahles (Garside's Gesetz: Beispiel Proteaceae, Illiciaceae, vgl. Abb. 1). An den ursprünglichen Angiospermenpollenkörnern der Oberkreide Europas finden sich beide Aperturgesetze. Will man ein fossiles Pollenkorn mit einiger Sicherheit nur auf Grund von Aperturen als Angiospermenpollenkorn diagnostizieren, so wird man sich über das Vorhandensein äquatorialer Keimöffnungen vergewissern müssen. Eine distale Keimöffnung allein, obwohl auch bei Angiospermen auftretend, genügt zur sicheren Zuordnung nicht, da zahlreiche Konvergenzen zu Gymnospermen auftreten.

d) Globale Anordnung der Keimstellen (pantotrem, „successiforme“)

Zusätzlich zur äquatorialen Polarisierung der Keimöffnung treten noch solche an beiden Polen distal und proximal auf. Dadurch wird im Optimalfall die gesamte Pollenoberfläche mit einem geometrisch gezeichneten Netz von Keimöffnungen überzogen. Im einfachen zwölf-pantotremen Fall, welcher einem auf der Spitze stehenden Würfel mit dessen Kanten entspricht, liegen drei Würfelkanten proximal, drei weitere alternierend dazu distal und sechs Aperturen im Äquatorialfeld. Es ist die vollkommendste Ausnützung der Pollenoberfläche zur optimalen Orientierung der Pollenschlauchwachstumsstelle. Diese Keimstellenanordnung ist typisch für Angiospermen (Dicotyledonae) und seit der Oberkreide bekannt, tritt aber fossil meist selten auf.

POLARITÄT, FORM und ZAHL der Keimstellen von Pollenkörnern und Sporen (rezent)

Kaenophyticum Angiosperm. Dikotyl.	GLOBAL pantotrem successiform		pantocolpat Cactaceae		pantoporat		pantocolporat		Colpus Porus Ruga				
				tricolpat Fischer Garside	triporat F G	tricolporat Nyssaceae	diporat Proteaceae	Porus					
Kaenophyticum Angiospermae Dikotyledonae	ÄQUATORIAL zonotrem				triporat Betulaceae Proteaceae								
Mesophyticum Palaeophyticum Gymnospermae Angiospermae Monocotyl. + Magnol.	DISTAL anatreum				monosulcat Cycadaceae Magnoliac.				Sulcus				
Palaeophyt. Devon	PROXIMAL catatreum				trichotomosulcat Liliac. Palmae				Ulcus				
					polychotomosulcat Nymphaeaceae				Sulcus	Laesura			
											aleut	monolet	trilet

Abb. 1: Charakteristik von Angiospermenpollen-Keimstellen im Vergleich zu rezenten Gymnospermen und Pteridophyten.

Evolutionsprinzip der Keimstellen-Polarität

Pollenkörner besitzen den großen Vorteil, daß neben dem Reichtum an Studien über die Bauprinzipien der Rezentmikroflora eine ausgedehnte Dokumentation der Entwicklung im Fossilbereich vorliegt.

Was die Polarität der Keimstellen betrifft, so liegen in der Rezentflora meist Fälle vollständig abgeschlossener Polaritätsbildung vor. Es fehlen Beispiele für allmähliche, schrittweise Umwandlungsstadien vom primitivsten proximalen Pol mit allen erforderlichen Zwischenstufen über den Äquator hinweg bis zum distalen Pol. Ebensowenig ist die allmähliche, schrittweise verfolgbare Wanderung eines Sulcus zu einem äquatorial-meridionalen Colpus und gar dessen Teilung zur Dreizahl bisher ausreichend beobachtbar gewesen. Es scheint in dieser Keimstellenevolution kaum allmähliche Übergänge und Wanderungsstadien zu geben, sondern eher spontane Durchbrechungen, jeweils genau um 90° oder um 180° gedreht. Die Pollenfossilien hingegen lehren uns ein völliges Umdenken über Wanderungsmodelle in kleinen Schritten und sonstige theoretisch-geometrische Gedankenvorstellungen.

Vielmehr sind Polaritätsevolutionen der Keimstellen in der Weise festzustellen, daß **z u s ä t z l i c h** zu bestehenden primitiv-polarisierten Keimstellen (etwa proximal) **spontan** eine genau gegenüberliegende (etwa distal) neu entsteht. Es kommt zu einer Kombination zweier verschiedenwertiger gegenüberliegender Keimstellen am selben Pollenkorn. Ab diesem Kombinationsstadium treten nun kleine Evolutionsschritte lediglich in der **m o r p h o l o g i s c h e n F ö r d e r u n g** der einen Anordnung (etwa distal durch Vergrößerung) unter gleichzeitiger Verkleinerung (z. B. des proximalen Triletum) oder sonstiger Reduktion (z. B. vom Triletum zum Monoletum) der älteren Anlagen auf. Im jüngeren Paläophytikum tritt zusätzlich zum proximalen Poltriletum ein distaler Sulcus auf (z. B. bei *Walchia*) (Im Schema wird die Kombination an der „Pollenkugel“ durch gleichzeitige Besetzung des proximalen + distalen Poles angezeigt). Das Triletum wird später reduziert (z. B. bei *Ullmannia frumentaria*) bis sogar zum Monoletum rückgebildet (*Lueckisporites*). In der Trias ist die proximale Y-Markierung dann kaum mehr sichtbar und verschwindet zum Beispiel bei saccaten Formen im jüngeren Mesophytikum vollkommen. Hingegen setzt sich der distale Sulcus augenfällig durch und evoluiert in großer Formenmannigfaltigkeit.

Eine aktuelle Frage ist nun die erste Anlage von Keimöffnungen im Äquator, wie etwa Colpen oder Poren. Übergangsformen vom Distalsulcus oder Ulcus zum meridionalen Colpus lassen sich weder bei Winteraceae noch anderen Taxa überzeugend beobachten. Im Fossilbereich wäre zu erwarten, daß der nun gründlich studierte erste Einsatz von Angiospermenpollen in der höheren Unter-Kreide durch DOYLE (1969 a, b) sowie DOYLE, VAN CAMPO & LUGARDON (1973) aus der Potomac-Sequenz Aufklärung bringt. Der erste Einsatz der Angiospermen wird offenbar durch monosulcate Pollenformen wie *Clavatipollenites hughesi* COUPER oder später *Retimonocolpites peroreticulatus* (BRENNER) DOYLE markiert (vgl. Abb. 9). Das heißt, nur eine distale Anordnung von Keimstellen ähnlich Gymnospermen, Magnoliaceae und Monocotylen steht am Beginn. Soweit zeigt sich die Entwicklung im Barrême und älteren Apt. Im Alb tritt dann ohne Übergangsformen ein völlig fertig entwickeltes neues Äquatorialkonzept mit drei Colpen hinzu – *Tricolpites minutus* (BRENNER) DETTMANN und *Tricolpites cf. micromunus* (GROOT & PENNY) BURGER. Es bleibt daher die Frage offen, auf welchem Wege und auf welche Weise bildet sich der äquatoriale Keimstellentyp der Angiospermae heraus? In der Potomac-Sequenz sind Übergänge vom monosulcaten zum tricolpaten Typ offenbar nicht festzustellen, sodaß sich auch die Möglichkeit eröffnet, daß beide Formen viel ältere Parallelentwicklungen darstellen. So gibt KREMP (1978) eine größere Zahl neuer Fundstellen von *Tricolpates*-Formen aus Prae-Apt-Ablagerungen an. Die Fundpunkte markieren den Tethys-Rand der Trias.

In fraglichen Fällen der Morphogenie finden sich immer Hypothesen, wovon vier wesentlich erscheinen. Dabei wird angenommen, daß der äquatorial-polarisierte Pollentyp (tricolpat etc.) von folgenden Ausgangsformen abgeleitet werden könnte:

1. Vom trilet-anasulcaten Pollen

Beispiel: *Schizandra*

(d. h. von proximalen bis distalen Aperturkombinationen)

WODEHOUSE 1935

- | | |
|---|----------------------------|
| 2. Von trichotomosulcaten Pollen
(d. h. von distal-aperturaten Formen) | MULLER 1970 |
| 3. Von anasulcaten über trichotomosulcaten Pollen | STRAKA 1963
WILSON 1964 |
| 4. De novo vom inaperturaten Pollen, welcher wiederum
aus anasulcatem entstanden sei | MEEUSE 1965
MULLER 1970 |

Was kann zu diesen Hypothesen auf Grund von Fossilentwicklungsreihen im allgemeinen und dem Triasmaterial im besonderen gesagt werden?

Zu Hypothese 1. WODEHOUSE (1935) wählte als Ausgangspunkt einen Kombinationstyp (distal und proximal) und scheint daher dem durch Fossilien vorgezeichneten Evolutionstyp nahe zu kommen. Allerdings ist die überwiegende Zahl von Autoren der Meinung, daß bei dem zum Beispiel gewählten *Schizandra*-Typ die Polarität in umgekehrter Weise als tatsächlich nachweisbar vom Autor aufgefaßt worden wäre. *Schizandra* (vgl. Taf. 2, Fig. 5 und Abb. 2) besitzt auf einem Pol zusammenlaufende Colpen (syncolpat), welche je nach Pollage als verlängerte Y-Marken (z. B. von WODEHOUSE, 1935 als proximalen Pol) oder als das Gegenteil, nämlich als ein über den Äquator reichenden distalen Trichotomosulcus aufgefaßt werden kann. PRAGLOWSKI (1976) zeigt eine Tetrade, welche die letzte Auffassung eher stützt*. Demnach besitzen die drei dazwischenliegenden Colpen die Symmetrie von Tetradenstrahlen. Daß diese zentral reduziert und sexinös überlagert sind, bereitet bei Kenntnis der Triasfossilien keinerlei Schwierigkeiten. Ein ähnlicher Vorgang liegt auch im Fossilbereich vor, wo bei triletten Marken beispielsweise des *Ullmannia*-Pollenkornes (Ober-Perm) der proximale Pol noch völlig unbedeckt nexinös vorliegt, also noch nicht überwachsen wurde, während dann sehr ähnliche Gymnospermenpollenkörner der Mittel-Trias bereits ein vollständig sexinös zugedecktes Triletum der Nexine besitzen. Demnach handelt es sich bei *Schizandra* offenbar um einen trilet-trichotomosulcaten Polaritätstyp mit verlängerten Laesuren und Sulcusenden über den Äquator hinweg, wodurch dieser als neue Aperturarea erreicht wird. Nach Reduktion an den Polen entsteht dann eine polycolpate Form. Die Aperturen im Äquator durch Verlängerung der triletten Marke, wie an vorliegenden Triasfossilien, scheint die Hypothese von WODEHOUSE (1935) im Prinzip zu bestätigen (wobei es für diesen Fall unerheblich bleibt, ob bei *Schizandra* proximal mit distal verwechselt wurde). Die proximal verlängerten Äquatoraperturen folgen dem Garside-Gesetz, welches auf Schizandraceae nur halb, nämlich für die proximale Kalotte, bei *Illicium* und Proteaceae vollständig zutrifft.

Zu Hypothese 2. Obwohl an den Triasfossilien ein Trichotomosulcus an mehreren Formen bereits ausgeprägt vorhanden ist und bis knapp an den Äquator reicht, sind weder Zuwachsungen im Zentralbereich (wie etwa bei gegenüberliegenden Y-Marken) oder wesentliche Ausdehnungen über den Äquatorrand direkt beobachtet worden. Die Möglichkeit zu einer äquatorialen Sulcusausdehnung scheint jedoch theoretisch gegeben.

Zu Hypothese 3. Die dargelegten Annahmen lassen sich mit den Fossilien nicht belegen.

Zu Hypothese 4. Daß neue Polaritäten der Aperturen im Fossilbereich beispielsweise ohne Übergänge „de novo“ entstehen, ist zu bestätigen. Allerdings nicht an nonaperturaten Pollenkörnern, da solche fossil überhaupt keine Rolle spielen und kaum vorkommen. Die Keimstellenbereiche, welche sich auf Grund der neuen Triasfunde ergeben, werden im Anhang an die Fossilbeschreibung zusammengefaßt.

In Fällen, wo die Keimstellenanordnung keine eindeutigen Anhaltspunkte für die Angiospermenzuordnung bietet, vermittelt die

Exinenstruktur

eine wichtige Erkennungsgrundlage (vgl. auch PRAGLOWSKI & PUNT (1973).

Nach den Arbeiten von VAN CAMPO (1971), DOYLE (1969 a), VAN CAMPO & LUGARDON (1973), PRAGLOWSKI (1974) ist bei Angiospermen die Nexine nicht lamelliert oder fehlt überhaupt. Sie ist dagegen bei Gymnospermen lamellär aufgebaut. Diese äußerst wichtigen Erkenntnisse sind leider im Fossilbereich, überhaupt wenn es sich um sehr seltene Einzelkörner handelt, oft schwer nachzuweisen. Die Schwierigkeiten liegen im technischen Bereich, da meist nur sehr wenige Exemplare

* Während eigener Untersuchungen zeigten sich allerdings vier Pollenkörner in Kontakt, deren „blank pol“ außen, also „distal“ lag, d. h. ein Bild im ursprünglichen Sinne von WODEHOUSE (1935). Offenbar existiert eine erstaunliche Variabilität auch in dieser Hinsicht bei *Schizandra* (vgl. Taf. 2, Fig. 5).

vorhanden sind, und die Manipulationen der Einzelkornpräparation die Gefahr in sich bergen, daß während der Präparationsvorgänge die Körner verloren gehen. Wenn auch dies nicht der Fall sein muß, so ist jedenfalls sicher, daß beispielsweise ein Typusexemplar niemals mit einer Ultradünnschnittmethode untersucht werden kann, da vom ursprünglichen Fossil dann nichts mehr übrigbleibt. Es ist nämlich Voraussetzung für die Diagnostizierung einer lamellierten Exine, daß für das Transmissions-elektronenmikroskop Ultradünnschnitte zur Untersuchung vorliegen.

Die *Sexine* gestattet nach obigen Autoren eine ebenso wichtige Diagnostizierung der Angiospermen. So ist bei diesen die Zwischenschicht zwischen Nexine und Tectum columellär, oder seltener granulär aufgebaut und besitzt außerdem ein geschlossenes oder reticuliertes Tectum.

Gymnospermen seien hingegen alveolär, also gekammert (Cycadales, Pinaceae) oder granulär (gekörnt) (Gnetales, Araucariaceae) und tectat aufgebaut. Demnach würde lediglich der granuläre Typ Zuordnungsschwierigkeiten bedeuten und beispielsweise ein columelliert aufgebautes Pollenkorn eindeutig den Angiospermen zuzuweisen sein. Wie neuere Erkenntnisse über den alveolären Typ sowohl von Pinaceae (KLAUS 1977) als auch von Cordaitales (MILLAY & TAYLOR 1974) zeigen, findet sich jedoch bei den Gymnospermen weit verbreitet ein Mischtypus. Sie sind also nicht rein alveolär, sondern in der Exinenstratigraphie an der Basis columellär und in den höheren Abschnitten alveolär (vgl. Abb. 4).

Es wäre daher durchaus vorstellbar, daß bei einem derart gemischt columellär-alveolären Exinentyp im Zuge der Evolution, beispielsweise in der Trias, wo man diese beträchtlichen Saccusvariationen und besonders Reduktionen bemerken kann, nicht die ganze Sexinenschicht reduziert wurde, sondern jeweils nur ein Teil davon und ein anderer Teil gefördert. Die Triasfossilien legen nahe, daß die Entwicklung des angiospermiden Pollen in der Weise verläuft, daß die basalen Gymnospermen-columellae (neotenisch?) gefördert werden und im Endeffekt es zu einem Verschwinden der höheren Alveolenschicht kommt. Es kann aber andererseits in Richtung Gymnospermie eine gegenteilige Förderung entstehen in der Weise, daß die basalen Columellae – manchmal sind sie auch nur als Nodula (KLAUS 1972) vorhanden – vollkommen reduziert werden, ja sogar verschwinden, dagegen die höhere Stockwerklage der Alveolen besonders gefördert wird. Dann erhält man das Endprodukt der Cycadales. Sehr kompliziert und schwer erklärbar gebaute Exinenstrukturen, wie jene der Cheirolepidaceae (PETTITT & CHALONER 1964) sind durchaus erklärbar durch die Evolution einer ursprünglichen Gymnospermenexinenstruktur in der Weise, daß beispielsweise bei *Classopollis* die basalen Columellae besonders stark gefördert wurden, durch basale Verdickung und Vergrößerung, weiters die nächst dicke Zwischenschicht, die sich übrigens auch bei den Pinaceae gelegentlich als sehr dünner Plafond findet, eine kräftige Verdickung erfuhr, und daß die Mikroalveolenlage sehr wohl als die letzte von PETTITT & CHALONER (1964) deutlich eingezeichnete subtectate Lage entwickelt wurde (vgl. Abb. 4). Im Prinzip ist es derselbe Aufbau wie jener der Pinaceae. Schließlich wäre auch der granuläre Typ unschwer zu erklären aus einer Fortentwicklung der ersten angiospermiden Columellae der Trias. Denn diese sind an ihren Enden verzweigt. Evoluiert eine derartige Columellaschicht in der Weise, daß die basalen Monocolumellaestämme reduziert und nur ein Geflecht der höher verzweigten Columellalage verbleibt, so erhält man als Endprodukt eine extreme Verzweigungsschicht, die der Granulation äußerst nahe kommt. Damit würde als letztes Evolutionsprodukt im Zuge der Columellaeentwicklung auch die granuläre Struktur entstehen. Die Bilder der Tafel 4, Fig. 11 und Fig. 12 zeigen deutlich, daß die Gymnospermen-columellae die Tendenz besitzen, an ihrer Basis *el e f a n t e n f u ß a r t i g* verdickt zu sein, und dies erinnert auch sehr an das Prinzip der Cheirolepidaceae. Daß Columellae stockwerkartig mit der Architektur der höheren Alveolen verbunden sind, zeigt Tafel 4, Fig. 12 oben. Auf Abb. 4 wurde versucht, das Schema der Evolution zu entwerfen, und zwar aus dem basalen paläophytischen Grundprinzip der Stockwerkgliederung der Gymnospermen, welches auch noch heute bei den Pinaceae sichtbar ist. Nämlich basal columellär, in höheren Schichten alveolär. Aus diesem Komplex können durch Förderung entweder der Basis oder der höheren Lagen sowohl die angiospermiden Columellae, wie in der Trias, oder die Alveolen, wie schon früher bei den Cycadales herausentwickelt werden. In der Mittel-Trias zeigt sich ferner, daß speziell die Exine die ersten Anzeichen einer echten Angiospermenreticulation im Sinne VAN CAMPO's er-

(1971) erkennen läßt, wie an dem Beispiel von „*Dacrycarpites europaeus*“ in der Folge dargestellt wird.

3. SPEZIELLER TEIL.

1. Das trilet-trichotomosulcate Aperturkonzept mit äquatorialen, triporoiden Differenzierungen und Columellae.

Beschreibungsgrundlage: Mikrosporen vom Typus

„*Dacrycarpites europaeus*“ MÄDLER (1964)
(Taf. 1, 2, 3, Abb. 2)

Mittel-Trias. Salzbegleitschichten des germanotypen Muschelkalkes. MÄDLER (1964, S. 87) beschreibt offenbar ähnlich gebaute Pollenkörner aus dem unteren Muschelkalk Deutschlands. Zur taxonomischen Zuordnung berücksichtigt der Autor den unebenen gekerbten Rand der Saccusoberfläche. Ein Merkmal, welches für die Gattung *Dacrycarpites* COOKSON & PIKE (1953) charakteristisch sein soll. Damit wird der morphologisch nahe verwandte Formenkreis der älteren Unter-Triasformen mit ebeneren Saccusoberflächen und deutlich erkennbaren Sacci „*Hexasaccites muelleri*“ abgegrenzt.

B e s c h r e i b u n g :

Größe: 60–70 μ beträgt der größte Durchmesser.

Häufigkeit: So wie schon MÄDLER (1964) feststellte, sehr selten in reichen Gymnospermenpalynoköhen.

Erhaltung: Als Beschreibungsgrundlage wurden nur gut erhaltene Körner aus Präparaten mit allgemein sehr guter Pollenerhaltung ausgewählt.

Form und Symmetrie (vgl. Taf. 1, 2, 3, Abb. 2): Es handelt sich um ein oblates, trisaccoides Pollenkorn mit distal geneigten Saccusarealen. In Polansicht erscheint der Umriß etwa kreisrund bis schwach polygonal. Im Durchlichtmikroskop zeigt der Pollenrand an sechs Stellen sehr schwache Eindellungen bis Kerbungen (Taf. 2, Fig. 1, 2, Abb. 2). Im REM werden am Umriß im Äquator an drei Stellen deutliche Einkerbungen erkennbar (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 2).

Symmetrie: radiär-dreizählig.

Aperturen: Polarität – proximal, distal, äquatorial.

P r o x i m a l (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 2; Abb. 2): Y-Marke in der Nexine mit kurzen Strahlen (etwa $1/3$ des Pollenkornradius) (Abb. 2, Ziffer 1), welche öfters nicht völlig gleichlang ausgebildet erscheinen. Die Sexine ist in einen etwa 6–7 μ breiten Streifen beidseitig der Nexinen Y-Strahlen völlig reduziert (Abb. 2, Ziffer 2) und ergibt dadurch ein 3-strahliges, sexinenfreies Aperturfeld, deren Strahlenenden als 3 **C o l p o i d e** über den Äquator bis auf die Distalhemisphäre reichen (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 2, 6; Abb. 2 oben, Ziffer 7). Diese Verhältnisse sind im Lichtmikroskop schwer, im Rasterelektronenmikroskop jedoch mit aller Deutlichkeit feststellbar. Die Colpoide sind tief eingeschnitten und werden beidseitig von einem steil aufsteigenden Sexinenrand begrenzt.

Ä q u a t o r i a l (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1, 6): Die colpoid verlängerten Sexinen-Y-Strahlen verschmälern sich in Richtung Äquator. Sobald sie diesen erreichen oder überqueren, verbreitern sie sich zu einem runden bis ovalen Sexinen **p o r u s** (Abb. 2, Ziffer 3). In ihm scheint sogar die poroide Verdünnung an einer kleinen zentralen Stelle auf die Nexine überzugreifen. Vom Sexinenporus zieht sich in meridionaler Erstreckung auf die Distalseite ein schmales kurzes Sexinencolpoid (Taf. 3, Fig. 1, 2, 6)

D i s t a l (Taf. 1, Dif. 1; Taf. 2, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 2; Abb. 2): Auf der Distalseite erstreckt sich alternierend eine etwa dreieckige sexinenfreie Stelle, ein ausgeprägter Trichotomosulcus (Abb. 2, Ziffer 5) als Keimstelle. Seine Enden reichen fast bis an den Äquator heran und verlaufen breiterundet. Anlagen zur Porenbildung oder Verlängerungen zu Colpen sind nicht erkennbar. Im LIM ist der Trichotomosulcus nur ganz allgemein als Verdünnung sichtbar, im REM dagegen sehr detailreich.

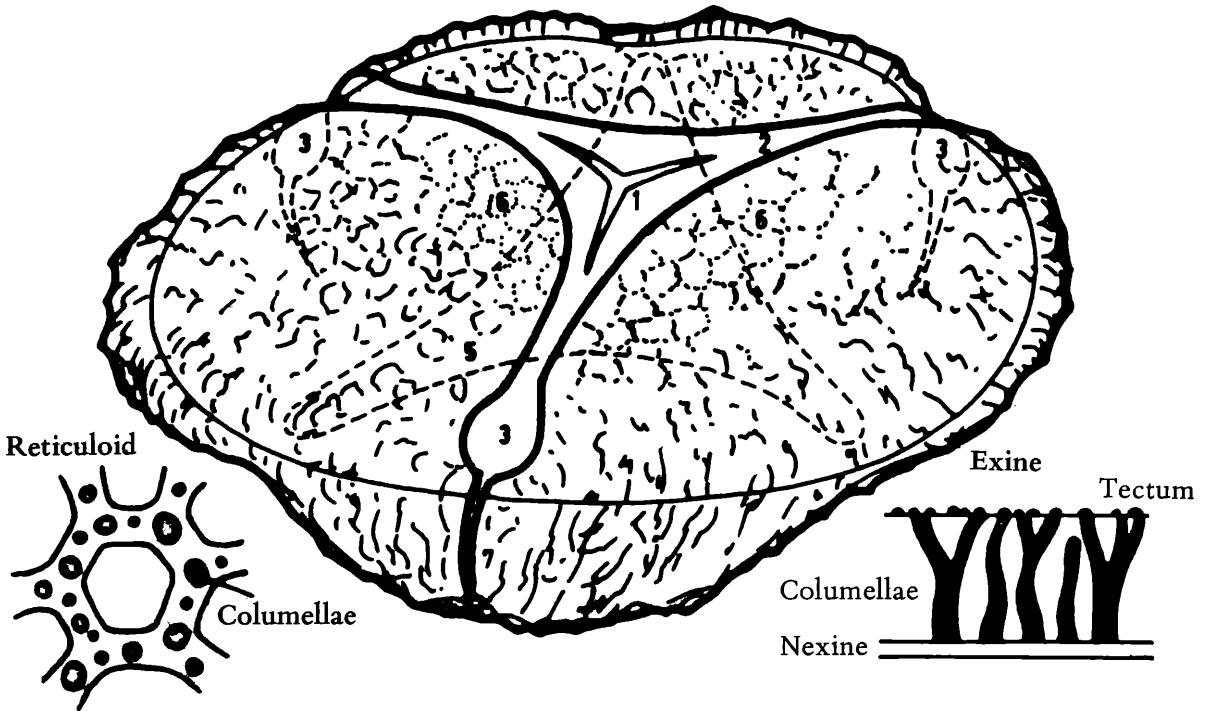
A n s ä t z e z u Z o n a l t e n u i t a s (Taf. 1, Fig. 1):

Vor jedem Sulcusende findet sich eine Querfalte in der Nexine, welche jeweils senkrecht auf den Verlauf des Sulcusarmes steht. Meist ist sie nur undeutlich oder fehlt. Betrachtet man diese Faltenbil-

Tilet-trichotomosulcat-triporoides Konzept

Formenkreis: *Dacrycarpites europaeus* MÄDLER

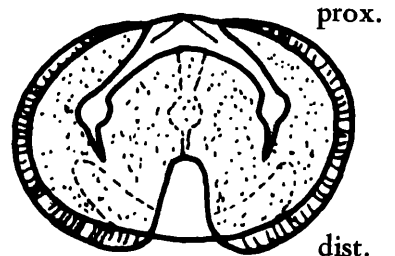
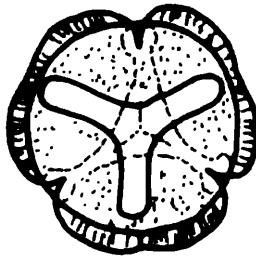
Mittel-Trias



proximal

distal

äquatorial



Rezentvergleich: Schizandraceae-Typ

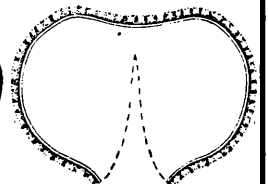
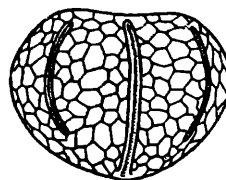
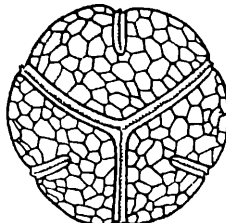
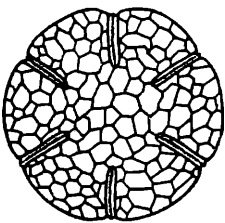


Abb. 2: Mittel-Trias Pollenapertur-Konzept im Vergleich zur rezenten Angiospermenfamilie Schizandraceae (Ziffern-
erklärung im Text).

dungen als Teil eines distalen Kreises, so wäre auch eine Anazonaltenuitas angedeutet.

I n t e r p r e t a t i o n der Keimstellenanordnung.

1. An diesem Pollenkorn rücken die Aperturen prinzipiell in den Äquatorbereich. Als Colpoide und Poroide. Und zwar in 3-Zahl.
2. Zwei alternierende dreistrahlig Keimstellen jeweils am distalen und proximalen Pol und zusätzlich Äquatoraperturen mit Andeutungen einer distalen Zonaltenuitas bilden gleichzeitig die primitivsten Anlagen des pantotremen „successiformen“ Bauprinzipes.
3. Die Anlagen der alternierenden proximalen und distalen dreizähligen Keimstellen bei dem distalen Trichotomosulcus und äquatorialen Colpoiden entspricht dem Bauprinzip der Magnoliales, und zwar der Schizandraceae. Natürlich ist die Evolution an den rezenten Vertretern viel weiter fortgeschritten. Auch sind diese an vielen Stellen reduziert. So werden die Enden des Trichotomosulcus über den Äquator verlängert, so daß sie zu Colpen werden und man die Formen syncolpat nennen kann. Andererseits sind die Ausgangspunkte der triletten Marke im proximalen Pol vollkommen (auch Nexine ?) unkenntlich und vom Sexinenmaterial überwallt. Das ist kein ungewöhnlicher Evolutionsschritt, er tritt bei Gymnospermen öfters auf (vgl. *Classopollis* SRIVASTRAVA, 1976). Nur scheint es so, als wäre das erste Schizandra-Aperturkonzept noch etwas älter und reiché in das Röt, die Unter-Trias, zurück. Denn die Äquatorporen sind höher evoluierte Elemente in eine neue Richtung, welche sich bei Magnoliales gar nicht vorfindet.

E x i n e (Taf. 2, 3, Abb. 2, 4):

Die Exine ist zweischichtig. Es findet sich eine dunkelbraune, relativ dickwandige Nexine und eine kompliziert gebaute saccoide Sexine.

N e x i n e Dicke im Äquator zwischen den Colpoiden etwa 2μ . In den Colpoiden und in der Gegend der Trichotomosulcusenden jedoch wesentlich dünner, ebenso distal und proximal reduziert. Die Körner sind meist im Zentralbereich ganz hell. Offenbar neigt die Exine zu Auflösungen entweder schon biologisch im Zuge des Reifungsvorganges oder wahrscheinlicher anlässlich der Fossilisation. Auch MÄDLER (1964) zeigt fast „leere“ Körner. Im Evolutionsverhalten ist die Dicke der Nexine deshalb von Interesse, weil man beispielsweise im Ober-Perm vorwiegend dickwandige, dunkelbraune Nexinen bei Gymnospermen vorfindet, in der Unter-Trias dagegen bereits dünnwandigere, und in der Mittel-Trias kann die Nexine an vielen Körnern bereits so dünn angelegt werden, daß man sie mit dem LIM kaum mehr feststellen kann.

S e x i n e Sie macht zunächst einen saccaten Eindruck, und zwar in der Weise, daß drei Sacci distalwärts ausgebildet werden, welche proximal in ähnlichen Strukturen durch Exinenstreifen eine Verbindung finden. Nähere Untersuchungen zeigen, daß die Sexine an keiner Stelle von der Nexine echt abgehoben ist. Es liegt somit eine „pseudosaccate“ (protosaccat SCHEURING, 1974) Struktur vor, welche in ihrer Evolution auf einen hohlen Saccus zurückzuführen sein mag (Unter-Trias, Ober-Perm). Die viel älteren paläozoischen Pteridospermen und Cordaitaceae besitzen noch hohle Sacci (MILLAY & TAYLOR, 1970, 1974).

Die Sexinendicke beträgt im Äquator und distal etwa 6μ und wird proximal auf 3μ reduziert.

Sexinenaufbau: Im Querbruch (Taf. 2, Fig. 4) ist das Tectum und die Struktur erkennbar. Ein relativ dünnes Tectum schließt in sehr zerklüfteter und unregelmäßiger Form die Struktur unvollkommen nach außen ab. Darunter folgen stark verzweigte und in der höheren Partie verästelte *C o l u m e l l a e* ohne Alveolenbildungen.

Musterung: Auf der Proximalseite (Taf. 2, Fig. 2, 3, 4) ordnen sich die Columellae zu polygonalen Mustern und unregelmäßigen fünf- bis sechseckigen oder ringförmigen Netzmaschen (*R e t i c u l u m*) (Taf. 2, Fig. 3 Pfeil, Fig. 2, im zentralen hellen Bildabschnitt). Auf Taf. 2, Fig. 4 weist der Pfeil auf eine im REM sichtbar gewordene etwa sechseckige Netzmasche (reticuloid – Abb. 2, Ziffer 6). Unter den emporgehobenen Tectumwülsten befinden sich die stützenden Columella-Reihen. Im Zentrum ist das Tectum tief eingesunken und stark reduziert. Man kann an diesen Proximalstellen die Formierung des ersten angiospermiden *R e t i c u l u m* beobachten und teilweise bereits von *s e m i t e c t a t e n* Strukturen sprechen. Undeutlich sind Reticulumstrukturen auch auf Taf. 3, Fig. 6 oben, unscharf im Hintergrund an der Proximalseite erkennbar. Auch im LIM können reticulate Strukturen

manchmal erkennbar sein, wie Taf. 3, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 2 und 3 zeigen. Die Nexine am proximalen Pol wird von einer sehr niedrigen reticuloid-ähnlichen Lage stellenweise überzogen (Taf. 2, Fig. 2 Zentrum). Erste Anzeichen einer sekundären Zuwachsung des Poles? Im Äquator und auf den saccoiden Partien der *D i s t a l s e i t e* erscheint das Tectum tief zerfurcht und gelappt (lobat bis fissurat – Taf. 3, Fig. 4, 2, 3, 1, 6). Es kommt seltener zu ringförmigen Reticulumbildungen wie in Taf. 2, Fig. 2, linke Bildhälfte, sondern zu länglichen Furchen und Tectumstegen dazwischen. Offenbar auch eine Form semitectater Strukturen. Das Tectum ist noch von Micrograna im Angström-Größenbereich dicht und regelmäßig besetzt (Taf. 3, Fig. 3).

I n t e r p r e t a t i o n Diese Übergänge von gymnosperm-saccoiden Sexinen zu semitectat-reticuloiden Bildungen der vorliegenden Mittel-Trias Pollenkörner leiten offenkundig den Evolutionsschritt zu den Angiospermenreticulumbildungen der Angiospermen der Unter-Kreide ein; vgl. DOYLE (1969 a, b, 1970), VAN CAMPO & LUGARDON (1973), HEDLUND & NORRIS (1968), DAVIS & NORRIS (1976), wie sich bei *Clavatipollenites hughesi* und *Retimonocolpites*, aber auch bei *Asteropollis* deutlich zu zeigen scheint. Letztlich bringen die wichtigen Exinenstrukturuntersuchungen der Ranales von WALKER (1974) das rezente Endstadium extremer Reticulumbildung zur Anschauung (vgl. auch die frappierende Ähnlichkeit der Columella-Reticulumstruktur von *Drimys confertifolia* Phil. in WALKER's Arbeit Abb. 23 b und vorliegende Gymnospermen-Columellastruktur Taf. 4, Fig. 11). Der Vergleich mit dem Aperturkonzept der Schizandraceae wird durch die Reticulumtendenz der Triasform noch deutlich ergänzt und unterstrichen. Vorliegender Fund legt die Annahme nahe, daß sich aus saccoiden Trias-Gymnospermenstrukturen columellär-reticulate Angiospermenstrukturen entwickelten (Unter-Kreide-Angiospermen, Ranales).

Die Ursachen liegen offenbar in ökologischen Bereichen (vgl. S.)

Weitere Aperturkonzepte der Mittel-Trias.

Obwohl sich die folgenden Strukturkonzepte zunächst nur auf lichtmikroskopische Beobachtungen begründen, soll im Zusammenhang mit der Besprechung dieser ersten angiospermiden Grundkonzepte innerhalb der Gymnospermae noch kurz auf folgende sehr selten auftretende Formen der mittleren Trias eingegangen werden:

2. Das monolet-polychotome Konzept.

(Taf. 4, Fig. 3, Abb. 3)

Im Anschluß an die oben beschriebene Pollenform „*Dacrycarpites europaeus* MÄDLER“ sei wegen der ähnlichen Exinenstruktur eine Form erwähnt, welche in den gleichen Präparaten, aber noch wesentlich seltener auftritt (bisher nur drei Exemplare). Sollten sich weitere Funde in ausreichender Menge einstellen, so müßte diese Form als „*Praeasteropollis hedlundinorrisi* n. g. et n. sp.“ bezeichnet werden.

B e s c h r e i b u n g Form oval, Länge 50 μ , Breite 35 μ .

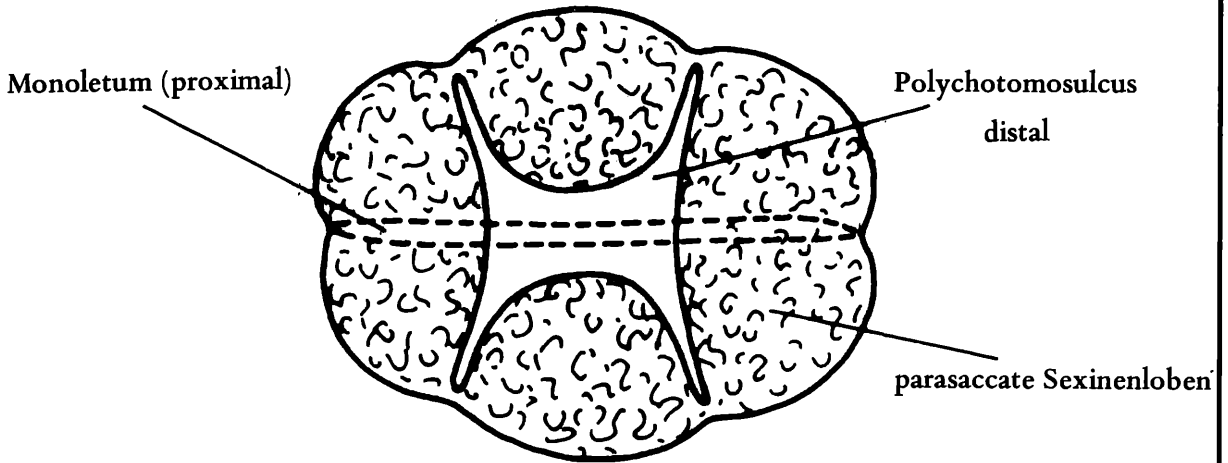
A p e r t u r e n : Distal ein in vier spitze Enden ausgezogener Polychotomosulcus, welcher nirgends vollständig den Äquator erreicht. Er ist an seinen Konturen nicht sehr scharf markiert, sondern wird durch die fissurat-lobate Exinenstruktur uneben konturiert. Proximal findet sich eine lange monolette Marke, welche der Längsachse des ovalen Pollenkornes folgt und beidseitig über den Äquatorrand etwas auf die Distalseite übergreift.

E x i n e Die Nexine scheint dünn und an meinen Exemplaren schwer erkennbar. Sexine proximal eher reticuloid, distal unregelmäßig fossulat zerfurcht. Der Aufbau der Exine deckt sich annähernd mit dem oben beschriebenen Pollenkorn von *Dacrycarpites europaeus*.

V e r g l e i c h Die polychotome Sulcusanordnung, welche die distale Sexine vorwiegend in vier Lappen teilt, entspricht offenbar dem Bauprinzip von *Asteropollis* HEDLUND & NORRIS (1968) aus der Unterkreide von Oklahoma, wo diese Pollenform mit polycolpaten, polyporaten und auch echten ersten Unter-Kreide-Angiospermen zugleich vorkommt. Proximal zeigt vorliegende Triasform allerdings noch eine monolette Marke, von welcher bei den amerikanischen Formen nichts erwähnt wird. Auch ist die Exine dort wesentlich gleichmäßiger und deutlicher reticuliert.

Monolet-polychotomes Konzept

Mittel-Trias



Formenkreis: *Asteropollis asteroides* HEDLUND & NORRIS

Rezentvergleich: Schizandraceae

parasyncolpates Pollenkorn
von *Schizandra grandiflora*
(aus JALAN & KAPIL 1964)

Sch. chinensis
(aus ERDTMAN 1954, S. 256)

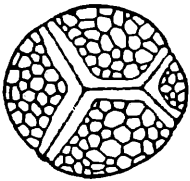


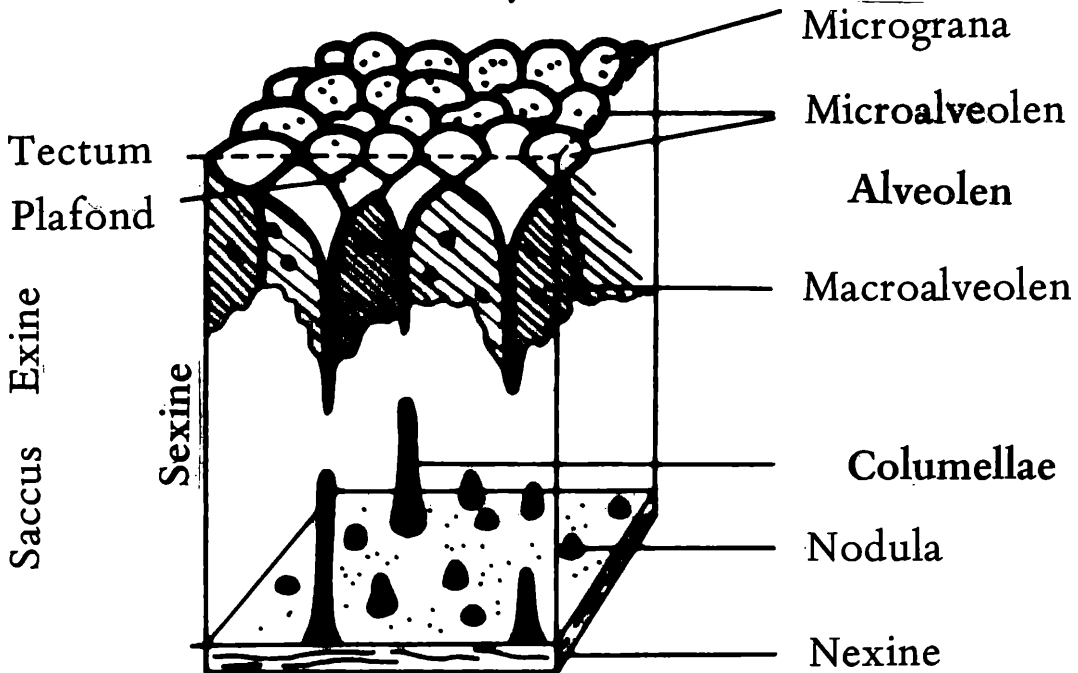
Abb. 3: Mittel-Trias Pollenapertur-Konzept im Vergleich zum ursprünglichen Unter-Kreide Genus *Asteropollis* sowie zur rezenten Angiospermenfamilie Schizandraceae.

Da vorliegende Form sich in den gleichen Präparaten mit dem eingangs beschriebenen *Darycarpites europaeus* befindet, scheint die Annahme naheliegend, daß eine enge Verwandtschaft besteht und der Polychotomosulcus in der Trias lediglich eine Varietät des Trichotomosulcus darstellt. Auch das Monoletum der Proximalseite läßt sich vom Triletum direkt ableiten. Erwähnenswert scheinen in diesem Zusammenhang die auch gelegentlich auftretenden parasyncolpaten Pollenkörner in der Gattung *Schizandra*, die bei ERDTMAN (1952) sowie bei JALAN & KAPIL (1964) abgebildet worden sind. Sie treten in dieser Gattung nur sehr selten als völlig abweichende Form auf, entsprechen aber weitgehend dem Bauprinzip unserer Triasform, wenn man von der monoleten Marke, die einen relativ ursprünglichen Charakter besitzt, absieht.

So zeigen die Schizandraceae nicht nur schematisch ähnlichen Aperturen- und Exinenaufbau, sondern sogar auch ähnliche Variabilität der Keimstellenanordnung. Auch hier würde die Evolution von den gymnospermoiden Mittel-Triasformen zu angiospermiden Unter-Kreideformen bis zu den rezenten Magnoliales führen.

Architektur und Evolution von Saccus-Strukturen

Das columellär-alveoläre System Karbon-Rezent



(Beispiel: Pinus sp.)

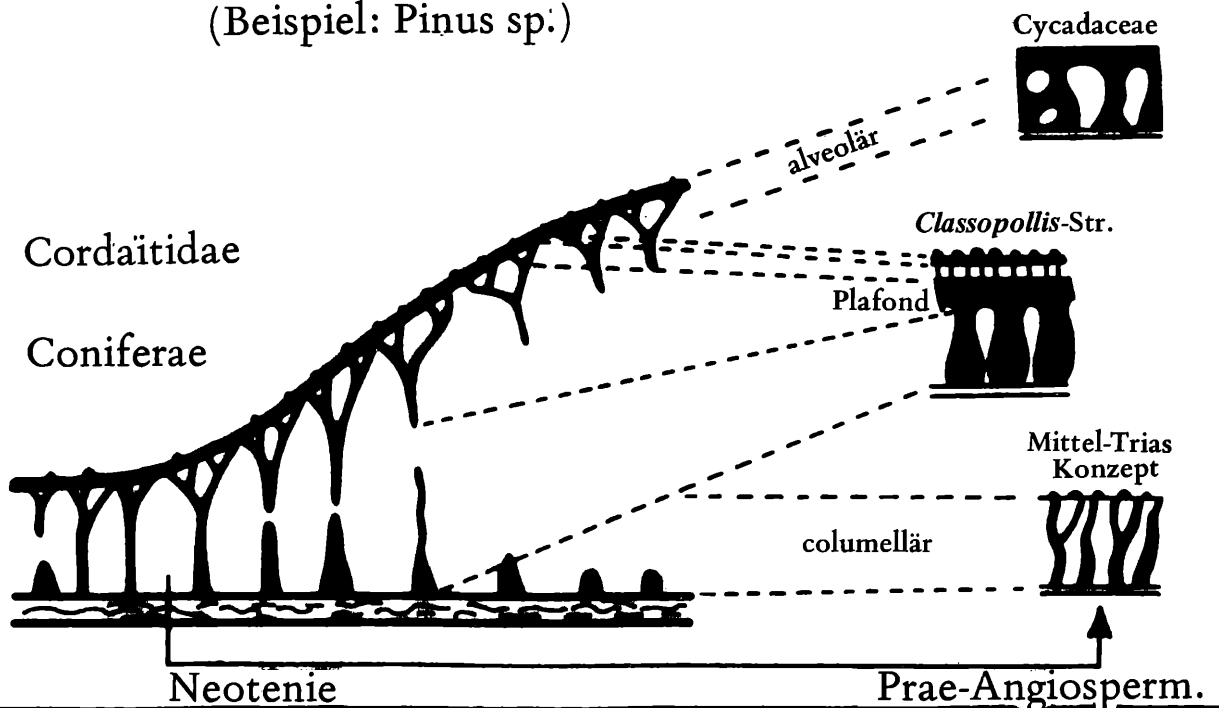


Abb. 4: Das gemischt columellär-alveoläre System der Gymnospermen als Ausgangspunkt partieller Förderungen (Angiospermae, Cycadaceae), vgl. S. 142.

3. Das trilet-trichotomosulcat-trisaccate Aperturkonzept mit Nexinenporoiden.

(Taf. 4, Fig. 6 und Abb. 5 im Text)

Sehr selten tritt in den Mittel-Trias Proben ein trisaccates Pollenkorn auf, das von den übrigen morphologischen Verwandten in der Saccitesflora der Gymnospermen in folgenden Merkmalen abweicht: **T r i c h o t o m o s u l c u s** : Distal findet sich ein deutlich abgegrenztes, sexinenfreies, dreieckiges Feld, welches von den bogigen Ansätzen der Saccusbasen gebildet wird. Die Sulcusenden reichen bis an den Äquator, überqueren diesen jedoch nicht. Auch ist keine Eindellung oder Verdünnung an dieser Stelle feststellbar.

T r i l e t e M a r k e : Am proximalen Pol wird eine kurzstrahlige dünne, offenbar wenig funktions-tüchtige Y-Marke sichtbar, deren Strahlen senkrecht auf die Begrenzungslinien des distalen Trichotomosulcus stehen.

N e x i n e : Relativ dickwandig, dunkelbraun und glatt.

An jeweils drei Stellen, welche in der Verlängerung der Y-Strahlen liegen, ist diese deutlich „poroid“ eingedellt, wie man dies auch bei Nexinen der extratriporaten Normapolles der Ober-Kreide vorfinden kann. Da die Nexineneindellungen sich mit den Y-Strahlen decken, würde die dort eintretende Keimung nach dem Garside's Gesetz (z. B. Proteaceae, Magnoliales) erfolgen.

Bei zusätzlichem Vorhandensein eines distalen Sulcus wäre ein Keimung im Äquator, noch dazu durch einen Saccus hindurch, etwas außergewöhnliches. In diesem Zusammenhang sei jedoch auf die wichtigen Untersuchungen von CHALONER (1970) anlässlich der Keimung rezenter Palmepollens (*Elaeis*) verwiesen. Es zeigt sich, daß ein Teil der Pollenkörner nicht genau distal auskeimt, sondern die ä q u a t o r i a l gelagerten Enden des Sulcus hierzu benützt. Bei eigenen Versuchen über die Pollenschlauchkeimung an Pinusarten und *Picea pungens glauca* war gelegentlich festzustellen, daß etwa 1 % – 1 ‰ der Pollenkörner den Pollenschlauch nicht an der distalen Keimstelle, sondern überraschenderweise äquatorial in den Saccus treibt und dessen Alveolum sogar nach außen durchstößt. Obwohl dies eine sehr seltene Ausnahme darstellt, sei auch angemerkt, daß bei vielen Pinusarten die Alveolen der Sacci an einer engen Zentralstelle (KLAUS 1977) stark reduziert sein können („Loch“). Versuche an *Podocarpus nivalis* erbrachten eine noch etwas höhere Keimrate durch den Saccus an Stelle der distalen Keimstelle. Es scheint, als ob diese Keimungsmöglichkeit bei den Saccites der Mittel-Trias versuchsweise genutzt worden wäre, wie auch noch das Aperturkonzept Nr. 4 und 8 nahelegen (vgl. auch DOYLE, J., 1945).

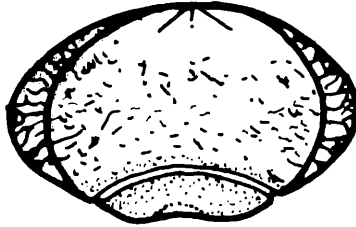
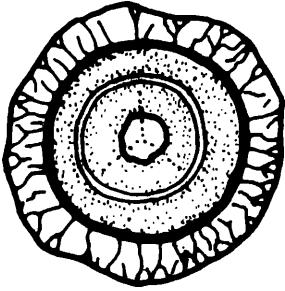
S e x i n e Dünn und hellgelb. Struktur im LIM kaum erkennbar. An drei Stellen, welche den Enden der Y-Strahlen entsprechen, wölbt sich die Sexine zu deutlichen Sacci vor. Ob diese cavat sind ist nicht erkennbar. Sie sind distal geneigt. Die Struktur erscheint sehr locker und unregelmäßig, eher mit radialstrahliger Tendenz. Es ist besonders auffällig, daß die Saccusaußenenden stark abgeflacht bis sogar tütenförmig nach innen eingedellt erscheinen (vgl. Taf. 4, Fig. 6, linker Saccus). Das Zentrum der Eindellung der Sexine weist genau auf die Stelle des Nexinenporoides. Manchmal kann der Saccus durch die Lage der Fossilisation auch ohne Eindellung ausgeglättet erscheinen.

I n t e r p r e t a t i o n Ohne auf eine taxonomische Beziehung verweisen zu wollen, wurde lediglich zum Vergleich der Symmetrie ein Angiospermen-Normapolles-Pollenkorn aus der Ober-Kreide auf Tafel 4 hinzugefügt. Wesentliche Polaritätsverhältnisse sind ähnlich: Die Sacci des Trias-Pollenkornes neigen sich schwach distal – ebenso die weit vorragenden Poren der Normapolles (extratriporat !) (und ebenso auch einige Juglandaceae). Durch die Distalneigung bildet der Porenansatz am Zentralkörper ein vergrößertes trichotomosulcates Feld. Analoge Verhältnisse, nur noch deutlicher markiert, finden sich am Trias-Pollenkorn. Eine Y-Marke ist an den Ober-Kreide Normapolles (fast!) nie mehr zu finden. Die Nexine der Normapolles ist ausgesprochen dickwandig, genau wie jene der Trias und besitzt in ähnlicher Ausbildung drei p o r o i d e Eindellungen. Damit wäre der allgemein als ursprünglicher aufgefaßte Nexinenabschnitt mit beachtlichen Ähnlichkeiten im Äquator ausgestattet. Die Sexine der Normapolles unterscheidet sich allerdings sehr wesentlich. Erstens bestehen die „Oculi“ der Poren aus massivem Sporopollenin ohne lichtmikroskopisch erkennbare Strukturdifferenzierungen, anstatt einer Saccusstruktur wie in der Trias und außerdem finden sich vollkommen

Seltene Pollenapertur-Anlagen der Mittel-Trias

Trilet-anazonosulcat-anaporat

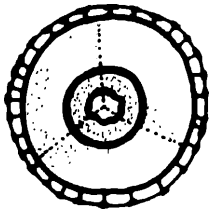
Bisaccoid



pseudomonosacat

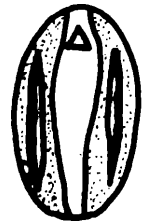
biporoid

Trilet-anazonofissurat-anaporat



Drimys winteri rezent

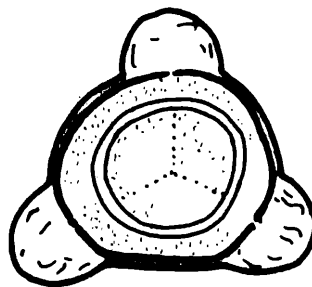
Konzept der Polwanderung



monosulcat
bifissurat

Trichotomosulcat

Anazonosulcat

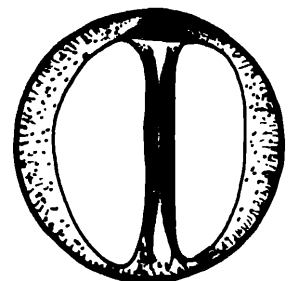


(Garside's law)

trilet-trisaccoid

trilet-trisacat

mit Nexinenporoiden



pseudosacat
tricolpoidat

Abb. 5: Weitere selten auftretende Aperturkonzepte aus der Mittel-Trias.

ausgebildete Porenkanäle im Äquator, und zwar in 3-Zahl. Am Trias-Pollenkorn hingegen findet man höchstens schwache Eindellungen, zwar auch in 3-Zahl, aber noch keine sexinösen Porenkanaldurchbrechungen.

Zu diesem Sachverhalt ist zweierlei zu bemerken. Einmal treten gelegentlich in der Trias bisaccate Pollenkörner mit völligem Strukturverlust der Sacci in der Weise auf, daß diese offenbar von fast amorpher Sporopolleninmasse weitgehend angefüllt sind. Solche Körner habe ich ganz selten in den Präparaten der basalen oberen Trias beobachten können und auch SCHEURING (1970, Taf. 23, Fig. 190, 188, 189) hat derartige Formen aus seinem Triasmaterial abgebildet. Damit ist lediglich auf die von der Natur experimentell vorgeführte Möglichkeit verwiesen, daß Sacci die Struktur verlieren und von einer annähernd homogenen Masse (vielleicht granulär?) ausgefüllt werden können. Für einen solchen Fall wäre ein Saccus eines trisaccoiden Trias-Pollenkornes mit einem Porenoculus einer Normapolles-Angiosperme zu homologisieren. Zweitens könnte die nur vage angedeutete, tütenförmige Eindellung der Sacci an der Triasform als erste Anlage einer sexinösen Porenverdünnung gedeutet werden. Daraus ergäbe sich, daß aus einer pseudosaccoiden Struktur nicht nur ein reticuliertes Angiospermen-Mesocolpium entstehen könnte (vgl. Konzept 1 und 2), sondern auch ein distal geneigtes, unstrukturiertes Porenfeld.

4. Das trilet-anazonosulcat-trisaccate Aperturkonzept mit gelegentlichen Nexinenporoiden.

(Taf. 4, Fig. 5 und Abb. 5 im Text)

Während das trisaccoides Aperturkonzept Nr. 3 durch einen Trichotomosulcus distal ausgezeichnet ist, besitzt vorliegende Form an Stelle des Trichotomosulcus distal eine *R i n g t e n u i t a s* in Form eines schmalen, geschlossenen konzentrischen Zonosulcus.

Proximal kurzstrahlige Y-Marke. Im Äquator drei rudimentäre Sacci. Wenig strukturiert. Nexine im Zentrum der Sacci gelegentlich im Äquator poroid perforiert (Taf. 4, Fig. 5, rechter Saccus). Porusdurchmesser sehr schmal ($0,5 \mu$). Nexine dünn.

I n t e r p r e t a t i o n Es liegt eine Kombination von mehreren Aperturpolaritäten vor (multiple Germination im Sinne von CHALONER, 1970). Zusätzlich zum distalen Anazonosulcus und dem proximalen Triletum kommt es zu äquatorialen Nexinenporoiden. Prinzipiell zu vier Keimstellen (drei äquatoriale + eine distale, wenn man von dem rudimentären Triletum absieht). Eine in den Anlagen ähnliche wird in der Unter-Kreide bei *Penetetrapites* HEDLUND & NORRIS (1968) angedeutet und dessen Porenbildung von CHALONER (1970) diskutiert (vgl. DAVIS & NORRIS, 1976).

Vergleichsweise sind auch einzelne seltene Funde echter Angiospermenpollen der Ober-Kreide von Interesse. Unter den Normapolles kommt es gelegentlich vor, daß zusätzlich zu den äquatorialen Oculoporen ein vierter Distalporus mit Anazonosulcus, ja sogar Operculum auftritt. In diesen seltenen Fällen handelt es sich um eine ausgereifte Aperturenausbildung des Mittel-Trias-Konzeptes.

5. Das trilet-trichotomosulcat-trisaccoides Konzept.

(Taf. 4, Fig. 4)

Die Pollenform unterscheidet sich von den vorher besprochenen Konzepten durch ein im Vergleich zur Körpergröße viel kleineres, rudimentäres Triletum, welches in seinen Strahlenverlängerungen keinerlei Poroide in der Nexine verursacht. Dagegen findet sich auf der Distalseite ein deutlicher Trichotomosulcus, dessen schmale Enden zwischen den Sacci bis zum Äquator hochgreifen und manchmal auch diesen überschreiten. Die Sexine ist trisaccoid vorgewölbt, locker strukturiert, offenbar nicht hohl. Ob echt columellär, ist mit dem LIM nicht zu entscheiden. An der Oberfläche finden sich offenbar über den Struktursäulchen Skulpturelemente als suprategmatale *E c h i n a e*.

Größe des Pollenkornes: Durchmesser etwa $15-20 \mu$.

I n t e r p r e t a t i o n: Die echinate Pollenoberfläche spricht für eine Pollenverbreitungsänderung saccoider Formen in Richtung Zoophilie. Denn es ist bei sonst anemophilen saccaten Gymnospermen nicht üblich, an der Saccusoberfläche noch kräftige Skulpturelemente wie *Echinae* oder *Pila* zu

besitzen. Die Sacci sind nicht hohl, sondern von Strukturelementen in sehr lockerer Anordnung tectumtragend durchwachsen. Die pseudosaccate Oberfläche scheint unregelmäßig gelappt. Solche Sexinenstrukturen zeigen sich auch an Konzept Nr. 1, wo eine fissurat-reticulate columelläre Struktur mit dem REM nachzuweisen ist. Die Lichtmikroskopie legt ähnliche Verhältnisse auch am vorliegenden Pollenkorn nahe. Somit wären die ersten Anlagen zu einem reticulierten Mesocolpium gegeben. Zumal bei Beachtung der Ausdehnung des distalen Trichotomosulcus, welcher mindestens bis an den Äquator reicht. Bei weiterer Verlängerung wäre ein Trochodendron-Typ zu folgern. Jedenfalls weisen die meridionalen, schmalen Intersaccalstreifen auf eine Keimung nach Fischer's Gesetz, welchem die meisten Dikotylen der Nordhemisphäre folgen.

6. Das trilet-anazonosulcat-ulcerat-pseudomonosaccoide Aperturkonzept.

(Taf. 3, Fig. 7 und Abb. 5 oben)

Relativ kleine Pollenkörner mit einem äquatorialen Monosaccus, welcher rudimentär ausgebildet und nicht cavat ist. Mit dem LIM sind columella-ähnliche, aber an ihren Enden verzweigte Strukturelemente erkennbar. Konturen unregelmäßig gekerbt. Dünnes Tectum offenbar fissurat.

A p e r t u r e n : Distal genau im Pol ein etwa runder, unscharf konturierter Ulcus (Porus). Parallel zu diesem verläuft ein schmaler, etwa 3μ breiter, konzentrischer Nexinenring. Dieser wird von einem sehr schmalen, etwa kreisrunden bis ovalen Zonosulcus umgeben. Die Nexine erscheint im Äquator kompakt und eher dick. Am Proximalpol ist eine schwach angedeutete Y-Marke erkennbar.

Morphologische Interpretation: Wenn man den äquatorialen Monosaccus zu einer tectaten Exine normaler Dicke reduziert – ein gewiß nur kleiner Evolutionsschritt – findet man dieses Bauprinzip: „Distal Ulcus (Porus) + Zonalsulcus + proximal glatt oder mit Y-Marke“ verbreitet bei Gymnospermen (z. B. Cheirolepidaceae, *Circulina*, *Corollina*) und auch bei Angiospermen (rezente Nymphaeaceae, Winteraceae).

Auf die prinzipielle Morphologie der Winteraceae-Apertur soll im Hinblick auf die Ergebnisse eigener Untersuchungen an Rezentmaterial von *Drimys winteri* mit Vergleichen zu den bisher reichhaltigen Bearbeitungen zahlreicher Autoren und deren Interpretation eingegangen werden (ERDTMAN 1952, 1964; STRAKA, 1963; WALKER 1974, u. a.).

M a t e r i a l *Drimys winteri*, Herbar des Botanischen Institutes der Universität Wien, Original Chile. Tafel 3, Fig. 8, 9.

Bei *Drimys winteri* haften viele Pollenkörner auch im reifen Zustand noch in regelmäßigen Tetraeder-tetraden aneinander. Jedes Einzelkorn besitzt am proximalen Pol eine Y-Marke (vgl. ebenso die vorliegende Triasform). Am distalen Pol bildet die Nexine einen unregelmäßigen berandeten Ulcus (Porus) (wie bei vorliegender Triasform). Bei schonender Aufbereitung findet sich zentral im Porus ein Operculum (wie bei vorliegender Triasform gelegentlich, aber auch öfters bei *Circulina*), welches ERDTMAN (1964) (Phot. PRAGLOWSKI) S. 37, Abb. 3, Fig. f, g, c und d, besonders aber f, deutlich abgebildet hat. Am eigenen Material läßt sich das Vorhandensein eines Operculum im Ulcus voll bestätigen. Leider wurden diese für weitere Vergleiche wichtigen Details offenbar wegen zu unsanfter Präparation bei den diversen Bearbeitungen vielfach nicht erwähnt.

Aber noch wichtiger für Fossilvergleiche erweist sich folgendes Detail: In der Nexine zieht sich parallel zum Äquator unweit vom Ulcus distal eine ringförmige Verdünnung (Zonaltenuitas) um den Porus, welche durchaus der Position und Funktion eines *A n a z o n o s u l c u s* entspricht. Bei entsprechender Präparation ist es möglich, diesen distalen *Z o n a l r i n g*, welcher zwischen Porus und Ringtenuitas verbleibt, zu isolieren. Besonders deutlich wird dies bei Körnern beobachtbar, welche den verdeckenden Sexinenmantel verloren haben, sodaß die Nexine des ganzen Kornes unbedeckt vorliegt (Taf. 3, Fig. 8, links oben „Ringloslösung“). Aber auch bei Körnern mit Sexine kann dieser Ring an Bruchstücken sichtbar werden (Taf. 3, Fig. 8, oben). Die Zonaltenuitas der Nexine deckt sich etwa mit dem kreisförmigen Rand der Sexine um den Ulcus (Porus).

ERDTMAN (1952) hat diese Verhältnisse offenbar bereits im LIM erkannt und bei einem schematischen Schnitt durch das Einzelkorn von *Drimys winteri* (S. 256, Fig. 148, Abb. B, i) eine randliche Nexinenverdickung schwach angedeutet. Noch viel deutlicher zeigt er diese Verhältnisse in einem

wohlgelungenen Mikrotomschnitt 1964 S. 37, Abb. 3, a (Photo PRAGLOWSKI). Man kann die Nexinenverdünnung bei jedem Korn unterhalb des Ulcusrandes im Schnitt deutlich erkennen. Auch STRAKA (1963) zeigt an *Bubbia perrieri* eine ringförmige Verdickung.

Auf Grund eigener Untersuchungen kann dieser morphologische Sachverhalt voll bestätigt werden (vgl. Taf. 3, Fig. 8, 9 und Abb. 5 im Text). Daraus ergibt sich: Im Prinzip ist *Drimys winteri* anazonulcat-ulcerat (Operculat). Ich würde die Situation des Sulcus, welcher sehr schmal und nicht vollständig durchbrochen verläuft, zutreffender als anazonofissurat bezeichnen.

Triasvergleich: Überträgt man die aus Konzept Nr. 1 gewonnene Erkenntnis, daß aus einem reduzierten Pseudosaccus der Gymnospermae ein angiospermid-columelläres Reticulum entstehen kann, dann wäre die Homologisierung des primären Monosaccus vorliegenden Triaskornes mit dem Winteraceen-Sexinenreticulum kein Problem.

Noch deutlicher wird die Nexinenvergleichbarkeit. Der circumulcerale Ring (des Triaskornes) entspricht in Form und Größe jenen der Winteraceae. Zusätzlich für Vergleiche interessant mag die Tatsache sein, daß sowohl in der Trias als auch bei den Winteraceae im Ulcus ein Operculum vorhanden sein kann. Daraus ergibt sich, daß innerhalb der Magnoliales, und zwar bei den Winteraceae, eine anazonulcat-ulcerate Aperturbildung auftritt. Diese wird schon in der Mittel-Trias – hier offenbar erstmalig in der Erdgeschichte – in sehr ähnlicher Form bei Pollenkörnern aus dem Formenkreis abweichender gebauter Gymnospermen angelegt. Irgendwelche Ansatzpunkte zur Bildung eines Trichotomosulcus oder gar tricolpater Suturen sind weder an entsprechenden Triastypen noch am eigenen Material von *Drimys winteri* bei normaler oder schonender Präparation erkennbar. Übergänge von anasulcat zu ulcerat* sind am Fossilmaterial in keinster Weise zu bemerken. Im Gegenteil zeigt sich der anasulcate Typ (PRAGLOWSKI 1974) außerordentlich stabil und auch in Zeiten größter Formvariabilität am wenigsten modifizierbar. Er ist eine monomorphogene Einbahnstraße.

7. Konzept der Polverlagerung an monosulcaten (bifissuraten) bis tricolpaten, saccoiden Pollenkörnern der Mittel-Trias.

(Taf. 4, Fig. 13, 14 und Abb. 5 im Text)

Schon in der Unter-Trias kommt es manchmal vor, daß Pollenkörner der Gattung *Triadispora* zu vierten in echten Tetraden vereinigt bleiben. Ein Einzelkorn zeigt sich gelegentlich in der Tetrade derart verdreht, daß die Y-Marke bei gewohnter Pollage nicht genau im Zentrum des Zentralkörpers zu liegen kommt, sondern gegen den Rand zu verschoben erscheint (Taf. 4, Fig. 7 und KLAUS 1964). In der Mittel-Trias läßt sich dieses Phänomen unter den sehr formenreichen bisaccaten Gymnospermen noch häufiger beobachten als in der Unter-Trias. Es gibt da alle Spielarten von Y-Marken-Veränderungen. Und zwar entweder wandert die Y-Marke in der vermeintlichen Pollage völlig an den Außenrand. Oder es tritt der Fall ein, daß sich nur ein Y-Strahl verlängert und zum Monoletum wird. Jedoch nicht in der gewohnten Richtung der oberpermischen saccaten Formen (z. B. Lueckisporites), sondern genau senkrecht darauf, also vertikal. Von dieser Form jedoch scheint kein Evolutionsschritt weiterzuführen.

Die erste Form der sogenannten Abwanderung des Poles in Richtung Pollenkornrand beruht auf einer allmählichen Drehung in der Tetrade zunächst um etwa 30° – 45° . Dadurch rückt bei bisaccaten Formen die Marke in eine Lage, welche bei symmetrisch ausgebreiteten Luftsäcken im oberen Drittel des Zentralkörpers in Nähe des Randes zu liegen kommt. Soweit vollzieht sich die Drehung schon in der Unter-Trias. In der Mittel-Trias treten dabei noch weitere Reduktion an den bisaccaten Formen auf. Wobei sich zwei Entwicklungsrichtungen zeigen:

1. Die Sacci werden vollständig rückgebildet und es entstehen an ihrer Stelle im Zentralabschnitt längliche verdünnte Schlitzbildungen (Fissurae – Taf. 4, Fig. 13). Es präsentiert sich somit ein monosulcates Pollenkorn, wo zwei dick umwallte Fissurae seitlich in geringem Abstand dem Monosulcus parallel laufen (vgl. auch Abb. 5). Die Y-Marke rückt aus dem Zentrum der Pollenkornrückwand in Richtung Oberrand des Kornes. Obwohl zu *Eucommiidites* (ERDTMAN 1948) auf den ersten Blick mögliche Beziehungen erkennbar scheinen (nämlich 1 Hauptsulcus und 2 parallele Seitenfissuren), so spricht gegen einen näheren Vergleich, daß die beiden Seitenfissuren auf der

* Zur Terminologie: Ana-ulcerat ist ein Pleonasmus, denn ulcerat heißt bereits, daß sich ein Porus auf der Distalseite befindet und das Wort Ana bedeutet dasselbe. Ana ulcerat wörtlich übersetzt würde heißen: Porus auf der Distal-Distalseite.

Seite des Hauptsulcus liegen und die Hauptsymmetrieachse durch Verschiebung der Y-Marke leicht gedreht ist. Der Hauptsulcus liegt somit nicht genau distal, sondern in einer Zwischenlage zwischen meridional und distal (vgl. dazu das monosulcate Pollenkorn der Taf. 4, Fig. 8, wo die kleine Tetradenmarke noch genau im Zentrum liegt, somit der Sulcus völlig unverändert symmetrisch distal verläuft). Es tritt somit eine Drehung in der Tetrade ein, welche die Aperturen, auch wenn sie ungleichwertig sein mögen, in Richtung Äquator meridional verlagert. Es ließ sich jedoch bisher noch kein Pollenkorn vorfinden, wo die Drehung um volle 90° vollzogen worden wäre und somit der Sulcus zum Colpus und auch die Fissurae zu äquatorialen Colpi geworden wären.

2. Eine im Prinzip ähnliche Y-Markenverlagerung kann auch an bisaccaten Pollenkörnern beobachtet werden, welche sich gleichzeitig auch noch in anderen Merkmalen völlig verändern. Die Sacci bleiben nicht distal geneigt, sondern verschieben sich in Richtung Äquator und weisen in ihrer Ausbreitung sogar noch auf die Proximalseite. An der ursprünglich distalen Keimstelle schiebt sich zusätzlich eine streifenförmige Exinenverdickung ein (Taf. 4, Fig. 14), sodaß die einzelne ursprüngliche Keimstelle zunächst in *zwei* solche geteilt wird.

Die Y-Marke wandert vom proximalen Pol um 90° vollkommen an den Pollenkornrand (Oberrand Taf. 4, Fig. 14). In der ursprünglichen Proximalkalotte verbleibt an Stelle der Y-Marke eine längliche, verdünnte Stelle. Die Sacci werden, sowohl was Größe als auch Struktur anlangt, stark reduziert. Es entsteht dadurch ein Gebilde, an welchem von der Tetradenmarke (neuer proximaler Pol) *drei längliche Keimstellen* in der Position von Meridian vom proximalen Pol zum distalen ziehen und von drei dazu parallel verlaufenden sexinös strukturierten Exinenstreifen alternierend unterbrochen werden. Was die Polaritäten der Keimstellen anlangt, decken sich diese mit drei Colpen. Die Enden des kleinen Dreieckes in der Tetradenmarke weisen auf die Colpoide (Fischer's law).

Demnach lassen sich zwei Varianten von Konzepten meridionaler Colpenbildung (tricolpoidat) in der Mittel-Trias unterscheiden.

1. Drei gleichwertige Tenuitäten zwischen drei Sacci in Meridionalrichtung (Fischer's Gesetz – Taf. 4, Fig. 4).
2. Drei ungleichwertige Tenuitäten (tricolpoidat) in Meridionalrichtung, entstanden durch Polverlagerung aus bisaccaten Formen mit Neubildung eines dazwischenliegenden Exinenstreifens.

Monosulcate Formen (Taf. 4, sowie Abb. 9)

1. Dünnwandige Exinen vom „Cycadopites“-Typ.
Ein monosulcater Typ mit schwacher Lineation parallel zum Sulcusrand. Wenig variable Gymnospermenformen der Trias.
2. Dickwandige, im LIM engmaschig reticuliert erscheinende Form mit breitem Sulcus und seitlich kaum merkbaren Vorwölbungen von Saccusresten. Die Form entwickelt sich in allen Übergangsstufen aus bisaccaten „Alisporites“-Formen (Taf. 4, Fig. 7). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung von Struktur und Skulptur steht noch aus.

Die Monosulcaten zeigen sich sehr wenig variabel und sehr konservativ in ihrer Evolution (Abb. 9). Es finden sich keinerlei Anzeichen für eine Ableitbarkeit anderer Formen aus diesen, wie etwa einen Zonosulcus, einen Ulcus oder völlig aperturlose Pollenkörner.

8. Bisaccoide, biporoide Pollenkörner der Mittel-Trias.

(Taf. 4, Fig. 1 sowie Abb. 5)

Mit äußerster Seltenheit treten sehr kleine ($20-25 \mu$) bisaccoide Pollenkörner auf, welche durch strukturlose, ganz helle, kaum erkennbare kleine, runde, dünne Saccusblasen gekennzeichnet sind. Auffällig ist im Gegensatz dazu die sehr dicke Nexine des bohnenförmigen, völlig glatten Corpus. Dieser besitzt an beiden Längsenden je eine weite, runde, stark unregelmäßig berandete Pore, über welche sich die Saccusexine spannt (der kreisrunde Fleck in Taf. 4, Fig. 1 stellt einen fossilen Zellkern dar und hat mit der Pore nichts zu tun. Der Corpus liegt etwas verdreht, sodaß der rechte Porus verdeckt ist).

Übergangsformen zu diesem biporoiden Konzept sind in der Mittel-Trias nicht erkennbar. Es existie-

ren jedoch schon in der Unter-Trias sehr kleine, bisaccate Gymnospermenkörner (*Minutosaccus*, *Microcachrydites*, etc.), welche aber keine Poren, dafür aber Strukturen der Luftsäcke besitzen. Die Pollenkörner weisen eine gewisse Ähnlichkeit zu rezenten Proteaceae (Grevilleoideae) auf.

Anzeichen für Zoophilie (Taf. 4, Fig. 2, rechts außen).

Unter dem bisaccaten Gymnospermenpollen der mittleren Trias treten gelegentlich Anhangbildungen an der Außenseite eines Saccus auf. Es handelt sich um 1–2 μ lange Pila-ähnliche Keulenköpfchen, welche auf Anhaftorgane für Tierverbreitung deuten. Man kann sie nur im Phasenkontrast-Lichtmikroskop einigermaßen erkennen. Sie befinden sich an den äußersten seitlichen Enden der Saccuskonturen, und zwar nicht regelmäßig verteilt. Am Pollenkorn der Tafel 4, Fig. 2 fanden sich drei Pila am rechten Saccus außen und zwei am linken in einer verschiedenen optischen Ebene. Nach ERDTMAN (1965) besitzt auch *Araucaria* supratrigillate Pila. Diese sind jedoch viel zahlreicher und regelmäßiger als an vorliegenden bisaccaten Trias-Pollenkörnern.

Pflanzenevolution, Ökologie und Paläogeographie

(Abb. 6, 7 a, b, 8)

„Abrupte Schwefelisotopenänderungen des offenen Weltmeeres, deren paläogeographische Ursachen, sowie klimatische und ökologische Folgen im Vergleich zu Evolutionsrhythmen der Pflanzen im Laufe der Erdgeschichte.“

Durch die Arbeit von HOLSER & KAPLAN (1966), NIELSEN (1966) und weiteren Autoren wurde bekannt, daß das Verhältnis der Schwefelisotopenzusammensetzung der offenen Weltmeere im Laufe der Erdgeschichte starken Schwankungen ausgesetzt war. Sulfathaltige Gesteine, in erster Linie Evaporite, gestatten mit Hilfe eines Massenspektrometers die genaue Messung des Verhältnisses des schweren Schwefelisotopes S^{34} zu einem festgelegten Standardwert. Das heutige Meerwasser ergibt im Mittel $\delta S^{34} = 20 \text{ ‰}$. Eine Reihe von Messungen im deutschen Zechstein und Salzbegleitschichten ähnlichen Alters aus anderen Ländern hat gezeigt (HOLSER & KAPLAN, NIELSEN), daß im Ober-Perm ein Rückgang der Werte auf etwa 10 ‰ stattfindet, in der Unter-Trias diese Tendenz sich jedoch abrupt umkehrt und auf Werte bis auf 27 ‰ hinaufschnellt um sich im Laufe der mittleren und höheren Trias als auch im Jura um den Normalwert von 20 ‰ einzupendeln. Diese Ergebnisse sind von großer stratigraphischer Bedeutung, wenn es um die Frage der Datierung von Salzgesteinen des oberen Perm und der Trias geht.

Darüber hinaus erscheint es für die Paläobotanik von Interesse, daß genau mit dem Absinken der Werte an der Grenze von U-Perm zu O-Perm die größte Ausbreitung der Gymnospermen und damit das Mesophytikum beginnt.

HOLSER (1977) dehnt die Kurve auf die gesamte Erdgeschichte aus und gliedert nach markanten Minimalwerten von δS^{34} in „Events“. Er bezeichnet sie als „catastrophic chemical events in the history of the ocean“. Außerdem werden die Werte stratigraphisch präziser zugeordnet und Ursachen für diesen mehrfachen abrupten Wandel diskutiert. In der Kurve ergeben sich 4 Events (vgl. Abb. 6).

1. Y u d o m s k i - Event im Praekambrium zwischen 600–700 Millionen Jahren
2. S o u r i s - Event fällt in die Zeit von Unter- bis Mittel-Devon
3. R ö t Event betrifft die niedrigsten Werte der basalen Unter-Trias ($\pm 11 \text{ ‰}$) und des Ober-Perm
4. A l b Event (persönliche Mitteilung Prof. Holser und siehe seine Kurve) fällt mit Apt und Alb zusammen.

Als Ursache werden primär Plattenverschiebungen mit Riftbildungen angenommen (vgl. Abb. 7, 8). Wenn Kontinente getrennt werden, bilden sich zunächst tiefe Gräben, welche mit schwerer Sole ausgefüllt werden, die Anlaß zu Salzgesteinsbildungen geben können. Dort werden die niedrigsten δS^{34} Verhältnisse akkumuliert. Sobald durch weiteres Auseinanderweichen der Gräben die Salinare mit den Weltmeeren in Verbindung treten, beginnt eine Durchmischung mit dem Oberflächenwasser und es bilden sich niedrige Durchschnittswerte (chemische Details siehe HOLSER 1977).

Ökologische Folgerungen: Jeder Event stellt praktisch am Beginn im Minimalwert ei-

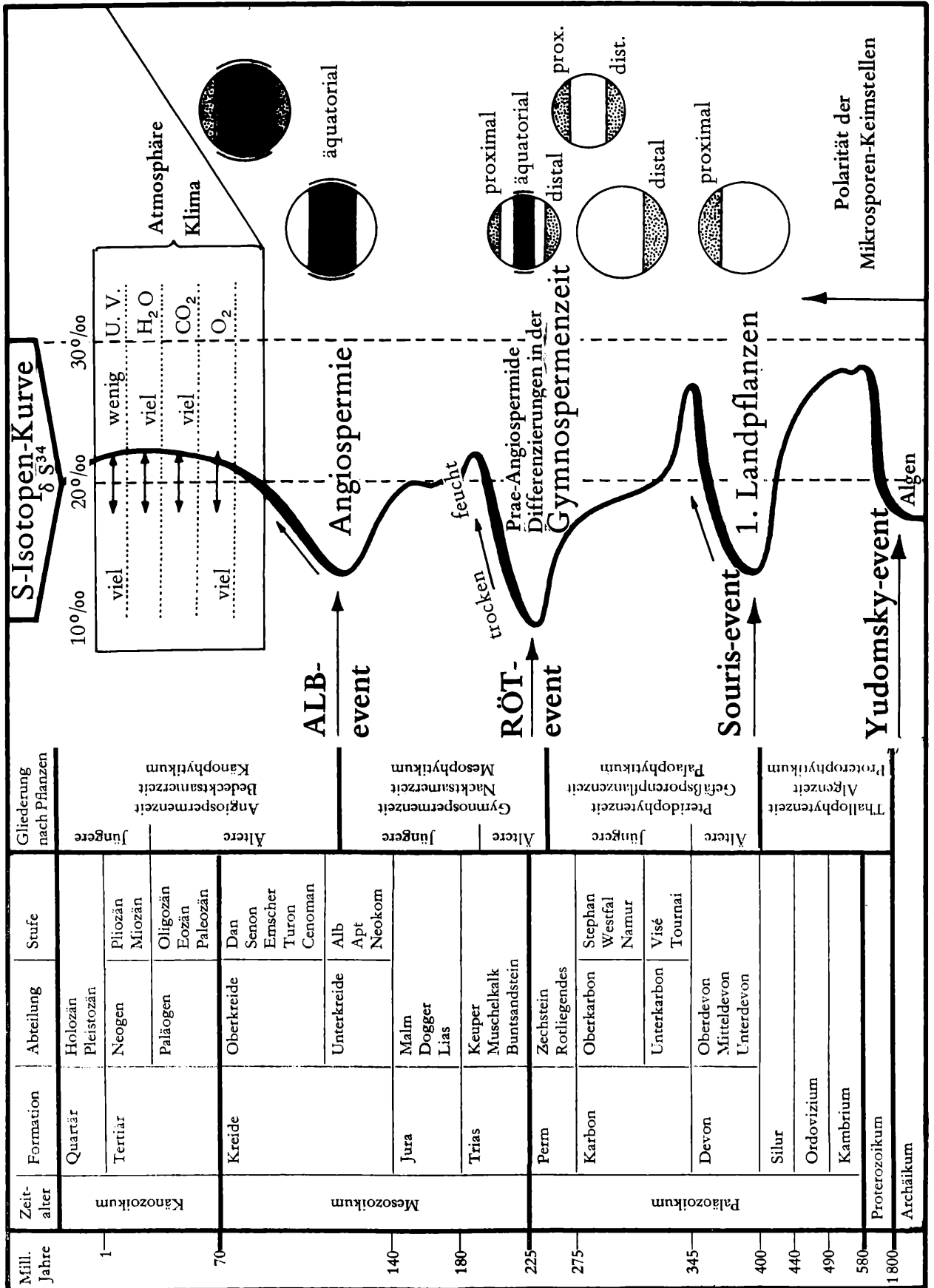
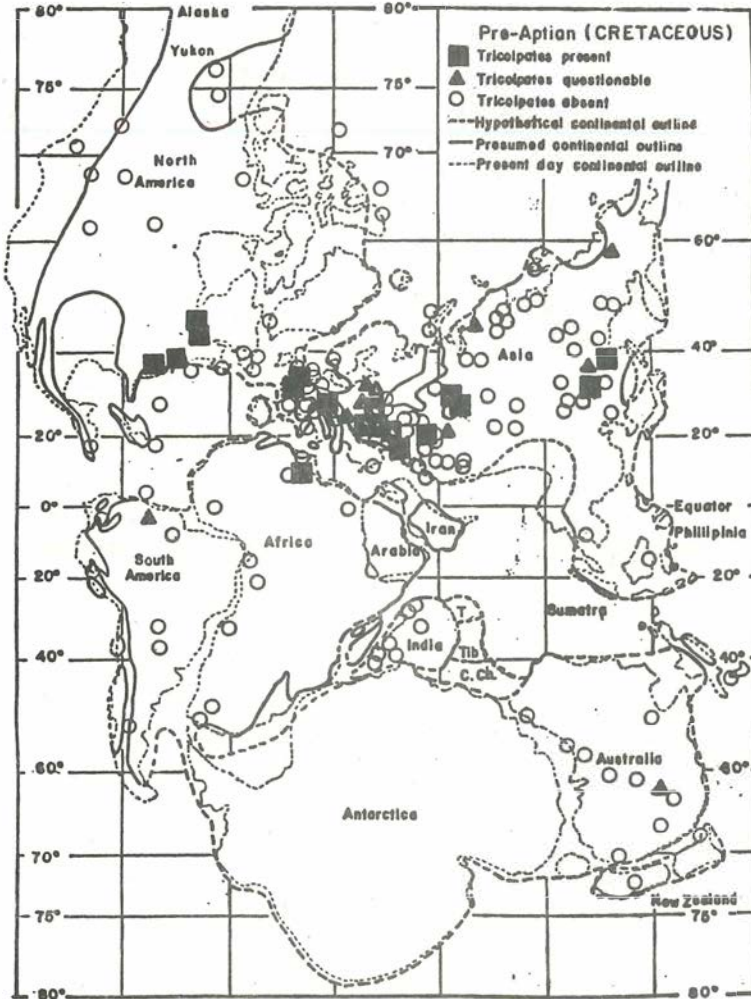
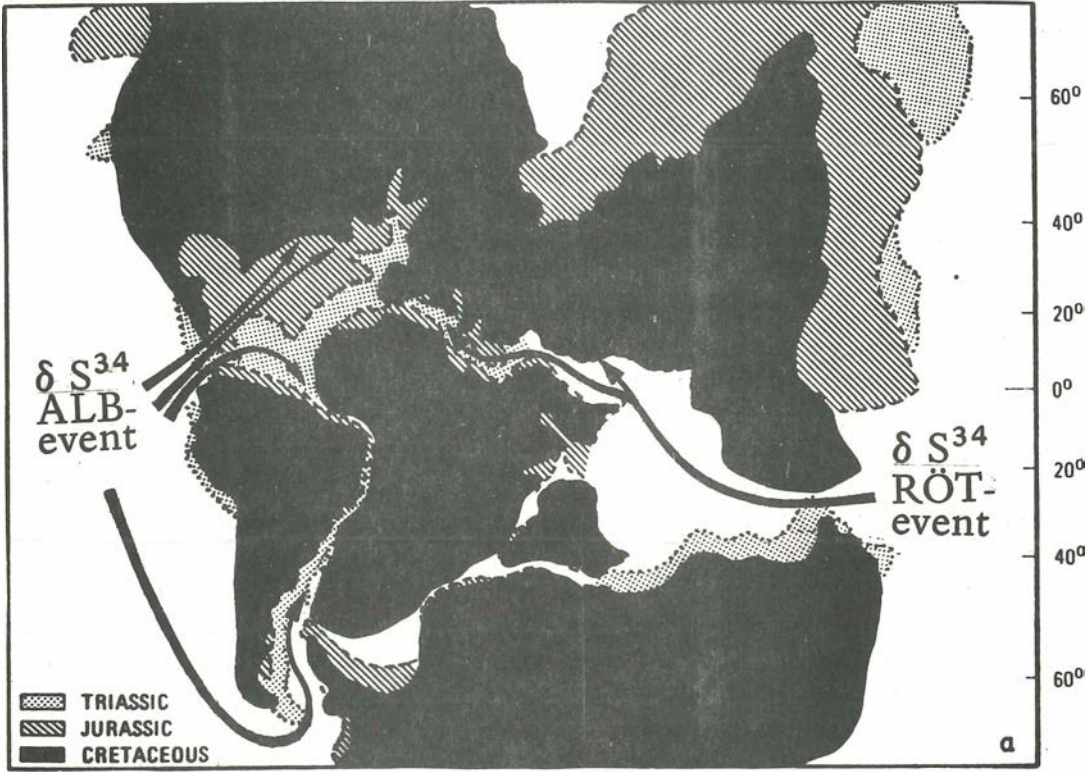


Abb. 6: Abrupte δS^{34} Isotopenänderungen im Weltmeer und deren Reflexion auf akzentuierte Evolutionsschritte der Pflanzen im Laufe der Erdgeschichte.

ne Salzbildungsphase dar. Abgesehen von den zu wenig bekannten Kurvenabschnitten des präkambrischen Bereiches bilden sich Salze in einem ariden bis semiariden Klima eines Festlandes, welches von einem sich bildenden Graben eingeschnitten wird, in welchem das schwere, konzentrierte Salzwasser (Sole, „brine“) akkumuliert und auskristallisiert. Das darauffolgende rasche Ansteigen der Kurvenwerte bedeutet die Verbreiterung des Grabens und die Verbindung zu einem offenen Meer, Ausfließen der Sole und Durchmischung bis zu den heutigen Normalwerten. Das heißt, bei einem Kurvenzug nach rechts Ablösung vom ariden Festland und Bildung feuchterer Klimabedingungen. Indirekt scheinen auch Angaben über die klimatischen Verhältnisse der Atmosphäre möglich (freundliche persönliche Mitteilung von Prof. W. T. HOLSER). So bedeuten höhere Werte (rechter Kurventeil) von δS^{34} zusammen mit δSO^{14} -Messungen feuchte Atmosphäre mit viel Wasserdampf (Wolken) und Kohlensäure, dagegen niedrige Werte (linker Kurventeil) trocken, arid, wenig Wasserdampf, dafür jedoch starke UV-Einstrahlung. Betrachtet man unter diesen ökologischen und klimatischen Voraussetzungen die Events, dann fällt auf, daß sie mit bedeutenden Evolutionsphasen der Pflanzenwelt zusammenfallen (vgl. Abb. 6).

Der Souris-Event fällt zeitlich in die Periode erster Landpflanzenfunde. Der Röt-Event, welcher seinen Peak hauptsächlich im Ober-Perm besitzt, leitet das Zeitalter der Gymnospermenausbreitung in Trockengebieten ein. In der höheren Unter-Trias, wo die extrem niedrigen Perm-Werte in genau das Gegenteil (δS^{34} bis + 27 ‰), nämlich die Höchstwerte umschlagen und damit das Ende einer Trockenperiode anzeigen, sieht sich die im semiariden Perm entstandene Gymnospermenflora neuen ökologischen Bedingungen gegenüber (vgl. Abb. 8, Tethys-Rift). Und genau hier stellen sich die ersten Varietäten in Richtung Praeangiospermie der Keimstellenpolaritäten ein. Diese Situation setzt sich bis in das humidere Muschelkalkmilieu fort, so daß aus den ersten Unter-Triasanlagen weitere Differenzierungen bis zur Bildung äquatorialer (angiospermider) Keimstellen erfolgen. Dies betrifft im besonderen Maße die Exine. Offenbar diente das nicht mehr abgehobene, nicht hohle Saccusgebilde der Coniferophytina dem Pollenkorn viel eher als Verdunstungsschutz denn als Flugorgan. Diese Funktion ist im noch feuchteren Milieu des Muschelkalkes (Mittel-Trias) nicht mehr am Platze. Der Saccus wird reduziert, wie an Aperturkonzept Nr. 1 gezeigt werden konnte, bis zu Columellabildungen, welche das stark unregelmäßig zerriffene bis polygonale Tectumreticulum tragen. Es scheint daher eine semitectate Reticulumbildung der Sexine *ökologische Ursachen* zu besitzen. Und zwar beim Übergang vom trockenen in feuchtes Milieu wird das Tectum immer lückenhafter. Diese Entwicklung scheint sich über die Angiospermen der Unter-Kreide, wo man noch feuchtere Verhältnisse annehmen kann (*Clavatipollenites*, *Retimonocolpites*, *Tricolpites*, *Asteropolis* etc.) fortzusetzen und im Rezentbereich bei den Winteraceae und anderen Ranales vervollkommen vorzuliegen. Die von WALKER (1974, S. 893) gegebene Evolutionsreihe der Sexine von tectat-imperforat (Unter-Trias) ausgehend bis immer unvollkommener tectat läßt sich am Fossilmaterial bestätigen. Wie die Isotopenkurve eindringlich nahelegt, sind die Gründe ökologische, und zwar tectat-imperfect im semiariden Trockenmilieu und semitectat im feuchteren Milieu. Es ist vollkommen richtig, daß WALKER 1974 sekundär auch den umgekehrten Weg ins Auge faßte. In der Cactaceen-Gattung *Astrophytum* (KLAUS 1970) verhalten sich die primitiven Arten (*Astrophytum ornatum*) semitectat, die hoch evoluierten dagegen tectat-perforat. Das heißt, das Tectum wächst allmählich in ariden Zonen wieder zu. Ein Widerspruch zum biogenetischen Grundgesetz von HAECKEL? Keineswegs, wenn man die Triasentwicklung verfolgt. Die Reduktion des Tectum im feuchten Milieu des Muschelkalk (Mittel-Trias), erfolgt in der Weise, daß zwischen den Columellareihen das ungestützte Tectum durchsackt, sich eindellt bis zur Berührung mit der Nexine. Das heißt, das Tectum wird nicht durchlöchert, sondern senkt sich ein, um allmählich am Boden der Nexine mit dieser zu verschmelzen oder sich aufzulösen. Wenn ein offenes Tectum sekundär wieder zuwächst (z. B. bei einzelnen Cactaceae) geschieht dies nicht durch den Vorgang des Anhebens einer grubig eingedellten Tectummembran, sondern wo diese einmal verlorengegangen ist wird sie durch andere Vorgänge ersetzt, und zwar durch seitliche Sporopolleninlagerung an den Perforationsrändern der äußersten Tectumschicht. Die primitive Cactaceen-Gattung *Astrophytum ornatum* wächst in der etwas feuchteren Moctezuma-Schlucht in Mexico und besitzt daher noch ein offeneres Tectum, während die hochevoluierten *Astrophytum*



 äquatoriale Aperturen

Abb. 7 a.
Ozeanöffnungen und δS^{34} Alb-
event mit folgenden ersten Angio-
spermenpollen-Fundstellen (nach
SRIVASTAVA, 1976 verändert).

Abb. 7 b.
Prae-Apt-Fundstellen tricolpaten
Pollens (angiospermid) entlang der
sich bildenden Tethys-Ränder (nach
KREMP, 1978).

crassispinum Formen des Randes der Chihuahua-Wüste offenbar im wesentlich arideren Milieu das Tectum sekundär schließen.

Welche Ozeanbildungen sich in der Unter-Trias in Kontinentalplatten einschneidet, wird in der Isotopenliteratur nicht angeführt, jedoch dürfte die allmähliche Vertiefung der Tethys eine Rolle spielen (vgl. Abb. 8, TOLLMANN, 1978). Es scheint von paläogeographischem Interesse, daß sich angiospermide Neufunde dort einstellen, wo Gebiete mit sich öffnenden Riftbildungen mit den Breiten der Wendekreise (aride Zonen) zusammenfallen.

In den folgenden humideren Sedimentationsperioden von Ober-Trias und Jura zeigen sich im Hinblick auf Fortsetzung der praeangiospermiden Bildungen der Mittel-Trias bisher keine beobachtbaren Evolutionsschritte ab, ebenso wie es auch keine wesentlichen Veränderungen der Isotopenkurve gibt.

Alb - Event

Erst in der Unter-Kreide kommt es zu einem schwächeren Event, welcher offenbar das Einschneiden der Atlantik-Riftbildung (vgl. Abb. 7 a, 8) und in der Folge die Erweiterung des Ozeans kennzeichnet. In dieses immer feuchtere ökologische Milieu der Unter-Kreide fallen fast analog zum Röt-Event und dem Muschelkalk die Funde von Pollen mit äquatorialen Keimstellen und noch viel stärker aufgelösten Tectummustern, welche man mit Recht als echte Angiospermen bezeichnet. Am Übergang zur Ober-Kreide evolvieren diese dann reichlich in der bekannten Form, von den morphologisch schon in der Mittel-Trias angedeuteten Grundkonzepten Gebrauch machend.

Die äquatoriale Keimstelle ist nicht mehr wie in der Trias ein Kombinationsmerkmal (multiple germination CHALONER, 1970), sondern die alleinige Aperturform der Pollenoberfläche.

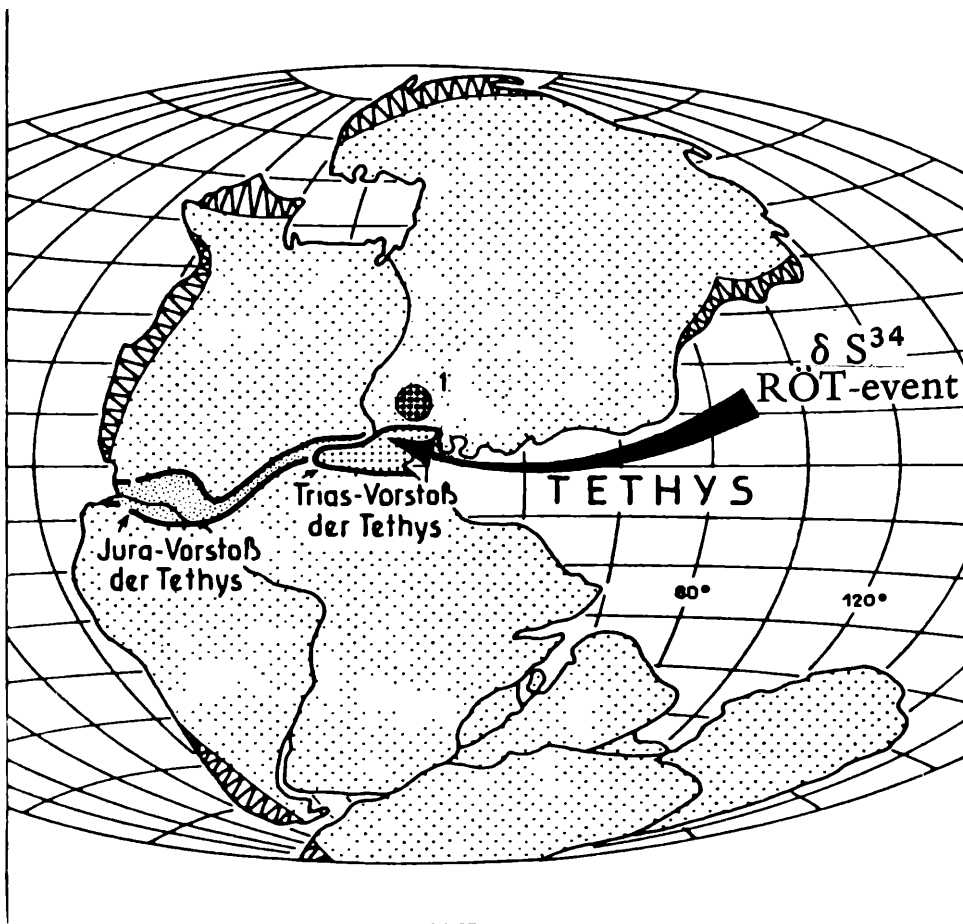


Abb. 8.

Der Beginn des Triasvorstoßes der Tethys fällt mit dem Röt-event und der ersten Heraufdifferenzierung praeangiospermider Pollenmorphologie im Bereich der Tethys-Ränder zusammen.

1: Fundstellen der in dieser Arbeit vorgelegten Pollen-Konzepte der Mittel-Trias (Muschelkalk). Nach TOLLMANN, A. 1978 (verändert).

Die jüngere Kombination zum „successiformen“ Pollentyp besetzt die gesamte Oberfläche in dichtester Packung mit Keimstellen. Wie auch der Verlauf der Isotopenkurve nahelegt, sind ab dem Neogen keine weiteren wesentlichen Evolutionsschritte mehr festzustellen. In einigen Grundzügen, wie z. B. Apertursymmetrie und Polarität, sind die Evolutionsschritte zwischen Röt-Event und Alb-Event (vgl. Abb. 6 und 9) nicht sehr groß. In Detailuntersuchungen, d. h. in den Vervollkommnungen der Anlagen (Beschränkung auf äquatoriale Keimstellen und vollständige Reduktion der Sexine bis zum Reticulum) jedoch beträchtlich. Praeangiospermie im Rahmen der Gymnospermenflora der Trias und Angiospermie der Unter-Kreide sind zwei Evolutionsetappen, welche mit ökologischen und paläogeographischen Veränderungen augenfällig übereinstimmen.

In diesem Zusammenhang sei auf die von SCHWEITZER (1977) aus der Ober-Trias des Iran beschriebenen Zwitterblüte mit praeangiospermidem Charakter verwiesen (*Irania*), deren Fundstelle etwa mit dem Tethysrand und den geschilderten paläogeographischen Verhältnissen gut übereinstimmt.

Zusammenhang der morphologischen Mittel-Trias Baupläne mit älteren und jüngeren Entwicklungsstufen. (Abb. 9)

Mit dem Ausdruck „praeangiospermide Konzepte“ werden rein morphologische *Analogue* zu Ausgangsbauplänen definiert ohne jedoch die Fossilien in irgendeiner Weise taxonomisch zuzuordnen.

Die zahlreichen, fast fließenden Übergangsstufen der Aperturkonzepte innerhalb des Niveaus der Mittel-Trias weisen auf die außerordentlich enge Verwandtschaft hin. Es ist nicht auszuschließen, daß derartige Pollenvariabilitäten innerhalb einer biologischen Art oder Gattung aufgetreten sind. In der vorangehenden Unter-Trias, wo derartige Konzepte erstmalig im obersten Abschnitt, dem Röt (vgl. auch Röt-Event der Schwefelisotopen) auftreten, ist die morphologische Diversifikation noch wesentlich geringer.

Aus einer offenbar bisaccaten Ausgangsform entstehen (sehr selten) zwei geometrisch grundlegend verschiedene trisaccate Varietäten (vgl. Abb. 9). Beide besitzen eine proximale Y-Marke und ein distal trichotomosulcat begrenztes Feld. Bei Form „A“ kommen Y-Marke und Strahlen des Trichotomosulcus genau zur Deckung und Berührung (Garside's law oder auch Illiciaceae-Typ). Bei Form „B“, welche sich als Träger der meisten Konzept-Diversifikationen in die Mittel-Trias fortsetzt, alternieren hingegen die Strahlen von Y-Marke und Trichotomosulcus (Fischer's law). Die dritte Unter-Triasform ist ein monosulcater Typ, welcher durch vollkommene Reduktion der Sacci entstanden ist. Man kann in den Präparaten alle Übergangsstufen beobachten. In der Mittel-Trias bauen die meisten Konzepte auf diese drei Unter-Triasformen auf. Lediglich für den zonosulcat-ulceraten Typ scheint bisher keine direkte Unter-Triasausgangsform gefunden, obwohl sie dem Ausgangsformenkreis sicher nahesteht. Dasselbe gilt für das „biporate“ Konzept.

Die Fortsetzung der Formenmannigfaltigkeit in die Ober-Trias und -Jura scheint offenbar wegen der Vertiefung und Vergrößerung der Tethys-Region (vgl. Abb. 7, 8) bisher wenig erkennbar. Erst in der Unter-Kreide tritt uns die Weiterentwicklung der Trias-Konzepte in ökologisch viel humideren Gebieten der neuen Plattentektonik-Konfiguration am Rande der Gräbenausbildungen des Alb-Event vielerorts in stark evoluierten und in der Sexine reduzierten echten Angiospermentypen entgegen. Aus KREMP's Computerkarte (1978, Abb. 7 b) geht hervor, daß sich die früher als höher evoluiert (gegenüber den Monocolpaten) vermuteten Tricolpites-Formen schon an mehreren Orten in Prae-Apt-Ablagerungen, offenbar gleichzeitig mit monocolpaten Formen vorfinden. KREMP's Fundanordnung (Abb. 7 b) erinnert sehr an die alten Tethys-Ränder der Trias.

Morphologisch leiten sich Formen der Unter-Kreide aus den Trias-Konzepten ab. *Asteropollis* erinnert an eine ähnliche tetra-polychotome Form (Konzept 2) der Mittel-Trias. Die „Stephanocolpites“-Formen des Alb von Oklahoma sind unschwer als colpoide Trichotomosulcus- und alternierende Y-Marken-Enden (ähnlich Schizandraceae) erklärbar. *Penetetrapites* mit der auf den ersten Blick schwer erklärbaren vierten Distalpore ist unschwer im Grundkonzept aus dem anazonosulcat-trisaccoiden Triaskonzept 4 durch völlige Reduktion der Sacci erklärbar. *Clavatipollenites* scheint in morphologischen Bezug zum monosulcaten Typ der Trias zu stehen. In der Ober-Kreide findet sich ein

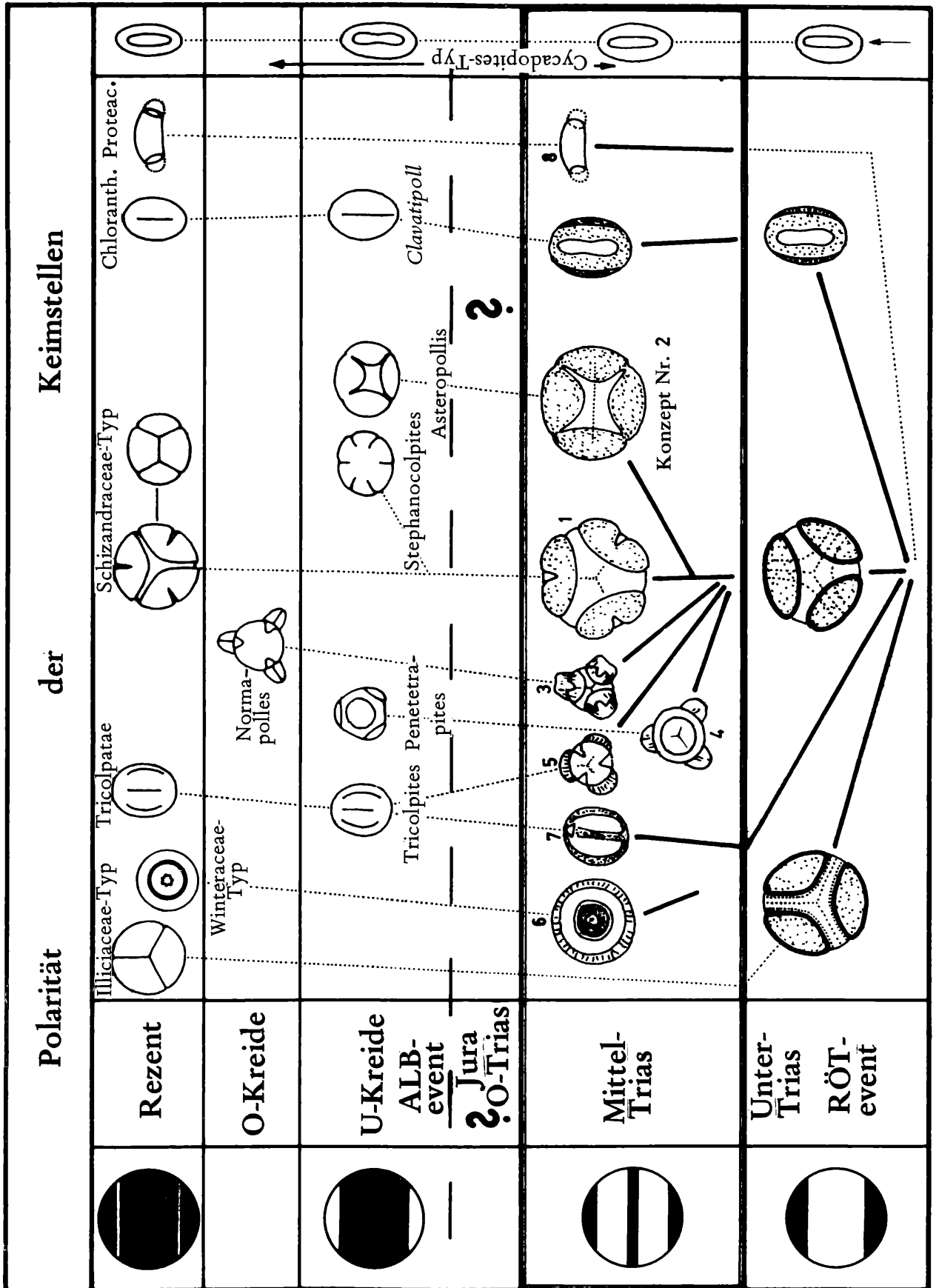


Abb. 9: Die im Text beschriebenen Apertur-Konzepete der Mittel-Trias mit den morphologischen Wurzeln in der Unter-Trias sowie den möglichen morphologischen Entwicklungsformen von Unter-Kreide und Ober-Kreide bis rezent.

ähnlicher Normapolles-Typ mit zusätzlicher Distalpore (Zonosulcus + Ulcus).

Auf die mögliche morphologische Beziehung zwischen Normapolles und Trias-Konzept wurde bereits verwiesen. Im Rezentbereich findet sich einerseits eine bedeutende Vervollkommnung, andererseits aber auch Reduktion vieler Merkmale der Trias-Konzepte bei den Magnoliales (Illiciaceae, Winteraceae, Schizandraceae und Magnoliaceae) als auch Proteaceae.

Das Problem der Eurypalynie rezenter Taxa aus dem Gesichtswinkel der Mittel-Trias Apertur-Konzepte.

Nymphaeales, Magnoliales und viele andere taxonomische Einheiten der Angiospermen besitzen außerordentlich unterschiedliche Keimstellen innerhalb engerer Verwandtschaftskreise. Dieses Problem wird bei Betrachtung der ersten „angiospermiden“ Bauplananlagen der Trias etwas verständlicher. Die im Rezentbereich deutlich geschiedenen Aperturkonstruktionen treten vereint an einem einzelnen Korn, oder in einem Formenschwarm sehr ähnlicher Körner auf. So zeigt das vorliegende Beispiel (Konzept 1) von „*Dacrycarpites europaeus*“ zugleich als Kombination die morphologischen Eigenschaften 3-radiärer Symmetrien (tricolpoid, triporoid), distale Keimstellen (Trichotomosulcus) und sogar Ansätze zu Zonosulcus. Diese genetisch fixierten Grundelemente der Keimstellen werden später offenbar neu kombiniert und separiert auf verschiedene Taxa verteilt.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

1. Die Mittel-Trias ist eine Zeit des Experimentierens in Evolutionsrichtungen und Evolutionskonzepten.
2. Die Exine zeigt erste Anzeichen angiospermider Reticulation und Columella-Strukturen (Taf. 2, Fig. 2, 3, 4; Abb. 2).
3. Die angiospermide Exine mit Reticulum und Columellae entwickelt sich aus Saccus- und Pseudosaccusstrukturen der Trias-Gymnospermae. Dieser Vorgang ist am beschriebenen Mittel-Trias-Pollenkorn von „*Dacrycarpites europaeus*“ MÄDLER und an dessen nahe verwandten Unter-Trias-Vorläufern „*Hexasaccites muelleri*“ erkennbar.
4. Das von WALKER (1974, S. 893) entworfene Tectum-Evolutionsschema kann an Hand der ersten Mittel-Triasentwicklungsschritte vom geschlossenen zum offenen Tectum bestätigt werden.
5. Diese Entwicklung setzt sich bei den ersten Unter-Kreide-Angiospermenpollen *Clavatipollenites*, *Retimonocolpites* etc. bis zu den rezenten Schizandraceae, Winteraceae und Illiciaceae etc. offenkundig fort.
6. Gymnospermen können vom Ober-Karbon bis rezent eine gemischte columellär-alveoläre Sexinenstruktur aufweisen. Von diesem Typ sind sowohl columelläre (Angiospermae-Neotomie, vgl. TAKHTAJAN 1959, 1974) als auch alveoläre (Cycadaceae) Sexinenstrukturen ableitbar.
7. Aperturen werden zusätzlich zu distalen und proximalen Bereichen in der Mittel-Trias im Äquator de novo angelegt (Taf. 1–4).
8. Verschiedene Konzepte führen zu Polaritätsverhältnissen triporoider und tricolpoider Systeme.
9. Das Garside's law (Tetradenstrahlen entsprechen Äquatoraperturen) der Keimfurchensymmetrie dominiert (rezent: diverse Magnoliales, Proteaceae).
10. Anzeichen von Zoophilie treten als Pila suprategal an den Saccusaußenseiten saccater Gymnospermenpollenkörner auf.
11. Auf die zeitliche Übereinstimmung von „abrupten“ Schwefelisotopenänderungen der offenen Weltmeere und deren ökologischen und klimatischen Folgen im Vergleich zu Evolutionsrhythmen der Pflanzen wird hingewiesen. Der Röt-Event der Trias fällt mit den Anfängen der Praeangiospermieentwicklung der Pollenkörner, der Alb-Event der Unter-Kreide mit dem Einsatz ausgereifter Angiospermenbaupläne zusammen.

CONCLUSIONS

1. Mid-Triassic time is a period of an extremely high rate of experiments in variability among gymnospermous pollen-grains.

2. The exine shows differentiations towards formation of columellae and semitectat reticulation (pl. 2, fig. 2, 3, 4, Abb. 2).
3. Reticulumstructures with columellae are evolving from pseudosaccat gymnospermous exine structures during Mid-Triassic time. Different states of development can be observed. Example, „*Dacrycarpites europaeus* MÄDLER“ and its Lower Triassic precursors of the formgroup „*Hexasaccites muelleri*“.
4. The tectum evolution proposed by WALKER (1974:893), can be fully underlined. The first step from tectat to semitectat is recognizable on Mid Triassic pollen (see concept 1).
5. This evolution apparently continues til Lower Cretaceous angiospermous pollen like *Clavatipollenites*, *Retimonocolpites*, etc. and ends with extant Magnoliales (Winteraceae, Schizandraceae, Illiciaceae, etc.).
6. Gymnosperm pollen grains from fossil (carboniferous) til modern types (Pinaceae) may basically be fitted out with a combined sexine structure. At the basis of a sexine section with columellae (see pl. 4, fig. 11, 12 and Abb. 4) and in higher parts with alveolae. By advancing the growth of the basal structure, pure columellar types (angiospermae) may derive (neotenic) TAKHTAJAN (1959, 1974) or by restricting the growth on the outer sexine parts, pure alveolar structure (Cycadales) may result (see Abb. 4).
7. In Mid Triassic apertures are the first time built in the equator of a pollen (de novo) in addition to proximal and distal germination features (multiple germination CHALONER (1970 – pl. 1–4)).
8. Different apertur concepts lead to polarities of triporoid and tricolpoid systems.
9. Garside's law of germination orientation is clearly dominant (cf. Proteaceae, Magnoliales, p. p.).
10. Features of animal pollination (zoophilie) can be observed with suprategical pila on the surface of sacci of bisaccat gymnosperm pollen grains.
11. The major events of the sulfur isotop curve HOLSER (1977) reflect some coincidence with important evolutionary trends of plant life (Abb. 6). The first landplant-evolution follows the Souris-event in the Devonian. The Röt-event as next is followed not only by gymnospermous diversification but also in Mid Triassic time by praeangiospermid features on some rare pollen-grains. The Alb-event presents the true angiospermic pollen sequence. Ecologic, climatic and palaeogeographic reasons can be concluded from the sulfur isotopic curve and may be responsible for the evolutionary steps also in pollen morphology.

Die vorliegende Arbeit baut auf einen Vortrag auf, welcher anlässlich des Symposiums zum 250. Geburtstag von Nikolaus Freiherrn von Jacquin (1727–1817) unter dem Titel „Vergleichende Palynologie“ an der Universität Wien am 16. Februar 1977 gehalten wurde. Für zahlreiche wertvolle Einzeldiskussionen in diesem Zusammenhang danke ich besonders Herrn Prof. Dr. F. EHRENDORFER, Wien, dem Organisator und Leiter dieses Symposiums. Wertvolle persönliche Mitteilungen über die neuesten Ergebnisse der Schwefelisotopenforschung im allgemeinen und jener der Trias im besonderen sowie viele interessante und wesentliche Anregungen erhielt ich von Prof. Dr. William T. HOLSER, Universität Eugene, Oregon, wofür besonders herzlich zu danken ist. Bei der Fertigstellung des Manuskriptes durfte ich mich in bewährter Weise der Unterstützung von Herrn Stud. Ass. Reinhard ZETTER sowie Frau stud. rer. nat. Brigitte GLOCK erfreuen, wofür herzlich zu danken ist.

LITERATUR

- ADLOFF, M. & DOUBINGER, J. 1969. Etude palynologique dans le gres a *Voltzia* (Trias inferieur). – Bull. Serv. Carte geol. Als. Lorr., 22(2):131–148, Strassbourg.
- AXELROD, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. – *Evolution* 6:29–60, Lancaster, Pa.
- AXELROD, D. I. 1960. The evolution of flowering plants. – In: *The Evolution of Life*, ed. S. Tax, pp. 227–305, Univ. of Chicago Press, Chicago.
- AXELROD, D. I. 1970. Mesozoic palaeogeography and early angiosperm history. – *Bot. Rev.* 36:277–319, Lancaster, Pa.
- BRENNER, G. J. 1963. The Spores and Pollen of the Potomac Group of Maryland. – Bull. Dept. of Geology, Mines and Water Res. 27. Baltimore.
- BRENNER, G. J. 1967. Early angiosperm pollen differentiation in the Albian to Cenomanian deposits of Delaware (USA). – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1:219–227, Amsterdam.
- BRENNER, G. J. 1968. Middle Cretaceous spores and pollen from northeastern Peru. – *Pollen Spores* 10: 341–383, Paris.
- BRENNER, G. J. 1974. Middle Cretaceous Floral Provinces and Early Migrations of Angiosperms. – In: *Origin and Early Evolution of Angiosperms*, S. 23–48, Columbia University Press, New York-London.
- BURGER, D. 1970. Early Cretaceous angiospermous pollen grains from Queensland. – *Bur. Min. Res. Geol. Geophys. Extract* 1, 116:1–10, Canberra.
- CANRIGHT, J. E. 1963. Contributions of pollen morphology to the phylogeny of some ranalean families. – *Grana Palynol.* 4:64–72, Stockholm.
- CHALONER, W. G. 1970. The evolution of miospore polarity. – *Geoscience and Man*, 1:47–55, USA.
- CRONQUIST, A. 1968. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. – Houghton, Boston.
- DAVIES, E. H. & NORRIS, G. 1976. Ultrastructural Analysis of exine and apertures in angiospermous colpoid pollen (Albian, Oklahoma). – *Pollen et Spores*, 18(1):129–144, Paris.
- DOYLE, J. 1945. Developmental lines in pollination mechanism in the coniferales. – *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., New Ser.*, 24(5):43–62, Dublin.
- DOYLE, J. A. 1969 a. Cretaceous angiosperm pollen of

- the Atlantik Coastal Plain and its evolutionary significance. — J. Arnold. Arbor. 50:1–35, Cambridge, Mass.
- DOYLE, J. A. 1969 b. Angiosperm pollen evolution and biostratigraphy of the basal Cretaceous formations of Maryland, Delaware, and New Jersey. — Geol. Soc. America, Abstract with Programs for 1969 pt. 7:51. (Abstr.)
- DOYLE, J. A. 1970. Evolutionary and stratigraphic studies on Cretaceous angiosperm pollen. Ph. D. Dissertation, Harvard University.
- DOYLE, J. A. 1973. Fossil evidence on early evolution of the monocotyledons. — Quart. Rev. Biol. 48:399–413, Baltimore.
- DOYLE, J. A., VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B. 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. — Pollen et Spores 17:429–486, Paris.
- DOYLE, J. A., JARDINE, S. & DOERENKAMP, A. 1976. Evolution of angiosperm pollen in the Lower Cretaceous of equatorial Africa. — Bot. Soc. Am., Abstracts.
- EHRENDORFER, F. 1976. Evolutionary Significance of Chromosomal Differentiation Patterns in Gymnosperms and Primitive Angiosperms. — In Origin and early evolution of angiosperms. Columbia Univ. Press. 1976:220–241, New York & London.
- EHRENDORFER, F. 1978. Lehrbuch der Botanik (Strasbourg). — 3. Teil, Evolution und Systematik. S. 477–987. Gustav Fischer Verl. Stuttgart–New York.
- EHRENDORFER, F. et al. 1968. Chromosomenumber and evolution in primitiv angiosperms. — Taxon, 17: 337–353, Utrecht.
- ERDTMAN, G. 1948. Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic time? — Geol. Fören. Stockholm Förh. 70:265–271, Stockholm.
- ERDTMAN, G. 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. I. Angiosperms. — Stockholm.
- ERDTMAN, G. 1957. Pollen and Spores Morphology and Plant Taxonomy. II. — Stockholm.
- ERDTMAN, G. 1964. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenmorphologie von *Lactoris fernandeziana* und *Drimys winteri*. — Grana 5(1):33–39, Stockholm.
- ERDTMAN, G. 1965. Pollen and Spores Morphology and Plant Taxonomy. III. — Stockholm.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J. 1964. Textbook of Pollen Analysis. — 2nd rev. ed. Hafner Pub. Co., New York.
- GROOT, J. J. & GROOT, C. R. 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. — Communic. Serv. Geol. Portugal 46:133–176, Lissabon.
- HABIB, D. 1970. Middle Cretaceous palynomorph assemblages from clays near the Horizon Beta deep-sea outcrop. — Micropaleontology 16:345–379, New York.
- HEDLUND, R. W. & NORRIS, G. 1968. Spores and Pollen from the Fredericksburgian (Albian) strata, Marshall County Oklahoma. — Pollen et Spores, 10:131–159, Paris.
- HICKEY, L. J. & DOYLE, J. A. 1972. Fossil evidence on evolution of angiosperm leaf venation. — Amer. J. Bot. 59:661 (Abstr.), USA.
- HOLSER, W. T. 1977. Catastrophic chemical events in the history of the ocean. — Nature, 267(5610):403–408, London.
- HOLSER, W. T. & KAPLAN, I. R. 1966. Isotope Geochemistry of Sedimentary Sulfates. — Chem. Geol., 1:93–135, USA.
- HUGHES, N. F. 1961. Fossil evidence and angiosperm ancestry. — Sci. Progr. 49:84–102.
- HUGHES, N. F. 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* ERDTMAN 1948. — Palaeontology 4:292–299, London.
- HUGHES, N. F. 1974. Angiosperm evolution and the superfluous upland origin hypothesis. — Birbal Sahni Inst. Paleobot., Spec. Publ., 1:25–29, Lucknow.
- HUGHES, N. F. 1974. Cretaceous Paleobotanic Problems. — In Origin and Early Evolution of Angiosperms (Charles B. Beck Ed.) S. 11–23, Columbia Univ. Press, New York & London.
- HUGHES, N. F. 1976. Palaeobiology of angiosperm origins. — London.
- JALAN, S. & KAPIL, R. N. 1964. Pollen grains of *Schizandra* MICHAUX. — Grana 5:216–221, Stockholm.
- JANSONIUS, J. 1962. Palynology of Permian and Triassic sediments, Peace River Area, Western Canada. — Palaeontographica 110 B:35–98, Stuttgart.
- JARDINE, S. & MAGLOIRE, L. 1965. Palynologie et stratigraphie du Cretace des bassins du Senegal et de Cote d'Ivoire. — Mem. Bur. Rech. Geol. Min. 32: 187–245.
- KEMP, E. M. 1968. Probable angiosperm pollen from the British Barremian to Albian strata. — Palaeontology, 11:421–434, London.
- KEMP, E. M. 1970. Aptian and Albian miospores from southern England. — Palaeontographica 131B:73–143, Stuttgart.
- KLAUS, W. 1953. Zur Einzelkornpräparation fossiler Sporomorphem. — Mikroskopie, 8(1, 2), Wien.
- KLAUS, W. 1953 a. Mikrosporenstratigraphie der ostalpinen Salzberge. — Verh. Geol. B.-A., 3, Wien.
- KLAUS, W. 1953 b. Über die Sporendiagnose des deutschen Zechsteinsalzes und des alpinen Salzgebirges. — Z. deutsch. geol. Ges. Jg. 1953, 105, Hannover 1955.
- KLAUS, W. 1964 c. Zur sporenstratigraphischen Einstufung von gipsführenden Schichten in Bohrungen. — Erdöl-Z., H. 4:119–132, Wien-Hamburg.
- KLAUS, W. 1965. Zur Einstufung alpiner Salztone mittels Sporen. — Verh. Geol. B.-A., Sonderh. G., A288–292, Wien 1965, Z. deutsch. geol. Ges. Jg. 64, 116: 544–548, Hannover 1965.
- KLAUS, W. 1970. Utilization of Spores in Evaporite Studies. — 3rd Symp. on Salt., NOGS, Ohio.
- KLAUS, W. 1970. Blütenstaubformen der Kakteen. — Kakt. u. a. Sukk., Jg. 21(5):94–95, Stuttgart.
- KLAUS, W. 1972. Saccusdifferenzierungen an Pollenkörnern ostalpiner Pinus-Arten. — Österr. Bot. Z. 120: 93–116, Wien.
- KLAUS, W. 1972. Zur Aufbereitungstechnik und Stratigraphie von Trias-Sporen. — Symp. Mikrofauna u. Mikrofazies der alpinen Trias und deren Nachbargebiete, Innsbruck 1972 und Z. Geol.- u. Bergbaustud. 21:

- 429–435, Innsbruck.
- KLAUS, W. 1974. Neue Beiträge zu Datierungen von Evaporiten des Ober-Perm. – *Carinthia* 2, 164(84):79–85, Klagenfurt.
- KLAUS, W. 1977. Forschungsschwerpunkte der Paläobotanik und Palynologie an der Universität Wien. – *Rev. Paläobot. Palynol.*, 23:303–330, Amsterdam.
- KLAUS, W. 1977. Microfloristic events towards Permo-Triassic boundary. – *Int. Palynol. Conference, Lucknow 1976/77* (in Druck).
- KLAUS, W. 1977. Zur Pollendiagnose der Rotkiefer (*Pinus sylvestris* L.). – *Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I*, 186(4–5):125–218, Wien.
- KÖHLER, E. 1970. Die Pollen- und Sporenvergleichsammlung des Bereiches Botanik und Arboretum. – *W. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R.* XIX, 2/3:308–313, Berlin.
- KRASSILOV, V. A. 1967. Rannemelovaya flora Yuzhnogo Primorya i yeye znachenije dlya stratigrafii (Early Cretaceous flora of the southern Primorye and its significance for stratigraphy). – *Nauka, Moskau*.
- KREMP, G. W. 1978. The earliest appearance worldwide of tricolpate pollen and the origin of angiosperms. – *Abstr. Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists, Eleventh Annual Mtg., Phoenix, Ariz. 1978*:22.
- KUPRIANOVA, L. A. 1967. Apertures of pollen grains and their evolution in angiosperms. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3:73–80, Amsterdam.
- KUPRIANOVA, L. A. 1969. On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. – *Pollen et Spores* 11:333–351, Paris.
- KUYL, O. S., MULLER, J. & WATERBOLK, H. T. 1955. The application of palynology to oil geology, with special reference to western Venezuela. – *Geology en Mijnbouw, new series*, 17(3):49–76, Den Haag.
- MANTEN, A. A. 1966. Half a century of modern palynology. – *Earth-Sci. Rev.*, 2:277–316, Amsterdam.
- MANTEN, A. A. 1966. Some current trends in palynology. – *Earth-Sci. Rev.*, 2:317–343, Amsterdam.
- MÄDLER, K. 1964. Die geologische Verbreitung von Sporen und Pollen in der deutschen Trias. – *Beih. geol. Jb.* 65:3–147, Hannover.
- MEEUSE, A. D. J. 1965. Angiosperms – past and present. – (*Advancing frontiers of plant sciences vol. 11. Inst. f. Advancement of Science and Culture, New Delhi*) Chap. 10: The message of the pollen grains, p. 112–124.
- MÜLLER, H. 1966. Palynological investigations of Cretaceous sediments in northeastern Brazil. – In *Proc. 2nd West African Micropaleontological Coll. (Ibadan)*, ed. J. E. van HINTE, pp. 123–136, Brill, Leiden.
- MULLER, J. 1969. A palynological study of the genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae). – *Pollen et Spores* 11: 223–298, Paris.
- MULLER, J. 1970. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. – *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 45:417–450, London.
- MILLAY, M. A. & TAYLOR, T. N. 1970. Studies of living and fossil saccate pollen grains. – *Micropaleontology* 16(4):463–470, New York.
- MILLAY, M. A. & TAYLOR, T. N. 1974. Morphological studies of Paleozoic saccate pollen. – *Palaeontographica* 147 B:75–99, Stuttgart.
- NEMEJC, F. 1956. On the problem of the origin and phylogenetic development of the angiosperms. – *Sb. Narod. Musea Praha* 12 B:59–143, Prag.
- NIELSEN, H. 1966. Schwefelisotope im marinen Kreislauf und das δS^{34} der früheren Meere. – *Geol. Rundschau*, 55:16–172, Stuttgart.
- NORRIS, G. 1970 ? Pollen ultrastructural and palynostratigraphic evidence for mid-Cretaceous angiosperm evolution and radiation. – *Xerox-Manuskript*.
- NORRIS, G. 1976. Paleopalynologic contributions to the pattern of mid-Cretaceous angiosperm evolution and radiation: stratigraphic and pollen ultrastructural evidence. – *Can. J. Bot.* (in press), Ottawa.
- NORRIS, G. & HEDLUND, R. W. 1975. Palynostratigraphic evidence for polyphyletic evolution of dicotyledonous-type angiosperm pollen in the Middle Albian. – (1975 in press).
- PETTITT, J. M. & CHALONER, W. G. 1964. The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis*. – *Pollen et Spores* 6(2):611–620, Paris.
- PRAGLOWSKI, J. 1974. Magnoliaceae Juss. Taxonomy by J. E. DANDY. – *World Pollen and Spore Flora* 3: 1–45, Stockholm.
- PRAGLOWSKI, J. 1976. Schisandraceae B1. – *World Pollen and Spore Flour* 5:1–33, Stockholm.
- PRAGLOWSKI, J. & PUNT, W. 1973. An elucidation of the microreticulate structure of the exine. – *Grana* 13: 45–50, Stockholm.
- REINHARDT, P. & SCHMITZ, W. 1965. Zur Kenntnis der Sporeae disperae des mitteldeutschen Oberen Buntsandstein. – *Freiburger Forschungsh. C* 182 Pal.:19–36, Leipzig.
- SCHEURING, B. W. 1970. Palynologische und palynostratigraphische Untersuchungen des Keuper im Böhchentunnel. – *Schweiz. Paläont. Abh.*, 88, 119 p., Basel.
- SCHEURING, B. W. 1974. „Protosaccate“ Strukturen, ein weitverbreitetes Pollenmerkmal zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit. – *Geol. Pal. Mitt.*, 4(2): 1–30, Innsbruck.
- SCHWEITZER, H. J. 1977. Die Rätio-jurassischen Floren des Iran und Afghanistan. – 4. Die rätische Zwitterblüte *Irania hermaphroditica* n. sp. und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. – *Palaeontographica* 161B:1–4:8–145, Stuttgart.
- SCOTT, R. A., BARGHOORN, E. S. & LEOPOLD, E. B. 1960. How old are the angiosperms? – *Amer. J. Sci.* 258A:284–299.
- SRIVASTAVA, S. K. 1966. Upper Cretaceous microflora (Maestrichtian) from Scollard, Alberta, Canada. – *Pollen et Spores*, 8:497–552, Paris.
- SRIVASTAVA, S. K. 1976. The fossil pollen genus *Classopollis*. – *Lethaia*, 9:437–457, Oslo.
- STAPLIN, F. L., POCOCK, S. J. & JANSONIUS, J. 1967. Relationship among gymnospermous pollen. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 3:297–310, Amsterdam.
- STEBBINS, G. L. 1974. Flowering plant evolution above

- the species level. — 399 S., Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass.
- STRAKA, H. 1963. Über die mögliche phylogenetische Bedeutung der Pollenmorphologie der madagassischen *Bubbia perrieri* R. Cap. (Winteraceae). — Grana 4(3): 355–360, Stockholm.
- STRAKA, H. 1975. Pollen- und Sporenkunde. — In: Grundbegriffe der modernen Biologie, 13:1–238, Stuttgart.
- TAKHTAJAN, A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. — Jena.
- TAKHTAJAN, A. 1974. Neoteny and the Origin of Flowering Plants. — In: Origin and Early Evolution of Angiosperms. p. 207–220, New York & London.
- THODE, H. G. & MONSTER, J. 1965. Sulfur-isotop geochemistry of petroleum, evaporites and ancient seas. — Am. Ass. Petrol. Geol. Mem., 4:367–377.
- THOMSON, P. W. 1953. Zur Entstehung und Ausbreitung der Angiospermen im Mesophytikum. — Paläont. Z., 27:4751, Stuttgart.
- TOLLMANN, A. 1978. Plattentektonische Fragen in den Ostalpen und der plattentektonische Mechanismus des mediterranen Orogens. — Mitt. Österr. Geol. Ges. 69: 291–353, Wien.
- TSCHUDY, R. H. 1970. Two New Pollen Genera (late Cretaceous and Paleocene) with Possible Affinity to the Illiciaceae. — US-Geol. Surv. Prof. Papers 643F: 1–13, Denver.
- UENO, J. 1962. On the fine structure of the pollen walls of Angiospermae. II. — Victoria. J. Biol. Osaka City Univ. 13:99–104.
- VAN CAMPO, M. 1971. Precisions nouvelles sur les structure comparees des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, ser. D, 272:2071–2074, Paris.
- VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B. 1973. Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. — Pollen et Spores 15:171–181, Paris.
- VAN CAMPO, M. & SIVAK, J. 1972. Structure alveolaire de l'ectexine des pollens a ballonets des Abietaceae. — Pollen et Spores 14:115–141, Paris.
- VISSCHER, H. 1971. The Permian and Triassic of the Kingscourt Ireland. — Geol. Surv. Ireland, spec. pap. 1, 114 pp., Dublin.
- VISSCHER, H. & COMMISSARIUS, A. 1968. Middle triassic pollen and spores from the Lower Muschelkalk of Winterswijk (Netherlands). — Pollen et Spores 10(1):161–177, Paris.
- WALKER, J. W. 1971. Unique type of angiosperm pollen from the family Annonaceae. — Science 172: 565–567, New York.
- WALKER, J. W. 1974. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. — Am. J. Bot. 61: 891–902, Brooklyn.
- WALKER, J. W. 1974. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. — Am. J. Bot. 61:1112–1137, Brooklyn.
- WALKER, J. W. 1974. Comparative Pollen Morphology and Phylogeny of the Ranalean Complex. — In: Origin and Early Evolution of Angiosperms, S. 241–300, Columbia University Press, New York & London.
- WALKER, J. W. & KEMP, E. S. 1972. Preliminary studies of exine stratification in the pollen of primitive angiosperms. — Brittonia 24:129–130 (Abstr.), New York.
- WALKER, J. W. & DOYLE, J. A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Palynology. — Ann. Miss. Bot. Garden 62 (in press), St. Louis.
- WALKER, J. W. & SKVARLA, J. J. 1975. Primitively Columellaless pollen: A new concept in the evolutionary morphology of angiosperms. — Science 187: 445–447, New York.
- WILSON, T. K. 1964. Comparative morphology of the Canellaceae. III. Pollen. — Bot. Gaz. 125:192–197, Chicago.
- WODEHOUSE, R. P. 1935. Pollen grains. — Mc. Graw, New York.

In der Literaturliste finden sich über die im Text angegebenen Zitate hinausgehend eine Reihe wichtiger Literaturhinweise über Evolution der Angiospermen und besonders deren Pollenmorphologie, welche zahlreiche im Text aufgerufene allgemeine Fragen meist buchmäßig behandeln.

TAFELERKLÄRUNG

Tafel 1

Das trilet-trichotomosulcate Aperturkonzept der Mittel-Trias

- Fig. 1. Distalseite eines trilet-trichotomosulcat-triporoiden Pollenkornes der mittleren Trias Europas aus dem Formenkreis „*Dacrycarpites europaeus* MÄDLER (1964)“. Zentral der Trichotomosulcus mit gerundeten Enden. An der linken, oberen Pollenkontur ist der über den Äquator greifende „Colpus“ der triletten Strahlenverlängerung als Einschnitt zu erkennen. Er reicht über den Äquator auf die Distalseite.
REM-Aufnahme, 1900 x Vergr. Phot. KLAUS
- Fig. 2. Proximalseite des gleichen Pollenkornes wie Fig. 1. Die trilete Marke der Nexine ist kurzstrahlig ausgebildet. Die Sexine verläuft parallel dazu vollkommen reduziert. Der Rand markiert ein großes triletes Feld, dessen Enden sich in Äquatornähe zu Poren erweitern. Von diesen ziehen schmale Schlitze (Colpi) meridional über den Äquator. Am linken unteren Drittel des Kornes ist die Sexine aufgebrochen. Dort wird die columelläre verzweigte Struktur erkennbar.
REM-Aufnahme, 1900 x, Vergr. Phot. KLAUS

Tafel 2

Das trilet-trichotomosulcate Aperturkonzept der mittleren Trias mit Columellae und Reticulum im Vergleich zum rezenten Schizaeaceae-Typ.

- Fig. 1. Pollenkorn der Mittel-Trias. Durchlichtmikroskopische Aufnahme des gleichen trichotomosulcat-trilet-triporoiden Pollenkornes wie in Tafel 1 (Formenkreis *Dacrycarpites europaeus* MÄDLER). Focussierung auf Distalseite. Die Sexine erscheint an keiner Stelle zu einem hohlen Saccus abgehoben. Der Trichotomosulcus ist als breite, helle Dreieckzone erkennbar, welche zu den proximalen Tetradenstrahlen alternierend verläuft.
LIM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. KLAUS
- Fig. 2. Durchlichtaufnahme des gleichen Pollenkornes wie Fig. 1. Focussierung auf Proximalseite. Trilete Marke als Reduktionsarea der Sexine gekennzeichnet, in der Nähe des Äquators poroid erweitert und als schmaler Schlitz weiter über den Äquator auf die Distalseite übergreifend.
LIM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. KLAUS
- Fig. 3. Proximale Sexinenstruktur phototechn. stärker vergrößert. Ausschnitt aus Fig. 2 rechts unterhalb der Mitte. In der Mitte des Bildes vollständige Reduktion der Sexine parallel zum Tetradenstrahl erkennbar. Ansätze zu angiospermid-reticuloider Sexinenstruktur. Die Columellae - als Punktreihen erkennbar - ordnen sich zu sechseckigen bis ringförmigen geschlossenen Netzmaschen an (siehe Pfeile in Fig. 3 und entsprechend Fig. 4).
LIM-Aufnahme, 4000 x Vergr. Phot. Klaus

- Fig. 4. Reticuloide Sexinendifferenzierungen werden auf der Proximalseite auch mit dem REM erkennbar (s. Pfeil). Die Aufnahme zeigt auch die Struktur einer Stelle, wo ein Stück Sexine herausgebrochen wurde. Unter dem sehr dünnen, zerfurchten Tectum finden sich Columellae, welche sich teilweise baumförmig an ihren Enden verzweigen. Ausschnitt aus Tafel 1, Fig. 2.
REM-Aufnahme, 5000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 5. *Schizandra* Aperturen-Typ. Rezente nicht azetylierte Pollenkörner von *Schizandra sphenanthera* RHED. & WILS. als morphologischer Vergleich zum Trias-Konzept von Tafel 1. Das Korn der oberen Bildhälfte stellt nach ERDTMAN (1952), JALAN & KAPIL (1964) und PRAGLOWSKI (1976) den distalen Pol dar. Radial werden die Intersulcusfelder von drei weiteren colpoiden Aperturen unterteilt. Im Prinzip die gleiche Anordnung findet sich bei fossilen Körnern der Trias (vgl. Taf., Fig. 1). Die untere Bildhälfte stellt ein im Verband haftendes Pollenkorn dar, wo der „blank“ Pol offenbar anormal nach außen weist.

Tafel 3

Angiosperme Porenbildungen in der Trias.

Fig. 1–7: Mittel-Trias, Fig. 8–9: rezent.

Gleiches Pollenkorn wie Tafel 1. Trilet-trichotomosulcat-poroides Konzept.

- Fig. 1. Porus der Exine in Äquatornähe. Auch die Nexine zeigt eine kleine runde zentrale Verdünnung. Der Porus liegt genau in Verlängerung der „Y-Marke“ und wird durch einen schmalen „Colpus“ noch auf die Distalseite verlängert.
Aspekt einer Äquatorlage mit einem Teil der Proximalseite.
REM-Aufnahme, 10.000 x Vergr. Phot. Klaus

- Fig. 2. Distalseite mit Trichotomosulcus von einem weiteren Pollenkorn des Formenkreises „*Dacrycarpites europaeus*“ MÄDLER. Der Trichotomosulcus besteht aus einer sexinenfreien dreieckigen Area und reicht mit seinen abgerundeten Enden bis in Äquatornähe. Der Pfeil weist auf die „colpoide“ Verlängerung des proximalen „Y-Strahles“ über den Äquator.
REM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 3. Skulptur der stark zerfurchten Sexinenoberfläche (fissurates, imperfektes Tectum) der Distalseite am Rand des Trichotomosulcus.
Dicht gedrängte Mikrograna gleichmäßiger Größenausbildung.
REM-Aufnahme, 20.000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 4. Sexinenoberfläche in unregelmäßige „Stege“, Falten und tiefe dazwischenliegende Gräben aufgelöst (fissurates Tectum).
REM-Aufnahme, 10.000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 5. Distalseite mit übergreifendem Sexinentriletum in Äquatorkontur (siehe Pfeil). Gegenüberstellung von durchlichtmikroskopischer (Fig. 5) und rasterelektronenmikroskopischer Aufnahme (Fig. 2) in gleicher Aufnahme-position. Ein Sexinenreticulum im zentralen Teil des Pollenkornes teilweise erkennbar.
LIM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 6. P o r u s –Position in Äquatorebene in Verlängerung eines Tetradenstrahles.
Auf die Distalseite zieht eine colpoide Furche. Die Sexine erscheint zerfurcht bis reticuloid (besonders im Hintergrund).
REM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 7. Ein weiteres Symmetrie- und Porenkonzept der Mittel-Trias:
Prae-Winteraceae-Typ. Radiär-symmetrisch. Trilet-anazonosulcat-ulcerat. Pseudomonosulcat. Non-cavat. Verzweigt columellär.
LIM-Aufnahme, 750 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 8. Rezente Pollenkörner von *Drimys winterti*. Pollentetrade zum morphologischen Vergleich des Triaspollenkornes von Fig. 7. Die Sexine wurde durch entsprechende Präparation entfernt. Nexinenring sichtbar, begrenzt von Anazonosulcus und Ulcus.
LIM-Aufnahme, 500 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 9. *Drimys winterti*, rezent. Pollentertade. Halb losgelöster Nexinen-Ring am oberen Bildrand erkennbar. Homologie zum Exinen-Ring des Trias-Pollenkornes Fig. 7.
LIM-Aufnahme, 500 x Vergr. Phot. Klaus.

Tafel 4

Angiospermide Konzepte an verschiedenen Pollenkörnern der mittleren Trias im Vergleich zu Oberkreide- und Rezent-Bauplänen

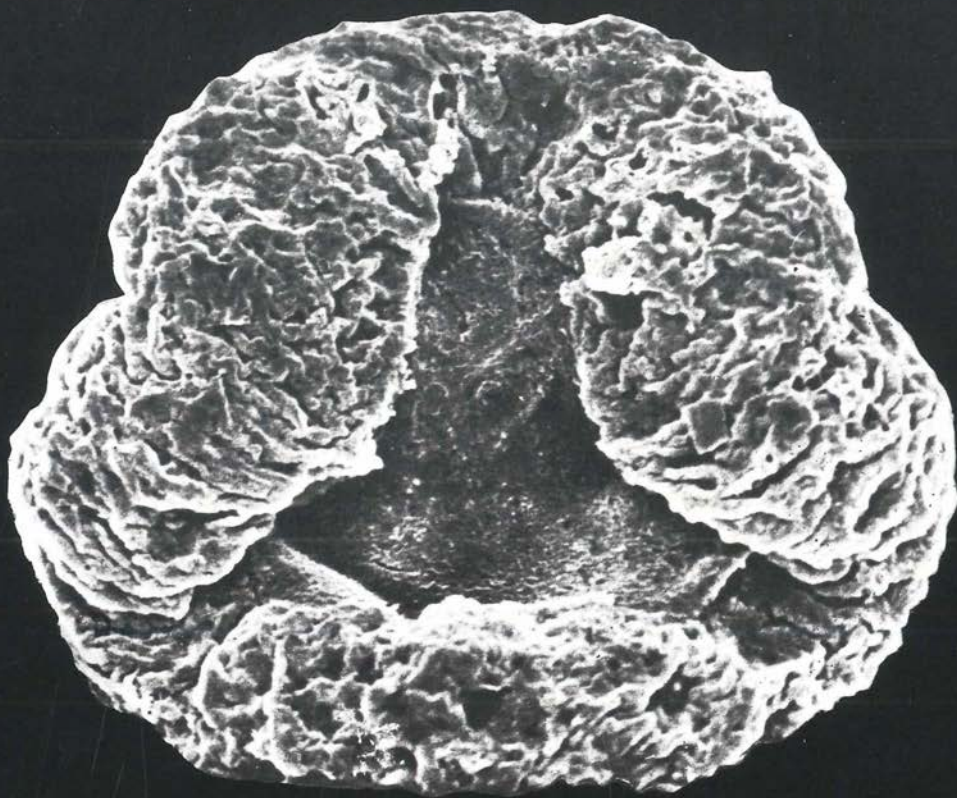
Fig. 1–9, 13, 14: Mittel-Trias

Fig. 10: Ober-Kreide

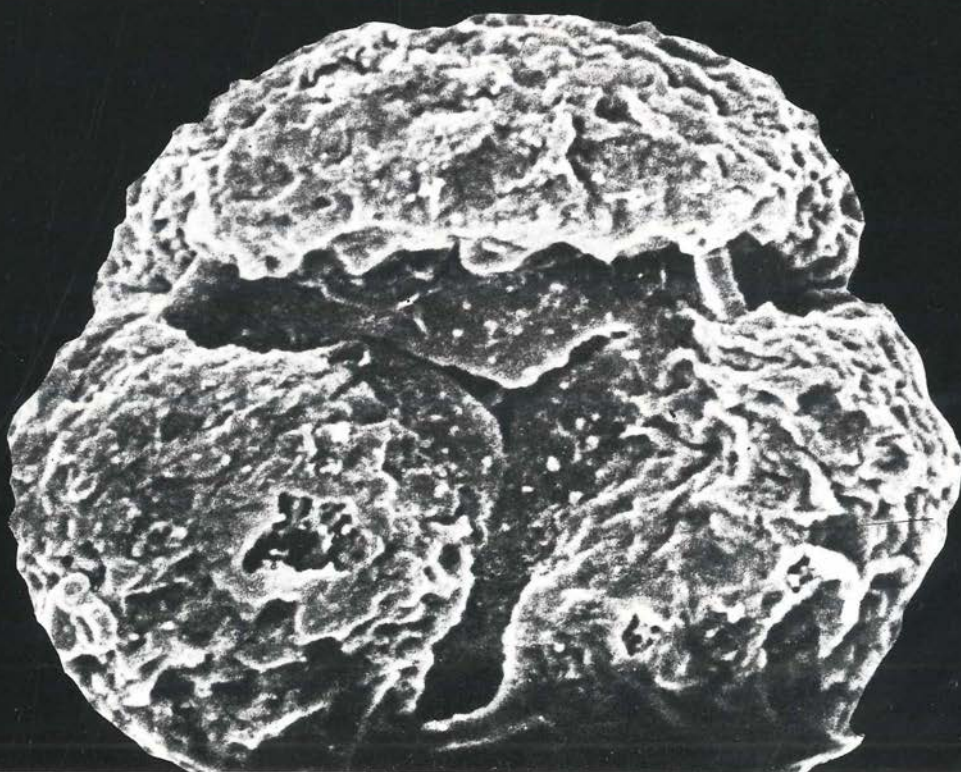
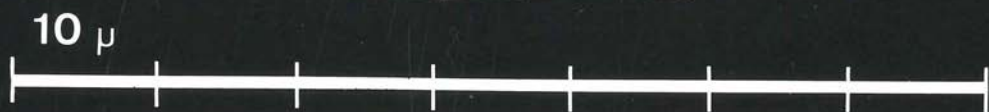
Fig. 11–12: rezent

- Fig. 1. Bisaccat, biporoides Konzept. Poroide Durchbrechung der Nexine in den Saccus („biporoidat“ vgl. Proteaceae - Grevilleoideae, *Banksia*). Bisaccates Pollenkorn der Mittel-Trias mit völlig strukturlosen Sacci. Der schwarze kreisrunde Fleck im rechten Abschnitt des Zentralkörpers stellt offenbar einen fossilen Zellkern dar.
LIM-Aufnahme, 1000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 2. Anzeichen für Zoophilie in der Mittel-Trias. Pila-ähnliche Anhängsel vereinzelt an den Sacci von bisaccaten Pollenkörnern.
LIM-Aufnahme, Phasenkontrast, 1500 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 3. Monolet-polychotomosulcates Konzept.
Vergleiche *Asteropollis asteroides* HEDLUND & NORRIS aus der Unter-Kreide von Oklahoma. Die reticuloide, pseudosaccoide Struktur zeigt auch enge Verwandtschaft zum Formenkreis „*Dacrycarpites europaeus*“ MÄDLER“. Vergleiche Tafel 2, Fig. 1, 2 und Tafel 3, Fig. 5. Vergleiche auch parasyncolpate Pollenkörner der rezenten Gattung *Schizandra* ERDTMAN (1952), S. 256, Fig. A, d.
LIM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 4. Trilet-trichotomosulcat-trisaccoides Konzept. Echinates, sehr kleines Pollenkorn aus der Mittel-Trias. Echinae als Anzeichen für Zoophilie.
LIM-Aufnahme, 1500 x Vergr. Phot. Klaus.

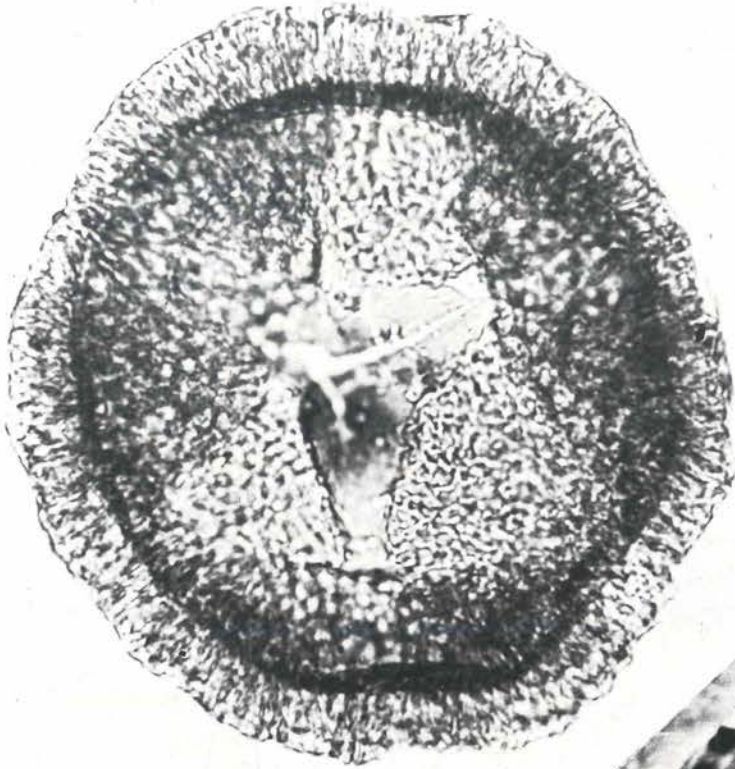
- Fig. 5. Trileter, anazonosulcater und trisaccoider Pollentyp der Mittel-Trias. Tetradenstrahlen weisen in den Saccus. An Stelle des distalen Trichotomosulcus findet sich ein vollständig ausgebildeter Zonosaccus. Poroide Nexinenkanäle in Verlängerung der Tetradenstrahlen gelegentlich im Zentrum des Saccus erkennbar (vgl. Saccus rechts unten im Bild).
LIM-Aufnahme, 1000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 6. Trileter, trichotomosulcater, trisaccoider Pollentyp mit triporoiden Nexinendifferenzierungen. Mittel-Trias. LIM-Aufnahme, 700 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 7. Monosulcates, bisaccates Pollenkorn der Mittel-Trias. Unter jedem „Saccus“ Nexinenverdünnung parallel zum Distalsulcus.
Lim-Aufnahme, 750 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 8. Monosulcates Pollenkorn der Mittel-Trias mit vollständig reduzierten Sacci und Resten.
LIM-Aufnahme, 750 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 9. „*Cycadopites*“ - Pollenkorn der Mittel-Trias. Keinerlei saccoide Reststrukturen oder Tetradenmarken erkennbar. Auch keinerlei seitliche Tenuitäten.
LIM-Aufnahme, 750 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 10. Normapolles- Typ der Ober-Kreide als Symmetrievergleich zum trisaccoiden Pollentyp der Mittel-Trias von Fig. 6. Vgl. den ähnlichen Verlauf der trichotomosulcaten sexinenfreien Distalfläche, ebenso die schwache Distalneigung sowohl der Sacci als auch der Pori. Die poroide Nexinendifferenzierungen des trisaccaten Triaspollenkornes stimmt mit jener des Normapolles-Typus überein. Auch die Sexinenteile der Sacci des Trias-Pollenkornes sind zentral meist eingedellt (linker oberer Saccus) und können den beginnenden Porenkanal markieren.
LIM-Aufnahme, 1200 x Vergr, Phot. Klaus.
- Fig. 11. Columellär-alveoläre Exinenstruktur auch an rezenten Pinaceae. Basis columellär, höhere Abschnitte alveolär (*Pinus griffithii*).
REM-Aufnahme, 10.000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 12. Columella-Struktur am Saccusansatz von *Pinus sylvestris* rezent. Die Säulen sind (siehe Bildmitte) teilweise abgerissen und in die Basis des Alveolums hineinverlängert.
REM-Aufnahme, 2000 x Vergr, Phot. Klaus.
- Fig. 13. Symmetrieverlagerungen in den Tetraden der Trias. Monosulcates Pollenkorn mit zwei Seitenfissuren (reduzierte Sacci ?) und Tetradenmarke, welche merklich vom Zentrum in Richtung oberer Rand abgewandert ist.
LIM-Aufnahme, 1000 x Vergr. Phot. Klaus.
- Fig. 14. Vervollkommnung der Pollenkordrehung in der Tetrade. Saccoides Pollenkorn der mittleren Trias, wo die Tetradenmarke nicht im Zentrum, sondern bereits um 90 Grad verdreht an den oberen Rand abgewandert ist. Zusätzlich hat sich eine dritte Differenzierungswand median eingezogen (erste tricolpoidate Bildung).
LIM-Aufnahme, 1000 x Vergr. Phot. Klaus.



1



2



0 10 20 30 40 μ

