

"Protosaccate" Strukturen, ein
weitverbreitetes Pollenmerkmal zur
frühen und mittleren Gymnospermenzeit

von Bernhard W. Scheuring⁺)

Zusammenfassung

Ausgehend von lichtmikroskopischen Beobachtungen an *Triadispora obscura* (SCHEURING 1970: Taf. 15) wurden die "Saccus"-Feinstrukturen von *Lueckisporites*, *Lunatisporites* und *Ovalipollis* näher untersucht und verglichen. Unter dem EM zeigt sich, daß *Lueckisporites* und *Ovalipollis* keine echten Luftsäcke im Sinne der *Saccites* ERDTMAN besitzen. Ihre den Säcken der recenten Pinaceen entsprechenden Organe sind vielmehr mit einem komplex verzweigten System von endosexinösen Exinenelementen gefüllt.

Lichtmikroskopische Untersuchungen an anderen wichtigen Mikroflorenelementen lassen den Schluß zu, daß solche "protosaccat" genannte Strukturen zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit eine sehr weite Verbreitung gefunden haben.

Die Möglichkeiten einer phylogenetischen und teleologischen Deutung protosaccater Strukturen werden diskutiert, und ihre Bedeutung für die Taxonomie wird durch die Schaffung eines Turmas "*Protosaccites*", sowie der dazugehörenden Unterabteilungen, unterstrichen.

⁺) Anschrift des Verfassers: Dr. B. Scheuring, Botanisches Institut der Universität, Schönbeinstraße 6, CH-4056 Basel, Schweiz

Summary

The "saccate" ultra-structures of *Lueckisporites*, *Lunatisporites* and *Ovalipollis* have been examined and compared with one-another as a result of previous investigations of such structures on *Triadispora obscura* (SCHEURING 1970: Taf. 15).

EM micrographs show that *Lueckisporites* and *Ovalipollis* do not possess real bladders in the sense of the *Saccites* ERDTMAN. In these forms the structures corresponding to the bladders of recent *Pinaceae* are filled with a complex, ramifying system of endosexinous exine elements. The term "Protosacci" resp. "protosaccate" is proposed for these structures.

Light microscopical comparison with other important permo-triassic forms leads to the conclusion that protosaccate structures were very wide-spread during the early and middle age of gymnosperms.

The possible phylogenetic and teleological interpretation of these structures, which seem to have survived in the podocarpacean Genus *Dacrydium* (ERDTMAN 1957, 1965), is discussed and their importance for taxonomy is stressed by the description of a new turma "Protosaccites".

Inhalt

1. Einleitung
2. Die Feinstrukturen von *Lueckisporites*, *Lunatisporites* und *Ovalipollis*
 - 2.1. *Lueckisporites virkkiae* POT. & KL. emend. KLAUS 1963
 - 2.2. *Lunatisporites noviaulensis mollis* SCHEURING 1970
 - 2.3. *Ovalipollis* KRUTZSCH emend. SCHEURING 1970
 - 2.4. Weitere protosaccate Mikroflorenelemente aus der Permo-Trias
3. Diskussion
4. Taxonomische Konsequenzen
5. Ausblick

1. Einleitung

Es gibt nur wenige Phänomene in der Perm-Trias-Palynologie, die weltweit so einhellig interpretiert werden wie die sogenannten "Luftsäcke" der bekanntesten Pollenformen. Überblickt man die Literatur, dann muß man feststellen, daß praktisch alle bisherigen Autoren Formgattungen wie *Lueckisporites*, *Triadispora*, *Ovalipollis* u.a. ohne große Bedenken bei den *Saccites* ERDTMAN 1947 eingeteilt haben.

Die *saccites* aber sind dadurch definiert, daß sie von der Intexine losgelöste, aufgeblähte, hohle Ektexinenbereiche besitzen (POTONIE 1958; Synopsis II: 36), also Luftsäcke entsprechend den Verhältnissen bei gewissen recenten Pinaceen.

In den Jahren 1965-1968, beim Studium der Mikroflora aus dem Schweizer Keuper, fiel mir aber auf, daß an den "Säcken" ausgesprochen wichtiger Florenelemente etwas nicht stimmen kann: Beim Hoch- und Tiefdrehen unter dem stärksten Objektiv zeigte sich nämlich an Formen der Gattungen *Triadispora*, *Ovalipollis*, *Parillinites*, *Infernopollenites* und *Podosporites*, daß die Saccusinfrastruktur nicht in ein hohles Saccus-Lumen hineinzuragen scheint, wie dies bei den echt saccaten, recenten Gattungen *Pinus*, *Abies*, *Picea* etc. der Fall ist. Die Saccusinfrastruktur scheint sich in den besagten Fällen vielmehr durchgehend auf die Intexine abzustützen, wodurch die "Säcke" den Eindruck von schweren, kompliziert strukturierten Exinenlappen vermitteln. (Vergl. SCHEURING 1970: 60; Taf. 2, Fig. 8; Taf. 6, Fig. 31; Taf. 7, Fig. 34; Taf. 13, Fig. 79-83; insbesondere Taf. 15, Fig. 98-99).

Die Bedeutung dieser Beobachtungen für morphologische, taxonomische und phylogenetische Fragen liegt auf der Hand: Ganz abgesehen von stratigraphischen sprechen viele anatomische Gründe dafür, daß man den Ursprung der sich in der oberen Trias entfaltenden *Pinales* im Bereiche der *Voltziales* (sowie der vermittelnden *Ullmanniaceen*, *Swedenborgiaceen* etc.) zu suchen hat (ZIMMERMANN 1959: 426 u.f.). Innerhalb der recenten *Pinales* aber findet man sowohl echt saccate Pollenformen, als auch - bei *Dacrydium* - solche, die an den Sachverhalt von *Triadispora obscura* SCHEURING (1970: Taf. 15) erinnern (ERDTMAN 1957, 1965).

Es stellte sich also die Frage, wie diese lichtmikroskopisch erkennbaren Strukturen permotriadischer Florenelemente tatsächlich aussehen, welche paläogeographische und stratigraphische Verbreitung sie fanden, und natürlich, welchen Mutterpflanzen sie zugeordnet werden müssen. Läßt sich der hohle Saccusbauplan, der bei den recenten Pinaceen und Podocarpaceen so weit verbreitet ist, auf Strukturen zurückführen, die jenen von *Triadispora*, *Ovalipollis* oder *Parillinites* gleichen?

Das nähere Studium coniferoider Pollenformen aus der Zeit, in der die *Voltziales* s.l. ihre größte Verbreitung gefunden

hatten, schien einen wichtigen Ansatzpunkt zur Beantwortung solcher Fragen zu ergeben. Im Jahre 1969 hatte ich während eines Studienaufenthaltes am British Museum (NH), London, die Gelegenheit, ein paar wichtige Pollenformen aus der Permo-Trias elektronenmikroskopisch zu untersuchen. Erste Ergebnisse aus diesen Studien wurden von Dr. J. M. Pettitt und mir an der Ausstellung des Europäischen Mikropaläontologen-Kongresses 1969 in London gezeigt. Die Publikation der Befunde hat sich aus verschiedenen Gründen verzögert. Die fortwährende Mißachtung solcher Strukturen in der Literatur zeigt aber, daß die vorliegenden Resultate an Aktualität und Bedeutung nichts eingebüßt haben.

Diese Studie ist deshalb als Anstoß für dringliche weitere Untersuchungen gedacht, die vielleicht einmal helfen, Konvergenzerscheinungen als solche zu erkennen und morphologische und systematische Fragen zu lösen. Es ist möglich, daß sie sogar einmal zur Beantwortung der Frage beitragen können, ob überhaupt und wo von struktureller auf natürlich-phylogenetische Verwandtschaft geschlossen werden kann. Für die Bewältigung dieser letztgenannten Problemstellung wird es aber erforderlich sein, eine Technik für orientierte Schnitte durch Einzelkörner zu entwickeln.

2. Die Feinstrukturen von *Lueckisporites*, *Lunatisporites* und *Ovalipollis*

2.1. *Lueckisporites virkkiae* POT. & KL. emend. KLAUS 1963 (Taf. 1)

Material: Ober-Perm von Hilton Beck, Westmoreland, England; aufgesammelt durch Hilda Stoneley (STONELEY 1956). Das von Hilton Beck stammende Material enthält eine reiche, relativ gut erhaltene Mikroflora mit Vertretern der Gattungen *Lueckisporites* POT. & KL. emend. KLAUS 1963 (dominant), *Lunatisporites* LESCHIK emend. SCHEURING 1970 (häufig), *Limitisporites* LESCHIK emend. KLAUS 1963 (weniger häufig), *Klausipollenites* JANSONIUS (weniger häufig), *Vittatina* LUBER emend. WILSON 1962 (selten). Es ist außerdem reich an Ullmanniaceen-Blättern, die von STONELEY 1956 in einer eigenen Gattung "*Hiltonia*" untergebracht worden sind, sowie an unbestimmbaren Samen und an 2-3 mm langen, lanzettlich geformten Pollensäcken, die *Lueckisporites virkkiae* enthalten. Dies mag, zusammen mit den Befunden von J. CLEMENT-WESTERHOF (Rev. of Paleobotany and Palynology, im Druck) als Indiz gedeutet werden, daß *Lueckisporites* von einer Ullmanniacee dispergiert worden ist.

Bisheriger Kenntnisstand

Lueckisporites ist bisher von allen Autoren als "saccat" im Sinne der Saccites ERDTMAN 1947 beschrieben worden. In neuerer Zeit haben sich besonders zwei Autoren mit der Morphologie dieser stratigraphisch und paläobotanisch außerordentlich

wichtigen Formgattung befaßt:

KLAUS (1963: 300 u.f.) veröffentlichte eine sehr klare, gut fundierte Umschreibung der Gattung *Lueckisporites* und hat durch eindruckliche Zeichnungen räumlich erhaltener Pollenkörner den Befund mancher raster-elektronenmikroskopischer Untersuchungen schon vorweggenommen. Er beschreibt zwar das Saccus-Retikulum von *L. virkkiae* als radialstrahlig, legt diesem Merkmal aber keine besondere Bedeutung bei. VISSCHER (1971: 32 u.f.) beschreibt die Formen um *Lueckisporites* ebenfalls als bisacat, stellt aber fest, daß jene Individuen, die gestaltlich *L. parvus* KLAUS 1963 nahestehen, reduzierte "subsaccate" Strukturen zeigen, d.h. keine echte Saccus-Aufblähung mehr besitzen. Der evolutionäre Trend innerhalb der *Lueckisporites*-Gruppe könne als Tendenz zur fortschreitenden Saccusreduktion beschrieben werden, und mit einem Hinweis auf die Untersuchungen von J. DOYLE und seiner Schule (l.c.p. 29) deutet er an, daß die Saccusreduktion parallel zur Unterdrückung des Pollinationstropfens fortgeschritten sein könnte. Er vergißt aber, daß auch *Abies* und *Cedrus* keinen Pollinationstropfen mehr ausscheiden, trotzdem aber noch gut entwickelte, keineswegs reduzierte Luftsäcke besitzen. In diesem Lichte erscheinen simple funktionalistische Deutungsversuche solcher reduziert-saccater Strukturen noch etwas verfrüht.

Taxonomisch von Interesse - auch für die vorliegende Studie - ist die Tatsache, daß POTONIE (1958-70; Synopsis III-VI) Formen der Gattung *Lunatisporites* LESCHIK emend. SCHEURING 1970 in *Lueckisporites* vereinigt sehen möchte, weil beide Gattungen bloß durch eine unterschiedliche Zahl von Ektexinenstreifen auf der Proximalhemisphäre unterschieden werden könnten. Eine Zusammenfassung der bisher verfügbaren morphologischen und stratigraphischen Argumente, die gegen ein derartiges Verfahren sprechen, findet man in der Arbeit von SCHEURING (1970).

REM- (rasterelektronenmikroskopische) und TEM- (transmission-elektronenmikroskopische) Untersuchungsergebnisse

Die REM-Bilder von *Lueckisporites virkkiae* (Taf. 1, Fig. 2-9) zeigen, daß KLAUS 1963 die äußere Morphologie solcher Formen prinzipiell richtig gedeutet hat: Zwei bohnenförmige Ektexinenstreifen bedecken die Proximalhemisphäre in Längsrichtung, während am Proximalpol in dem dazwischen verlaufenden Spalt eine trilete, dilete oder monolete Intexinenmarke sichtbar wird. Form und Lage der Säcke zeigen keine Besonderheit. Auf der Distalseite (Taf. 1, Fig. 4, 9) zeigt sich deutlich, wie die "Säcke" mit Winkelbildung am Zentralkörper ansetzen.

Anmerkung: Schon bei mittlerer und erst recht bei starker Vergrößerung (Taf. 1, Fig. 3) zeigt sich, daß die Exinen mancher dieser im Lichtmikroskop als "gut erhalten" taxierbaren Pollenkörner starke Korrosionserscheinungen aufweisen. Diese Tatsache deckt die Gefahren des heute so oft und gerne verwendeten Stereoscans auf und ruft in Erinnerung, daß nur ganz

außerordentlich gut erhaltenes Material für Detailuntersuchungen an Oberflächen herangezogen werden sollte. Verfährt man nicht so, dann wird sich bald eine Flut von Informationen einstellen, von denen sich nicht sagen läßt, ob sie auf primären oder auf sekundären Merkmalen beruhen.

Ultradünnschnitte unter dem Transmissions-Elektronenmikroskop ergeben einen für den bisherigen Bearbeitungsstand (s.o.) überraschenden Befund: Auf Fig. 1 (Taf. 1), welche einen leicht schiefen Schnitt durch die Longitudinalachse eines Individuums von *L. virkkiae* zeigt, erkennt man die zusammengepreßte Intexine an ihrer dunklen Färbung. Die Ektexine scheint in drei Teile aufgliederbar zu sein. Eine innere, kompakte Schicht liegt direkt auf dem Zentralkörper auf und mag die sogenannte Fußschicht repräsentieren. Darüber folgt eine spongid strukturierte d.h. in einzelne Hohlräume von variabler Form und Größe aufgelöste, mittlere Ektexinenschicht (Endosexine; "structure infratectale alvéolaire" von VAN CAMPO 1971: 2071), die gegen außen von einem Tectum abgeschlossen wird. Das Tectum scheint im Querschnitt lokale Perforationen aufzuweisen (Pfeile).

Von größtem Interesse aber ist die Tatsache, daß der "Saccus" ("S") komplett mit den spongid strukturierten Exinenelementen der mittleren Sexine gefüllt ist. Er ist also nicht hohl im Sinne der recenten Pinaceen, weshalb die Zuteilung solcher Formen zu den *Saccites* ERDTMAN, oder ihre Bezeichnung als "saccat" mit Sicherheit als falsch taxiert werden muß.

Ich möchte solche Strukturen als "protosaccat" bezeichnen, um anzudeuten, daß sie - wie wir im Folgenden noch sehen werden - zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit (also in der Permotrias) quantitativ und qualitativ eine riesige Verbreitung gefunden haben, und daß sie zumindest stratigraphisch - möglicherweise auch phylogenetisch - dem modernen, hohlen Saccus der recenten Pinaceen vorangegangen sind. Auf das noch frühere Erscheinen moderner Saccusformen (cf. z.B. MILLAY & TAYLOR 1970) soll in der Diskussion (p.15) näher eingegangen werden.

Solche Strukturen sind nicht subsaccat im Sinne von VISSCHER 1971, weil sie ja primär sind. Das heißt, daß sie auch bei den frühen, betont protosaccaten Formen um *Lueckisporites virkkiae* vorkommen. Man kann sie also nicht - wie sich das VISSCHER von subsaccaten Strukturen vorstellt - als ein Übergangsstadium interpretieren, das sich von echten, hohlen Säcken ableitet und über weitere Reduktionsstadien schließlich zur gänzlichen Unterdrückung saccater Strukturen führen soll. Sie sind auch nicht "tulat" im Sinne von POCOCK & JANSONIUS 1969, weil sie mit großer Sicherheit den Säcken der modernen Pinaceen homolog sind, was aus ihrer Lage, Form und alveolären Struktur hervorgeht. Ob sie eine analoge Funktion versahen, ist wiederum eine andere Frage (p.15).

Es ist im übrigen nicht uninteressant, daß ganz ähnlich aussehende, spongide Exinenstrukturen, wie man sie im Protosaccus von *L. virkkiae* beobachtet, auch in den Ektexinen wichtiger *Primofilices* (*Archaeopteris jacksoni*), bei den Medullosen (*Schopfpollenites*), bei den Cordaiten (*Florinites*) und sogar bei recenten Lycopsiden (*Selaginella pulcherrima*) vorkommen (PETTITT 1966). Im letztgenannten Falle werden sie allerdings von KEMPF (1970) als perinöse Bildungen interpretiert.

2.2. *Lunatisporites noviaulensis mollis* SCHEURING 1970
(Taf. 2; Taf. 3, Fig. 1-3; Taf. 5, Fig. 1-2)

Material: Obere Meridekalke, Meride, Kanton Tessin, Schweiz;
Cordevol (U. Karn)

Für die Untersuchung des Pollens vom *Lunatisporites noviaulensis*-Typ wurde Material von Hilton Beck verwendet, obwohl solche Formen dort auch in größeren Mengen auftreten. Das Schweizer Material aus den Oberen Meridekalken wurde vorgezogen, weil in diesen Schichten eine Mikroflora von außergewöhnlich guter Erhaltung sichergestellt werden konnte. Da die Oberen Meridekalke gut 30-40 Mio. Jahre jünger sind als die Ablagerungen von Hilton Beck, können unsere Ergebnisse nicht ohne Vorbehalte auf die ganze vertikale Verbreitung dieser Formen übertragen werden. Die Art (biologisch gesehen waren es wahrscheinlich mehrere Arten) kann in ihrem kaum vorstellbar großen Lebensabschnitt manche Differenzierungen entwickelt haben, die unter Umständen - im Lichtmikroskop - gar nicht auf den ersten Blick erkennbar sind. Permische Material muß also noch zusätzlich untersucht werden, will man sich vergewissern, daß unsere Resultate für den ganzen stratigraphischen Bereich der Art Gültigkeit haben.

Bisheriger Kenntnisstand

Auch Pollenkörner dieses Typs sind bisher einhellig bei den Saccites ERDTMAN eingeteilt worden. In unzähligen Arbeiten und unter unzähligen Gattungs- und Artbezeichnungen kann man kaum unterscheidbare Formen vom Typ *Lunatisporites noviaulensis* wiedererkennen, wobei vor allem die riesige, vom Perm bis ins Unter-Karn (Cordevol) reichende vertikale und die weltweite laterale Verbreitung ins Auge springt. *Lueckisporites* dagegen ist zwar auch weltweit, aber nur aus dem Perm bekannt. Trotzdem man in der Literatur keine übereinstimmende Auffassung über die Bedeutung, die Zahl, die Form und die Infrastruktur der proximalen Ektexinestreifen feststellen kann, behandelten die meisten Autoren *Lunatisporites* bisher als eine eigene, von *Lueckisporites* getrennte taxonomische Einheit.

REM- und TEM-Untersuchungsergebnisse

Rasterelektronenmikroskopische Bilder (Taf. 2, Fig. 2-5; Taf. 5, Fig. 1-2) zeigen deutlich, daß die äußeren Äquator-nahen Ektexinenstreifen weiter nichts als proximo-laterale Saccusverbindungen sind. Die zwei anderen, näher beim Proximalpol gelegenen Längsstreifen können an den Enden mehr oder weniger deutlich vereinigt sein und dadurch ein zusammenhängendes, ovales Ektexinenband bilden (Taf. 2, Fig. 5). In vielen Fällen enden sie aber auch frei (Taf. 2, Fig. 3). Dieses Merkmal scheint, wie die Durchsicht Hunderter von Individuen ergeben hat, auf natürlicher Variabilität und nicht auf spezifischen Eigenschaften zu beruhen. Die Art zeigt sich besonders in der Streifenausbildung sehr variationsfreudig. Sowohl im Bereich der Streifen, als auch im Bereich der dazwischen frei sichtbaren Intexine erscheint die Oberflächenstruktur bei starker Vergrößerung unregelmäßig, körnig und rau. Im Streifenbereich erinnert sie an die Oberflächenstrukturen, die schon 1955 von MÜHLETHALER mit Hilfe der Kohlefilmmethode an *Pinus nigra* demonstriert worden sind.

Der Querschnitt durch das Longitudinalende eines solchen Pollenkornes (Taf. 2, Fig. 1, S) beweist, daß *Lunatisporites noviaulensis* einen echten hohlen Saccus besitzt. Dieser Befund kann auch lichtmikroskopisch nachgewiesen werden (Taf. 3, Fig. 2, S). Ektexine und Intexine zeigen im Schnitt die gleiche Pigmentierung; und die Infrastruktur der Streifen ist identisch mit jener der Sacci. Im Gegensatz zur Innenfläche der Intexine ist die nach außen gerichtete Oberfläche rau, gewellt und unregelmäßig strukturiert. Dies mag mit der Auflage einer sexinösen Fuß-Schicht auf dem Korpus zusammenhängen, die sich aber wegen der übereinstimmenden Elektronendichte im Schnitt optisch nicht abhebt.

Wie bei *Lueckisporites* scheint das Tectum auch bei *Lunatisporites* stellenweise Perforationen aufzuweisen (Pfeile). Dies steht im Einklang mit den Beobachtungen von Erdtman und Thorsson (ERDTMAN 1957: 3) an recentem Gymnospermenmaterial und scheint u.a. für das Austrocknen des Ektexinenbereichs während der Pollination bedeutsam zu sein.

Der Nachweis echter, hohler Säcke bei *L. noviaulensis mollis* rechtfertigt die Zuteilung solcher Formen zu den *Saccites* ERDTMAN und zeigt andererseits, daß sie gegenüber *Lueckisporites* eine sehr unterschiedliche, evoluiertere Organisationsstufe darstellen. Wenn es noch eines weiteren Beweises zur Rechtfertigung ihrer taxonomischen Trennung bedurft hätte, dann wäre dieser hiemit erbracht.

2.3. *Ovalipollis* KRUTZSCH emend. SCHEURING 1970
(Taf. 3, Fig. 4-10; Taf. 4)

Material: Schilfsandstein (Mittlerer Keuper) von Neuwelt bei Basel, Schweiz. Obere Meridekalke, Meride, Kanton Tessin, Schweiz; Cordevol (U. Karn)

Bisheriger Kenntnisstand

Auch *Ovalipollis* ist bisher in fast allen Publikationen als bisaccate Pollenform mit allerdings stark reduzierten Luftsäcken beschrieben worden. Die sichelförmig über den Zentralkörper hinausragenden Ektexinen-Aufblähungen an den Corpuslängsenden hat man dabei als "Säcke" interpretiert - nicht nur wegen ihrer subterminalen Lage und wegen ihrer Form, sondern auch wegen ihrer infraretikulaten Strukturen, die deutlich an moderne Luftsäcke erinnern.

Einzig STAPLIN, POCOCK & JANSONIUS (1967: 303) widersprachen dieser Auffassung, indem sie die Keimfurche von *Ovalipollis* als "deutlich cycadoiden Distal-Sulcus" beschrieben. Und in der Gattungsemendierung von POCOCK & JANSONIUS (1969: 158 u.f.) wird klar, daß diese Autoren den Längsschlitz auf dem Zentralkörper als Distalsulcus interpretieren. Da nun die sichelförmigen "Säcke" an den Sulcusenden aufgebläht erscheinen, und nicht - wie bei echt saccaten Formen - an den Sulcusseiten, kann es sich nach der Meinung von Pocock und Jansonius auch nicht um Organe handeln, die den Säcken homolog sind. Es handle sich vielmehr um Polster-artige, pseudosaccate Strukturen, für welche sie den neuen Begriff "tula" schaffen. Nach dieser Interpretation liegen die zwei kleineren, lateralen Tenuitates, die parallel zum Hauptschlitz verlaufen, auf der Proximalseite, weil sie sich auf der dem Sulcus gegenüberliegenden Hemisphäre befinden.

SCHEURING (1970: 24-39) kam aufgrund seiner Studien an einem außerordentlich reichen und guterhaltenen Material zu einer völlig anderen Interpretation dieser Formen: Er fand morphologische Übergänge zwischen *Ovalipollis* und "illinitoiden" Pollenkörnern, bei denen der Korpus weniger längsgestreckt, die "Säcke" aber stärker entwickelt und deutlicher subterminal angesetzt sind (l.c.p. 30, Abb.4; Taf. 1-8). Bei diesen Zwischenformen, die er entweder *Parillinites* nennt oder noch zu *Ovalipollis* stellt (z.B. *O. notabilis*, *O. molestus*, *O. ludens*), kann man oft deutlich sehen, daß der Längsschlitz (also der Distalsulcus im Sinne von POCOCK & JANSONIUS 1969) einen Knick, eine dilete Form zeigt. Manchmal ist sogar noch die Andeutung eines dritten Strahls vorhanden (l.c. Taf. 3, Fig. 11; Taf. 4, Fig. 18), der nicht nur an die ursprünglich triletten Vorfahren erinnert, sondern auch eindeutig die Proximalseite als jene mit dem Längsschlitz definiert.

Scheurings Material widerlegt also die Theorie, daß der Längsschlitz einem Distalsulcus homolog sei. Es bestätigt aber, daß sich die Lateral tenuitates auf der dem Schlitz gegenüberliegen-

den Sporensseite befinden. SCHEURING (l.c.p. 60) ist mit Pocock und Jansonius auch darüber einverstanden, daß die Saccusorganisation von *Ovalipollis* nicht mit jener der recenten Pinaceen übereinstimmt. Man kann diese Strukturen aber trotzdem nicht "tulae" nennen, weil ihre Lage nicht um 90° verdreht ist, sondern mit jener der Sacci von Pinus oder der Protosacci von *Lueckisporites* prinzipiell übereinstimmt.

Was die botanische Affinität von *Ovalipollis* betrifft, so äußern POCOCK & JANSONIUS (1969: 161) die Ansicht, daß dieser Pollen wahrscheinlich von einer Pteridosperme dispergiert worden sei. Er repräsentiere möglicherweise ein Zwischenglied zwischen den Pteridospermen und den Podocarpaceen. SCHEURING (1970: 24) hält die Zugehörigkeit zu einer coniferalen - eventuell vortzialen - Mutterpflanze für viel wahrscheinlicher, was durch die neuesten Untersuchungen von GRAUVOGEL-STAMM & GRAUVOGEL (1973: 108) bestätigt wird. Diese Autoren fanden *Parillinites*-ähnliche Formen in situ in der männlichen Fruktifikation *Masculostrobus acuminatus*, welche im Bau an den Zapfen von *Ullmannia frumentaria*, sowie von recenten Araucariaceen erinnert.

REM- und TEM-Untersuchungsergebnisse

Makellos erhaltene Exemplare von *Ovalipollis* zeigen weder primäre Lippenbildungen, noch abgerundete Enden am Longitudinalschlitz (Taf. 3, Fig. 9, 10). Solche Merkmale können zwar häufig beobachtet werden, sie stellen sich aber regelmäßig als sekundäre, kompressionsbedingte Faltungen und Eindellungen heraus. Im Gegensatz zu den rauhen Oberflächenstrukturen im "Saccus"-Bereich ist die Ektexine des proximalen Zentralkörpers glatt.

An Formen, die *O. notabilis* SCHEURING 1970 nahestehen (Taf. 3, Fig. 10), läßt sich der dilete Charakter des proximalen Längsschlitzes und die stärkere Ausbildung und distale Neigung der "Sacci" gut nachweisen. Demgegenüber ist bei *O. ovalis* die proximale Marke meist monolet ausgebildet (Taf. 3, Fig. 9; Taf. 4, Fig. 3-7) und die Absetzung und Neigung der stark reduzierten "Sacci" gegen die Distalseite zu ist weniger deutlich entwickelt. Die Distalneigung der rudimentären "Sacci" läßt sich trotzdem gut erkennen, wenn - wie an dem in Fig. 11, Taf. 4 abgebildeten Exemplar - das Korn stark zusammengepreßt worden ist, und die Distalseite dadurch ins Korpusinnere eingedellt erscheint. Auf dieser Abbildung ist auch die subäquatoriale Lage und die Ausbildung der Lateraltenuitates gut sichtbar (Taf. 4, Fig. 13).

Bevor die Technik für orientierte Schnitte durch Einzelkörner entwickelt worden ist, läßt sich noch nicht sagen, ob die Ektexine auch proximolaterale Verdünnungen aufweist. Manche Körner erwecken den Eindruck, als wären die Lateraltenuitates auch proximal schwach ausgebildet.

Ultradünnschnitte durch Individuen von *Ovalipollis ovalis* (Taf. 3, Fig. 4, 8) ergeben außerordentlich komplizierte Strukturen im Bereich der Sexine:

Die "Sacci" können mit einem äußerst feinwandigen, dreidimensionalen Netzwerk von Exinenelementen erfüllt sein, die im Schnitt ein ziemlich homogenes, polygonales Muster ergeben (Taf. 3, Fig. 4). Gegen außen, d.h. gegen das relativ dickwandige Tectum (T) zu, scheinen sich die Maschen stellenweise auszuweiten. Das Tectum selber ist variabel dick und erscheint gegen das Polleninnere zu gezähnt, weil zahlreiche Alveolen bis knapp unter die Oberfläche reichen. Perforationen durch das Tectum sind an verschiedenen Stellen (Pfeil) schräg angeschnitten worden.

Das in Taf. 4, Fig. 1 abgebildete Individuum ist an seinem eingedellten Longitudinalende schleifend geschnitten worden. Wegen der Eindellung (analog dem in Fig. 11, Taf. 4 abgebildeten Sachverhalt) erscheint der Protosaccus nur teilweise (klammerförmig) getroffen. Der Schnitt ist auch an mehreren Stellen gefaltet und gerissen, so daß er keine verlässliche Information über die Ausbildung des Monoletums ergibt.

Im tangential geschnittenen "Saccus"-Bereich (S/t, Taf. 4, Fig. 1) zeigt sich deutlich ein relativ grobwandiges labyrinthartig verbundenes Alveolensystem, das sich klar von jenem in Fig. 4 (Taf. 3) unterscheidet. Dort, wo das Innere des Saccus quergetroffen ist (S/i), weiten sich die Alveolen-Lumina aus, ergeben aber immer noch ein imperfektes Retikulum-Muster.

Die Feinstrukturen scheinen demnach innerhalb der Gattung spezifische Abwandlungen erfahren zu haben. Im Korpus-Bereich zeigt sich je nach Schnittwinkel und Ort, wo das Korn getroffen worden ist, daß die Elemente der Mesexine radial ausgerichtet (Punkt A), oder beinahe ganz reduziert (Punkt B: Nähe der Lateraltenuitates?) sein können. Dieser Sachverhalt läßt sich mitunter auch unter dem Lichtmikroskop erkennen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auch *Ovalipollis* - analog den Verhältnissen bei *Lueckisporites* - protosaccate Strukturen aufweist. Diese sind allerdings im Vergleich zu *Lueckisporites* hoch evoluiert. *Ovalipollis* kann also nicht zu den *Saccites* ERDTMAN gerechnet werden, was in Anbetracht der stratigraphischen und der paläogeographischen Bedeutung dieses Formenkreises von größter Wichtigkeit ist (Die Verbreitung der Gattung beschränkt sich nämlich nicht nur auf die Nordhemisphäre. Solche Formen sind sogar schon auf Madagaskar gefunden worden (frdl. Mitteilung von Dr. S. Jardiné)). Unser Befund ist vor allem auch deshalb von Interesse, weil die *Ovalipollis*-Gruppe über *Parillinites*-Formen (SCHEURING 1970: Abb. 4; GRAUVOGEL-STAMM & GRAUVOGEL 1973: 108) mögliche ptylogenetische Beziehungen zu den Ullmanniaceen - und damit indirekt zum Formenkreis *Lueckisporites/Jugasporites* - erkennen läßt.

2.4. Weitere protosaccate Mikroflorenelemente aus der Permo-Trias:

(Taf. 5, Fig. 3-9)

Schon eingangs (p. 3) wurde darauf hingewiesen, daß protosaccate Strukturen auch in anderen Formgattungen beobachtet werden können.

Zuerst wurden sie an Vertretern der Gattung *Triadispora* entdeckt (SCHEURING 1970: Taf. 15, Fig. 98-99). Diese Gattung hat in der Unter- und Mitteltrias qualitativ und quantitativ eine Bedeutung erreicht, mit der sich nur wenige andere Florenelemente messen können - etwa *Lueckisporites* im Zechstein, oder *Classopollis* im Jura-/Kreidebereich.

Eine lichtmikroskopische Überprüfung ergab, daß protosaccate Verhältnisse innerhalb der Gattung *Triadispora* häufiger erkannt werden können, als ursprünglich vermutet worden ist (Taf. 5, Fig. 3-8). Es bleibt noch zu untersuchen, ob sie nicht für die ganze *Triadispora*-Gruppe charakteristisch sind.

Protosacci sind aber auch an vielen anderen Keuperformen zu erkennen - z.B. an Vertretern von *Parillinites*, *Infernopollenites* und *Podosporites* - und unser südalpines Material aus den Oberen Meridekalken legt nahe, daß solche Strukturen sogar in *Jugasporites*, *Strotersporites* und mehreren monosaccaten Formgruppen verbreitet waren (SCHEURING; in Vorbereitung). Falls sich dieser Befund bestätigt, steht fest, daß die frühe und die mittlere Gymnospermenzeit von coniferoiden Florenelementen dominiert worden ist, die protosaccate Strukturen ausgebildet haben.

3. Diskussion

Die bisherigen Informationen aus elektronen- und lichtmikroskopischen Untersuchungen lassen vermuten, daß *Lueckisporites*, *Jugasporites*, *Strotersporites*, *Triadispora*, *Ovalipollis*, der parillinitoide Formenkreis, *Guttulapollenites*, *Hexasaccites*, *Infernopollenites*, *Podosporites*, *Polarisaccites*, *Parvisaccites* und mehrere wichtige "monosaccate" Formgruppen protosaccate - und nicht echtsaccate - Strukturen entwickelt haben.

Es gibt Indizien, daß diese Aufzählung - bildlich gesprochen - nur die Spitze eines Eisberges zu erkennen gibt.

Es sei hier ausdrücklich betont, daß noch sehr viele elektronenmikroskopische Studien nötig sind, um das Ausmaß und die Bedeutung protosaccater Strukturen vollumfänglich erkennbar zu machen. Es wird hier auch nicht behauptet, alle Spezien der oben aufgeführten Formgattungen seien protosaccat gewesen. Es liegt im Wesen des künstlichen Unterteilungssystems und in den objektiven und subjektiven Grenzen lichtmikroskopischer Bearbeitungen, daß ein Taxon - z.B. eine Formgattung - sehr unter-

schiedlich strukturierte oder heterogene Individuen beinhalten kann.

Was sich meines Erachtens aber jetzt schon deutlich abzeichnet, ist, daß die Protosacci in der frühen und mittleren Gymnospermenzeit sowohl stratigraphisch, als auch paläogeographisch eine riesige - möglicherweise sogar dominante - Verbreitung gefunden haben. Paläobotanisch sind solche Strukturen im Bereich der Voltziaceen und der Ullmanniaceen anzusiedeln, die in dem zur Frage stehenden Zeitraum auch die mit Abstand bedeutendsten Lieferanten von Makrofossilien auf der heutigen Nordhemisphäre gewesen sind.

Ähnliche Strukturen haben sich bei gewissen Podocarpaceen (z.B. in der Gattung *Dacrydium*) bis auf den heutigen Tag erhalten (ERDTMAN 1957) und sind auch schon beispielsweise in der Unterkreide (COUPER 1958: Taf. 29-30) erkannt worden. Sie werden dort allerdings bloß als mesexinöse Verstärkungen im Bereich der Saccusansätze interpretiert.

Es stellt sich nun die Frage,

- ob sich der moderne, hohle Saccusbauplan der recenten Pinaceen von protosaccaten Strukturen abgeleitet hat,
- ob der protosaccate Sachverhalt - phylogenetisch gesehen - der primäre ist, oder ob er selber schon einen abgeleiteten, vielleicht überevoluierten Bauplan darstellt,

und schließlich muß man sich fragen,

- ob man solche Strukturen teleologisch deuten kann - ob man ihnen für den Pollinations- und Befruchtungsablauf eine gewisse "Nützlichkeit" (ZIMMERMANN 1970: 55) zusprechen kann.

Ein solcher Gedanke ist ja naheliegend, weil die protosaccate Strukturen erzeugenden Mutterpflanzen während Dutzenden von Mio. Jahren weltweit eine dominierende Rolle gespielt haben.

Was nun den modernen, hohlen Saccusbauplan betrifft, so bereitet dessen Ableitung von schweren, gefüllten, protosaccaten Strukturen beim jetzigen Kenntnisstand noch Schwierigkeiten. Der Formenkreis um *Lueckisporites* oder um *Ovalipollis* kommt jedenfalls schon wegen der übrigen Besonderheiten dieser Baupläne für eine nähere Urverwandtschaft kaum in Frage. Beide Pollenformen scheinen schon zu ihrer Zeit - zwar sehr erfolgreich, aber doch irgendwie überspezialisiert - in eine Sackgasse gemündet zu haben. Mit der Formspezies *Lunatisporites noviaulensis* sind unter den damaligen Koniferen zwar schon moderne, hohle Sacci entwickelt worden, die sowohl lateral, als auch vertikal eine schier unglaubliche Verbreitung fanden (p. 7), aber auch diese striierten Formen haben die Trias nicht

überdauert.

Es gibt also für eine derartige Ableitung nur sehr vage, indirekte Argumente, die man folgendermaßen zusammenfassen kann:

In der Permo-Trias, der frühen und mittleren Gymnospermenzeit, sind die *Voltziales* s.l. makroskopisch, protosaccate Pollenformen dagegen mikroskopisch die bedeutendsten Florenelemente. Im Laufe der Ober-Trias und des Jura werden die *Voltziales* von den *Pinales* abgelöst, während gleichzeitig die Bedeutung protosaccater Strukturen schwindet und der Anteil echt-saccater, sowie nicht-saccater coniferoider Pollenformen zu dominieren beginnt.

Das Festhalten dieser Koinzidenz ist selbstverständlich kein Beweis, sondern nur ein Indiz für eine mögliche Weiterentwicklung protosaccater Strukturen. Die zeitliche Überlagerung der protosaccaten durch echt-saccate Formen kann ja auch auf Veränderungen in den Konkurrenzverhältnissen schon beisammen lebender Populationen zurückzuführen sein. Es ist denkbar, daß in der Permo-Trias quantitativ unbedeutende Koniferen mit echt-saccaten Strukturen gelebt hatten, als die protosaccaten noch eine Vormachtstellung einnahmen. Durch Veränderungen in den Umweltsverhältnissen können diese dann als Folge sogenannter dynamischer Selektionsprozesse die Protosaccaten verdrängt haben.

Biologisch gesehen ist das Vorkommen protosaccater Verhältnisse innerhalb der recenten Podocarpaceen-Gattung *Dacrydium* von Interesse. Auch die von DICKINSON & BELL (1970) studierte Ontogenie von *Pinus banksiana* ist für unsere Fragestellung insofern interessant, als sie zeigt, daß die Luftsäcke zu einem sehr späten Zeitpunkt, nämlich erst nach der Loslösung aus dem Tetradenverband, sich von der Intexine abzuheben und aufzublähnen beginnen. Kurz bevor dieser Prozeß beginnt, liegen sie mit ihrer Infrastruktur direkt auf dem Zentralkörper auf und erinnern so an den Sachverhalt bei triadischen Protosaccaten.

Wenn nun die von E. HAECKEL (1866) postulierte Biogenetische Grundregel - nämlich, daß sich die Phylogenie in der Ontogenie rekapituliert - auf diesen Fall anwendbar ist, dann könnte man im Protosaccus tatsächlich eine Art Ahnenform des hohlen Saccus sehen. Der Gültigkeitsbereich der Biogenetischen Grundregel ist aber bekanntlich stark umstritten (P. OVERHAGE in: HAAS 1959), und es steht fest, daß ihr Dokumentationswert - wenn überhaupt vorhanden - nur sehr unvollständig oder bruchstückhaft ist. Für die Beurteilung der Pollenontogenie bei den Koniferen ist die Möglichkeit eines zeitweiligen Erscheinens echt "archaischer" Merkmale aber erwähnenswert: UENO 1957 und CRANWELL 1961 haben sowohl bei *Podocarpus* als auch bei *Tsuga* das vorübergehende, manchmal sogar bleibende Zum-Vorschein-Kommen einer triletten Marke am Proximalpol beobachtet.

Hier zeigt sich also im Verlaufe der Ontogenie ein an die pteridophytischen Urahnenn erinnerndes Merkmal, welches z.B. in der Trias bei den coniferoiden, protosaccaten Triadisporen noch im reifen Zustand erkennbar ist.

Ob, resp. inwiefern die permotriadischen Protosacci selber eine abgeleitete Organisationsstufe darstellen, ist mangels Studien an karbonischen Mikroflorenelementen noch ungewiß. PETTITT (1966) gibt zwar eine Abbildung der Exinenfeinstrukturen der cordaitalen Pollenform *Florinites*, aber aus seinen Untersuchungen geht leider nicht hervor, ob *Florinites* einen echten Saccus oder einen Protosaccus besaß. Aus den Arbeiten von MILLAY & EGGERT (1970) und MILLAY & TAYLOR (1970) kann man aber entnehmen, daß schon die Lyginopteridalen außerordentlich hoch evoluierte, modern gebaute Sacci entwickelt hatten. Auch die Cordaiten kannten, wie schon die Untersuchungen Renaults und Florins ergaben, hohle, echt-saccate Strukturen (ZIMMERMANN 1959: Abb. 238; VAN CAMPO 1971: Fig. 9).

Weshalb diese hohlen Saccus-Strukturen aus der Karbonzeit in der nachfolgenden Permo-Trias von protosaccaten, coniferoiden Strukturen verdrängt worden sind, liegt vorderhand noch im Dunkeln. An und für sich sind derartige Phänomene in der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen nichts Außergewöhnliches, nämlich, daß gewisse Pflanzengruppen für den allgemeinen Entwicklungsstand ihrer Zeit hoch evoluierte, "moderne" Strukturen herausgebildet haben, die ihren Untergang aber nicht verhindern konnten. Man denke etwa an die schon auf eine primitive Art angiospermiden Caytonialen, oder an jene Bennettiteen, welche Zwitterblüten, Perianthe und wahrscheinlich schon Entomogamie gekannt haben.

Es versteht sich, daß zukünftige elektronenmikroskopische Untersuchungen vermehrt den pteridospermalen und den cordaitalen Pollen, sowie jenen der Walchiaceen zum Gegenstand haben müssen, will man die phylogenetischen Aspekte und die Stellung protosaccater Strukturen genauer kennenlernen.

Was nun die teleologische Deutung solcher Strukturen betrifft, so ist auch hier noch keine abgesicherte Aussage möglich. Nach der Lehrbuchmeinung sind die Luftsäcke der recenten Pinaceen Dispersionsorgane (auf Französisch: "Balonets"), die durch Oberflächenvergrößerung zur Verringerung des spezifischen Gewichtes - und damit zur Verbesserung der Flugeigenschaften - beitragen sollen.

Falls diese Theorie, für die es zahlreiche Gegenargumente gibt (WODEHOUSE 1935), zutrifft, bleibt der "Nutzeffekt" der permotriadischen Protosacci weiterhin im Dunkeln, denn Strukturen,

wie sie *Lueckisporites* kennt, sind keine Ballone, sondern gewichtige Exinenlappen, die den Pollen erschwerten, statt erleichterten.

Eine zweite Theorie, die vor allem von Wodehouse propagiert wird, hebt die Schutzfunktion der Sacci gegenüber der distalen Keimfurchung hervor.

In der Tat trifft die Beobachtung zu, daß - vom Perm an - das Vorhandensein von Säcken stets an das Vorhandensein einer distalen Keimfläche gekoppelt ist - sei es nun ein echter Sulcus, oder eine Tenuitas (eine Exinenverdünnung), oder auch bloß das Fehlen einer ectexinösen Bedeckung der Distalarea wie bei vielen Triadispora-Arten.

Die Cycadopsiden kennen zwar nicht-saccate, sulcate Pollenformen, aber saccate, nicht-sulcate Pollenformen ("sulcat" im oben definierten, breiten Sinne!) kennt man nicht. Somit scheint gesichert, daß die Sacci tatsächlich etwas mit der distalen Keimfläche zu tun haben. Hinter ihren Selektionswert als Schutzorgane möchte ich aber in Anbetracht der Bedeutung der Cycadopsiden durch das ganze Mesozoikum hindurch ein großes Fragezeichen setzen. Die Vorstellung erscheint nur zu trivial, daß die Pinalen einzig aufgrund eines solchen Merkmals die nicht-saccaten Cycadopsiden zu verdrängen vermochten (WODEHOUSE 1935; BHARADWAJ, mündl. Mitteilung am CIMP-Kongreß in Bousses 1973). Vorgänge, die zum Auslöschen ganzer Ordnungen und Stämme führen, sind in der Regel durch ein Wechselspiel zahlloser anorganischer und organischer Ökofaktoren bedingt, worunter zum Teil auch chemische, d.h. anatomisch nicht erkennbare Ursachen, mitspielen können (EHRlich & RAVEN 1967).

Außerdem kann man aufgrund der Beschaffenheit der Distalarea bei vielen protosaccaten Formen die Wahrscheinlichkeit als gering bezeichnen, daß sie in trockenem Zustand zusammenklappt wie *Pinus*-Pollenkörner dispergiert worden sind. Diese Feststellung trifft z.B. für Arten der Gattung *Triadispora*, bestimmt aber auch für viele Arten des Formenkreises *Ovalipollis/Parillinites* zu (SCHEURING 1970: Taf. 1-21).

Demnach erscheint DOYLE's (1945) Interpretation saccater Strukturen für die Protosacci am meisten Gewicht zu gewinnen: Es ist denkbar, daß diese - wie gesagt stets an Keimareen gekoppelten - Organe ursprünglich dem Schwimmen und Orientieren des Pollenkornes auf dem Pollinationstropfen gedient haben.

Die Unterdrückung des Pollinationstropfens im Laufe der Zeit verlief indessen nicht immer konvergent mit der Unterdrückung saccater Strukturen, wie *Abies* und *Cedrus* beweisen. Umgekehrt ist die Unterdrückung oder die Nicht-Ausbildung von "Säcken" auch nicht zwangsweise an das Fehlen der Pollinations-Flüssigkeit gebunden, wie die Cycadeen, die Bennettiteen, die Ginkgo-phyten und die Taxalen zeigen. Die Natur hat hier offenbar für

ähnliche Befruchtungsvorgänge erfolgreich mehrere Möglichkeiten offengelassen.

4. Taxonomische Konsequenzen

Die vorliegenden Resultate zeigen einmal mehr, daß morphologische und taxonomische Probleme bisher nicht mit der wünschbaren Sorgfalt angegangen worden sind, und daß deshalb der paläobotanische Nutzen der *Sporae dispersae* leider meilenweit unter ihrem tatsächlichen paläobotanischen Wert liegt. Es ist für die heutige Situation bezeichnend, daß selbst hundertfach beschriebene, weltweit verbreitete Leitfossilien unter den *Sporae dispersae* (wie z.B. *Lueckisporites*) im Bau nur oberflächlich erkannt worden sind.

Dies bedeutet, daß die LO-Analyse, d.h. die herkömmliche lichtmikroskopische Technik für morphologisch-taxonomische Studien, früher oder später durch transmissions- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen ergänzt werden muß. Derartige Anforderungen - wenn sie einmal obligatorisch erklärt würden - könnten viele Vorteile in sich vereinigen:

- Die Leute würden oft selber erschrecken über den schlechten Erhaltungszustand ihres Materials, und vielleicht auf die Erstellung nutzloser, die Literatur belastender Taxa verzichten.
- Neue Taxa müßten auf vielen Individuen aufbauen und nicht nur auf einzelnen oder ein paar wenigen. Dadurch gewänne man Informationen über die intraspezifische Variabilität und unwichtige Taxa würden eliminiert.
- Bestimmungen und Unterscheidungen von Sporen würden erleichtert, Fehlzuteilungen erschwert.
- Eine bessere Kenntnis der Exinenstrukturen würde helfen, die Probleme natürlich-phylogenetischer und struktureller Verwandtschaft unter den *Sporae dispersae* besser zu durchschauen. Dies ist sicher eines der wichtigsten "Desiderata" im künstlichen Unterteilungssystem.

Falls es sich als nötig erweist, könnte man für biostratigraphische Zwecke immer noch ein zweitklassiges, oberflächlicheres Klassifikationssystem im Gebrauch halten. Dies wäre ein lösbares, rein technisches Problem. Vermehrte EM-Untersuchungen würden sich übrigens auch auf die Nomenklatur segensreich auswirken. Sie könnten helfen, all die vielen, oft mißverstandenen Begriffe wie "velum", "tula", "zone", "cingulum" etc. ein für allemal klarzustellen.

Da den protosaccaten Strukturen, die hier an *Lueckisporites* und *Ovalipollis* demonstriert worden sind, bestimmt eine kaum überschätzbare morphologische, taxonomische und paläobotanische Bedeutung zukommt, werden hier für Pollenkörner dieser "Saccus"-Organisation neue supragenerische Klassifikationseinheiten

(Turma, Subturma, Subinfraturma) vorgeschlagen:

Protosaccites nov. turma

Diagnose: Pollenkörner mit Ektexinenstrukturen, die sowohl in ihrer Lage, als auch in ihrer Form den hohlen Säcken der *Saccites* ERDTMAN 1947 entsprechen, die im Querschnitt aber ein System von spongid, netzförmig oder strahlig angeordneten Exinenelementen erkennen lassen, welche das Saccuslumen füllen.

Anmerkung: Für solche Strukturen wird der Begriff "protosaccat" verwendet, um anzudeuten, daß sie zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit, also stratigraphisch vor dem Erscheinen der *Pinales*, unter den Koniferen weit verbreitet waren. Mit diesem Begriff wird nicht impliziert, der moderne, hohle, pinale Saccus leite sich von solchen Strukturen ab, aber eine derartige Möglichkeit kann beim jetzigen Kenntnisstand auch nicht ausgeschlossen werden (vergl. p. 13 u.f.).

Protodisaccites nov. subturma

Diagnose: *Protosaccites* (s.o.) mit zwei Protosacci.

Protosaccistriatiti nov. subinfraturma

Diagnose: *Protodisaccites* (s.o.) mit einem striaten Zentralkörper.

Gattungen dieses Subinfraturmas:

- *Lueckisporites* POT & KL. emend. KLAUS 1963
- *Strotersporites* WILSON 1962 (mindestens teilweise)
- *Infernopollenites* SCHEURING 1970
- *Parillinites* SCHEURING 1970
- *Ovalipollis* KRUTZSCH emend. SCHEURING 1970
- *Polarisaccites* YBERT & MARQUES-TOIGO 1970

Anmerkung: Für die Zuteilung von vier der fünf letztgenannten Gattungen zu den *Protosaccistriatiti* liegen vorläufig nur lichtmikroskopische Beobachtungen vor. Diese sind noch durch elektronenmikroskopische Beobachtungen zu ergänzen.

Protodisaccitrileti nov. subinfraturma

Diagnose: *Protodisaccites* (s.o.) mit einem nicht-striaten, am Proximalpol aber deutlich triletten, dileten oder monoletten Zentralkörper.

Gattungen dieses Subinfraturmas:

- *Triadispora* KLAUS (sensu SCHEURING 1970; mindestens teilweise)
- *Jugasporites* LESCHIK (mindestens teilweise)

Anmerkung: Auch diese, auf lichtmikroskopische Beobachtungen fußende Zuteilung muß durch elektronenmikroskopische Untersuchungen ergänzt werden.

Protodisaccatrileti nov. subinfraturma

Diagnose: *Protodisaccites* (s.o.) mit einem aleten, nicht-striaten Zentralkörper.

Gattungen dieses Subinfraturmas:

- *Podosporites* RAO emend. SCHEURING 1970 (mindestens teilweise)
- *Parvisaccites* COUPER 1958

Anmerkung: Fossile Formen der recent bekannten Gattung *Dacrydium* müßten auch mindestens teilweise in diesem Taxon eingeteilt werden.

Protomonosaccites nov. subturma

Diagnose: *Protosaccites* (s.o.) mit einem den Zentralkörper umfassenden Protomonosaccus.

Protomonosaccitrileti nov. subinfraturma

Diagnose: *Protomonosaccites* (s.o.) mit einem nicht-striaten, am Proximalpol aber deutlich trileten, dileten oder monoleten Zentralkörper.

Anmerkung: Trilete, resp. monolete, protomonosaccate Formen sind in den Oberen Meridekalken (Cordevol) der Südalpinen Trias relativ häufig (Taf. 5, Fig. 7, 9). Die Beschreibung dieser Formen ist in Vorbereitung. Formen der Gattung *Stellapollenites* LELE 1965 gehören wahrscheinlich auch hierher. Sie stellen aber mit ihrem sechsfach mäandrierenden, die Äquatorregion umfassenden Protosaccus (SCHEURING 1970: 57) einen Sonderfall dar.

Protopolysaccites nov. subturma

Diagnose: *Protosaccites* (s.o.) mit mehr als zwei Protosacci, die nicht als aberrante, protopolysaccate Formen einer üblicher-

weise protodisaccaten Gattung oder Art betrachtet werden müssen.

Gattungen dieses Subturmas:

- *Guttulapollenites* GOUBIN 1965

5. Ausblick

Der vorliegende Befund deckt den großen Mangel an Kenntnissen über die Feinstrukturen fossiler Gymnospermen-Pollenkörner auf. Eine detaillierte Bestandsaufnahme erscheint dringlich - nicht nur innerhalb der oben, im taxonomischen Abschnitt, aufgeführten Formgattungen, sondern auch bei vielen anderen "saccaten" Pollentypen. Solche Untersuchungen sind in der ganzen Zeitachse, besonders aber in dem vom Karbon bis zum Lias dauernden Abschnitt, von Interesse.

Neben dem Studium der zeitlichen und der systematischen Verteilung solcher Strukturen, von dem man sich neue paläobotanische Kenntnisse erhoffen darf, wird man sich eingehend mit dem morphologischen Charakter der Protosacci und mit ihrer strukturellen Mannigfaltigkeit befassen müssen. Sind protosaccate Strukturen tatsächlich stets alveolär, oder gibt es auch collumeläre (Vergl. VAN CAMPO 1971)? Die Lichtmikroskopie scheint besonders bei triadischen Formen strahlig-collumeläre Verhältnisse vorzutäuschen und kann solche Fragen nicht befriedigend beantworten. Wie muß man die Sexinen-Elemente deuten, die bei *Pinus* im Saccus-Lumen, aber am Zentralkörper (an der Intexine) anhaftend, beobachtet werden können? (MÜHLETHALER 1955: Abb. 2, Fig. 1; PETTITT 1966: Pl. 17, Fig. 2; KLAUS 1972). Sind sie einfach Elemente der Saccus-Infrastruktur, die sich nicht abgelöst haben, also kleben geblieben sind, oder kann man sie als Relikte von Strukturen deuten, die einmal den Saccus ganz gefüllt haben?

Es ist sehr wohl möglich, daß zukünftige Untersuchungen die vorgelegten Befunde und Deutungen korrigieren werden. Das Ziel dieser Arbeit ist aber nicht verfehlt, falls sie Anstoß zu genauerem Hinsehen, zu kritischen Vergleichen und zu weiterführenden Untersuchungen bildet.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit ist Teil einer umfassenden palynostratigraphischen, - morphologischen und - taxonomischen Studie, die im Auftrag des Schweiz. Nationalfonds (Kredit-Nr. 2.662.72) durchgeführt wird. Herrn Prof. Dr. H. Zoller, Botanisches Institut Basel, sei für seine anregenden Diskussionsbeiträge, und Dr. J. M. Pettitt, London, für die tatkräftige Unterstützung bei der Präparation sehr herzlich gedankt. Ebenso gilt mein Dank Herrn Univ.-Prof. Dr. H. Mostler für die speditive Förderung der Drucklegung.

Literatur

- CLEMENT-WESTERHOF, J. (1974): In situ Pollen from gymnospermous cones from the Upper Permian of the Italian Alps. - A preliminary account. --- Rev. Palaeobot. Palynol.; im Druck.
- COUPER, R. A. (1958): British Mesozoic Microspores and Pollen grains, a systematic and stratigraphic study. --- Palaeontographica B, 103, 75-179.
- CRANWELL, L. M. (1961): Coniferous pollen types of the Southern Hemisphere. 1. Abberation in *Acropyle* and *Podocarpus dacrydioides*. --- J. Arnold Arboretum (Harvard Univ.), 42 (4), 416-423.
- DICKINSON, H. G. & BELL, P. R. (1970): The development of the sacci during pollen formation in *Pinus Banksiana*. --- Grana, 10, 101-108.
- DOYLE, J. (1945): Developmental lines in pollination mechanisms in the Coniferales. --- Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., New Ser., 24 (5), 43-62.
- EHRlich, P. B. & RAVEN, P. H. (1967): Butterflies and plants. --- Scientific American, 216 (6), 104-113.
- ERDTMAN, G. (1957/1956): Pollen & Spore Morphology/Plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta. (Illustrations/Text). --- Almquist and Wiksell, Stockholm, 151 pp/191 pp.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & GRAUVOGEL, L. (1973): *Masculostrobilus acuminatus* nom. nov., un nouvel organe reproducteur mâle de gymnosperme du Grès à Voltzia (Trias inférieur des Vosges (France)). --- Geobios, 6 (2), 101-114.
- HAAS, A. (1959): Das stammesgeschichtliche Werden der Organismen und des Menschen. --- Herder Verl., Freiburg, 532 pp.
- KEMPF, E. (1970): Elektronenmikroskopie der Sporodermis von Megasporen der Gattung *Selaginella* (Pteridophyta). --- Rev. Palaeobotan. Palyn., 10, 99-116.
- KLAUS, W. (1963): Sporen aus dem südalpinen Perm. --- Jb. Geol. Bundesanst. 106, 229-363.
- KLAUS, W. (1972): Saccusdifferenzierungen an Pollenkörnern ostalpinen *Pinus*-Arten. --- Österr. Bot. Z., 120, 93-116.
- MILLAY, M. A. & EGGERT, D. A. (1970): *Idanothekion* gen., a synangiate pollen organ with saccate pollen from the middle Pennsylvanian of Illinois. --- Amer. J. Bot., 57 (1), 50-61.
- MILLAY, M. A. & TAYLOR, T. (1970): Studies of living and fossil saccate pollen grains. --- Micropalaeontology, 16 (4), 463-470.
- MÜHLETHALER, K. (1955): Die Struktur einiger Pollenmembranen. --- Planta, 46, 1-13.
- PETTITT, J. M. (1966): Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. --- Bull. Brit. Mus. (NH), 13 (4), 223-257.
- POCOCK, S. & JANSONIUS, J. (1969): Redescription of some fossil gymnospermous pollen (*Chasmatosporites*, *Marsupipollenites*, *Ovalipollis*). --- Canad. J. Bot., 47 (1), 155-165.
- POTONIE, R. (1956-1970): Synopsis der Gattungen der Sporaee dispersae I-VI. --- Beih. Geol. Jb. Nr. 23, 31, 39, 52, 72, 87, 94.

- SCHEURING, B. W. (1970): Palynologische und palynostratigraphische Untersuchungen des Keupers im Bölchentunnel. --- Schweiz. Palaeontol. Abh., 88, 119 pp.
- SCHEURING, B. W. (in Vorbereitung): Mikrofloren aus den Oberen Meridekalken (Kt. Tessin).
- STAPLIN, F. L., POCOCK, S. J. & JANSONIUS, J. (1967): Relationship among gymnospermous pollen. --- Rev. Palaeobotan. Palynol., 3, 297-310.
- STONELEY, H. (1956): *Hiltonia*, a new plant genus from the Upper Permian of England. --- Annals & Magazine of Nat. Hist., Ser. 12, IX, 713-720.
- UENO, J. (1957): Relationship of Genus *Tsuga* from pollen morphology. --- J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., Ser. D, 8, 191-196.
- VAN CAMPO, M. (1971): Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de gymnospermes et d'angiospermes. --- C. R. Acad. Sc. Paris, 272, Ser. D, 2071-2074.
- VISSCHER, H. (1971): The Permian and Triassic of the Kingscourt outlier, Ireland. --- Geol. Surv. Ireland, spec. Paper 1, 114 pp.
- WODEHOUSE, R. P. (1935): Pollen grains - their structure, identification and significance in Science and Medicine. --- McGraw Hill, New York, 574 pp.
- ZIMMERMANN, W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. --- Gustav Fischer Verl., Stuttgart, 777 pp.
- ZIMMERMANN, W. (1970): Der phylogenetische Weg der Blütenpflanzen als methodisches Kriterium der "Höher"-Entwicklung und der Stammesverzweigung. --- Erlanger Forschungen, B, 4, 42-57.

TAFEL 1

- Fig. 1: Längsschnitt durch den Protosaccus-Bereich ("S") von *Lueckisporites virkkiae*. Die Pfeile weisen auf Tectum-Perforationen. (ca. 2000 x)
- Fig. 2: *Lueckisporites virkkiae*. Zwischen den zwei auseinanderklaffenden, bohnenförmigen Taeniae ist eine längsgestreckte, reduziert trilete Intexinenmarke sichtbar. (ca. 1000 x)
- Fig. 3: idem; Detailaufnahme des Proximalpols, die Korrosionserscheinungen im Taeniaebereich zu erkennen gibt. (ca. 3000 x)
- Fig. 4: *Lueckisporites virkkiae*. Distalseite mit Protosaccus-Ansätzen. (ca. 850 x)
- Fig. 5: *Lueckisporites virkkiae*. Detailaufnahme des (mikropunctaten?) Taeniarandes am proximalen Ektexinenspalt. (ca. 9000 x)
- Fig. 6: *Lueckisporites virkkiae*. Relativ häufige Variation mit einem aufgespaltenen Taenia, bei der der Intexinen-Proximalpol auf einer dreieckigen Fläche freiliegt. Detailaufnahme der Oberflächenstruktur im Taenia- und Protosaccusbereich. (ca. 2000 x)
- Fig. 7: idem; Gesamthabitus. (ca. 900 x)
- Fig. 8: *Lueckisporites virkkiae*. Individuum, bei dem die Taeniae nicht auseinanderklaffen. (ca. 900 x)
- Fig. 9: *Lueckisporites virkkiae*. Distalseite. (ca. 900 x)

TAFEL 2

- Fig. 1: Querschnitt durch das Longitudinalende von *Lunatisporites noviaulensis mollis*. Die Pfeile weisen auf Tectum-Perforationen. (S = Saccus-Lumen; ca. 3250 x)
- Fig. 2: *Lunatisporites noviaulensis mollis*. Detailansicht der Taeniae, der dazwischen sichtbaren Intexine und des proximalen Saccusansatzes. (ca. 1800 x)
- Fig. 3: idem; Gesamthabitus. Die Lateraltaeniae sind deutlich als Saccusverbindungen erkennbar. (ca. 900 x)
- Fig. 4: Detailansicht vom proximalen Longitudinalende eines anderen Individuums dieser Art, an dem die Enden der Polartaeniae vereinigt erscheinen. (ca. 1900 x)
- Fig. 5: *Lunatisporites noviaulensis mollis*. Individuum mit endständig vereinten, auf einer Seite aufgespaltenen Polartaeniae. (ca. 900 x)

TAFEL 3

- Fig. 1-2: *Lunatisporites noviaulensis mollis*. Lateralansichten, die die Ektexinenstruktur der Taeniae und des (hohlen) Saccus (S) deutlich zeigen. (ca. 1000 x)
- Fig. 3: Zwei optische Schnitte durch ein gleichartiges Pollenkorn von der Distalseite her. (ca. 1000 x)

- Fig. 4: *Ovalipollis ovalis*. Am Longitudinalende quergeschnittenes Exemplar mit dünnwandigem, infratektatem Alveolensystem. (I = Intexine; T = Tectum; ca. 16000 x)
- Fig. 5: *Ovalipollis ovalis*. Lateralansicht, die die von der monoleten Proximalhemisphäre abgewandten Protosacci zeigt. (ca. 1000 x)
- Fig. 6-7: *Ovalipollis notabilis*. Longitudinalansicht; in Fig. 6 die Lage und Struktur der vom Monoletum weggewandten Protosacci zeigend, in Fig. 7 auf die Proximalseite eingestellt. (ca. 1000 x)
- Fig. 8: *Ovalipollis ovalis* quergeschnitten. Ähnlich Fig. 4, jedoch in einem Bereich, wo die Sexine direkt auf der Intexine aufrucht. (Pfeil; ca. 15000 x)
- Fig. 9: *Ovalipollis ovalis*. Blick auf die Proximalseite. (ca. 850 x)
- Fig. 10: *Ovalipollis notabilis*. Das proximale Diletum und die Distalneigung der Protosacci ist deutlich abgezeichnet. (cf. SCHEURING 1970: Taf. 2, Fig. 9; ca. 900 x)

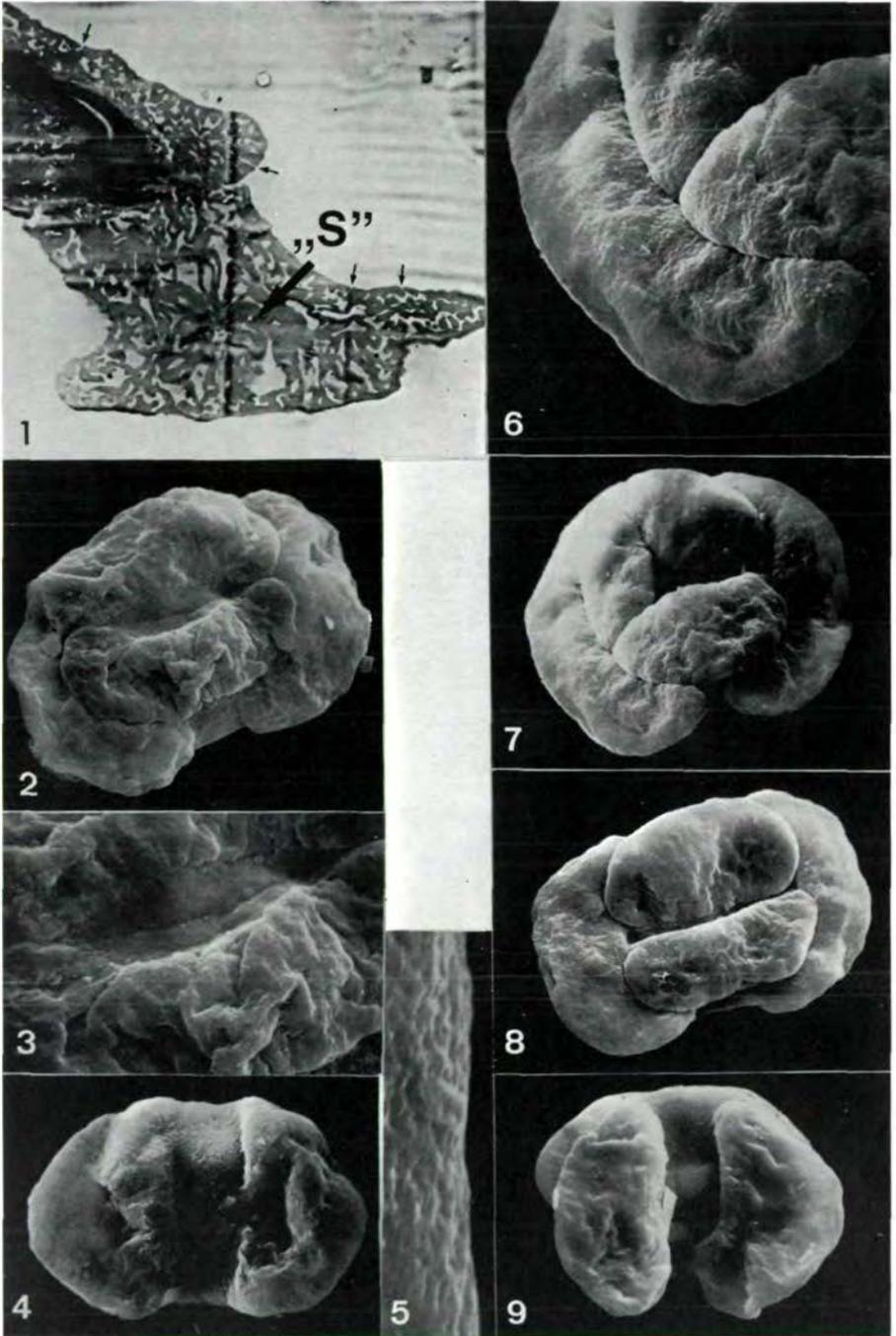
TAFEL 4

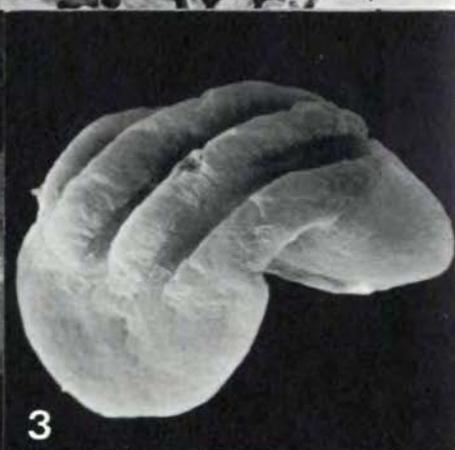
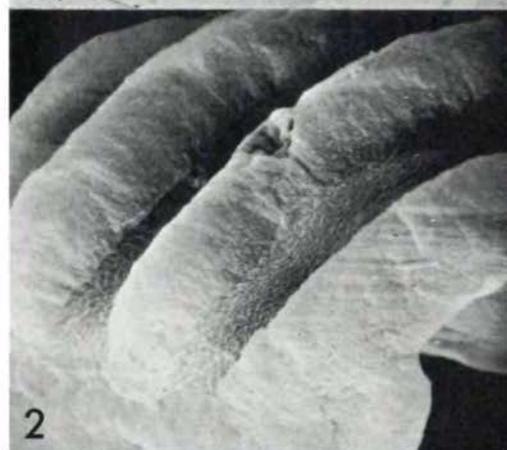
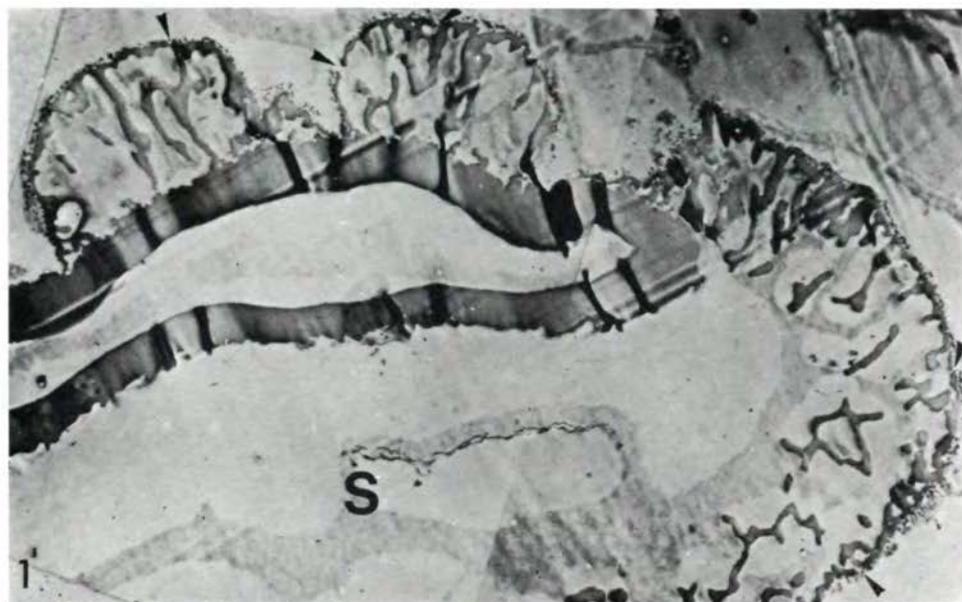
- Fig. 1: *Ovalipollis notabilis*; schleifender Querschnitt durch das Longitudinalende. S/t = Protosaccusbereich tangential - , und S/i = Protosaccusbereich quer getroffen; ein dickwandiges, imperfektes Retikulum zeigend. Bei B (Nähe der Lateraltenuitates?) ist die Ektexine zu einer dünn-schichtigen Auflage reduziert, bei A sind die endosexinösen Strukturelemente radialstrahlig angeschnitten. (ca. 4500 x)
- Fig. 2: *Ovalipollis ovalis* (Typ a von SCHEURING 1970: 32; Taf. 2, Fig. 3). Am unteren Individuum ist die subäquatoriale Lateraltenuitas gut sichtbar. (ca. 630 x)
- Fig. 3: *Ovalipollis ovalis*; beachte die glatte Oberfläche der Proximalhemisphäre. (ca. 900 x)
- Fig. 4: idem; (ca. 4500 x)
- Fig. 5-8: Makellos und räumlich erhaltener *Ovalipollis ovalis*. LO-Analyse, die Struktur der Cappa und der distal weit untergreifenden Protosacci deutlich zeigend. (ca. 1000 x)
- Fig. 9: *Ovalipollis cultus*; Einstellung auf das geknickte Monoletum und die strahlig angeordnete Protosaccus-Infrastruktur. (ca. 1000 x)
- Fig. 10: *Ovalipollis cultus*. Einstellung auf die Protosaccus-Infrastruktur. Die subäquatorialen Lateraltenuitates und die dilete Form der proximalen Marke sind gleichfalls erkennbar. (ca. 1000 x)
- Fig. 11: *Ovalipollis ovalis*. Distalseite, leicht eingedellt, mit gut erkennbaren Lateraltenuitates und leichter Distalneigung der Protosacci. (ca. 850 x)
- Fig. 12: idem; (ca. 2000 x)
- Fig. 13: idem; Detailaufnahme der Lateraltenuitas. (ca. 5000 x)

TAFEL 5

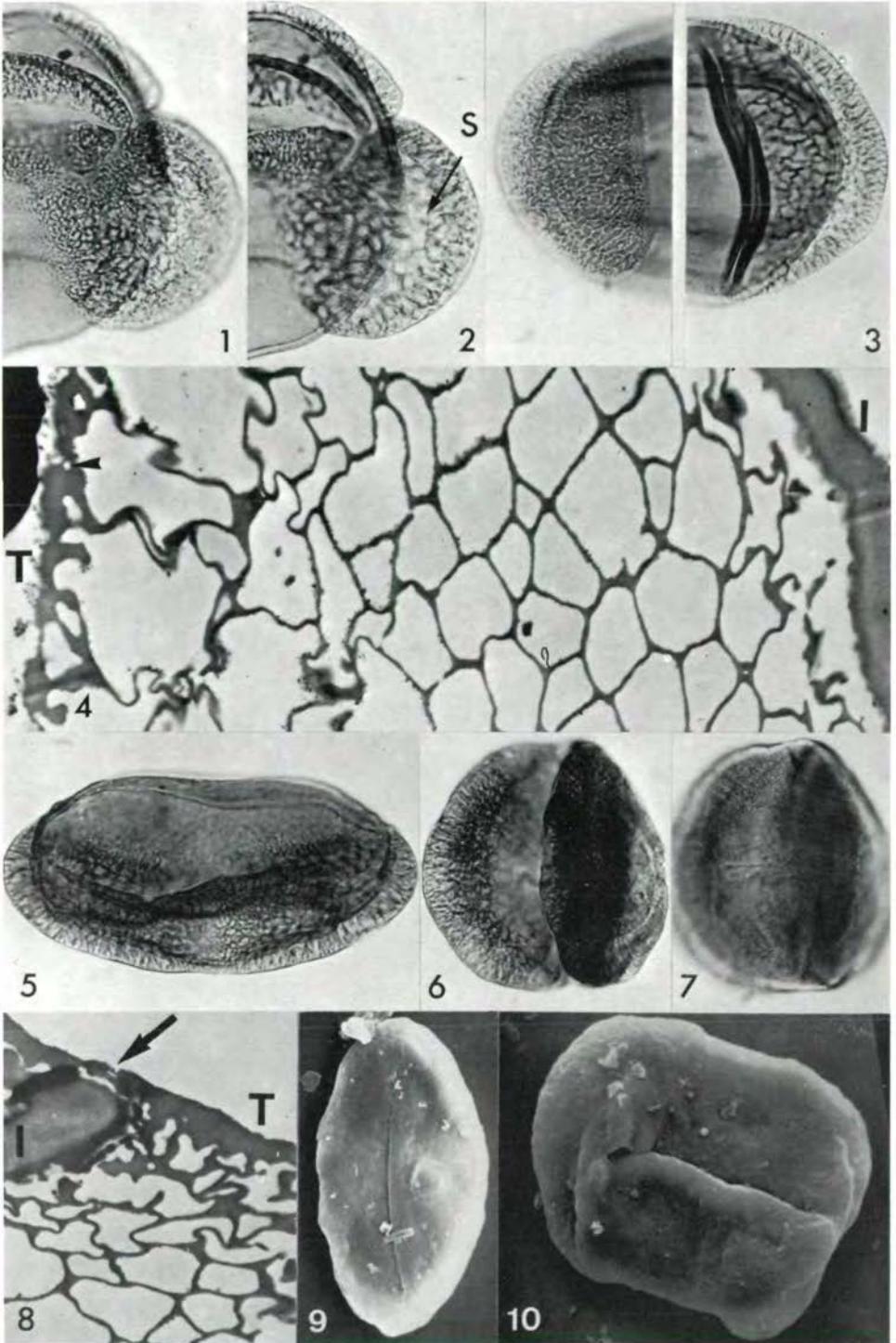
- Fig. 1: *Lunatisporites noviaulensis mollis*. Individuum mit eingedellter Proximalseite, das die endständige Vereinigung der Proximaltaeniae und die Verbindung der Sacci durch die Lateraltaeniae deutlich zeigt. (ca. 900 x)
- Fig. 2: idem; Detailaufnahme des Longitudinalendes. (ca. 3000 x)
- Fig.3-9: Formen der *Protodisaccitrileti* und der *Protomonosaccitrileti* aus der südalpinen Trias (Cordevol, Obere Meridekalke, Kt. Tessin, Schweiz). Die taxonomische Bearbeitung dieser Formen ist in Vorbereitung.
- Fig.3-4: Vom Zentralkörper losgelöste Ektexine einer *Triadispора* sp. mit außerordentlich dicht angeordneter, infratektater Sexinenstruktur im Cappa- und Protosaccus-Bereich. (ca. 1000 x)
- Fig. 5: Polaransicht einer *Triadispора* sp. mit dichter, radialstrahliger Infrastruktur im Protosaccusbereich. (ca. 1000 x)
- Fig. 6: Protosaccate *Triadispора* sp. mit dichter, radialstrahliger Infrastruktur im Protosaccus. (ca. 1000 x)
- Fig. 7: Protomonosaccate *Triadispора* sp. mit dichter, strahliger Infrastruktur und länglicher Distalarea. (ca. 1000 x)
- Fig. 8: Triprotosaccate Modifikation einer *Triadispора* sp. (ca. 1000 x)
- Fig. 9: Diletes, protomonosaccates Pollenkorn. (ca. 1000 x)

Tafel I

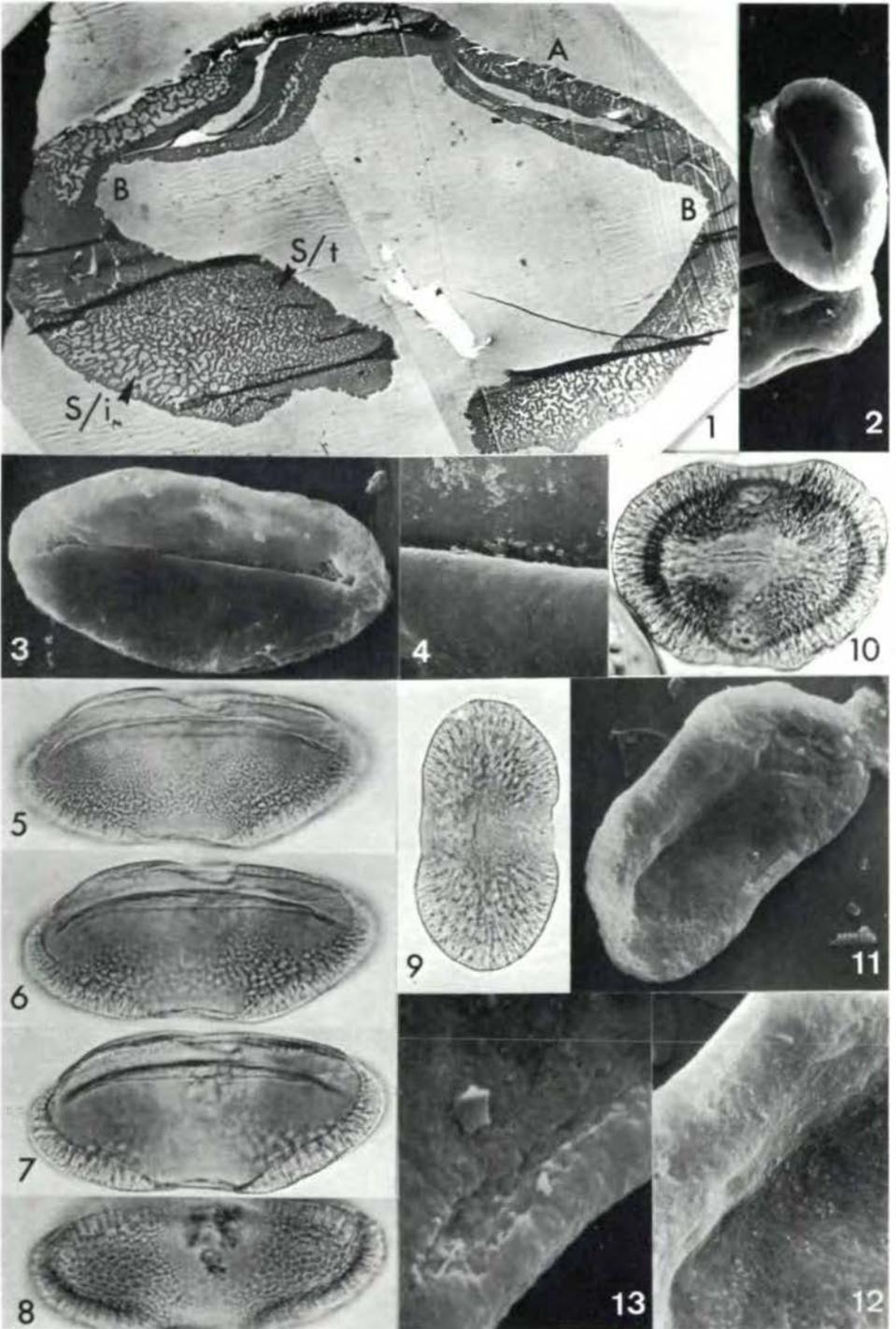




Tafel III



Tafel VI



Tafel V

