

Linzer biol. Beitr.	7/3	329-369	31.10.1975
---------------------	-----	---------	------------

ÜBER BEMERKENSWERTE MORPHOLOGISCHE BESTIMMUNGSMERKMALE AN POLLENKÖRNERN DER GATTUNG PINUS L. +)

von W. KLAUS, Wien

Inhaltsübersicht:

1. Einleitung
2. Bestimmung rezenter Pinus-Pollenkörner bis zur Art.
 - 2.1. Bestimmungsmerkmale
 - 2.1.1. Größe
 - 2.1.2. Pollenform
3. Morphologisch bemerkenswerte Merkmalskomplexe.
 - 3.1. Saccusstrukturen
 - 3.1.1. Saccus - tectum
 - 3.1.2. Saccus - Infrareticulum (Alveolensystem)
 - 3.1.3. Subsaccales Nodulum - Muster
 - 3.2. Corpusdifferenzierungen
 - 3.2.1. Cappula - Differenzierungen
 - 3.2.1.1. Anatomie der Distalornamentation
 - 3.2.1.2. Ornamentationsmuster
 - 3.2.1.3. Taxonomische Bedeutung der Distalornamentation

+) Bericht über das Forschungsprojekt: "Zur biospezifischen Bestimmung von Pollenkörnern", welches mit dankenswerter Unterstützung des Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung, Wien, in Angriff genommen werden konnte.

3.2.1.4. Anwendung der Ergebnisse auf fossile Pinus - Pollenkörner

3.2.1.5. Revision des "Pinus Haploxylon-Typ" RUDOLPH 1935

3.2.2. Cappa - Nodula

4. Präparations- und Untersuchungstechnik.

5. Belegkuppen.

6. Zusammenfassung.

7. Literatur.

1. Einleitung

Die Arten der Gattung Pinus L. bilden einen wesentlichen Florenbestand der nördlichen Hemisphäre der Erde. Ihre differenzierten Ansprüche an klimatische, ökologische und soziologische Begebenheiten begründen charakteristische Arealbildungen.

Strebt man einen Überblick über das historische Werden unserer heutigen Kiefernareale mit ihrer horizontalen Verbreitung im Flachland und Moor und vertikalen Gliederung im Gebirge, sowie über die Entwicklung und Verbreitung der Arten nicht nur nach der letzten Vereisung in Europa, sondern auch während der Zwischeneiszeiten, bis weit zurück in das Tertiär, die Kreide und den Jura an, so sind fossile Dokumente zur Rekonstruktion erforderlich. Die Gattung Pinus liefert diese in reichem Maße.

Fossile Grobreste, wie Hölzer, Zapfen, Nadeln sind dank guter Erhaltungsfähigkeit seit dem Jura reichlich überliefert. Nach dem neuesten Stand der Holz Anatomie (Van der BURGH 1973) gestatten eine Fülle von Merkmalen im Holzkörper, besonders an Tracheiden und Markstrahlen, in zahlreichen Fällen gesicherte Zuordnungen zu rezenten Taxa bis zur Art.

Auf die Morphologie rezenter Pinus-Zapfen stützt sich eine große Zahl wichtiger Bestimmungsarbeiten (z.B. HOLUBIČKOVA 1965; KILPPER 1968), welche in erster Linie auf dem Merkmalskomplex der Apophysenausbildung der Samenschuppen aufbauen.

Auch die Anzahl der Nadeln in einem Kurztrieb (1-5 und mehr), ihre Länge, Spitze, Rand- und Querschnitt, sowie Anordnung und Ausbildung der Stomata (TRAUTMANN 1953) bieten Bestimmungsmöglichkeiten. Knospenbildungen, Harzausscheidungen, Blütenfarbe und Chemismus können zusätzliche Unterscheidungsmerkmale liefern.

Bei voller Würdigung der Wichtigkeit der erwähnten Großreste haftet allen der Mangel an, daß ihre Ausbreitung spärlich und ungleichmäßig erfolgt und jeder fossile Großfund daher einem seltenen, glücklichen Zufall von eher lokaler Bedeutung zu danken ist.

Pollenkörner dagegen sind nicht nur mindestens ebenso ausgezeichnet fossil erhalten wie die Großreste, sondern finden sich dank der hohen Produktion und gleichmäßigen Verbreitung durch den Wind in großer Zahl bestens erhalten in Sedimenten wie Torf, Kohle und Ton. Man kennt fossile Pinus-Pollenkörner, welche über 100 Millionen Jahre alt sind und dabei so gut erhalten bleiben, daß sie von vorpräparierten rezenten Kiefernpollenkörnern der Konservierung nach kaum unterschieden werden können.

2. Bestimmung rezenter Pinus-Pollenkörner bis zur Art.

Wenn man in der Lage wäre, an jedem einzelnen Pinus-Pollenkorn die Art der Trägerpflanze zu erkennen, so hätte man eine hervorragende Methode in der Hand, vom jüngeren Postglazial bis ins Tertiär zurück Auskünfte über Klima, Ökologie, Arealbildungen und nicht zuletzt Artentwicklungen zu erhalten.

Versuche zur biospezifischen Bestimmung von Pollenkörnern des Österreichischen Jungtertiärs wurden an diesem Insti-

tut, unterstützt durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Wien, in die Wege geleitet. Dabei steht zunächst die morphologische Artfassung von rezenten Pinus-Pollenkörnern unter Verwendung von vielfältigen licht- und elektronenmikroskopischen Hilfsmitteln (Rasterelektronenmikroskop und Transmissionselektronenmikroskop) im Vordergrund.

Das Ziel der Untersuchungen liegt darin begründet, an Hand möglichst vollständiger Dokumentation der Morphologie von Pollenkörner zu erkennen, welche rezenten Arten bestimm- und unterscheidbar sind und damit für das Jungtertiär herauszufinden, ob heute noch lebende Gattungen schon damals in unseren Breitegraden vorhanden waren. Zum Beispiel eine heute im Himalaya oder in China lebende Art im österreichischen Miozän vorzufinden, wäre für Stratigraphie und Ökologie wesentlich bedeutender, als die Angabe eines botanisch unverbindlichen Formspecies-Namen, dessen Wert über gröbere stratigraphische Vergleiche kaum hinauszugehen vermag.

Als weiteres Ergebnis rezenter Morphologiestudien wird der Umfang der Variationsbreite aller Merkmale einer Art abschätzbar. Eine Möglichkeit, welche dazu dienen kann, die Abgrenzung ähnlicher Formspecies aus dem Fossilbereich besser zu verstehen und zu handhaben.

Heute ausgestorbene Arten der geologischen Vergangenheit werden daran zu erkennen sein, daß sie mit keiner der rezenten Arten übereinstimmen.

Es wird daher verständlich, daß seit mehr als 100 Jahren eine Reihe namhafter Forscher von Versuchen zur Artdeterminierung des Pinus-Pollen fasziniert war. Dabei stellte sich heraus, daß Pinus Arten - heute kennt man mindestens 108 verschiedene Arten - (vgl. CRITCHFIELD & LITTLE 1966; MIROV 1967) ziemlich ähnlich aufgebaute Pollenkörner besitzen, die der Gattung nach, wenigstens im Spät- und Postglazial, schon bei geringer mikroskopischer Vergröße-

rung erkennbar sind.

Wegen der scheinbaren Uniformität der Pollenkörner innerhalb der Gattung bereitete schon die Bestimmung der fünf derzeit in den Ostalpen vorkommenden Kiefernarten einige Mühe: (Pinus sylvestris L., Pinus nigra ARN., Pinus mugo TURR., Pinus uncinata RAM., Pinus cembra L.)

In den meisten Spät- und Postglazialdiagrammen der Ostalpen finden sich die Arten der Gattung Pinus in der Regel summarisch behandelt. Wertvolle Anhaltspunkte über Eirwanderungen, Klima und Stratigraphie gehen bei der Addition von Arten mit gegensätzlichen Ansprüchen verloren. Erst in letzter Zeit bahnt sich durch die Herausnahme von Pinus cembra, ja auch in Einzelfällen sogar des Pinus-mugo-Komplexes von Pinus sylvestris (MAYER 1965; BOBEK & SCHMIDT 1975; SCHMIDT 1975; KLAUS 1972) wenigstens für das jüngste Quartär eine genauere Aussagemöglichkeit mit weitreichenden Schlußfolgerungen an. Wesentlich schwieriger wird die Bestimmungsarbeit im Neogen, wo die Fülle der mediterranen, nord- und mittelamerikanischen sowie ostasiatischen Arten in Betracht zu ziehen ist.

2.1. Bestimmungsmerkmale:

2.1.1. Größe.

Prinzipiell ist vorauszuschicken, daß ein einzelnes Merkmal keine Grundlage zu Artunterscheidungen liefern kann.

Es ist historisch interessant, daß man jahrzehntelang mit ungeheurem Arbeitsaufwand versuchte, einer biologischen Materie mit dem Rechenschieber an den Leib zu rücken. Von der Größenmessung und ihrer statistischen Auswertung versprach man sich eine genaue Festlegung der Artzugehörigkeit des Pollenkornes, und wenn schon nicht dies, dann wenigstens um auf Grund einer Vielzahl von Körnern die Anwesenheit einer oder mehrerer Arten über-

haupt entdecken zu können. Auch bei der Größenmessung und ihrer statistischen Auswertung sind zwei Arbeitsweisen zu unterscheiden. Einmal die Feststellung der Gesamtabmessungen des Pollenkornes, wie Länge, Breite und Höhe. Die Einheitlichkeit und genaue Angabe wird getrübt durch die Tatsache, daß die Körner, sowohl im Fossilisations- (FIRBAS 1936) als auch im Präparationsmedium (CUSHING 1961) quellen, sich ausdehnen können, gelegentlich aber auch das Gegenteil, nämlich die distale Keimstelle kontrahieren und dabei die Luftsäcke so zusammenziehen, daß das Korn stark verkürzt wird. Bei zu eng gefaßter Beobachtung der Ziffernergebnisse ließen sich daher kaum brauchbare Unterscheidungsziffern für die Arten finden. Jahrzehntlang beschäftigten sich namhafte Autoren mit mehr oder weniger komplizierten Rechenoperationen und umfangreichen Statistiken, um herauszufinden, in welcher Weise eine Größenzahl Auskunft über Artzugehörigkeiten geben könnte.

Die zu erwartende natürliche Variabilität innerhalb der Art führte zu starken Überschneidungen der Variationskurven, weshalb trotz enormen Rechenaufwandes - es wurden viele hundert Seiten mit Größenmaßzahlen und Tabellen bedruckt - nie eine einigermaßen gesicherte Artdiagnose erreicht werden konnte.

Das trifft sowohl für den alpinen Bereich Mitteleuropas mit seinen wenigen Arten zu, wo sich besonders HÖRMANN 1929; FIRBAS 1936; AYTUG 1960 und BEUG 1960 u.a. mit Art-differenzierungen mittels Größenmessungen bemühten, sondern in noch höherem Maß auf nordamerikanische Arten (HANSEN 1947; CAIN 1940; TING 1966).

Der Palynologe steht bei der Artbestimmung immer vor der Frage, an einem Einzelkorn eine Bestimmung durchführen zu müssen. Und das scheint nach den vorliegenden Ergebnissen der Größenmessungen nicht möglich zu sein.

Es wäre jedoch verfehlt, anzunehmen, daß die Größenmessung eine absolute Sackgasse darstellt. Dies ist keines-

wegs der Fall. So wie viele andere Merkmale gestattet die Größemessung; bei Berücksichtigung der bedeutenden Variabilität eine gewisse Gruppierung. Bei Messungen azetylierter Pollenkörner bald nach der Präparation lassen sich etwa drei Größengruppen betreffend die Ausdehnung des Körpers einschließlich der Luftsäcke unterscheiden:

- a) Kleine Körner bis etwa 75μ
- b) Mitteltgroße Körner .. bis etwa 100μ
- c) Große Körner über 100μ

Als Beispiele wären anzuführen:

für Gruppe a) (bis 75μ): aus der UG. Haploxylon die Arten der Subsektion Cembroides; aus der UG. Diploxylon zahlreiche Arten der Subsektion Lariciones.

für Gruppe b) (bis 100μ): aus der UG. Haploxylon die Arten der Subsektion Cembrae und Strobi und auch einige Arten aus der UG Diploxylon.

für Gruppe c) (über 100μ): aus der UG. Diploxylon Pinus sabiniana und Pinus torreyana.

Für fossile Pinus-Arten ist KRUTZSCH 1971 bei genauen Untersuchungen und Aufstellungen der Formspecies zu ähnlichen Größengruppierungen gelangt.

2.1.1. Pollenform.

Von der Messung der größten Ausdehnung des gesamten Pollenkörpers sind zu unterscheiden Größemessungen, welche zur Charakterisierung der Körperform dienen.

Pinus-Pollenkörner bestehen grundsätzlich aus einem Zentralkörper, dem sog. Corpus und zwei Luftsäcken (Sing. Saccus), welche etwa den beiden Enden des ovalen Körpers nach einer Seite geneigt angesetzt sind. Die Arten können sich gelegentlich durch Unterschiede der Form des Corpus, des Saccus und auch im Bezug auf die Länge der Verbindungslinien Saccus-Corpus unterscheiden (RUDOLPH

1935; BEUG 1961; TING 1966).

Durch Messung von Länge, Breite und Höhe des Corpus allein, des Durchmessers der Luftsäcke und des Verhältnisses von Länge der Ansatzlinie der Luftsäcke zu dem gesamten Saccusdurchmesser lassen sich Verhältniszahlen - Indices - gewinnen, welche zu einer gewissen Charakterisierung von größeren Gruppen, wie z.B. Untergattungen, vage herangezogen werden können.

Von einfachen, noch immer brauchbaren Verhältnisangaben für eine Form (RUDOLPH 1935; BEUG 1961) bis zur komplizierten Multivariatanalyse besteht ein großes Exerzierfeld für mathematische Ambitionen. Sie hat nicht zur biologischen Verwendbarkeit der Artbestimmung geführt. Aber auch hier ist keineswegs zu übersehen, daß die Angaben von Größenbeziehungen der Pollenkornteile einen wichtigen Bestandteil der größeren Merkmalsanalyse darstellt.

Das hat RUDOLPH 1935 schon bewogen, zwei Typen herauszustreichen: Einen, welchen er "Haploxylon-Typ" nannte, in der Gestalt an Pinus peuce erinnernd und einen zweiten, welchen er "Silvestris-Typ" nannte. Beide Formtypen sollen sich nach RUDOLPH unterscheiden durch die Länge der Ansatzlinie des Luftsackes im Vergleich zur Corpushöhe. Und zwar besitzt der Silvestris-Formtypus im Vergleich zum Corpusdurchmesser eine wesentlich kürzere Luftsackansatzlinie, während beim Typ Haploxylon die Ansatzlinie des Luftsackes etwa dem Corpusdurchmesser entspricht. Das bedeutet, daß der Silvestris-Typ in der Polansicht etwa aus drei sich schneidenden Kreisen besteht, d.h. die Luftsäcke überhalbkugelförmig geformt sind und nur an kurzen Sehnen am Corpus angesetzt werden, während bei den Haploxylon-Formen die Luftsäcke nicht überhalbkugelförmig, sondern höchstens halbkugelförmig ausgebildet sein sollen und daher die Umrisslinie des Gesamtpollenkornes eher dem eines Ovals entspricht.

3. Morphologisch bemerkenswerte Merkmalskomplexe.

Anläßlich der Ausdehnung des pollenmorphologischen Studiums auf sämtliche heute lebenden Pinusarten (108) zeigten sich einige Merkmalskomplexe, welche besonders auffällig erscheinen und als zusätzliche Bestimmungsmerkmale dienen können. Über diese soll in der Folge kurz berichtet werden. Dabei sind folgende Fragen nicht zu übersehen:

1. Es wäre inkonsequent, die Variationsbreite auch in der Morphologie außer Acht zu lassen, da jedes Merkmal von Struktur und Skulptur einer sehr starken Variation unterworfen ist. Mit einem Merkmalskomplex läßt sich auch hier mit Sicherheit keine Artzuordnung durchführen. Glücklicherweise ließ sich aber bisher bei der Durchmusterung der Arten erkennen, daß die Anzahl der Merkmale groß genug ist, um zu hoffen, daß trotz der Variationsbreite einer Art Zuordnungen durchführbar sind. Denn mit einer größeren Anzahl differenzierter Merkmalskomplexe, welche sicher verschiedene taxonomische Wertigkeit besitzen, läßt sich die Variationsbreite auch im Einzelfall erfolgreich überbrücken. Wie sich zeigt, gibt es in der Masse der vielen Pinus-Arten einige wenige, die relativ auffällig gebaut sind. Diese werden zu ihrer Bestimmung vielleicht nicht die ganze Anzahl von Merkmalskomplexen benötigen. Andere hingegen, die offenbar sehr nahe verwandt sind, lassen sich auch durch viele Merkmalskomplexe sehr schlecht, vielleicht auch gar nicht unterscheiden und werden höchstens zu Gruppen angeordnet werden können.

Bei allem Hang zu detaillierten Untersuchungsmitteln aller verfügbarer Methoden, beginnend von der einfachen Lichtmikroskopie über sämtliche Arten des Phasenkontrastes, der Dunkelfeldausleuchtung bis zum Transmissions- und Rasterelektronenmikroskop wollen wir doch das Hauptaugenmerk bei den differenzierten Darstellungen der Merkmalskomplexe auf ein praktisches Ziel zuwenden. Nämlich die Artbe-

stimmung im Einzelfall mit Hilfe des gewöhnlichen Lichtmikroskopes, welches immer noch bei den Routinearbeiten das am häufigsten eingesetzte Hilfsmittel ist. Es nützt dem praktisch arbeitenden Palynologen die schönste Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme gar nichts, wenn er nicht in der Lage ist, bei seinen Bestimmungsvergleichen ein solches Gerät zur Verfügung zu haben. Und das ist heute doch in der Mehrzahl der Fälle nicht möglich. Auch ist das Ziel, nicht nur eine einzelne Artbestimmung, sondern die Anzahl der bestimmten Arten in einem Präparat auszählen und mit anderen Arten vergleichen zu können, schwer erreichbar. Das heißt, es ist auch am Ende eine statistische Arbeit erforderlich und es scheint derzeit ausgeschlossen, statistisch schon mit Rasterelektronenmikroskopen eine komplette Probe zu bearbeiten. Denn zur Bestimmung eines Pollenkornes sind keineswegs nur die Skulpturen erforderlich, d.h. die Außenseiten eines Pollenkornes, welche nach der Goldbedampfung im Rasterelektronenmikroskop sichtbar sind - und mögen sie auch noch so viele Details zeigen - sondern das Wesentliche ist und bleibt die Struktur eines Pollenkornes, d.h. der Aufbau der Wand der Exine. Diese gibt viele zusätzliche charakteristische Merkmale, welche im Rasterelektronenmikroskop verdeckt sind. Natürlich lassen sich auch Strukturen mit einiger Geschicklichkeit mit Mikromanipulatoren und ähnlichen Hilfsmitteln teilweise aufhellen, wie in schönster Weise SIVAK & CARATINI 1973 in ihrer Arbeit zur Struktur der Saccuswand gezeigt haben. Das werden aber Einzelarbeiten bleiben, die zu Routineuntersuchungen nicht verwendbar sind.

In der Folge seien einige Merkmale, welche sich bisher als recht auffällig erwiesen haben, herausgegriffen:

3.1. Saccusstrukturen.

Überblickt man die bisher durchgearbeiteten etwa 100 Pinusarten, so muß man zu der Feststellung kommen, daß die Saccusstrukturen wohl zu den bedeutendsten aller Bestim-

mungsmerkmale zu zählen sind. Wie schon ERDTMAN 1965 in seinem Buch erwähnt hat, gehören sie zu jenen Merkmalen, welche am schwersten zu beschreiben und überhaupt nicht ziffernmäßig zu katalogisieren sind. Es läßt sich aber eine gewisse Aufgliederung der Saccusstruktur in verschiedene optische Ebenen durchführen, wo jede für sich eine Einzelbeschreibung verdient, da sie verschiedene Bilder bei den Arten liefern. Wir können gliedern in folgenden optische Ebenen:

- a) Saccus - Tectum (Oberfläche des Saccus)
- b) Saccus - Infrareticulum (Alveolensystem)
- c) Subsaccales Nodulum - Muster

3.1.1. Saccus - Tectum.

Das Saccustectum ist die äußerste Sporodermwand. Sie ist perforiert. Je nach Art stehen die kleinen Löcher (Micro-puncta, Microfoveae) in großer Zahl dicht beisammen (z.B. bei Pinus sylvestris) oder es finden sich wenige, weit über die Saccusfläche verstreut (z.B. bei Pinus griffithii). Untersucht man successive tiefer verlaufende optische Schnitte, dann stellt man im Lichtmikroskop bei mindestens 750facher Vergrößerung, am besten aber mit Ölimmersionsobjektiven, recht unterschiedliche Netzmaschenstrukturen fest.

3.1.2. Saccus - Infra - Reticulum.

Das Saccus - Reticulum wird im Schrifttum oft als Infra-Reticulum bezeichnet, da es sich um ein mehr oder minder dickes Netzmaschensystem handelt, welches ins Innere des Saccus ragt. VAN CAMPO & SIVAK 1972, SIVAK & CARATINI 1973 haben festgestellt, daß es sich dabei um ein lagenweise gegliedertes Alveolensystem handelt. Bei voll ausgebildeten, stockwerkartigen Alveolenlagen lassen sich bei Senken des Objektivs drei verschiedene Etagenbilder erkennen:

- a) Die höchste Etage stellt das Klein-Alveolensystem dar, welches direkt dem Tectum anliegt. Im optischen Schnitt handelt es sich um englumige, meist nicht

geschlossene, also imperfekte Netzmaschensysteme.

- b) Die nächst tiefere optische Ebene läßt ein etwas weitleumigeres Maschensystem erkennen, welches auch in der Regel noch imperfekt ist, und den optischen Schnitt der nächst tieferen Etage darstellt.
- c) Die tiefste Ebene zeigt meist ein weitleumiges Reticulum. Es ist das eigentliche, und wahrscheinlich auch das charakteristischste Luftsackreticulum, das nun entweder polygonale Stege aufweisen kann, oder geschlossene, offene (perfekte oder imperfekte) polygonal oder unregelmäßig geformte, seitlich verzweigt oder eine andere große Zahl verschiedener Alveolensysteme aufweisen kann.

Für eine Art scheint nun eher charakteristisch zu sein

1. die Anzahl der Etagen, die ein Reticulum überhaupt aufweist; es gibt Arten, die nur in der tiefsten Etage ein Reticulum erkennen lassen und solche, die in 2 oder 3 verschiedenen Ebenen die Scharfeinstellung eines Reticulums gestatten.
2. die typische Ausbildung der betreffenden, horizontalen Alveolenschnitte (Reticulum) jeder einzelnen Etage.
3. die Dicke des Alveolensystems im Schnitt senkrecht auf die Saccusoberfläche (ca.2-5).

Schon HÖRMAHN 1929 verwies mit seiner "Zwischenfelderung" des Reticulum auf die Differenzierungsmöglichkeiten. Eine charakteristische Ansicht des Alveolensystemes ist der optische Schnitt der Medianebene, wo die Muri im Schnitt getroffen sind und man feststellen kann, wie weit sie in das Lumen des Saccus hineinragen. Man kann damit die Dicke des Alveolensystemes messen, welche innerhalb der Gattung nicht sehr stark variiert. Es gibt aber doch einzelne Arten mit besonders dicken Alveolensystemen und andere

wieder mit extrem dünnen. Und für diese Extremfälle erweist sich die Angabe von Dickenmessungen des Alveolensystems als zweckmäßig.

3.1.3. Subsaccal'es Nodulum - Muster.

Bei weiterem Senken des Mikroskop-Objektives gelangt man an die Ansatzebene des Saccus, an den Corpus, welche durch den Verlauf der Intexine (Nexine) vorgezeichnet ist. Bei den pollenmorphologischen Unterscheidungsversuchen von Pinus sylvestris, Pinus mugo und Pinus nigra (KLAUS 1972) fiel auf, daß der subsaccalen Intexine knotenförmige Bildungen aufgelagert sind, welche sich dem Innenraum des Saccus zuwenden und taxonomisch eine gewisse Bedeutung besitzen könnten. Schon ERDTMAN 1965 hat die Anwesenheit von sog. "small, usually very low processes, verruca or gemma-like" vorgefunden, er nennt sie auch gelegentlich "nodules". TING 1966 hat diese Darstellungen übernommen, ohne näher darauf einzugehen. Abbildungen finden sich bei ERDTMAN von diesen morphologischen Merkmalen keine, bei TING finden sich einige Handzeichnungen, die aber wohl mit dem, was wir unter "Nodula" verstehen, nicht übereinstimmen, denn sie sind sowohl an der Basis, als auch an ihrem Ende astförmig verzweigt, was bei Nodula bei keiner der Pinus-Arten vorkommt. KRUTZSCH 1971 erwähnt in seiner Tabelle über die künstliche Einordnung fossiler Pityosporites-Arten, daß die Endoexine unter den Sacci entweder glatt oder punktiert sei in verschiedener Ausbildung. Eine Abbildung dieser morphologischen Eigenschaft findet sich auch dort nicht. Dagegen finden sich sowohl bei MÜHLETHALER 1955 als auch bei WILLEISE 1971 Mikrotomschnitte von Pinus nigra bzw. Pinus sylvestris, wo knötchenförmige Bildungen auf der subsaccalen Exine zu erkennen sind. Diese wurden jedoch offenbar nicht erkannt, da sie weder im Text noch bei der Tafelbeschreibung erwähnt wurden. Im Pollenatlas von ZAKLINSKAJA 1957 sind Photographien fossiler, bisaccater Pollenkörner abgebildet, die deutlich Nodula erkennen lassen. In der Arbeit KLAUS 1972 wird etwas de-

taillierter auf dieses pollenmorphologische Merkmal eingegangen und durch eine Anzahl mikrographischer Belege bebildert. Es wurde für die knotenförmigen Bildungen, welche subsaccal der Nexine angelagert sind und in den Innenraum des Saccus ragen, der Ausdruck "Nodulum" (Plur. Nodula) gewählt. Ihre Form, Größe, Anzahl und Verteilung schienen bei den beschriebenen Arten zusätzliche Anhaltspunkte zur Bestimmung zu liefern. S.JÄGER 1975 hat in Form einer Dissertation die spezielle Aufgabe übernommen, an einer größeren Zahl von Pinus-Arten zu prüfen, ob dieses detaillierte Merkmal der Nodulabildung ganz allgemein innerhalb der Gattung Pinus weiter verbreitet ist. Bei Weiterverfolgung der Untersuchung JÄGERs und Ausdehnung auf die Knotenbildung weiterer Pinus-Arten zeigt sich, daß so gut wie jede Pinus-Art über diese Nodulabildungen verfügt. Ihre Ausbildung ist bei den Arten sehr verschieden, besitzt allerdings eine große Variationsbreite, welche noch eingehend und planmäßig zu prüfen sein wird, bevor man darangehen kann, bestimmte Muster oder Mustergruppen aufzustellen, welche für taxonomische Einheiten bis zur Art herunter als charakteristisch bezeichnet werden können.

Zweifellos läßt sich mittels dieses Merkmales allein keine Artbestimmung durchführen. Aber sie bildet einen wesentlichen Bestandteil im Mosaik der Merkmale. Bei dem gegenwärtigen Stand der Untersuchungen (etwa 100 Arten) scheint folgende Nodulagruppierung vertretbar zu sein:

- Anzahl: a) keine bis wenige (0-8)
 b) mittel an Zahl (8-18)
 c) viele (über 18)
- Größe: a) klein etwa $0,5\mu$ und kleiner
 b) mittelgroß um 1μ
 c) groß 2μ und darüber
- Form: a) rund
 b) oval bis stabförmig
 c) kegelförmig

- d) peitschenförmig
- e) fleckenförmig
- f) Mischtypen

Anordnung: a) zentral im Saccus

- b) dorsiventral (d.h. bestimmte Elemente proximal oder distal konzentriert, vgl. KLAUS 1972; JÄGER 1975; KLAUS 1976).

3.2. Corpusdifferenzierungen.

Der Zentralkörper oder Corpus läßt sich gliedern in eine proximale Hälfte, welche eine dicke exoexinöse Auflage besitzt, die sog. Jappa, und eine distale Hälfte, welche zumeist dünner ausgebildet wird und als Cappula (ERDTMAN 1957) im Gegensatz zu "Cappa" bezeichnet wurde. ERDTMAN & STRAKA 1961 führen auch den Ausdruck "Leptoma" 1961 für eine verdünnte Stelle an, welche zur Keimung dienen soll.

3.2.1. Cappula - Differenzierungen.

ERDTMAN 1957 und 1965; TING 1966 und KRUTZSCH 1971 und eine Reihe weiterer Autoren wiesen auf die Existenz einer Distalornamentation bei einigen Pinus-Arten hin (vgl. auch Beitrag BOBEX & SCHMIDT 1975 in dieser Zeitschrift, Abb. 1a und 1b, Seite 9). Während des monographischen Studiums aller Pinus-Arten stellte sich heraus, daß dieses Distalmuster einer beträchtlichen Artenzahl in verschiedener Variation eigen ist. Dabei blieb es bisher ungeklärt, um welche Art der Musterung es sich hier eigentlich handelt. Speziell zur Aufklärung dieser Differenzierungen angesetzte licht- und elektronenmikroskopische Studien bei zahlreichen Pinusarten verschiedener Untergattungen und Sektionen haben folgendes zur

3.2.1.1. Anatomie der Distalornamentation

ergeben:

Bei den Arten der UG. Haploxylon zeigt sich im Bereich distaler Aposaccalarea (Cappula, Leptoma) eine unregelmä-

Bige, dunkle Fleckung, welche begrenzt wird von den distalen Ansatzlinien der Sacci und den lateralen Capparändern (Cristae marginalis). Bei O-L-Analyse zeigen sich die dunklen Flecken als mehr oder weniger runde bis unregelmäßige polygonale Lumina, begrenzt von dünnen hellen Stäben. Das Netzwerk erweckt den Eindruck eines mehr oder weniger deutlichen Negativ-Reticulum. Bei bestimmter optischer Einstellung erscheinen die dunklen Lumina als Verrucae. Die Größe der Lumina liegt weit unter jener des Saccus-Reticulums. Sie messen im Durchschnitt 2-5 μ . Ihre Größe und Deutlichkeit variiert innerhalb eines Präparates ganz beträchtlich, sodaß sich auf die Felderungsgröße keine sicheren Schlußfolgerungen aufbauen lassen. Im Vergleich zum Saccus handelt es sich um ein Negativ-Reticulum, d.h. helle Stege und dunkle Flecken bedeuten schmale Furchen zwischen breiten Erhebungen. Die ersten Hinweise für die Lokalisation der Musterung ließen sich beim Studium von Pinus cembroides gewinnen, da hier diese Musterung besonders deutlich ausgeprägt erscheint. Körner, deren Nexine (Intexine) genau an der Cappula nach innen gefaltet sind, zeigen am inneren Rand der Kontur eine deutlich in den Innenraum des Pollenkornes hineinragende, perlschnurartige, warzig bis wellige Verdickung. Elektronenmikroskopische Untersuchungen im Durchlicht- und Rasterelektronenmikroskop haben nun deutlich bewiesen, daß die dunklen Distalflecken nichts anderes darstellen, als warzenförmige Erhebungen der Innenseite der Nexine. Jedenfalls handelt es sich überraschenderweise um eine eindeutige Innenskulptur der Nexine oder Intexine. Es handelt sich also bei der Nicht-Skulpturierten-Exine in Wahrheit um eine skulpturierte Exine. Daher wäre zu überlegen, den älteren Ausdruck "Intexine" FRITZSCHE 1837 zu verwenden, wie das vielfach der Fall ist.

Variabilität. Obwohl diese Musterung innerhalb der Art ziemlich konstant erscheint, variiert die Größe und Höhe der Infraverrucae ganz außerordentlich. Sie können sehr

flach und breitflächig beschaffen sein. Dann erkennt man sie mit dem Lichtmikroskop schlecht. Im gleichen Präparat finden sich auch Körner mit zahlreichen, viel kleineren, aber etwas deutlicheren Verrucae. Etwas konstanter scheint die Musterung in der Gegend um die distale Saccusbasis ausgebildet zu sein.

Es können großfleckige neben undeutlichen feinen und schwächer gefleckten Körnern vorkommen.

Differenzierung der Distalornamentation nach Größe und Intensität bei verschiedenen Arten.

Es ergeben sich bei der Prüfung der Arten auf dieses Merkmal Gruppierungen bezüglich Größe und Deutlichkeit der Infraverrucae.

- 1) vorwiegend grobe, deutliche Felderung der Distalarea (maculat)
- 2) a) engmaschige und undeutliche Felderung (granulat)
b) Punktierungen (feingranulat bis punctat)
- 3) glatt (laevigat), ohne jede Ornamentation (höchstens vereinzelt äußerst feine und schwer erkennbare und unregelmäßige Punktierung).

3.2.1.3. Taxonomische Bedeutung der Distalornamentation.

UG. Haploxylon. Alle bisher untersuchten Arten (27 von 31) besitzen ausnahmslos die maculate Distalornamentation vom Typus 1). Es handelt sich insofern um ein wertvolles Diagnosticum, als Pollenkörner ohne maculate Distalornamentation von der Zuordnung zu der UG. Haploxylon auszuschließen sind. (vgl. Kapitel - Fossile Pollenkörner -).

Für eine Gliederung in Sektionen und Subsektionen innerhalb der UG. Haploxylon scheint dieses Merkmal zunächst zu gleichmäßig ausgebildet zu sein.

UG. Diploxylon. Die Mehrzahl der Arten besitzt eine glatte (laevigate) Distalarea. Eine Einheitlichkeit wie in der UG. Haploxylon scheint jedoch nicht gegeben. Denn es

zeigen sich zahlreiche Ausnahmen:

1. Pinus leiophylla SCHIEDE & DEPPE.

Diese Art zeigt als einzige der UG. Diploxyylon das Muster 1 (maculat), welches für die UG. Haploxyylon bezeichnend ist. Auch nach der Pollengestalt und anderer Merkmale würde man die Art eher der UG. Haploxyylon zuweisen. Auch in verschiedenen natürlichen Systemen der Gattung Pinus wird die Art in die Nähe der UG. Haploxyylon gestellt.

2. Mit der Distalornamentationsgruppe 2a (granulat) fallen aus der UG. Diploxyylon heraus:

Pinus ponderosa LAWS.
Pinus hartwegii LINDEL.
Pinus pinea L.
Pinus thunbergiana FRANCO
Pinus echinata MILL.
Pinus pungens LAMB.

Obwohl diese Arten aus verschiedenen Sektionen und Subsektionen stammen und daher zunächst keine Ursache für ihr abweichendes palynologisches Verhalten erkennbar zu sein scheint, ist es doch bemerkenswert, daß sie auch chemische Abweichungen zeigen. Nach MIROV 1967 S.513, finden sich sog.Cembrene, welche sonst Arten der UG. Haploxyylon eigen sind, auch bei Pinus pinea und Pinus thunbergiana. Eine Abweichung der "Diploxyylon-Arten", für welche bisher kaum eine Erklärung zu finden ist. Nun ergibt die Palynologie Merkmalskomplexe, welche in ähnliche Richtung weisen.

3. Durch Distalsornamentationsmuster 2b (punctat) zeichnen sich folgende Arten aus:

Pinus chihuahuana ENGELM.
Pinus canariensis SMITH
Pinus khasya ROYLE
Pinus tabulaeformis CARR
Pinus yunnanensis FRANCHET

Pinus caribaea MORELET
Pinus elliottii ENGEIM. var. elliottii
Pinus lawsonii ROEZL
Pinus monterumae SHAW
Pinus cubensis GRISEBACH
Pinus halepensis MILL.
Pinus clausii (CHAPM.) VASEY
Pinus rigida MILL.
Pinus serotina MICHX.
Pinus banksiana LAMB.
Pinus contorta DOUGL.
Pinus radiata D.DON
Pinus torreyana PARRY

Je nach Art kann die Punktierung mehr oder weniger deutlich, aber jedenfalls noch erkennbar sein.

4. Mit glatter (laevigater) Distalarea (gelegentlich sehr fein und unet punctat).

Pinus roxburgii SARG.
Pinus resinosa AITH.
Pinus tropicalis MORELET
Pinus massoniana LAMB.
Pinus densiflora SIEB. & ZUCC.
Pinus funebris KOMAROV
Pinus mugo TURRA
Pinus uncinata RAM.
Pinus sylvestris L.
Pinus nigra ARN.
Pinus heldreichii CHR.
Pinus insularis ENDL.
Pinus jeffreyi GREV. & BALV
Pinus washoensis MASON & STOCKWEL
Pinus palustris MILL.
Pinus taeda L.
Pinus teocote SCHL. & CHAM.
Pinus michoacana MARTINEZ
Pinus pseudostrobus LESQ.
Pinus glabra WALT

Pinus oocarpa SCHIEDE

Pinus brutia TEN

Pinus pinaster AITH.

Pinus virginiana MILL.

Pinus patula SCHL. & CHAM.

Pinus muricata SHAW

Pinus coulteri D.DON

Pinus sabiniana (in LINK)

Möglicherweise drückt der Grad der Ausbildung distaler Ornamentationen die Beziehung zu Ausgangsformen der UG. Haploxyton aus.

3.2.1.4. Anwendung der Ergebnisse auf fossile Pollenkörner.

"Pinus Haploxyton-Typ RUDOLPH 1935" im Tertiär.

Wie eingangs erwähnt, hat RUDOLPH 1935 der Form nach zwei Typen geschaffen, um seine fossilen, aus dem Jungtertiär Böhmens stammenden Pollenkörner wenigstens einigermaßen den beiden großen Untergattungen zuordnen zu können. Er schuf für Formen, welche im Umriss eher oval sind, den Formtypus "Haploxyton". Ähnlich wie bei Pinus peuce" sitzen die Flügel mit breiter Basis mit ihrem größten Durchmesser dem Corpus an. Sie sind daher halbkreisförmig und nur durch die Struktur vom Korn abgesetzt, sodaß sich eine einfache elliptische Umrisslinie des Kornes samt Flügel ergibt, ähnlich wie bei Picea..." (RUDOLPH 1935 S.253).

Bei dem zweiten, von RUDOLPH 1935 geschaffenen Typ, nämlich dem "Pinus Silvestris-Typ", "...sind die Flügel an der Ansatzstelle mehr oder weniger eingezogen, daher mehr als halbkreisförmig und deutlich vom Korn abgesetzt. Die Umrisslinie des Gesamtkornes wird von drei sich überschneidenden Kreisen gebildet." (RUDOLPH 1935 S.253)

3.2.1.5. Revision des "Pinus Haploxyton-Typ" RUDOLPH 1935.

Der Typ "Haploxyton - RUDOLPH" wurde und wird noch häufig in der Tertiärliteratur gebraucht, um fossile Pollenformen zu kennzeichnen, welche der Abbildung RUDOLPH 1935

S.253, Fig.1d und Taf.IV, Fig.1,2 entsprechen. Nun stellt sich bei der Durchsicht aller rezenten Pinus-Arten heraus, daß der Rudolph'sche Haploxyton-Typ keine Distalornamentation besitzt. Da gerade diese ausnahmslos bei rezenten Haploxyton-Arten vorkommt, ergibt sich nun die überraschende Situation, daß der Rudolph'sche Haploxyton-Typ nicht zur UG. Haploxyton gehören kann. Wahrscheinlich überhaupt nicht zur Gattung Pinus, sondern morphologisch am ehesten mit den Pollenkörnern der neu entdeckten Gattung Cathaya CHUN & KUANG 1958 übereinstimmt. VAN CALPEC & SIVAK 1972 haben Pollenkörner der Gattung Cathaya im Tertiär Frankreichs entdeckt und beschrieben. Ein Keteleeria-Zapfen aus dem Pliozän der Klärbeckenschichten hat sich nach der Revision von CHUN & KUANG als Cathaya-Zapfen erwiesen.

Pollenpräparate von Cathaya argyrophylla CHUN & KUANG standen mir aus der Palynotheke ERDTMANS aus Stockholm durch die Freundlichkeit von Herrn Doz.Dr.S. NILSON zur Verfügung. Es zeigte sich, daß die Pollenkörner weitgehend dem jungtertiären Haploxyton-Typ RUDOLPH 1935 entsprechen. Sie besitzen keine Distalornamentation und entsprechen im Umriss sehr genau der Zeichnung RUDOLPHS, (S.253, Fig.1d).

Cathaya - Form

Demnach wären jene fossilen Pollenkörner, welche keine Distalornamentation besitzen, aber sonst ganz ausgesprochen der RUDOLPH'schen Haploxytonbeschreibung (für fossile Pollenkörner) entsprechen, als Cathaya - Form kennzeichenbar.

Peuce - Form RUDOLPH

Besteht Neigung, die Bezeichnungsweise für fossile Pollenkörner beizubehalten, so wäre im Sinne des Vergleichsmaterials von RUDOLPH der Ausdruck "Peuce - Form" RUDOLPH für jene Pollenkörner zu wählen, für welche die von RUDOLPH angegebenen haploxytonoiden Körperumrisse besitzen

und zusätzlich maculate (Muster 1) Distalornamentation, entsprechend dem Beispiel Pinus peuce von RUDOLPH 1935 aufweisen.

Sylvestris - Form RUDOLPH

Ungefähr in gleicher Weise wie bisher zu verwenden.

3.2.2. Cappa - Nodula.

Ein weiteres wichtiges Differenzierungsmerkmal liegt in der Cappa-Struktur. Einerseits handelt es sich um die bekannten Columellae- bzw. Alveolenstruktur der Cappa, welche an den nicht abgehobenen Teilen der Exoexine in verschiedener Weise entweder als regelmäßiges Maschennetz oder weit öfter als imperfektes Reticulum zu sehen ist. Es gibt außer den Y- und W-Typen, welche TING 1966 schuf, noch eine Reihe weiterer Cappa-Strukturen, die zweifellos auch einen gewissen Wert für taxonomische Bestimmungen haben.

Ein Merkmal an der Cappa, welches taxonomisch ebenso von Bedeutung zu sein scheint, speziell zur Differenzierung der an sich sehr uniformen Subsektion Strobi, ist eine Erscheinung, die offenbar bisher wenig Beachtung gefunden hat. Nämlich jene, daß sich auch innerhalb der Cappa, meistens an den abgehobenen Rändern, an dem Flügelansatz und am costalen Capparand Nodula befinden, welche in ähnlicher Weise wie in den Luftsäcken der Intexine (Nexine) direkt aufsitzen. Sie seien als Cappa - Nodula bezeichnet zum Unterschied zu den subsaccalen Nodula der Luftsäcke. Die Cappa - Nodula können nun circumcappal ausgebildet sein oder sie sind einerseits nur beschränkt auf die Costae (Cristae marginalis), die Seitenteile, oder nur auf die Flügelansatzbasen, die Wurzeln oder Radices oder wie bei vielen Arten fehlen Cappa - Nodula völlig. Diese Differenzierungen können nach eingehendem Studium bei allen Arten dazu verhelfen, taxonomische Gruppierungen zu erkennen.

4. Präparations- und Untersuchungstechnik.

Zur Verdeutlichung der angeführten Skulpturen und Strukturen an rezenten Pinus-Pollenkörnern wird folgende Labortechnik angewendet:

Material: Die Auswahl sollte in erster Linie aus Frischmaterial vollreife stäubender, blühender Pflanzen stammen. Versäumt man den Blühtermin, oder ist aus sonstigen Gründen Frischmaterial nicht zugänglich, wie z.B. bei vielen asiatischen oder amerikanischen Arten, so kann mit einer gewissen Vorsicht auch auf echt gereiftes Herbarmaterial zurückgegriffen werden. Alte Strobili aus der Natur oder aus dem Herbarium enthalten als Rückstand oft nur abweichend entwickelte, sog. "aberrante" Formen. Dieses Material ist zur Vergleichsuntersuchung weniger geeignet und man hat dann zu beurteilen, ob in solchen Rückständen nicht auch einigermaßen normal erhaltene Körner zu Untersuchungen brauchbar wären.

Als Aufbereitungsmethode wurde ausschließlich die Azetolyse verwendet, ohne Vor- oder Nachbehandlung mit Alkalien. Versuche zeigten, daß durch Behandlung mit KOH oder NaOH oder sonstigen Alkalien Feinstrukturen, wie z.B. subsaccale Nodula, Cappanodula und auch die Distalornamentation fast vollständig zum Verschwinden gebracht werden können.

Materialvorbereitung: Trockenmaterial wird in Eisessig je nach Trocknungszustand 5-10 min lang aufgeköcht, bis die Luft sowohl aus den Sacci als auch aus dem Alveolensystem ausgetrieben ist. Dadurch werden kontrahierte Körner, welche an der Distalseite die Sacci zusammenziehen, voll expandiert. Es empfiehlt sich, extrem ausgetrocknetes Material vor der Präparation zumindest für 1-2 Tage in verdünnte Essigsäure (etwa 40%ig) einzulegen. Sollten Pollenkörner nach dem Aufkochen noch immer Luft enthalten und sich im Becherglas nicht absetzen, so kann in einen Rezipienten übertragen und die Luft für

einige Stunden mittels einer Wasserstrahlpumpe evakuiert werden. Um in der Kochflüssigkeit verteilte Gewebeteile von den Pollenkörnern zu separieren, wird durch ein Müllerergaze-Netz von einer Maschenweite von etwa 150 μ m gefiltert.

Chlorierung: Anschließend wird nach dem von ERDTMAN 1954 beschriebenen Prinzip schwach chloriert und gründlich mit Wasser ausgewaschen.

Azetolyse: Der essigsäure Rückstand wird zunächst mit einem Gemisch von ungefähr 9 Teilen Eisessig und 1 Teil konzentrierter Schwefelsäure versetzt und im Wasserbad aufgeköcht. Es ist ohne weiteres möglich, das Verhältnis etwas zu verändern und anstatt ein, zwei Teile konzentrierte Schwefelsäure zu verwenden. Um Nodula gut sichtbar zu machen, empfiehlt sich eine verhältnismäßig kräftige Bräunung und entsprechend längere Behandlung mit dem Azetylgemisch. Nach Abzentrifugieren wird zunächst mit Essigsäure-Anhydrid versetzt, um Klumpenbildungen zu vermeiden, und hernach mit Eisessig und Wasser ausgewaschen. Die Beibehaltung der Farbe und Form der Pollenkörner über längere Zeit hängt stark vom Grad des Auswaschens nach der Azetolyse ab. Die Erfahrung zeigt, daß Proben aus dem Routine-Labor, welche meist nur 1 bis 2 Mal ausgewaschen werden, bereits nach 4-6 Wochen ausbleichen und verquellen. Hingegen besitze ich 20 Jahre alte Pinus-Präparate, welche seinerzeit 10 Mal nachgewaschen wurden und heute noch annähernd unverändert gut erhalten sind.

Der Rückstand wird geteilt. Eine Hälfte wird mit konzentriertem Glycerin versetzt und zur Herstellung von Präparaten für das Lichtmikroskop bereitgestellt. Die andere Hälfte wird zuerst in 50%igen Äthylalkohol übertragen, abzentrifugiert und schließlich durch die Alkoholreihe bis zum absoluten Alkohol geführt und gut paraffiniert verschlossen. Solcherart sind Rückstände für die Raster- und Transmissionselektronenmikroskopie verwendbar.

Präparation. Der Glycerinrückstand kann direkt zur Anfertigung von mikroskopischen Präparaten verwendet werden, oder er wird mit Glycerin-Gelatine nach Merck zu Dauerpräparaten mit Paraffinring verwendet. Es sollten nach Möglichkeit im Glycerinpräparat viele Pollenkörner unter einem Deckglas zu liegen kommen. Damit der Deckglasdruck nicht zu groß werden kann, daß eine Quetschung hervorgerufen wird, wodurch zahlreiche Strukturdetails, wie Nodula, Saccus-Alveolensystem, Distalornamentation verschwinden oder artifiziell verändert würden (CUSHING 1961).

5. Bedankungen.

Für die instrumentelle und finanzielle Unterstützung des Forschungsprojektes ist besonders dem Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung, Wien, zu danken.

Die besonders schwierige Beschaffung von Material, sei es Frischmaterial oder Herbarmaterial, konnte nur durch die Mithilfe einer großen Zahl von Botanikern und Silviculteuren gelingen. In diesem Zusammenhang darf ich besonders folgenden Damen und Herren für die Zusendung von Pollenmaterial danken:

Prof.Dr.F. Ehrendorfer, Wien; Dr.I. Draxler, Wien; Dr.M. Fischer, Wien; Gutsverwaltung Grafenegg, NÖ; Doz.Dr.W. Holzner, Wien; Dr.S.Jäger, Wien; Ing.Liebeswar, Wien; Ch. Pechatschek, Wien; Doz.Dr. Riedl, Wien; Dr.R. Schmid, Wien; Dr. Beauvais, Frankreich; Dr.M. Keddham, Frankreich; Prof.Dr.C. Steinberg, Italien; Prof.Dr. Cook, Schweiz; OLG.Dr.G.v.d. Brellie, BRD; Forstverwaltung Graf Spee, BRD; Dr.G. Krüssmann, BRD; Prof.Dr. Merxmüller, BRD; Dr.A.Schreiber, BRD; Prof.Lr. Heslop-Harrison, England; Dr.R. Ross, England; Doz.Dr.S. Nilson, Schweden; Th.S. Cochrane, USA; Dr.W.B. Critchfield, USA; Prof.Dr.N. Frederiksen, USA; Prof.Dr.A. Graham, USA; Dr.R. Howard, USA; Mr.Gary Lowe, USA; Dr.J.W. Nowicke, USA; R. Ornduff, USA; Prof.Dr.D.Preston, USA; Dr.J. Salamon, USA; Pfarrer H.W. Pittkau, Mexico; Mr.D. Gold, Mexico; Licenciado Dr.S. Mejorada, Mexico;

Dr.J. Rzedowsky, Mexico; Dr.R. Weber, Mexico; Dr. Bing-Yen-Yang, Taiwan; Mr.Ta-Wei-Hu, Taiwan; Dr.H. Ohashi, Japan; Dr.K. Sakaguchi, Japan; Direktor T. Uyemura, Japan; Dr.N.D. Tien, Vietnam.

Die Transmissions-Elektronenmikroskopie vom Ultradünnschnitt bis zur Aufnahme führte in bewährter Weise Herr Univ.Prof. Dr.Carniel durch. Bei Präparationen und Rasterelektronenmikroskopie half Frau F. Holzner. Die Hauptlast der Manuskriptreinschrift trug Frau Mag. Göschl

Allen genannten Damen und Herren sei speziell für Zusage, Beratung und Hilfe ganz besonders gedankt.

6. Zusammenfassung.

Im Anschluß an die pollenmorphologische Bearbeitung der fünf Kiefernarten der Ostalpen werden die hierbei gewonnenen Erfahrungen auf sämtliche Kiefernarten der Welt, es sind über 100 Spezies, ausgedehnt. Dabei ergibt sich, daß mit steigender Zahl unterscheidbarer Merkmalskomplexe der natürlichen Variationsbreite der Arten begegnet werden kann, sodaß eine begründete Hoffnung besteht, Gruppierungen, vielleicht Bestimmungen bis hinunter zur Art, in einzelnen Fällen vielleicht sogar bis zur Varietät durchführen zu können. Durch das Studium sämtlicher Merkmale und Abgrenzungsmöglichkeiten von Arten werden auch Grundlagen zum Erkennen von Naturhybriden gegeben.

Von den zahlreichen Merkmalen wurden wegen ihrer besonderen taxonomischen Bedeutung einige wenige herausgegriffen, und zwar:

1. Distalornamentation

Sie ist für die gesamte UG. Haploxyylon bezeichnend, aber auch vereinzelte Vertreter der UG.Diploxyylon zeigen in abgeschwächter Form gewisse distale Ornamentationen. Es sind jene, welche auch chemische Besonderheiten aufweisen, z.B. Cembrene enthalten. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen haben zu der überraschenden Erkenntnis geführt, daß es sich bei der Distalornamentation der UG.Haploxyylon um eine Innen-skulptur der Intexine (Infra-Verrucae) handelt. Zahlreiche Höcker, welche im Distalbereich im Durchlichtmikroskop als

Flecken von außen zu sehen sind, ragen in das Innere des Pollenkorns von der Innenseite der Nexine ausgehend als Warzen oder unregelmäßige Erhebungen empor.

Weitere morphologische Besonderheiten sind:

2. Subsaccale Nodula.

Knötchenbildungen, welche der Intexine aufsitzen und in den Saccusinnenraum ragen. Ihre Gestalt, Anzahl, Größe und Anordnung stellt ein zusätzliches Kriterium zu der taxonomisch wichtigen Saccusstruktur dar.

3. Cappa-Nodula sind Columellaresten, Basisanteile in Form von Knöpfen oder Kegeln, welche an jenen Stellen der proximalen Intexine (Nexine) aufsitzen, wo die Exoxine offenbar zu Abhebungen neigt.

4. Der "Haploxyton-Typ RUDOLPH" gehört nicht zur UG. Haploxyton.

Bei der Durchsicht der Pinus-Arten fällt auf, daß jener Fossiltyp, welcher von RUDOLPH 1935 als Pinus Haploxyton-Typ gekennzeichnet wurde, nicht unter den rezenten Arten der UG. Haploxyton aufzufinden ist. Es fehlt ihm die Distalornamentation. Er ist aber auch nicht bei der UG. Diploxyton zu finden. Vielmehr entspricht die von RUDOLPH 1935 typisierte Form der heute in China lebenden Gattung Cathaya CHUN & KUANG. Es wird daher vorgeschlagen, bei Beibehaltung der an sich brauchbaren Rudolphschen Typisierung, welche weltweit in der Literatur Eingang gefunden hat, anstatt "Pinus Haploxyton-Typ" den Ausdruck "Cathaya-Form" zu verwenden und die echte Pinus Haploxyton-Form nur auf jene Körner zu beschränken, welche Distalornamentation besitzen und dem von RUDOLPH ursprünglich zum Vergleich herangezogenen Pinus peuce-Körnern entsprechen. Für neogene Fossilien würde es daher angezeigt erscheinen, die Rudolphsche Typisierung wie folgt abzuändern:

1. Sylvestris - Form RUDOLPH 1935
2. Cathaya - Form
3. Peuce - Form RUDOLPH 1935

Summary.

A survey of the majority of existing pine species suggests, that a number of pollenmorphological features might enable in many cases species determinations. All special morphological criteria have a wide variability which can only be met by an adequate number of different features. Among these are mentioned in brief a few which appear of importance. E.g.

1. Ornamentation of Cappula.

From the inner side of the distal nexine are protruding verrucae like projections to the inner of the corpus. They differ in size and height. Maculat, granulat, punctat and laevigat inner nexine surface can be encountered. Typical for S.G. Haploxyton, but also some species of S.G. Diploxyton.

2. Subsaccae Nodula.

Gemma or verrucae like projections on the subsaccate nexine can be encountered in almost every Pinus-species. They differ in size, shape, frequency and pattern and can lead to taxonomical groups.

3. Cappa-Nodula.

At the basis and between the columellae can be found in same species nodules or pyramid like projections on the nexine of the cappa. They occur either circumcappal or below the wing roots. Useful for distinction of some "Haploxyton" species.

4. "Haploxyton-Typ RUDOLPH"

does neither belong to S.G. Haploxyton, nor to Pinus. It matches to the morphology of Cathaya. Therefore it is suggested to modify the useful RUDOLPH designation as follows:

1. Sylvestris - Form RUDOLPH 1935
2. Cathaya - Form
3. Peuce - Form RUDOLPH 1935

7. Literatur.

- AYTUG, B., 1960: Quelques mensurations des pollens de *Pinus sylvestris* L.- Pollen et Spores, 2, (2), 305-309.
- BEUG, H., 1961: Leitfaden der Pollenbestimmung.- Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BOBEK, M. & SCHMIED, R., 1975: Pollenanalytische Untersuchung von Seebohrkernen des nordwestlichen Salzkammergutes und Alpenvorlandes. Ein Beitrag zur spätglazialen bis mittelpostglazialen Vegetations- und Klimageschichte.- Linzer Biol.Beitr., 7, (1), 5-34.
- CAIN, S.A., 1940: The identification of species in fossil pollen of *Pinus* by size-frequency determinations.- Amer.Journ.Bot., 27, 301-308.
- CRITCHFIELD, W.B. & E.L.LITTLE, 1966: Geographic distribution of the pines of the world.- U.S.Dept.of Agriculture, Forest Service.Misc.Publ.991, Washington D.C.
- CUSHING, E.J., 1961: Size increase in pollen grains mounted in thin slides.- Pollen et Spores, 3, 265-275.
- CHUN, W.Y. & K.Z.KUANG, 1958: A new genus of Pinaceae, *Cathaya* CHUN et KUANG gen.nov.from southern and western China.- Bot.Zh., 43, (4), 461-470.
- FIRBAS, F. & I.FIRBAS, 1936: Zur Frage der größenstatistischen Pollendiagnosen.- Beih.Bot.Cbl., 54 B, 329-335.
- FRITZSCHE, 1832: Beiträge zur Kenntnis des Pollen.- Berlin 1832.
- HOLUBIČKOVA, B., 1965: A study of the *Pinus mugo* Complex.- Preslia, 37.
- HANSEN, B.S. & J.S.CUSHING, 1973: Identification of pine-pollen of late quaternary age from the Chuska Mts., New Mexico.- Bull.Geol.Soc.Am., 84, (4), 1181-1200.
- HÖRLEIN, H., 1929: Die pollenanalytische Unterscheidung von *Pinus montana*, *Pinus sylvestris* und *Pinus cembra*.- Österr.Bot.Z., 78.
- JÄGER, S., 1975: Saccusdifferenzierungen an rezenten *Pinus*-Arten.- Diss.Univ.Wien, Phil.Fak.
- KRUTZSCH, W., 1971: Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas.- Lief.VI, Pischer Verl.Jena.

- KAYER, H., 1965: Zur Waldgeschichte des Steinernen Meeres (Naturschutzgebiet Königssee).- Jb.Ver.z.Schutze Alpenpflanzen und -tiere, 30, 100-120.
- MAYER, H., 1966: Waldgeschichte des Berchtesgadener Landes. (Salzburger Kalkalpen).- Forstwirtschaftl.Forschungen. Beih.Forstwiss.Zbl., 22.
- MILLAY, M.A. & Th.N.TAYLOR, 1970: Studies of living and fossil saccate pollen grains.- Micropaleontology, New York, 16, (4), 463-470.
- MIROW, N.T., 1967: The genus Pinus.- Univ.Calif., Berkeley, The Ronald Press Cy.
- MONOSZON-SMOLINA, M.K., 1949: Au sujet de la morphologie du pollen de cetraines espèces du genre Pinus (rus-sich).- J.Bot., 34, (4), 352-380.
- MÜHLETHALER, K., 1955: Die Struktur einiger Pollenmembranen.- Planta 46, 1-13.
- MARTINEZ, M., 1848: Los Pinos mexicanos. (2nd Ed.).- Ediciones Botas.
- RUDOLPH, K., 1935: Mikrofloristische Untersuchung tertiärer Ablagerungen im nördlichen Böhmen.- Beih.Bot. Cbl., 54, Abt.B.
- SIVAK, I., 1971: La structure alvéolaire de l'exine des ballonets des pollens de quelques Sapins circummediterranéens.- Naturalia monspeliensia, 22.
- SIVAK, K. & CARATINI, C., 1973: Determinations de pollens de Pinus Americains dans le Miocène Inferieur des Landes (France), d'après la structure de l'ectexine de leurs ballonets.- Grana palynologica, 13 (1), 1-17.
- SCHMIDT, R., 1975: Pollenanalytische Untersuchungen zur spätglazialen bis mittelpostglazialen Vegetationsgeschichte im Raume Bozen.- Linzer Biol.Beitr., 7 (2), 225-247.
- TRAUTMANN, W., 1953: Zur Unterscheidung fossiler Spaltöffnungen der mitteleuropäischen Coniferen.- Flora, 140, 523-533.
- VAN der BURGH, I., 1973: Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation, 2.Hölzer der Braunkohlengruben "Maria Theresia" zu Herzogenrath, "Zukunft West" zu Eschweiler und "Victor" (Zülpich Mitte) zu Zülpich, nebst einer systematisch-anatomischen Bearbeitung der Gattung Pinus L.-Rev.Palaeobot.Palynol., 15, 73-275.

- VAN CAMPO, M., 1971: Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes.- C.R.Acad.Sci.D, Paris 272, 16, 2072-2074, 1 Taf.
- VAN CAMPO-DUPLAN, M., 1950: Recherches sur la phylogénie des Abietinées d'après leurs grains de pollen.- Trav. Lab. forestiaire de Toulouse II, vol.IV.1, 183pp.
- VAN CAMPO, M. & SEVAK, I., 1972: Structure alvéolaire de l'extexine des pollens à ballonets des Abietacées.- Pollen et Spores, 14, (2).
- WELTEN, M., 1944: Pollenanalytische, stratigraphische und geochronologische Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez.- Veröff.Geobot.Inst.Rübel, 21.
- WILLEMSE, M.T.M., 1971: Sporopollenin formation in Pinus and Gasteria.- Sporopollenin, Acad.Press.
- WODEHOUSE, R.P., 1959: Pollen Grains. Their structure, identification and significance in science and medicine.- Hafner Publ.Co., 256-261.
- ZAKLINSKAYA, E.D., 1957: Stratigraphische Bedeutung der Nacktsamer-Pollen in den Kainozoischen Ablagerungen des Pavlodor-Irtisch- und nördlichen Aral-Gebietes.- Trudy AN SSSR, Geol.Inst., 6, 219 pp., 17 Taf.

Anschrift des Verfassers: o.Univ.Prof.Dr.Wilhelm KLAUS

Paläontologisches Institut
der Universität Wien
Lehrkanzel für Paläobotanik
und Palynologie

Universitätsstraße 7/2

A - 1010 W i e n

T A F E L 1

MORPHOLOGIE und ANATOMIE eines Pollenkornes der Gattung

P I N U S L.

Abb. 1: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines Pollenkornes von *Pinus griffithii* McCLELLAND, der Himalayakiefer. Die Seitenansicht zeigt den Pollenkörper (Corpus) mit zwei seitlich angesetzten Luftsäcken (Sacci). Diese sind etwa halbkugelförmig dem Corpus angeheftet. Cappa-Seitenrand wenig abgesetzt.

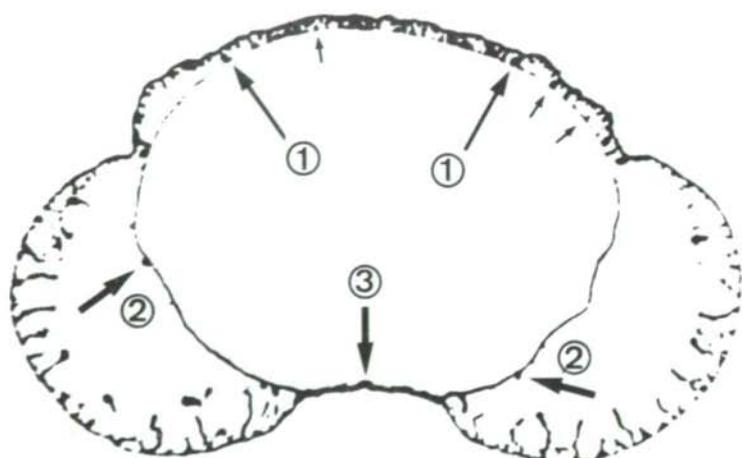
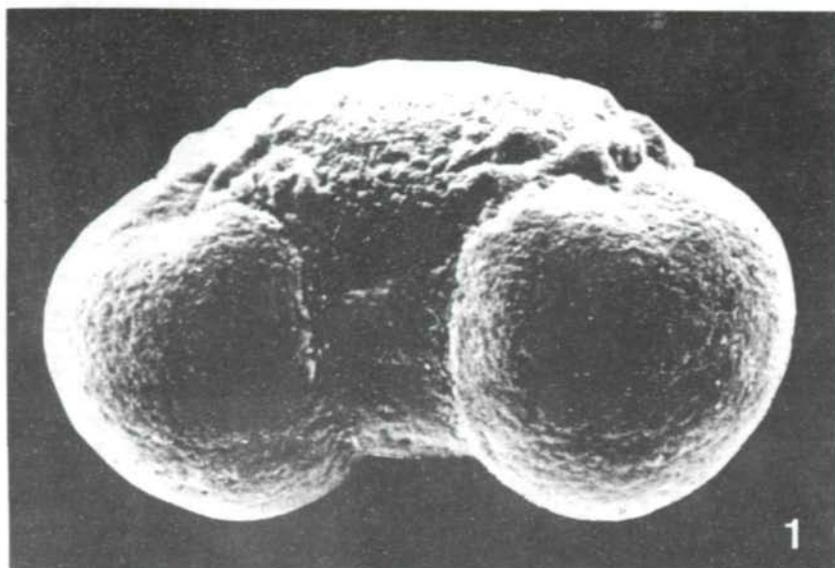
1000 X

Abb. 2: Mikrotomschnitt durch ein Pollenkorn der gleichen Art in Median-Sagittalebene.

Lichtmikroskop, Öl 1000 X

Die Ziffern bedeuten:

- 1..... Cappa-Nodula
- 2..... Subsaccale Nodula
- 3..... Innenskulptur der Cappa-Interine



T A F E L 2

S U B S A C C A L E N O D U L A

am Beispiel *Pinus griffithii*

Abb. 1: Pollenkorn von *Pinus griffithii* in Seitenansicht. Nodula groß, vorwiegend oval, mittel an Zahl. Variation am Korn: Linker Luftsack 15 Nodula, rechter Luftsack 11 Nodula.

Lichtmikroskop, 60x Obj.Luft 750 X

Abb. 2: Variabilität der subsaccalen Nodula. Pollenkorn der gleichen Art. Nodula groß, oval, 8

Lichtmikroskop, 60x Obj.Luft 750 X

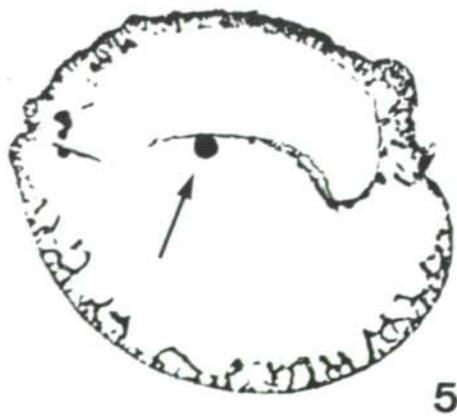
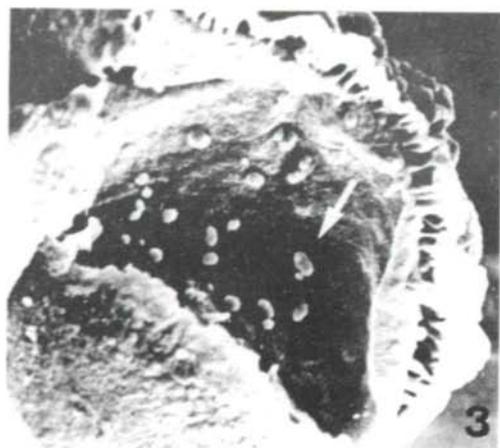
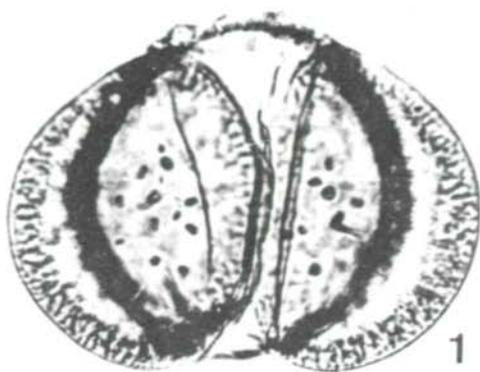
Abb. 3: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Nodula. Sie sitzen der subsaccalen Intexine auf und sind in das Saccusinnere gerichtet. Die ovalen Nodula liegen flach auf der Unterlage. Am Rand des Pollenkornes sind die Columellae der Cappa sichtbar, welche gelegentlich Cappa-Nodula eingebettet zeigen.

Abb. 4: Schnitt der subsaccalen Intexine mit Nodula in stärkster Vergrößerung.

Transmissions-Elektronenmikroskop ca. 30.000 X

Abb. 5: Mikrotomschnitte, bei welchen subsaccale Nodula getroffen wurden. (Siehe Pfeile)

Lichtmikroskop, Öl ca. 1000 X

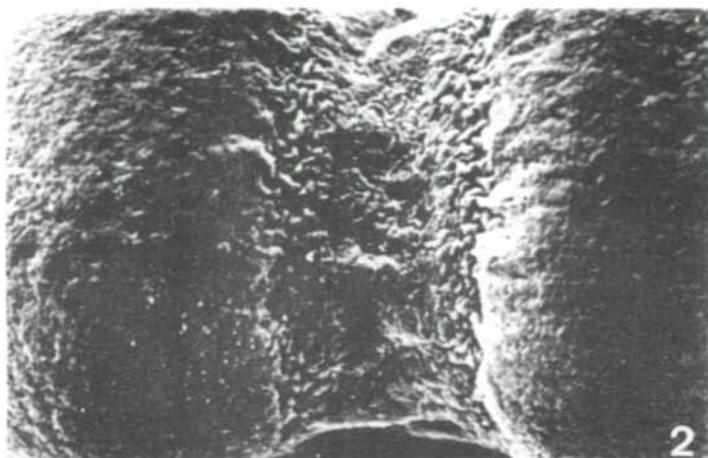
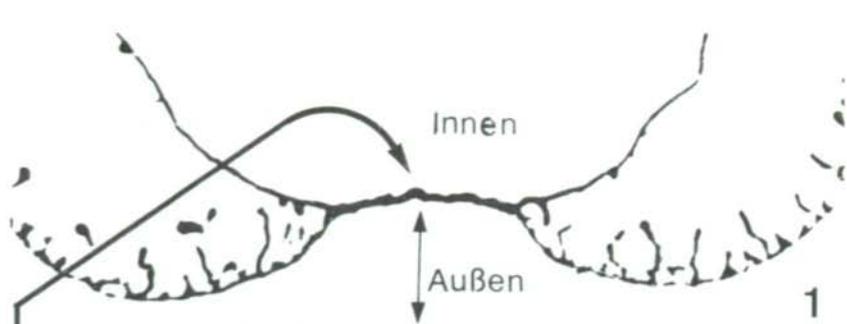


T A F E L 3

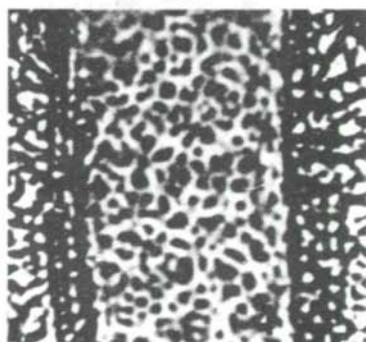
D I S T A L O R N A M E N T A T I O N

der Unter-Gattung Haploxyton
am Beispiel von *Pinus griffithii*

- Abb. 1: Längsschnitt durch Cappula und untere Saccus-Zone. Die Innenseite der Intexine trägt eine verrucate Skulptur.
Lichtmikroskop Öl. ca. 1800 X
- Abb. 2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Distalseite von außen. Die grobwarzige Skulptur ist hier nicht zu sehen, weil sie außen nicht vorhanden ist.
Raster-Elektronenmikr. ca. 1800 X
- Abb. 3: Innenseite der distalen Intexine im Rasterelektronenmikroskop. Hier sind die warzenförmigen Erhebungen deutlich zu erkennen.
Raster-Elektronenmikr. ca. 5000 X
- Abb. 4: Aufnahme der gleichen Distalfläche mit dem Durchlichtmikroskop. Die dunklen Felder rühren von den Innenwarzen her, die schmalen hellen Kanäle dazwischen stellen die Zwischenräume zwischen der Warzen dar.
Lichtmikroskop Öl ca. 1800 X
- Abb. 5: Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Schnittes durch die Distalarea. Man erkennt deutlich die dicken Warzen der Intexine, welche in das Korninnere gerichtet sind.
Transmission-Elektronenmikr. ca. 30.000 X



10μ

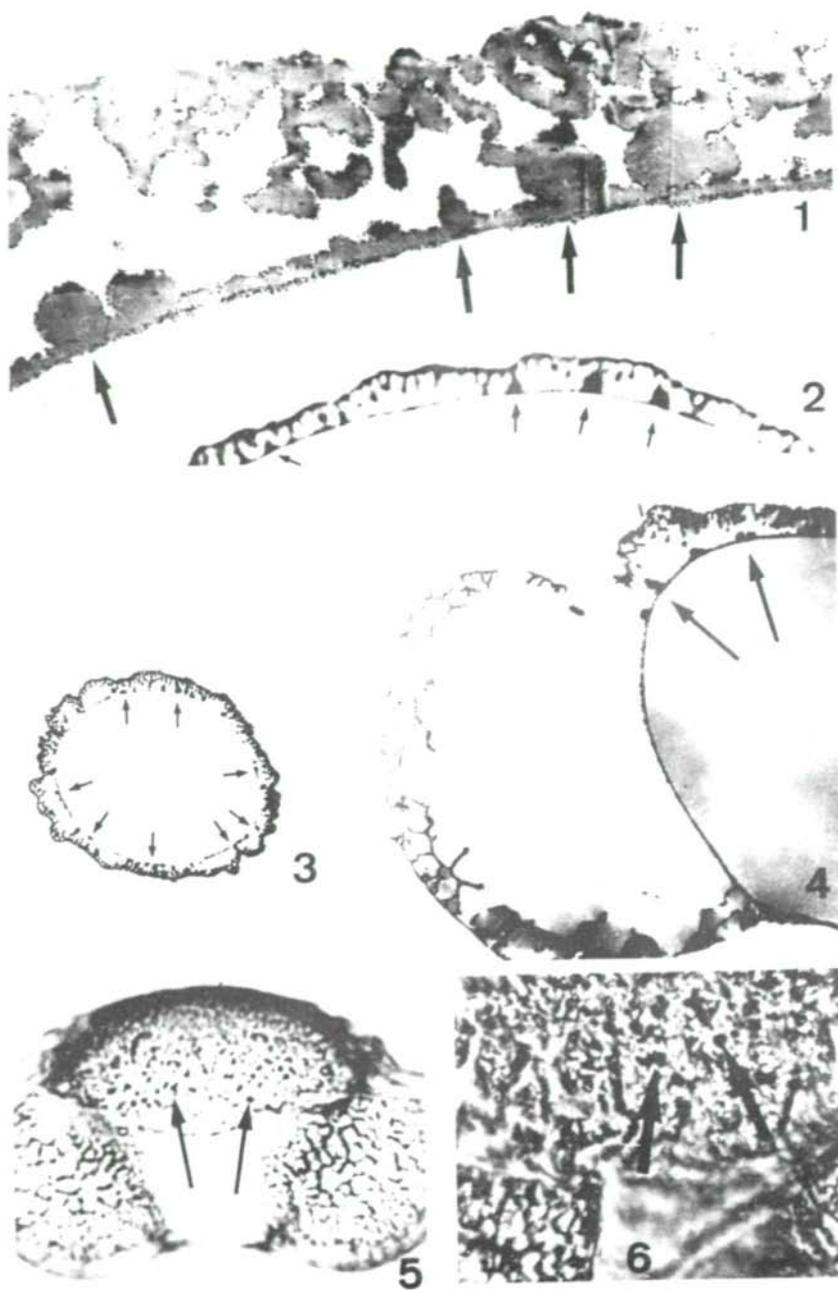


T A F E L 4

CAPPA - NODULA

am Beispiel von *Pinus griffithii*.

- Abb. 1: Elektronenmikroskopische Aufnahme des Längsschnittes durch die Cappa in Nähe des proximalen Luftsackansatzes. Der Intexine sitzen runde bis kegelförmige Nodula auf, welche sich subtectal in der Cappa befinden. Sie bilden manchmal die stark verbreiterte Basis der Columellae, manchmal stehen sie zwischen diesen isoliert. Pfeile weisen auf die Lokalisation der Nodula.
- Vergr. 20.000 X
- Abb. 2: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Ausschnittes vom Proximalfeld der Cappa. Kegelförmige Nodula als Columella-Basis oder losgelöst.
- Öl-Immersion ca. 3000 X
- Abb. 3: Querschnitt durch die Cappa-Kalotte. Rundherum Cappa-Nodula der Intexine aufsitzend.
- Lichtmikroskop. Öl. ca. 750 X
- Abb. 4: Halber Längsschnitt eines Pollenkornes, welcher sowohl den Luftsack (Saccus) als auch die Cappa getroffen hat. Nodula in Nähe Saccus-Wurzel besonders deutlich.
- Elektronenmikroskop ca. 2000 X
- Abb. 5: Cappa-Nodula im gewöhnlichen Lichtmikroskop bei normaler Vergrößerung mit einem 60 X Objektiv (Luft). Am Cappa-Rand zeigen sich in unregelmäßiger Verteilung dunkle Punkte.
- Lichtmikroskop (Luft) ca. 750 X
- Abb. 6: Die gleiche Stelle des Pollenkornes mit Phasenkontrastoptik nach ZERNICKE (Öl). Deutlich begrenzte dunkle Punkte und Flecken markieren die Lage der Cappa-Nodula.
- Lichtmikroskop.Phase. ca. 1500 X



T A F E L 5

Neue Abgrenzung der "Pinus-Haploxyton-Form RUDOLPH 1935"

- Abb. 1: Original aus RUDOLPH 1935. Abgrenzung von *Pinus sylvestris*- und *Pinus Haploxyton*-Form in der Sicht von RUDOLPH 1935.
- Abb. 2: *Pinus Haploxyton* Form RUDOLPH 1935, fossil, aus der jungtertiären Braunkohle von Böhmen. Photokopie der Originalabb. RUDOLPH's.
- Abb. 3: *Cathaya argyrophylla* CHUN & KUANG 1958. Pollenkörner rezent, China, vom Typ-Standort. Charakteristisch ist die rhombische Form des Corpus, als auch die ausnahmslos vollkommen glatte Cappula. Keinerlei Distalornamentation wie bei *Haploxyton*-Arten.
- Abb. 4: Neugliederung der *Pinus* Formen in drei Formenkreise in Anlehnung an RUDOLPH 1935.

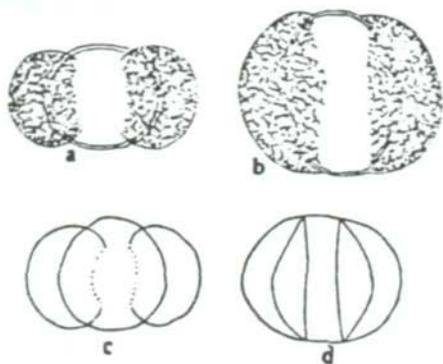
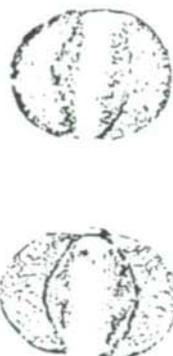


Fig. 1. *Pinus*-Pollentypen.

a = *Pinus silvestris*, rezent, b = *Pinus peuce*, rezent, c = *Pinus Silvestris*-Typus, fossil, Fonsau, d = *Pinus Haploxyylon*-Typus, fossil, Machendori.

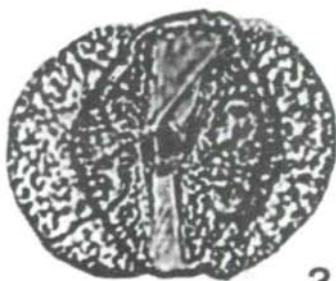
1



350 X

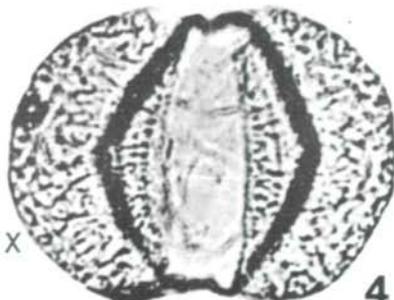
2

C a t h a y a *argyrophylla* CHUN&KUANG, rezent, China



750 X

3



4

P. SYLVESTRIS-
Form

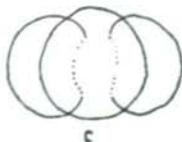
RUDOLPH 1935

P. PEUCE
Form

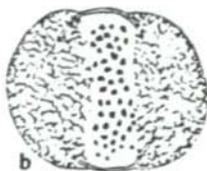
(Zusätzlich Distal-
ornamentation einge-
tragen.)

CATHAYA-
Form

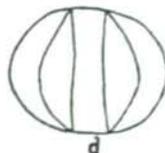
(früher P.
Haploxyylon-Form
RUDOLPH 1935).



c



b



d

5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [0007_3](#)

Autor(en)/Author(s): Klaus W.

Artikel/Article: [Über bemerkenswerte morphologische Bestimmungsmerkmale an Pollenkörnern der Gattung Pinus L. 329-369](#)