

# Zur Pollendiagnose der Rot-Kiefer (*Pinus sylvestris* L.)

Von WILHELM KLAUS<sup>\*)</sup>

Mit 11 Abbildungen und 23 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 21. April 1977 durch das w. M.  
F. EHRENDORFER)

## Inhalt

Summary	126
Zusammenfassung	126
Pollendiagnose	127
(English translation)	129
Einleitung	131
Material	134
Taxonomie	138
Morphologisches Analysensystem	141
Form	141
	u. Taf. 1–5, 8
Corpus	145
	u. Taf. 6–13
Saccus	162
	u. Taf. 14–22
Kurzfassung der häufigsten Merkmale	202
Erläuterungen zu den Bildarstellungen	204
Anhang: Meßtabelle	206
Terminologie	213
Bedankungen	213
Literatur	214
Tafel 1–23 mit Tafelerklärungen	218–263

<sup>\*)</sup> Anschrift des Verfassers: o. Prof. Dr. W. KLAUS, Lehrkanzel für Paläobotanik und Palynologie, Paläontologisches Institut der Universität Wien; 1010 Wien, Universitätsstraße 7, Austria.

## Summary

A new approach on the problem of differentiating alpine *Pinus* species palynologically is initiated by a comprehensive pollenmorphological investigation of *Pinus sylvestris* L. from Lower Austria. Pollen samples from trees of different localities, from limestone soil, loess, metamorphic rocks, lower and higher elevations have been acetolysed and studied by all means of light and electron microscopy. A pollen-diagnosis is established on 79 different groups of characters, consisting of 179 single features. All are described in detail and documented by photomicrogram on 22 plates. Special attention received the considerable variability of each character. A huge catalogue of variation pattern suggests the conclusion, that it appears impossible to determine a *Pinus* species by considering only one single group of characters, such as the corpus or the saccus alone. Only the combination of the widest scope of characters could overcome the difficulty of remarkable variability and lead in many cases – by far not in all – to species identifications by pollenmorphology. It seems likely, that peripheric features of exine bear more specific characters than those located towards the interior, e. g. micrograna and perforations on the surface of the tectum, as well as saccus and cappa sculpturing pattern. Characters of basal layer of sexin and the whole nexine apparently are more significant for higher taxonomic categories like subsections, sections and subgenera within the genus *Pinus*.

To establish a sound basis for pollenmorphological *Pinus* species descriptions, female cones and male strobili from the same trees, where pollen samples have been investigated, are described and documented for further reference purposes. The colour of the male strobili of all *Pinus sylvestris* trees investigated is yellow-green about one week before anthesis. Although habitus, cone morphology and male strobili of the investigated trees appear almost identical developed, morphology of pollen and size of cones and scale apophysis from the tree of higher elevation (Türnitz) is slightly different. About 25 % of the pollengrains from this tree are differing in many characters from those of the other localities. This may be due to ecological reasons or to otherwise invisible hybridisation with *Pinus mugo*.

## Zusammenfassung

Vorliegende Studie stellt den Ausgangspunkt zu Untersuchungen über die pollenmorphologische Differenzierungsmöglichkeit ostalpiner *Pinus*-arten dar. Anhand eines umfassenden morphologischen Analysensystems wird der Versuch unternommen, eine Synopsis pollendiagnostischer Einzelmerkmale von *Pinus sylvestris* L. als Dokumentation vor-

zulegen. Damit sollen die grundsätzlichen Möglichkeiten zur palynologischen Artcharakterisierung innerhalb der Gattung *Pinus* aufgezeigt werden. Es ergibt sich, daß ähnlich wie die Größe auch jedes morphologische Merkmal der Pollenkörner eine so hohe Variabilität besitzt – sie wurde in jedem Fall tabellarisch erfaßt –, daß Einzelmerkmale allein zu einer verlässlichen Bestimmung nicht verwendbar erscheinen. Nur die kombinierte Erfassung sämtlicher Merkmale des Pollenkornes kann die hohe Variabilität der Einzelmerkmale ausgleichen und zur pollendiagnostischen Abgrenzung der Biospezies führen. Auf Grund des Einsatzes aller licht- und elektronenmikroskopischen Hilfsmittel konnten von den Pollenkörnern von *Pinus sylvestris* 79 verschiedene Merkmalskomplexe mit 179 Einzelmerkmalen katalogisiert und auf 22 Tafeln mikrophotographisch belegt werden. Die Vorlage einer Pollendiagnose enthält alle am häufigsten auftretenden Merkmale. Besonders wertvoll zur Artcharakterisierung erweisen sich die peripheren Exinenmerkmale, wie Microgranulation und Perforation des Tectum, sowie die Saccus- und Cappa-Skulptur, wie auch die subtectale Kleinalveolenstruktur des Saccus. Differenzierungen der inneren Exoexinenschichten sowie der Intexine erscheinen eher zur Charakterisierung höherer taxonomischer Einheiten, wie Subsektionen, Sektionen oder Untergattungen, geeignet.

Um möglichst artreines Untersuchungsmaterial zu verwenden, wurden von Bäumen dreier nach Bodenbeschaffenheit und Höhenlage verschiedener Standorte Niederösterreichs reife Blüten entnommen. Zum Nachweis der Verbindung mit den konventionell artbestimmenden Organen werden Zapfen und männliche Blüten der Versuchsbäume mitdokumentiert. Die männlichen Blüten zeigten eine Woche vor dem Stäuben ausnahmslos gelbgrüne Farbe.

Während in Wuchsform, Zapfenmorphologie und Ausbildung der männlichen Blüten kaum Verschiedenheiten zu verzeichnen sind, zeigen sich bei den Pollenkörnern des höher gelegenen Baumes von Tünnitz bei 25 % der Körner Abweichungen in vielen Eigenschaften. Der Grund hierfür mag in einer ökologisch verschiedenen Pollenreife, vielleicht auch in einer schwach angedeuteten Hybridisierung mit *Pinus mugo* liegen, welche sich an anderen Organen kaum zeigt. Die Zapfen fallen allerdings etwas durch geringe Größe aus dem normalen Rahmen und zeigen auch geringere Abweichungen in der Apophysenbildung.

### Pollendiagnose

Bisaccate Pollenkörner, deren Sacci subäquatorial mit distaler Neigung am Corpus angeheftet sind. Heteropolar, bilateralsymmetrisch. Sacci im Verhältnis zum Corpus aequisaccat und überhalbkugelförmig. Proximaler Übergang Corpus–Saccus eingeschnürt („indented“). Ge-

samtlänge unter  $80\ \mu$  (klein). Corpus längsoval, oblat, mittelgroß. Cappula laevigat (Innenseite) bis selten feinpunctat (Außenseite), vorwiegend nur aus Intexinenmaterial aufgebaut. Cappa aequiten, selten margicrass, tenuipectinat. Costalstruktur wie allgemein auf Cappa alveolär, im LIM  $63\times$  offene, längliche, stark verzweigte, im Zentrum feinere und z. T. runde Muri. Im LIM  $100\times$  Phako langgestreckte, stark gewundene und verzweigte, vorwiegend unverbundene Muri von  $2\ \mu$  bis  $3\ \mu$  Länge. Marginal etwas gröber. Zentral vollkommen offene, baumförmig verästelte Muri. Cappa-Nodula vorhanden, sehr klein, gering an Zahl und gleichmäßig über die Cappa verteilt, marginal etwas dichter. Skulptur im Interferenzkontrast als geschlossenes, rund bis gestrecktlumiges, engmaschiges Netzmuster angedeutet. Im REM Cappazentrum aus gleichmäßig kleinen, selten perforierten, niveaugleichen, runden Alveolenkuppen in dichter Anordnung ( $100/25\ \mu^2$ ) mit sehr schmalen Zwischenfurchen zusammengesetzt. Costal kleinere und größere Alveolenkuppen wechselnd, eher polygonal, mitteldicht ( $35/25\ \mu^2$ ), niveaugleich mit breiten Zwischenfurchen und vereinzelt Perforationen. Marginal mittelgroße Alveolenkuppen, selten zu Aggregaten fusioniert, gestreckt, niveauungleich, locker verteilt ( $10/25\ \mu^2$ ), perforiert mit breiten Zwischenfurchen. Feinskulptur des Tectum microgranulat. Pro Alveolenkuppe in dichter Anordnung zahlreiche ( $18-20$ ) runde, kleine ( $800$  bis  $1000\ \text{\AA}$ ) Grana. Costaler Cappa-Cappula-Übergang kantig, Alveolen-skulptur unvermittelt reduziert. Im LIM entfallen auf die Cappakante  $\pm 20$  Alveolenkerben auf  $10\ \mu$ .

Saccus-Anheftungssutur distal vorwiegend gerade bis schwach konvex, Abstand der Suturen zueinander eher weit (etwa  $14\ \mu$ ). Baculoider Anheftungstreifen schmal ( $1\ \mu$  bis  $2\ \mu$ ). Saccusexine aus drei Alveolenlagen verschiedener Größenordnung aufgebaut. Mit LIM  $63\times$  bei Hoch-einstellung des Mikroskoptubus Kleinalveolen geschlossen, dünnwandig, ungleichmäßige Lumengröße ( $1$  und  $2-3\ \mu$  abwechselnd). Lumenform pentagonal bis hexagonal. In einer Großalveole  $4-6$  Kleinalveolen. Etwa  $30$  Kleinalveolen pro Saccusbreite. Nächsttiefere Mittelalveolenlage mit LIM  $63\times$  unterscheidbar. Lumendurchmesser größer ( $3-5\ \mu$ ), Muri offen, wellig,  $0,5-1\ \mu$  dick. Großalveolen (tiefste Lage) deutlich erkennbar. Wenige weitlumige im Zentralfeld, gestreckt,  $5-10\ \mu$  Durchmesser, polygonal, dicke gerade Muri  $0,5-1\ \mu$ , meist offen,  $2-4$  Großalveolen pro  $\frac{2}{3}$  Saccusbreite. Alveolenausbildung variabel. Immersions-Phasenkontrastbilder ergeben vier unterscheidbare Ebenen. Kleinalveolenmuri (Ebene 1) deutlich geschlossen, wellig, etwa  $0,5\ \mu$  dick. Muri an den Enden verdickt. Lumina ungleichmäßig verteilt. Mittelalveolen geschlossen, unregelmäßig-polygonal Lumenweite etwa  $5\ \mu$ . Muri geradlinig. Großalveolen im höheren Abschnitt (Ebene 3) geschlossen, polygonal weitlumig, über  $5\ \mu$  Durchmesser,  $5-7$  Alveolen pro  $\frac{2}{3}$  Saccusdurch-



messer, dickwandig. Die tiefste Ebene 4 zeigt das Alveolenmuster offener und noch weitlumiger, oft nur 2–4 Alveolen pro  $\frac{2}{3}$  Saccusdurchmesser. Etwa 6 Kleinalveolen pro Lumen Großalveole. Dicke der Saccusexine (Höhe des Alveolensystems) 4–5  $\mu$  („dick“), etwa  $\frac{1}{6}$ – $\frac{1}{9}$  des Saccusdurchmessers. Alveolen im Zentralfeld öfters reduziert. Großalveolenwände werden kürzer, höhere Verzweigungen länger. Umgekehrtes Verhältnis an den Randpartien des Zentralfeldes. Allgemein unregelmäßige Verteilung der Längen der Großalveolenwände.

Saccale Nodula deutlich vorhanden. Vorwiegend 5–10 pro Saccus, gleichmäßig auf Ränder und Zentralfeld verteilt. Manchmal nur 0–4. Form vorwiegend rund, seltener oval, sehr selten peitschenförmig verlängert. Meist mittelgroß (um 1  $\mu$ ), ausnahmsweise groß (um 2  $\mu$ ) oder extrem klein (um 0,5  $\mu$ ).

Feinstrukturen und Skulpturen im REM: Saccus-Tectum-Oberfläche stark zerfurcht (lepros-vermiculat), seltener flach. Perforationen etwa 20/25  $\mu^2$ . Auf jeder Alveolenkuppe sitzen Microgranula in dichter Anordnung und großer Zahl. Der Form nach rund, Durchmesser etwa 1000 Å, pro Alveolenkuppe 20–30 Microgranula. Basisränder der Großalveolen am Saccusrand auf kurzen Columellae. Unterer Alveolenrand uneben bis knotig, Seitenwände selten und gering durchlöchert. Polygonale Alveolenformen herrschen vor. Vorwiegend 7–9 Kammern pro Saccusbreite, geschlossen, geradwandig. Vom Tectum separierter Alveolenplafond vorwiegend im Zentralabschnitt vorhanden. Mehrfach weitlumig perforiert (6–10 Löcher). Kleinalveolen entsprechen in Größe den tectalen Vermiculae. Tectum und Alveolenwand etwa 0,5  $\mu$  dick.

### Pollendiagnose

Pollengrains with two distally inclined air sacs. Heteropolar. Bilateral. Sacci in relation to corpus aequisaccat and spherical. Bladder-cap outline indented. Overall length below 80  $\mu$  (group of small grains). Corpus elongated, oblat, of medium size. Cappula laevigat at the inner-side, also at the outer surface and in seldom cases fine punctat. Cappula consisting mainly of one exine layer only, the nexine. Cappa equally thin on all sides, very seldom with small indications of marginal crests. Proximal part of cappa exine thin. Structur of cappa generally consisting of chambers. With dry lenses (LIM 63  $\times$ ) walls of chambers can be observed as unlinked, elongated, frequently branching, on proximal center partly rounded, intermixed with scarcely scattered small “knots” (Cappa-Nodula) which are equally distributed on the whole cappa, slightly more dense at marginal ends. With oil-immersions-phasecontrastsystems muri can be observe as branched. Interference-contrast reveals the transition to sculptur, consisting of a closed minute reticulate pattern of chambers.

SEM pictures from center of cappa inform about a pattern of chamber caps. Equally small, seldom perforated, rounded, even and densely spaced ( $100/25 \mu^2$ ) with very narrow trenches between. At the costal side of cappa chamber cap is unequally distributed, medium density ( $35/25 \mu^2$ ), of even level with broad trenches between. Polygonal pattern. Occasionally perforations. At marginal ends medium-sized chamber caps, seldom melted together to bigger aggregates, of uneven level, stretched and scarcely distributed ( $10/25 \mu^2$ ), mainly perforated on broad trenches between them. Tectum surface microgranulat. One chamber cap bears very densely spaced about 18–20 round, small (800–1000 Å diameter) grana. Cappa-cappula-transition sharply delimited, chambers abruptly reduced. About 20 chamber caps on  $10 \mu$ .

Bladder shape spherical, bladder suture on cappula mainly straight, seldom slightly convex. Distance of distal bladder attachment about  $14 \mu$ . Baculoid attachment stripe of saccus narrow (about  $1-2 \mu$ ). Saccus-exine consisting of three chamber layers of different size. With dry lens objectives (LIM 63 $\times$ ) at high focus a layer of small chambers can be observed. The network pattern has closed thin walls. Size of meshes unequally distributed ( $1 \mu$  meshes change with such of  $2-3 \mu$  diameters). Shape mainly pentagonal to hexagonal. 4–6 small chambers fit on one big chamber. In one bladder diameter fit about 30 small chambers. The next lower focus level cuts the medium size bladder chambers. Diameter of meshes about  $3-5 \mu$ . Branched, open, wavy walls about  $0,5-1 \mu$  thickness. The lowest optical level obtainable with dry lens systems cuts the large chambers. In central bladder area, they are extremely wide about  $5-10 \mu$  in diameter, polygonal, straight, pretty thick walls ( $0,5-1 \mu$ ) mainly unlinked and branched, on  $2/3$  of saccus diameter fit about 2–4 network meshes. Size is liable to considerable variations. Oil immersion lenses with phase contrast render much more precise pictures of bladder-chamber system. 4 different focus levels can be distinguished with this system from *Pinus sylvestris* pollen. Small chambers (level 1) with clearly closed, wavy walls  $0,5 \mu$  thick. At meeting points thickened. Mesh size unequally distributed. The next lower level (2) cuts the medium chamber layer. Irregular to polygonal shape, meshes about  $5 \mu$  wide with stretched, closed walls. The next lower level meets the big chambers at the top, just below the point of branching (level 3). A network of closed comparatively thick walls with wide lumina of about  $5 \mu$  diameter. 5–7 meshes fit on  $2/3$  of bladder diameter. The lowest optical level (4) reveals the picture of an open network of big, stretched chambers of only 2–4 meshes per  $2/3$  of bladder diameter. About 6 small chambers of level 1 fit in one big chamber of level 4. Height of chamber system (= thickness of saccus-exine) about  $4-5 \mu$  reduced in central bladder area. Walls of big chambers shorter, higher branches longer. Reserved conditions can be

found at the edge of the central bladder area. The basal ends of big chamber walls penetrate unequally long into the interior of the bladder space. "Knots" (Nodula) on the saccus nexine floor clearly developed. Mainly 5–10 nodula per saccus, equally distributed, occasionally 4–0. Mainly round, sometimes beanshaped elongated, very seldom developed as long filaments. Medium size (about  $1\text{ }\mu$ ), as exception bigger ( $2\text{ }\mu$ ) or extremely small (below  $0,5\text{ }\mu$ ). SEM pictures of chambers and tectum surface: Saccusculptur lepros-vermiculate, occasionally flattened. About 20 perforations on an area of  $25\text{ }\mu^2$ . On each chamber cap numerous densely spaced microgranula (20–30),  $1000\text{ }\text{\AA}$  in diameter. On the edge of the bladder, chamber walls are posted on short columellae which are reduced to "knots" (Nodula) below the bladder center. Edges of big chambers uneven, "knotty". Sidewalls sometimes perforated by one or two holes. About 7–9 chambers on width of bladder. Ceiling of chambers in bladder center frequently developed, perforated and separated from the bladder tectum (about 6–10 holes). Small chambers correspond in size with the round tectum caps of the surface. Walls and tectum about  $0,5\text{ }\mu$  thick.

## Einleitung

*Pinus sylvestris* L. als Ausgangspunkt einer pollenmonographischen Artbeschreibungsreihe innerhalb der Gattung zu wählen, hat mehrere naheliegende Gründe. Einmal ist sie die heute am weitesten verbreitete Kiefernart der Nordhemisphäre der Erde. Reicht doch ihr gegenwärtiges Areal vom Atlantik (Portugal, Spanien, Schottland) über ganz Europa und große Teile Asiens bis nach China und zum Pazifik. Zum anderen wird angenommen, daß sie auch in der jüngsten erdgeschichtlichen Vergangenheit, dem Spätglazial und frühen Holozän, die häufigste Art in Europa darstellt, wie sich aus ungeheuer zahlreichen Pollenfunden ergibt. Die Pinuspollenanteile der älteren und jüngeren Kiefernzeit (FIRBAS-Zonen II und IV) gehen im nördlichen und westlichen Mitteleuropa wahrscheinlich in hohem Maße auf *Pinus sylvestris* zurück. Dies ist eine Annahme, welche außerhalb des heutigen *Pinus mugo* – *uncinata* Areales durchaus zutreffen mag. In den Alpen ist die Frage zufolge der Anwesenheit von vier weiteren Kiefernarten (*Pinus cembra* L., *Pinus mugo* TURR., *Pinus uncinata* MILL. ex MIRBEL, *Pinus nigra* ARN.) nicht ausnahmslos für *Pinus sylvestris* zu entscheiden, wie einige Großrest-Funde von *Pinus mugo* in Torfmooren bereits bewiesen haben. Aber diese sind Seltenheiten, im Quartär genauso wie im Tertiär. In der Pinuspollen-Summenkurve, welche zu wichtigen stratigraphischen und walddgeschichtlichen Schlußfolgerungen herangezogen wird, können Arten ganz gegensätzlicher klimatischer und ökologischer Ansprüche vereinigt sein.

Es gilt daher zu untersuchen, ob pollendiagnostisch ausreichende Kriterien zur Bestimmung von *Pinus sylvestris* vorliegen mit dem weiteren Ziel, eine Unterscheidungsbasis zum *Pinus-mugo-uncinata*-Komplex zu finden. An Versuchen in dieser Richtung hat es nie gefehlt, wie das große Schrifttum zeigt (STARK, 1928; HÖRMANN, 1929; DUBOIS, 1934, 1938; FIRBAS, 1936; WELTEN, 1944; VAN CAMPO, 1950; BEUG, 1961; ERDTMAN, 1957, 1961, 1965; AYTUG, 1960, 1962, u. a.). Die Arbeiten fußen in den meisten Fällen auf Größenstatistik. Ein verlässlicher Bestimmungserfolg hat sich bei dieser Methode jedoch bisher nicht eingestellt. So bleibt der Versuch einer morphologischen Detailuntersuchung, wofür heute zufolge des höheren mikroskopisch-technischen Ausrüstungsstandes ungleich bessere Möglichkeiten zur Verfügung stehen, als etwa zur Pionierzeit HÖRMANNs 1929 oder VAN CAMPOS 1950.

Zwingen uns also zunächst walddgeschichtliche Probleme des jüngeren Quartärs, mit *Pinus sylvestris* die Artdiagnosen der Gattung einzuleiten, so ergibt sich als weitere logische Konsequenz das Bedürfnis der Rückverfolgung der Art bis ins Tertiär. Vielleicht ist mit der pollenmorphologischen Methode etwas mehr Licht in das Problem der Entstehung des heutigen, ungeheuer großen Areals zu erbringen, welches in seiner Größe in weitgehendem Kontrast zu den spärlichen Funden im Jungtertiär steht. Wie alt ist die Art, welche sind heute die nächsten Verwandten innerhalb der Gattung und aus welcher Richtung gelangte sie in den Raum der Ostalpen? Derlei Probleme mögen schon wegen der enorm hohen Fundhäufigkeit fossiler Pollenkörner von einer modernen Palynologie einen wesentlichen Beitrag verlangen. Allerdings gilt es zunächst, die Morphologie innerhalb der Gattung in den Griff zu bekommen. Dazu liegen schon eine Menge interessanter Vorarbeiten vor. Vom ersten morphologischen Wegweiser HÖRMANNs 1929 über die Monographie von VAN CAMPO 1950 betreffend die gesamten Abietaceen, über Detailstudien ERDTMANs 1956 führt eine Reihe wertvoller Untersuchungen zu den modernen Arbeiten der Jetztzeit, welche auf technisch perfekte Ausrüstungen, wie Rasterelektronenmikroskopie, Transmissionselektronenmikroskopie und gut ausgeklügelte Präparationsverfahren beruhen. Hier sind in letzter Zeit besonders aus der Schule VAN CAMPOS die Arbeiten von SIVAK et al. 1973 etc. zu nennen. Auf dem Gebiet der Rasterelektronenmikroskopie jene von BAGNELL 1975 in den USA und auf dem Gebiet der Computerbestimmungsmöglichkeit jene von HANSEN & CUSHING 1974. Während bisherige Untersuchungen vorwiegend mit der Größenstatistik oder morphologischen Teilbezirken des Pollenkornes, wie etwa Saccus, Reticulum, Saccus-Nodula, Saccus-Corpus, Anheftungsformen, experimentierten, ist es das Ziel der mit dieser Arbeit eingeleiteten *Pinus*-artbeschreibungen, möglichst viele morphologische Details des gesamten Pollenkornes zu einer einheitlichen Analyse zusammenzufügen. Die bei

jahrzehntelangen eigenen Voruntersuchungen mit saccaten Pollenkörnern festgestellte hohe Variabilität nicht nur der Größe, sondern ebenso jedes einzelnen morphologischen Merkmals, zwingt zu einem Verfahren, welches die gesteigerte Variationsrate durch eine noch höhere Zahl an Merkmalen zu kompensieren vermag. Um ein möglichst einheitliches Schema für die Bestimmung aller Details zu finden, zeigte es sich als notwendig, als Vorarbeit die meisten Pinusarten morphologisch durchzuuntersuchen (KLAUS, 1972, 1976, 1977). Dabei hat sich eine Fülle von weiteren morphologischen Details ergeben, welche in die Betrachtungen miteinzubeziehen sind. Abgesehen davon, haben die Untersuchungen aber gezeigt, daß eine beachtlich große morphologische Variationsbreite innerhalb der Arten, ja sogar innerhalb artgleicher Bäume verschiedener Standorte besteht, die z. T. auch ökologisch hervorgerufen sein kann. Es erscheint jede morphographische Arbeit, welche das Ziel verfolgt, Artbestimmungen anzubahnen, fast sinnlos, wenn man nicht die gesamte vorgefundene, allerdings sehr große Variationsbreite zur Darstellung bringen kann. Denn erst dadurch wird sich ergeben, ob die wohl sehr zahlreichen morphologischen Details auch tatsächlich als Bestimmungsmerkmale brauchbar sind.

Auch für die Neubeschreibung einer fossilen Pinus-Art sollte die Kenntnis der Variationsmöglichkeiten der Pollenkörner aller rezenten Arten der Gattung eine wesentliche Voraussetzung darstellen. Erst wenn sich zeigt, daß das vorgefundene Fossil zu keinem einzigen Korn in der gesamten Variationsbreite der rezenten Art paßt, kann man daran gehen, auch neue Arten im biologischen Sinn im Tertiär, beispielsweise auf Grund morphologischer Details, zu kreieren. Bis dahin dürfte aber in den meisten Fällen ein noch weiter Weg liegen, und in der Zwischenzeit kann wohl jede neu aufgestellte Art, wenn nicht die gesamte Variationsbreite gezeigt wird, bestenfalls als äußerst provisorisch anzusehen sein.

Ein weiterer Grund, mit *Pinus sylvestris* L. die morphologischen Artbeschreibungen der alpinen Kiefern einzuleiten, liegt darin begründet, daß bei der Auswahl des Analysen-Ausgangsmaterials bei dieser Art vielleicht am wenigsten die Gefahr besteht, unklare Bastarde zur Untersuchung benützt zu haben. Bei *Pinus mugo* und *Pinus uncinata* läßt sich diese Gefahr, wie Publikationen und Erfahrungen von eigenen Exkursionen in die entsprechenden Gebiete der Alpen zeigen, im Bereich der Ostalpen kaum mit Sicherheit ausschließen. Gelingt es, die in Ost-Österreich vorkommende Form von *Pinus sylvestris* morphologisch zu umreißen, kann man bei Pollenanalysen alle jene Elemente ausschließen, welche mit keiner der möglichen morphologischen Varianten auch nur annähernd übereinstimmen. Diese mögen dann dem schier unübersehbaren Hybridisierungsschwarm von *Pinus mugo-pumilio-uliginosa-rostrata-rotundata-uncinata* und anderen Arten angehören.

Blickt man letztlich über den Rahmen der Notwendigkeit einer Differenzierung ostalpiner *Pinus*-Arten hinaus, so bietet die Untersuchung taxonomische Anhaltspunkte für Beziehungen zu weiteren Arten innerhalb der Sektion *Lariciones* SHAW 1914 (bzw. Sektion *Pinus* Subsektion *Sylvestres* im Sinne von CRITCHFIELD & LITTLE, 1966). Auch könnte die planmäßige Suche nach fossilen *Pinus-sylvestris*-Pollen aus präquartären Ablagerungen, nachdem Großreste aus dem mitteleuropäischen Pliozän schon mehrfach angegeben wurden, aber relativ selten sind, Licht in die Frage nach Herkunft und Alter der Art bringen.

## Material

Wenn man das ungeheuer große Verbreitungsgebiet von *Pinus sylvestris* L. vor Augen hat, scheint es vermessend, von engbegrenzten Standorten der Ostalpen aus Schlüsse auf die Pollenmorphologie der gesamten Art ziehen zu wollen. Das Ziel der Untersuchungen liegt jedoch in erster Linie in einer Prüfung der Unterscheidbarkeit spät- und postglazialer Pollenformen aus der Region der Ostalpen. Daher scheint es zunächst gestattet, aus dem lokalen Bereich, nämlich Niederösterreich, und zwar von der Böhmisches Masse nördlich der Donau über den Voralpenbereich bis in die nördlichen Kalkalpen, die Vergleichsproben auszuwählen. In Westösterreich ist die Möglichkeit der Bastardierung mit *Pinus uncinata* und *Pinus mugo* nicht auszuschließen, daher derartiges Material für Vergleichsstudien kaum geeignet. Die Pollenproben stammen durchwegs von reichblühenden, völlig erwachsenen Bäumen, welche aus natürlichen Waldbeständen ausgewählt wurden. Durchwegs besaßen sie eine Höhe von 8–20 m.

Die männlichen Blüten waren etwa 8 Tage vor dem Ausstäuben im unreifen Zustand noch einheitlich gelb-grün gefärbt. Bei keiner Blüte konnte ein rötlicher Anflug im unreifen Zustand beobachtet werden. Die Aufsammlungen erfolgten im Laufe der letzten zehn Jahre. Es wurden Tage reichsten Stäubens zur Probenentnahme gewählt. Die männlichen Blüten zeigten bei den Versuchsbäumen einheitliche Ausbildung (vgl. Tafel 23). Sie bestehen aus verhältnismäßig kleinen Strobili auf einem langgestreckten, schmalen, dichtbesetzten, hohen, gestreckten Blütenstand (Höhe durchschnittlich 5–6 cm, Durchmesser rundum etwa 1,5 cm). Strobilus im ausgereiften Zustand 10–15 mm lang und 4–5 mm breit. Männliche *Pinus-sylvestris*-Strobili gehören zu den kleinsten innerhalb der Gattung *Pinus*. Noch kleiner scheinen lediglich jene von *Pinus halepensis* MILL. zu sein.

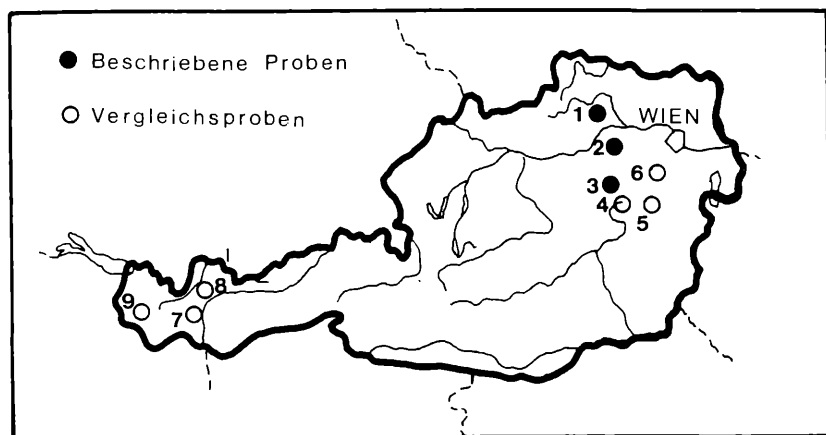


Abb. 1. Pollenproben-Aufsammlungspunkte von *Pinus sylvestris* L. in Österreich.

- 1 GFOHL
- 2 SÜDL. PAUDORF
- 3 TÜRMITZ
- 4 Raxbahn-Talstation
- 5 Gloggnitz-Hetzmansdorf
- 6 Steinfeld
- 7 Landeck/Tirol
- 8 Imst/Tirol
- 9 St. Anton/Montafon

**Zapfen** (Tafel 23): Die weiblichen, verholzten reifen Zapfen zeigen im geschlossenen Zustand die bekannten *Pinus-sylvestris*-Merkmale: schwache Zygomorphie, hängend, gebogener Zapfenstiel. Basale, dem Anheftungszweig abgewendete Apophysen rhombisch mit schwachem Querkiel, deutlichem Umbo, welcher zur Zapfenbasis hin vorgezogen und geneigt ist (uncinat). Dem Anheftungszweig zugekehrte Basisapophysen rhombisch, völlig flach, Querkiel kaum angedeutet. Umbo nicht vorgewölbt. Ein Mucro fehlt allen Apophysen der Zapfen. Im mittleren Zapfenabschnitt symmetrische Apophysen, hexagonale, gerade Ränder, eher abgeflacht, schwacher Querkiel nur angedeutet, gelegentlich im Apophysenunterfeld ein bis zwei schwache Längskiele. Umbo vollkommen flach, auf der Zapfenaußenseite leicht vorgewölbt und herabgebogen. Apophysen der Zapfenspitze rhombisch bis pentagonal, deutlicher Querkiel, meist auch Längskiel im Unterfeld angedeutet. Umbo etwas deutlicher hervortretend, weniger uncinat. Zapfenlänge etwa 4–5 cm, Durchmesser im geschlossenen Zustand an der breitesten Stelle 2–2,5 cm.

## LISTE DER PROBEN-

Proben-Nr.	Ort	Land	Boden	Lage	See-höhe	Beschaffenheit des Baumes	Anzahl der Blüten
1	GFÖHL	NÖ.	Kristallin, Gneis	freie SW-Hanglage am Waldrand	616 m	6 m hoch, breitkronig	reich blühend, vorw. männliche Blüten
2	südl. PAUDORF (a. d. Straße zw. Paudorf und St. Pölten)	NÖ.	Löß	westliche freie sonnige Waldrandlage	220 m	10 m hoch, breitkronig	reich blühend, vorw. männliche Blüten
3	NW-TURNITZ (am Fuße des Eisenstein)	NÖ.	Kalk	einzelstehender Gebirgsbaum auf unbewaldet. Osthang	810 m	15 m hoch, spitzkronig, Einzelbaum	extrem reich blühend, vorwiegend männliche Blüten
4	HIRSCHWANG Talstation Rax-Seilbahn	NÖ.	Kalk	Einzelbaum	520 m	10 m hoch, schwacher Wuchs	wenige Blüten
5	HETZMANNSDORF PENK	NÖ.	Kristallin	Waldrand Nordlage	480 m	6 m hoch, breitkronig	mittelreich blühend
6	Steinfeld bei WIENER NEUSTADT	NÖ.	Kalkschotter	Forst	265 m	5 m hoch, eher spitzkronig	mittelreich blühend
7	Nähe LANDECK	Tirol	Dolomit, Schutt	Südhang	820 m	niedrig, breitkronig (z. T. Krüppelwuchs)	reich blühend
8	IMST	Tirol	Kalk	Südhang	830 m	niedrig, breitkronig	reich blühend
9	ST. ANTON	Montafon Vorarlberg	Kalk	Tal-schattenlage	650 m	schwacher Wuchs, dunkler Stamm, breitkronig	schwach blühend



## AUFSAMMLUNGSPUNKTE

Datum d. Aufsammlung	Beschaffenheit der Blüte	Blütenfarbe einige Tage vor Anthesis	Zapfen	Bemerkungen
16. Mai 1975	vollreif stäubend, Blüten normal	gelb-grün	normallange Zapfen mit typischen Sylvestris-Apophysen	zur Untersuchung grundlegend verwendet
12. Mai 1975	Blüten öffnen sich zum 1. Mal, reif, stäubend	gelb-grün	normallange Zapfen mit typischen Sylvestris-Apophysen	zur Untersuchung grundlegend verwendet
24. Mai 1975	überreif, Blüten z. T. ausgestäubt	gelb-grün	kleiner als normal, kürzere Apophysen mit schwachem Querkel	25 % der Pollenkörner weichen vom Normaltyp ab. Offenbar schwacher Pinus-mugo-Einfluß. Zur Untersuchung verwendet
12. Mai 1966	vollreif stäubend	gelb-grün	normal	wegen zu schwacher Blütenausbildung nicht verwendet
12. Mai 1966	vollreif stäubend	gelb-grün	klein, ansonsten ziemlich normale Sylvestr.-Apoph.	Naturforst. Wegen Unsicherheit über die Artreinheit nicht verwendet
14. Mai 1966	vollreif stäubend	gelb-grün	normallange Zapfen mit uncinoidem Basisumbo	aufgeforstet. Offenbar Pinus-uncinata-Einschlag. Zur grundlegenden Untersuchung nicht verwendet
10. Mai 1975	vollreif stäubend	rot (z. T. auch gelb-grün)	kleine Zapfen, Apoph. niedrig mit deutl. Querkel (ähnlich P. mugo)	offenbar Hybriden zwischen P. mugo × P. sylvestris. Zur grundlegenden Untersuchung nicht verwendet
12. Mai 1975	vollreif stäubend	gelb-grün	länglich schmale Zapfen mit uncinoidem Basisumbo	offenbar Hybridisierung mit v. engadinensis. Wegen Unsicherheit über die Artreinheit nicht verwendet
14. Mai 1975	vollreif stäubend	gelb-grün	länglich schmal mit uncinoidem Umbo	offenbar Hybridisierung mit v. engadinensis. Wegen Unsicherheit über die Artreinheit nicht verwendet

In der Größe etwas abweichend zeigten sich die Zapfen des Baumes von Türnitz. Diese sind kürzer und gedrungener als jene von der Umgebung von Paudorf und Gföhl (Taf. 23, Fig. 3). Sie messen durchschnittlich etwa 3–4,5 cm Länge bei einem Durchmesser von 2,5 cm. Obwohl die allgemeine Morphologie, wie Asymmetrie, gekrümmter Zapfenstiel, schwache Apophysenlängskielung, Außenseite mit leicht gekrümmtem Umbo, mit den anderen Zapfen gut übereinstimmt, scheinen die Schildchen etwas gedrungener und der Querkiel sowohl an der Außen- als auch an der Innenseite etwas deutlicher vorhanden.

Zahlreiche weitere Pollenproben von Bäumen aus Niederösterreich (Aufsammlung 1966, KLAUS 1972), wurden zum Vergleich herangezogen. So aus dem Rax-Gebiet von Bäumen bei der Talstation der Seilbahn (Seehöhe 528 m NN) in Hirschwang. Weiters von Moorrändern des Waldviertels und von den inneralpinen Trockentälern Tirols. Letztere wurden wegen der Unsicherheit der Artreinheit in die Untersuchung nicht einbezogen.

Die Blütezeit in Niederösterreich lag einheitlich in den Tagen zwischen dem 12. und 24. Mai. Obwohl die Aufsammlungen in annähernd zehnjährigen Intervallen erfolgten, stellte sich die Blütezeit ungeachtet der vorher herrschenden Witterung auf eine Woche genau in jedem Jahr zur selben Zeit ein. Auch der Höhenlage nach waren kaum wesentliche Verschiebungen festzustellen.

### Taxonomie

Bei den untersuchten Rot-Föhren handelt es sich um die in Ostösterreich weitverbreitete Typusform *Pinus sylvestris* subsp. *sylvestris* LINNÉ. Sp. Pl. 1000. 1753.

Nach CRITCHFIELD & LITTLE 1966 wird folgende taxonomische Stellung angegeben: Genus *Pinus*

Subgenus *Pinus*

Section *Pinus*

Subsection *Sylvestres* Loud.

*Pinus sylvestris* L.

*Pinus sylvestris* wird mit folgenden weiteren Arten in der Subsection *Sylvestres* zusammengefaßt:

<i>Pinus resinosa</i>	USA
<i>Pinus tropicalis</i>	Kuba
<i>Pinus nigra</i> . . .	Europa
<i>Pinus heldreichii</i>	Europa
<i>Pinus mugo</i>	Europa
<i>Pinus pinaster</i>	Europa

<i>Pinus halepensis</i>	Europa
<i>Pinus brutia</i>	Europa
<i>Pinus densiflora</i>	Japan
<i>Pinus thunbergiana</i>	Japan
<i>Pinus massoniana</i>	China
<i>Pinus taiwanensis</i>	China
<i>Pinus luchuensis</i>	Japan
<i>Pinus hwangshanensis</i>	China
<i>Pinus tabulaeformis</i>	China
<i>Pinus yunnanensis</i>	China
<i>Pinus insularis</i>	Thailand
<i>Pinus merkusii</i>	Thailand

Im System von SHAW 1914 wird *Pinus sylvestris* folgendermaßen klassifiziert: Section *Diploxylon*

Subsection *Pinaster*

Gruppe Lariciones

*Pinus resinosa*  
*Pinus tropicalis*  
*Pinus massoniana*  
*Pinus densiflora*  
*Pinus sylvestris*  
*Pinus montana*  
*Pinus luchuensis*  
*Pinus thunbergii*  
*Pinus nigra*  
*Pinus merkusii*  
*Pinus sinensis*  
*Pinus insularis*

Im System von GAUSSEN 1960 findet sich *Pinus sylvestris* in der Untergattung *Eupinus*, Sektion V *Khasiosylvestroides*. Die Sektion besitzt einen ähnlichen Umfang wie die Gruppe Lariciones von SHAW.

Das System von VAN DER BURGH 1973 (nach der Holzanatomie) gliedert die Subsektion *Sylvestres* ähnlich wie CRITCHFIELD & LITTLE 1966. Auch das System von PILGER 1926 mit der Sektion 5 „*Eupitys*“ stellt *Pinus sylvestris* praktisch in die gleiche Artengruppe. Neben mediterranen handelt es sich vorwiegend um ostasiatische Arten dieser Sektion. Lediglich *Pinus resinosa* und *Pinus tropicalis* finden sich in Nord- bzw. Mittelamerika. Die bisherigen eigenen pollenmorphologischen Beobachtungen und Vergleiche ergeben, daß zu *Pinus merkusii* enge Beziehungen, besonders was die Cappa-Struktur anlangt, bestehen. Aber auch die Zapfenform und der Bau der männlichen Blüten zeigen gewisse Ähnlichkeiten. *Pinus merkusii* steht wiederum im Zusammenhang mit

**Variabilität:** Während das Volumen der Sacci sich eher konstant verhält (vgl. AYTUG 1960), treten beim Corpus offenbar durch Dehnung oder Kontraktion stärkere Formveränderungen auf, welche das Größenverhältnis Corpus–Saccus stark verändern. Bei zahlreichen Körnern dehnt sich der Corpus beachtlich in die Länge. Daraus ergibt sich eine gleichmäßig längsovale Umrisslinie des Gesamtkornes. Der Konturwinkel wird bis zu  $160^\circ$  ( $170^\circ$ ) ausgeglatet. Die Sacci reichen nur schmal sichelförmig über den Corpusrand (Taf. 2, Fig. 1).

Oft findet sich auch der entgegengesetzte Fall. Der Körper kontrahiert sich bis zur Kugelform (Taf. 2, Fig. 2), oder er nimmt sogar querovale Gestalt an (Taf. 8, Fig. 6, 7), während die Sacci gleich groß bleiben. Dadurch erscheint der Körper im Verhältnis zu den Sacci relativ klein und stark abgesetzt. Der Konturwinkel wird spitzer, bis auf etwa  $100^\circ$  verkleinert (magnisaccat, KRUTZSCH 1971). Bei seltenen Abnormitäten führt dies sogar zu extremen Bildern (Taf. 8, Fig. 11), wo sich die Sacci wie Schmetterlingsflügel von einem sehr kleinen runden Körper absetzen („libelloid“).

### 3. Lateralansicht (aspectu lateralis)

Taf. 1, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 1, 2

Vollexpandierte Körner lassen einen oblaten Körper erkennen, an welchem die Sacci etwas subäquatorial verschoben, schwach distal geneigt sind. Der Konturwinkel am proximalen Saccus-Corpus-Übergang beträgt etwa  $120^\circ$ . Die längliche Form des Pollenkornes wird dadurch betont, daß die Sacci relativ weit außen an den Längsenden des Kornes sitzen. Dadurch wird der distale Abstand der Sacci verhältnismäßig groß (vgl. Kapitel Corpus-Cappula). Auch erscheinen die Sacci ziemlich flach ausgebreitet (vgl. Kapitel Saccus). Ihr Neigungswinkel beträgt etwa  $120^\circ$ .

**Variabilität:** Je nach Kontraktion der dünneren Distalseite des Körpers können in dieser Kornansicht sehr verschiedene Formen auftreten. Oft werden die Sacci stärker distal geneigt, manchmal bedecken sie vollkommen die Keimstelle. Wichtiger erscheint die morphologisch vorgegebene Variabilität (Taf. 4, Fig. 1, 2). Der Ansatz der Sacci kann stark subäquatorial verschoben sein (häufiger am Versuchsbaum von Türnitz), wobei die Sacci distal dann näher aneinanderrücken. Der Neigungswinkel beträgt etwa  $110^\circ$ . Der Konturwinkel verbleibt bei stark abgesetzten Sacci etwa bei  $100^\circ$ . Bei Vergrößerung des Corpus kann aber auch dieser verflachen (Taf. 4, Fig. 2). Es entstehen dann Formen, wie sie in der U. G. Strobilus (= Haploxyton) anzutreffen sind.

#### 4. Marginalansicht (aspectu marginalis) Taf. 3, Fig. 1, 2

Wird das Pollenkorn von der Schmalseite betrachtet, so wird der oblate Corpus und eine überhalbkugelförmige (u.h.k. KRUTSCH 1971) Saccusform deutlich. Die Proximalseite des Körpers erscheint etwa halbrund, die distale Seite flach konvex. Der Saccus ähnelt an der Verwachungsstelle einem zusammengezogenen Beutel. Er erweist sich meist schmaler als der Körper, gelegentlich auch gleich breit. Die Länge der Anwachsstelle des Saccus wird in dieser Ansicht besonders deutlich. Sie beträgt meist  $\frac{1}{3}$  der Körperbreite. Der Konturwinkel Saccus–Corpus liegt zwischen  $90^\circ$  und  $110^\circ$ . Er ist als relativ klein zu bezeichnen.

**Variabilität:** Meist sind die Körner flach. An einem halbrunden Corpus hängt ein überhalbkugelförmiger Saccus. Zuweilen kommen schmalere hohe Varianten vor (Taf. 3, Fig. 1), und zwar meist bei Körnern, welche im Gesamtumriß eher klein sind.

#### *Form-Abnormitäten*

Sehr selten treten Pollenkörner auf, welche völlig von der Norm abweichen. Offenbar Defekte der Sporengenesese. Etwas öfter erhält man diese Formen, wenn alte, längst ausgestäubte Blüten ausgewaschen werden, um vom Rest Präparate herzustellen. In solchen sitzen als nicht ausgestäubte, offenbar cytologisch degenerierte Reste öfters mißgestaltete Körner. Auch sehr altes, ausgestäubtes Herbarmaterial enthält solche Körner gelegentlich.

Obwohl diagnostisch bedeutungslos, verdienen diese Formen doch festgehalten zu werden, da sie auch als Fossilien ganz selten vorkommen können. Im Tertiär verführen solche Formen sogar zur Benennung mit eigenen Gattungs- und Artnamen, obwohl keinerlei biospezifischer Hintergrund vorhanden ist und daher auch in der Stratigraphie Fehlbeurteilungen ihres Aussagewertes auftreten können. Auch bei vegetationsgeschichtlichen Torfmooruntersuchungen des Spätglazial und frühen Holozän besitzen gerade diese aberranten Formen doch eine gewisse Bedeutung zur Beurteilung der Fossilisationsumstände und vielleicht auch des Klimas. Es gibt Schichten, wo man solche Formen regelmäßig wiederfindet und naturgemäß auf morphologische Bestimmungsschwierigkeiten stößt. Es erhebt sich daher die Frage, auf welche Weise solche Mißbildungen, welche offenbar kaum ausstäuben, doch ins Sediment gelangen können. Es wäre z. B. vorstellbar, daß starke Niederschläge in Form von Regen oder Schnee zur Zeit der Blühperiode, also etwa Mitte Mai, bei *Pinus mugo* sogar Juni, Juli und vielleicht August, die letzten, nie voll-

ständig gereiften und degenerierten Formen aus den Blüten auswuschen und so ins Sediment verfrachteten.

Es finden sich mit allen Übergängen folgende auffällige Formen:

#### Monosaccate Abnormität

Taf. 8, Fig. 8

Die Entwicklung der Luftsäcke ist völlig reduziert bis auf einen unregelmäßig gelappten, cavernösen Rand. Durch das Fehlen einer betreffenden Skulptur und Distalbeschaffenheit von Tsuga ohne Schwierigkeiten zu unterscheiden. Corpus meist rund. Es gibt da alle Übergänge bis zu bilateral ausgebildeten Körnern. Sehr selten.

#### Extrem magnisaccate Abnormitäten:

Taf. 8, Fig. 11

Durch außergewöhnlich starke Kontraktion des Körpers erscheint dieser erheblich kleiner als die Sacci. Es entsteht dann ein Gebilde, welches an einem kleinen Körper sehr große, stark abgesetzte Luftsäcke trägt („libelloid“). Sehr selten.

#### Bisaccat mit stark reduzierter Saccus-Struktur:

Taf. 8, Fig. 12

Selten treten auch Körner mit besonderen strukturellen Defekten auf. So findet sich manchmal überhaupt keine Alveolenstruktur. Nur ein dünnes Velum hebt sich von der Intexine ab.

#### Tri- bis polysaccate Formen:

Taf. 8, Fig. 9

Etwa gleich selten wie die monosaccaten Formen kommt auch eine Vervielfachung strukturell sonst normal ausgebildeter Luftsäcke vor. Es gibt tri- und tetrasaccate Formen in symmetrischer Anordnung; es gibt pentasaccate, wo außer den Luftsäcken an den jeweiligen Enden noch distal eine Luftsackbildung vorkommt und ähnliche weitere Vervielfachungen.

Die Beobachtung ergibt, daß die Form ganz allgemein zu indifferent ist, aber in den geringfügigen Unterschieden wieder zu variabel, um als Kriterium einer Artunterscheidung auch nur entfernt in Erwägung gezogen werden zu können. Selbst als Unter-Gattungs- und Gattungsmerkmal eher wenig verlässlich.

Zur Variabilität der Formen ist zu sagen, daß eine gerichtete Streuung, welche den einen oder anderen Standort charakterisieren würde, nicht deutlich zu erkennen ist. Der Versuchsbaum Tübnitz zeigt bei den meisten Merkmalen, auch bei der Form, gewisse Abweichungen. Der

Körper erscheint gelegentlich queroval und die Sacci sind vielleicht primär etwas stärker geneigt, als dies an anderen Standorten der Fall ist. Genau lassen sich aber auch diese Formen nicht trennen, da es zu viele Übergänge und Beeinflussungsmöglichkeiten gibt.

## Größe

Obwohl die Gesamtgröße nur in Ausnahmefällen auf die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Art hinzuweisen vermag und die Angaben nur zu sehr allgemeinen gröberen Schlußfolgerungen berechtigen, seien der Vollständigkeit halber einige Daten der Gesamtausdehnung der Körner festgehalten.

Zur Messung wurden vollexpandierte Exinen kurze Zeit nach der Azetolyse verwendet.

**L ä n g e d e r K ö r n e r :** Vorwiegend um 70–80  $\mu$  (75). Die Variationsbreite reicht von 62–83  $\mu$ . Damit gehört *Pinus sylvestris* zur Gruppe der kleinen Pinuspollenkörner (vgl. Maßtabelle im Anhang S. 206/207).

**B r e i t e :** Vorwiegend um 50  $\mu$ . Die Variationsbreite reicht von 32  $\mu$  bis 55  $\mu$ .

Weitere Angaben über Größenmessungen finden sich u. a. bei HÖRMANN 1929, BEUG 1961, FIRBAS & FIRBAS 1935, WELTEN 1944 und zahlreichen anderen, dort zitierten Autoren.

Größengruppierungen nach bestimmten Standorten lassen sich nicht erkennen (vgl. Maßtabelle im Anhang S. 206–211).

## Corpus

Unter Corpus versteht man den Zentralkörper des Pollenkornes, an welchem die Sacci an den Längsenden subäquatorial angeheftet sind. Er vereinigt eine Anzahl diagnostisch wertvoller Merkmale. Die Gestalt ist drehellipsoidisch bis bohnenförmig. Symmetrie und Polarität lassen sich durch den Verlauf der Polachse definieren (Abb. zu Tafel 6). Diese durchdringt vertikal den Corpus und proximal das Zentrum des Zentralfeldes, distal die Mitte der Cappula. Senkrecht auf die Polachse verläuft durch den Mittelpunkt des Corpus die Äquatorebene und teilt diesen in eine proximale (dorsale) Kalotte und eine distale Hälfte. Jener proximaler Teil des Corpus, welcher durch eine Exoexinauflage verstärkt ist, nennt man *C a p p a* (ERDTMAN 1957). Deren Exoexine zeichnet sich je nach Lage durch verschiedene Musterungen von Struktur und Skulptur aus.

Der distale, exoexinenreduzierte Abschnitt zwischen den Sacci wird *C a p p u l a* genannt.

Die Corpusexine ist prinzipiell zweischichtig aufgebaut. Die innere Wand, eine glatte, dünne Intexine (Nexine), umschließt den Corpus gleichmäßig ohne Unterbrechung. Die äußere Schicht hingegen, die Exoexine, ist kompliziert strukturiert und skulpturiert und umschließt lediglich den proximalen Teil des Corpus (Cappa) und die Sacci.

Die Cappula ist bei *Pinus sylvestris* L. einschichtig aufgebaut, intexinös und weist nur vereinzelt zerstreute, exoexinöse Inseln auf. Innerhalb der Cappula läßt sich keine deutlich verdünnte Stelle (Leptoma, ERDTMAN 1957) nachweisen.

Die Merkmalsgruppen des Corpus gestatten folgende Gliederung:

1. Form .	146
2. Größe	148
3. Cappula	148
Form .	148
Ornamentation	148
Skulptur	149
Struktur	150
4. Cappa	150
Dicke	151
Aspectu proximalis	151
Aspectu lateralis	152
Struktur	153
Skulptur	155
Feinskulptur .	161
Cappa-Cappula-Übergang	161

### 1. Form

Corpus vorwiegend länglich in Polansicht

Obwohl die Körperform wegen der Inkonstanz innerhalb einer Blüte, verschiedener Blüten eines Baumes und von verschiedenen Standorten für Artdifferenzierungen nur von untergeordneter Bedeutung sein kann, soll doch kurz auf die häufigeren Erscheinungsbilder eingegangen werden.

Man beurteilt die Form am besten in Polansicht (Aspectu proximalis) und in Seitenansicht (Aspectu lateralis). Erstere erscheint wesentlicher.

Polansicht (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 8; Taf. 10, Fig. 1; Abb. S. 210): Es lassen sich hauptsächlich 3 Formvarianten mit allen Übergängen beobachten, und zwar längsoval, rund und breit (queroval). Erstere Form ist die häufigere bei allen Standorten. Man kann sie durch Längen- (Lc) und Breitenindex (B) genauer erfassen.



**Längliche Form:** Es handelt sich um eine langgestreckte Ellipse. Länge größer als Breite (Lc : B größer als 1, vgl. Taf. 8, Fig. 1). Ein häufiger Wert ist eine Länge von 45  $\mu$  bei einem Korn, dessen Breite 35  $\mu$  beträgt (Lc : B Index 1,3).

**Runde Form:** Länge und Breite des Corpus sind etwa gleich groß (Verhältnis Lc : B etwa 1. Taf. 2, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 4, 5). Diese Form tritt etwas seltener auf als die längsovale, ist aber in allen Präparaten zu beobachten. Bei den ganz seltenen, aberranten Körnern, nämlich den monosaccaten, trisaccaten oder sonst stark degenerierten Formen findet sich fast immer ein runder Corpus (Taf. 8, Fig. 8, 9, 10, 11).

**Breite Form:** Als breit können Körner bezeichnet werden, an welchen die Breite die Länge übertrifft, d. h. es ergibt sich ein Lc/B-Verhältnis kleiner als 1 (vgl. Taf. 8, Fig. 2, 6, 10). Verhältnisse, wie etwa 43  $\mu$  Länge zu 50  $\mu$  Breite, kommen vereinzelt vor (Index 0,9). Man kann diese Formen auch als queroval bezeichnen. Trotzdem kann nicht völlig übersehen werden, daß breite Zentralkörper am deutlichsten in den Präparaten von Türnitz auftreten, und zwar verbunden mit sonstigen Merkmalen, die Anklänge an Verhältnisse von *Pinus mugo* erkennen lassen.

Über die Variationen der Formverteilung gibt folgende Tabelle Auskunft:

LIM 63 $\times$ REM		Corpus-Form Pol-Ansicht					
Photo	Corpus	Kenn- ziffer		Gföhl	Paudorf	Türnitz	Häufigste Variante
Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 1; Taf. 8, Fig. 1; Taf. 10, Fig. 1;	länglich Länge : Breite größer als 1	1	1	■	■	■	●
Taf. 2, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 4, 5;	rund Länge = Breite		2	I	□	□	
Taf. 8, Fig. 6, 7	breit (queroval) Breite größer als Länge	b	3	I	I	□	

**Seitenansicht** (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 4; Taf. 11, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 3, 4, 7) (*Aspectu lateralis*): Länglich trapezförmig, wenig variabel.

Es gibt etwas höhere Formen, deren Corpus am Saccusansatz noch ein kurzes Stück, etwa 3–4  $\mu$ , vertikal hochgezogen ist und erst gegen den proximalen Pol hin abflacht (Taf. 11, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 4). Bei anderen Körnern verlaufen sogleich vom Saccusansatz aus die Corpusseiten flach rundlich gegen den Pol zu. Distal ist die Seitenansicht zwischen den Sacci

je nach Quellungszustand vorwiegend geradlinig bis schwach konvex ausgebildet, aber auch gelegentlich deutlich konkav eingedellt. Die Seitenform läßt sich durch das Verhältnis von Corpuslänge  $L_c$  zu Corpushöhe  $H_c$  (vgl. Abb. S. 208 und 210) zum Ausdruck bringen. Zum Beispiel eine häufige Seitenform zeigt das Verhältnis Länge : Höhe =  $50 \mu : 38 \mu = 1,3$ .

## 2. Größe

### Mittelgroß

Die Größenangaben des Corpus beziehen sich auf voll expandierte Körner. Trotzdem sind die Angaben sehr stark einer unkontrollierbaren Variabilität unterworfen, welche der zufälligen Quellung oder Kontraktion, besonders im dünnen Distalbereich sowie bei fossiler Erhaltung in verdrücktem Zustand zuzuschreiben ist. Die Größenmaße des Corpus sind deshalb weniger konstant als jene der Sacci (AYTUG 1961). Bei einigermaßen gleich expandierten, kurz nach der Azetolyse gemessenen Körnern liegt ein häufiger Mittelwert etwa bei:

Corpuslänge etwa  $48 \mu$ ,

Corpusbreite etwa  $42 \mu$ ,

Corpushöhe etwa  $36 \mu$ .

Damit kann im Vergleich zu anderen Kiefernarten der Corpus von *Pinus sylvestris* eher als klein bezeichnet werden.

## 3. Cappula

Jener Exinenabschnitt, welcher sich auf der distalen Seite des Pollenkornes zwischen den Sacci befindet, wurde von ERDTMAN 1957 als *Cappula* bezeichnet. Sie wird lateral von den Rändern der Cappa begrenzt (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4; Taf. 9).

**Form:** Von der Distalseite aus betrachtet, bildet die Cappulaabgrenzung etwa die Form eines langegezogenen Rechtecks. Der Abstand der beiden Saccusbasen stellt die kürzere Seite dar, die Breite des Corpus, gemessen als distaler Abstand der Capparänder (B), bildet die längere Rechteckseite. Das Cappula-Rechteck ist im Durchschnitt bei *Pinus sylvestris* aus Niederösterreich etwa  $\frac{1}{3}$  so breit wie hoch. Die Verhältniszahl schwankt zwischen  $1/2,4$  und  $1/3,5$ .

**Ornamentation:** Glatte bis stellenweise selten fein punktiert. Die Exinenornamentation der Cappula scheint zur Gruppierung größerer pollenmorphologischer Einheiten, welche sich zum Teil mit taxonomischen Gruppen decken, bedeutsam. So besitzt die U. G. *Strobus* LEMM. (= *Haploxylen*) einheitlich eine deutliche Distalornamentation in Form von Verrucae (ERDTMAN 1957, 1965; TING 1966; KRUTZSCH 1971),

welche als *Innen* skulptur der Intexine erkannt wurde (KLAUS 1975, 1977; SIVAK 1976). Eine ähnliche Musterung greift morphologisch über die Arten des Subgenus *Strobus* hinaus auf jene des Subgenus *Pinus* (= *Diploxylon*) in mehrfach abgestufter Gradation über. Dementsprechend wurde eine Klassifikation nach der Abstufung der Deutlichkeit der Distalornamentation in 4 Rubriken vorgeschlagen (KLAUS 1975, S. 345), und zwar:

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

*Pinus sylvestris* gehört der letzten Rubrik (4) an.

Es hat sich gezeigt, daß die Musterung bereits innerhalb einer Blüte, auf alle Fälle innerhalb einer Art eine beträchtliche Variationsbreite besitzt (HANSEN & CUSHING 1973).

Die untersuchten Standorte von *Pinus sylvestris* weisen einheitlich folgende Musterung auf:

### S k u l p t u r

a) *Außenseite* (Taf. 9, Fig. 5, 8; Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3): Im Lichtmikroskop glatt bis gelegentlich stellenweise sehr undeutlich feinpunktiert.

Im REM erweist sich die glatte Intexinenaußenseite bei starker Vergrößerung als etwas uneben, microrugulat. Offenbar eine Pediumdifferenzierung, welche sich außerhalb der exoexinenbedeckten Abschnitte fortsetzt. Jene Skulpturelemente, welche sich im Lichtmikroskop als feine, undeutliche, selten auftretende Punktierungen zeigen, sind im REM als kleine lokale exoexinöse Außenbelege der Intexine (Nexine) zu erkennen. Diese Grana erweisen sich als kleine, hohle Exoexinenblasen (Microalveolen), welche meist an der Spitze perforiert erscheinen. Ihr Durchmesser beträgt etwa 0,5 µ. Sie sind vereinzelt auf der Cappula zu finden. Sie mehren sich gelegentlich gegen den Saccusansatz und die Capparänder.

b) *Innenseite* (Taf. 9, Fig. 6, 7): Im REM eindeutig als glatt zu erkennen. Vereinzelt können sanfte Undationen auftreten, welche jedoch auch durch Präparationsfaktoren verursacht sein können. Im Ultramikrotomschnitt als glatt zu erkennen.

## Struktur:

Nach den Ultramikrotomschnitten und REM-Aufnahmen (Taf. 21, 22) zu schließen, besteht bei *Pinus sylvestris* die Exine zwischen den beiden Sacci aus vorwiegend *Intexinen*-Material. Nur sehr locker gestreute *Exoexinen*reste geben sich einzelstehend zu erkennen. Die *Intexine* ist mindestens zweischichtig aufgebaut. Sie besteht aus einer äußeren, unebenen (*microrugulaten*) Schicht (*Pedium*), welche unter dem *Saccus* und auf der *Cappula* die gleiche Struktur besitzt (Taf. 21, Fig. 3; Taf. 22, Fig. 1), sowie aus einer inneren, offenbar lamellierten, glatten, dicken Lage. Dieser sind an der Innenseite vereinzelt über das ganze Korn *Micrograna* im Ängström-Meßbereich aufgesetzt.

### 4. *Cappa*

#### Differenzierungen der proximalen *Exoexinen*-kalotte

Sie besteht, wie schon VAN CAMPO 1950 feststellte, aus wabenähnlichen Wandmustern, den *Alveolen*, welche direkt oder auf kurzen Säulchen der *Intexine* aufsitzen und terminal durch ein dünnes *Tectum* abgeschlossen erscheinen. Die Höhe der *Alveolen* entspricht der *Dicke* der *Exoexine*. Diese kann an mehreren Stellen von der *Intexine* mehr oder weniger stark, meist buckelig, abgehoben sein, und im Äquatorbereich, besonders an den marginalen Enden, sogenannte „Krausen“ (*cristae marginalis*, ERDTMAN 1957; „marginal crests“, WODEHOUSE 1935) bilden, welchen diagnostische Bedeutung zukommen kann. Aus praktischen Gründen scheint es bei mikroskopischer Bestimmung zweckmäßig, als Dicke der *Cappa*-Exine den Abstand von der Außenseite des *Tectum* bis zur Innenseite der *Intexine* zu messen, gleichgültig, ob die *Exoexine* losgelöst ist oder massiv aufsitzt.

Die *Exinendicke* besitzt im optischen Schnitt des Äquators und in der Seitenansicht diagnostischen Wert. Zur Beurteilung reicht die Beobachtung im Lichtmikroskop (LIM 63×, Trockensystem) aus.

Ein weiteres wesentliches Merkmal ist die *Exoexinenstruktur*, d. h. Form bzw. Muster der *Alveolenseitenwände* und gegebenenfalls isolierte *Cappa-Nodula*. Die Struktur kann dort, wo die Exine abgehoben ist (*Solutions-Area*), verschieden sein von jenen Partien, wo die *Alveolen* voll auf der *Intexine* aufsitzen.

Je nach Lage auf der Kalotte kann die Struktur recht unterschiedlich ausgebildet sein. Am proximalen Pol, also an jener Stelle, wo der Zusammenhang in den weiteren drei Pollenkörnern der Tetrade am längsten gegeben war, zeigt die Struktur deutliche Reduktionen, hingegen an den marginalen Enden besonders kräftige Ausbildungen. Zur Lokali-

sation der Strukturen erscheint daher die Gliederung der Kalotte in mindestens drei geometrische Quadranten zweckmäßig (Abb. zu Taf. 6). Und zwar in das „Zentrum“, die Area um den proximalen Pol, ferner in die den proximalen Saccuswurzeln angrenzenden Längsden des Corpus, den „Margo“, sowie in die Flächen der Längsseiten, die „Costae“. Auch die Cappa-Struktur ist zu einer ersten Orientierung im Lichtmikroskop mit stärksten Trockenobjektiven (LIM 63×) bereits überblickbar. Die besten Strukturbilder erhält man mit dem höchst auflösenden Phasenkontrastobjektiv (LIM 100× Öl Phako ±). Durch negativen Phasenkontrast sind noch etwas höhere Auflösungen zu erhalten. Die Bilder des Interferenzkontrastes korrespondieren eher mit der Skulptur, wie Vergleiche mit dem REM zeigten (vgl. Taf. 11, Fig. 7, 8, 9).

Die gleichen Beobachtungsflächen werden auch zur Feststellung der Skulptur herangezogen. Diese kann artdiagnostische Bedeutung besitzen. Sie ist in geringem Grad mit dem Lichtmikroskop-Interferenzkontrast beobachtbar. Einwandfreie Abbildungen sind jedoch nur nach sorgfältiger Vorpräparation mit dem Rasterelektronenmikroskop zu erreichen. Vergleicht man die Replica-Aufnahmen eines Transmissionselektronenmikroskopes von *Pinus sylvestris*-Skulpturen (ERDTMAN 1965, Pl. 16, Fig. 2) mit jener des Raster-EM, so ist zu erkennen, wieviel mehr und wie anders die Skulpturdetails bei letzterer Methode erfassbar sein können. Allerdings zeigte sich öfters, daß viele Details, werden sie erst einmal mit dem REM erkannt, auch im LIM auffindbar werden.

In der Folge seien jene, an Pollenkörnern von *Pinus sylvestris* niederösterreichischer Standorte vorgefundenen Merkmale der Cappa angeführt.

### Dicke der Cappa

Diagnostisch wertvoll erscheint die Beurteilung der cappalen Exoxine am Äquator. Sie ist in Polansicht rings um den Corpus erkennbar.

*Aspectu proximalis* (LIM 63×): Äquatorschchnitt (Taf. 10, Fig. 1; Taf. 8, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7). Gleichmäßig dünn rund um die Cappa. „Äequiten“

*Costae*: Der optische Äquatorialschnitt zeigt in Polansicht an der Corpuslängsseite (*Lineamenta costae*) eine gleichmäßig dünne, doppel-schichtige Exine, Dimension etwa 1–2 µ. Sie ist außen wenig gewellt bis glatt. Der Capparand zur Cappula erscheint kaum gekerbt. Dicke über 2 µ bisher nicht beobachtet.

*Variationsbreite*: Die Dicke an den Längsseiten hängt in gewissem Grade von der Dehnung bei der Quellung des Corpus im Präparat ab. Extrem dünne Seitenexinen sind Indikation für zu starke

Quellung. An den Längsseiten beträgt die Exinendicke bei ca. 80 % der untersuchten Körner etwa 1–1,5  $\mu$ . Sie ist daher als dünn zu bezeichnen. Wie Taf. 8, Fig. 3, 4, zeigt, gibt es geringfügig dickere Exinen bis etwa 2  $\mu$ . Die Variabilität zeigt keine deutliche Standortabhängigkeit.

M a r g o (Taf. 10, Fig. 1, 6; Taf. 8, Fig. 1–7; Taf. 5; Taf. 4; Taf. 2; Taf. 1): An jenen Corpusenden, wo der Übergang in die proximale Saccuswurzel erfolgt, also an den marginalen Enden, findet sich in der Mehrzahl der Fälle keine Abhebung zu cristae marginalis der Exine; auch keine Verdickung. Wie aus Taf. 10, Fig. 1, ersichtlich, tritt in besonders bezeichneten Fällen eher eine marginale V e r d ü n n u n g auf (vgl. Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 2, 3, 4).

V a r i a t i o n s b r e i t e: Außer dem oben geschilderten dünnen Margo treten gelegentlich geringfügige Verdickungen und Abhebungen auf, welche Anklänge an eine schwache „Krause“ (cristae marginalis) zeigen (Taf. 8, Fig. 2, 7). Eine größere Dicke als 2,5  $\mu$  wurde bisher nicht beobachtet. Die Abhebung kann am gleichen Korn auf der einen Seite stärker, auf der anderen schwächer ausgebildet sein (Taf. 1, Fig. 2), d. h. es sind die Ausbildungen direkt am marginalen Ende deutlicher beschaffen. Seltener entsteht der Eindruck einer schwach angedeuteten beidseitigen symmetrischen Betonung (Taf. 5, Fig. 1; Taf. 8, Fig. 4). Es scheint immerhin bemerkenswert, daß solche Körner etwas häufiger beim Versuchsbaum Türnitz zu beobachten sind (Taf. 8, Fig. 2, 7). Die schwache marginale Verdickung trifft dort meist mit dem Merkmal des breit-querovalen Corpus zusammen.

Tabelle zur Variationsbreite:

LIM 63×		Margo Dicke					
Photo		Gleiches Korn beide Sacci gleich		Gföhl	Paudorf	Türnitz	Häufigste Variante
Taf. 10, Fig. 1	margo (aequiten) dünn (1–2 $\mu$ )	■		■	■	■	●
Taf. 8, Fig. 2, 7	schwache Abhebung zu cristae marginalis (2,5 $\mu$ nicht überschreitend)						

*Aspectu lateralis* (LIM 63, 100) (Taf. 11, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 1–6):  
Dünne Exine der proximalen Cappa. „Tenuipectinat“

**Pecten:** Der optische Schnitt in Seitenansicht zeigt die Dicke der Exine auf der Proximalseite zwischen den beiden Saccuswurzeln. Er sei kurz als „Kamm“ (Pecten) bezeichnet. Bei *Pinus sylvestris* aller untersuchten Standorte gleichmäßig dünn ausgebildet. Die Dicke beträgt im Zentralfeld etwa  $1,5-2\ \mu$ , besonders deutlich auf den Bildern der Mikrotomschnitte (Taf. 12, Fig. 2, 5, 6) sichtbar. Im LIM erscheint die Exine deutlich zweischichtig, wobei beide Lagen etwa gleich dick markiert sind. Im Aufbau wesentlich verfeinert gibt sich die proximale Exinenstelle im Mikrotomschnitt zu erkennen. Auf eine dünne, glatte Intexine sind Alveolen aufgesetzt, welche den Hauptanteil der Exinendicke bestreiten und von einem sehr dünnen Tectum nach außen hin abgeschlossen werden. Die Oberfläche wirkt durch die Alveolenbuckel im Mikrotomschnitt stark gekerbt. Im Lichtmikroskop wirkt sie hingegen mit geringen Ausnahmen (Taf. 12, Fig. 4) eher glatt, da dieses Merkmal zu gering ausgebildet ist, um auch bei schwachen Auflösungen bemerkt zu werden.

**Auriculae** (Taf. 12, Fig. 3): Als „Auriculae“ wären öhrchenähnliche Exinenverdickungen oder Abhebungen zu bezeichnen, welche in Seitenansicht (optischer Schnitt) etwas über den proximalen Saccuswurzeln als mehr oder weniger deutliche Buckel vorspringen. Sie können weitgehend identisch sein mit den „Cristae marginalis“ der Polansicht (optischer Schnitt des Äquators). Bei den untersuchten Körnern fanden sich nur in seltenen Fällen Andeutungen davon.

## Struktur

**Grundlegender Bau:** Die Exoexine der Cappa ist alveolär aufgebaut, wie Mikrotomschnitte (Taf. 12, Fig. 2, 5, 6) und REM-Aufnahmen (Taf. 12, Fig. 9) nahelegen. Es handelt sich um kleine Kammern mit seitlich verwachsenen Wänden von rundlichem, polygonalem, meist aber schmalem, gewunden-länglichem Verlauf. Die Kammerwände können an ihrer Basis der Intexine (Nexine) aufsitzen. Oft jedoch sind sie bis auf kurze, freihängende Septen, welche mit dem Tectum verbunden sind, reduziert und erscheinen von der Intexine völlig abgehoben. Vereinzelt ruhen die Septenwände auf kegelförmigen Säulchen (Columellae), welche der Intexine aufsitzen, können aber auch mit diesen den Zusammenhang völlig verlieren. In Flächenansicht sind diese Cappa-Nodula (KLAUS 1975, S. 350, 1977) schon mit dem Lichtmikroskop sichtbar. Ihre Verteilung auf der Cappa kann diagnostische Bedeutung besitzen. Die Alveolen der Cappa besitzen an ihren engeren Stellen einen Durchmesser von etwa  $1\ \mu$  und eine Höhe von durchschnittlich  $1,5\ \mu$ . Sie sind bei *Pinus sylvestris* als ausgesprochen klein und englumig zu bezeichnen. An der Außenseite ist jede Alveole kuppelförmig durch das dünne Tectum (etwa  $0,3\ \mu$ ) abgeschlossen. Mitunter ist die Kuppel perfo-

riert, sie sieht dann wie aufgeplatzt aus. Die Struktur läßt sich zweckmäßig mit dem LIM 100× Phako+ (–) diagnostizieren. Wie schon ERDTMAN 1965, TING 1966 und HANSEN & CUSHING 1973 feststellten, treten bei Pinus-Arten verschiedene Cappa-Strukturen auf, welche auf den unterschiedlichen Alveolenbau zurückzuführen sind. TING unterscheidet Y- und W-Typen. Erstere besitzen eher gestreckt-geschlungene Muri, letztere rund-geschlossene Alveolenwände. HANSEN & CUSHING unterscheiden einen knotigen (offenbar mit Nodula versehenen) Typ, einen retikulierten und „indistinct“-Typ. Es handelt sich um wesentliche Bestimmungsmerkmale, welche ein genaueres Studium verdienen. Dabei ist nicht nur die Definition mittels Phasenkontrastbildern wichtig, sondern auch die Festlegung der Area auf der Cappa, auf welcher die entsprechenden Strukturen auftreten.

### Differenzierungen:

#### LIM 63×

*Costal-Bereich* (Taf. 11, Fig. 2): Offene, längliche, stark verzweigte Muri (etwa Y-Typ TING 1966, „indistinct“ HANSEN & CUSHING 1973). Dazwischen selten eingestreut isolierte, runde Knoten (Cappa-Nodula).

*Zentrum* (Taf. 10, Fig. 2): Undeutliche, länglich offene mit runden geschlossenen Muri wechselnd. Cappa-Nodula vereinzelt vorhanden.

#### LIM 100× Phako

*Costae* (Taf. 11, Fig. 3, 4, 5, 6): Langgestreckte, stark gewundene und verzweigte, unregelmäßige, vorwiegend unverbundene Muri (typisch Taf. 11, Fig. 4). Durchschnittliche Länge der Windungen 2,5 µ bis 3 µ. Die gewundenen Strukturen treten sehr klar hervor.

*Variationen:* Bei über 20 % der Körner können sich die Muri zu unregelmäßigen Netzmaschen schließen (Taf. 11, Fig. 3). Lumenweite 1–1,5 µ. ERDTMAN 1965, Pl. 17, Fig. 3, zeigt eine wesentlich weitlumigere, geschlossene Struktur für sein Untersuchungsmaterial (var. lapponica?).

*Strukturen an der Grenze von Costa zu Margo* (Taf. 11, Fig. 5, 6): Den Costalmustern sehr ähnlich, jedoch noch offener – vielleicht wegen „cristae“-Abhebungen – und auch enger gewunden. Die schwer genau meßbare Murulänge kann durchschnittlich mit ungefähr 2 µ beziffert werden. In negativem Phasenkontrast (Taf. 11, Fig. 6) treten die Lumina als dunkle, völlig offene, stark mäanderförmig geschlungene Muster deutlich hervor.

#### *Margo* (Taf. 10, Fig. 7, 8):

*Hocheinstellung:* Unregelmäßig locker verstreute Querschnitte runder Alveolenspitzen. Durchmesser 0,5–1 µ.



**Tiefeneinstellung:** Langgestreckte, offene, stark gewundene Muri. Länge 2–3  $\mu$ . Lumenweite seitlich 0,5–1  $\mu$ , nach der Länge 3–4  $\mu$ . Ähnlich den Costal-Mustern.

**Zentrum** (Taf. 10, Fig. 4): Vollkommen offene, baumförmig verästelte Feinstrukturen. Dünnere Muri und engere Lumina als an Costae und Margines. Dazwischen vereinzelt Pünktchen, offenbar Nodula. Die Strukturen sind im Zentrum relativ flach und wenig deutlich, jedoch am wenigsten variabel. Im Phasenkontrast wesentlich offener als bei LIM 63 $\times$ .

**Cappa-Nodula:** Locker verstreut über die Cappa. Im Mikrotomschnitt sind deutlich kegelförmige Stümpfe, offenbar Columellareste vereinzelt der Intexine aufsitzend, sichtbar (Taf. 12, Fig. 2, 5, 6). Bei *Pinus sylvestris* finden sie sich in lockerer Anordnung über die gesamte Cappa verteilt. Marginal etwas dichter. Bei LIM 63-Beobachtung als feine, runde Pünktchen mit einem Durchmesser von etwa 0,5  $\mu$ . Sie finden sich besonders an Stellen, wo die Alveolenmuri abgehoben sind. Im Phasenkontrast deutlich als dicke Punkte sichtbar (Taf. 11, Fig. 3). Es handelt sich dabei offenbar um die Stümpfe von stielartigen Columellaresten, welche zwischen Alveolenschicht und Intexine sitzen.

**Marginaler Cappa-Saccus-Übergang** (Transition) (Taf. 12, Fig. 5, 9): „Eingeschnürt“. An den Marginalenden findet gelegentlich eine Abhebung der Alveolen zu schwach cavernösen Cristae marginalis statt. Diese gehen jedoch nicht direkt in den Saccus als „Bladder-Blister“ (HANSEN & CUSHING 1973) über, sondern schnüren sich nochmals bis zur Verwachsung mit der Corpus-Intexine ein („Indented“, HANSEN & CUSHING 1973).

## Skulptur

### Untersuchungsareale:

Einen sehr wichtigen Anteil an den artdiagnostischen Merkmalen besitzt die Cappa-Oberfläche. Sie ist mit hochauflösenden Interferenzkontrastobjektiven mit Überleitungen zur Struktur behelfsmäßig, mit dem REM jedoch eindeutig in ihrer gesamten Variationsbreite feststellbar.

Die buckeligen Unebenheiten der Alveolenkuppen, Form und Größe ihrer rinnenförmigen Abgrenzungen, die Verteilung der Oberflächenmuster auf der Cappa und letztlich die der Oberfläche aufgesetzten Sporopolleningruppen als Körnchen (Grana) im Ängström-Meßbereich, oder aber auch Perforationen des Tectum bilden die wesentlichen Erscheinungen der Oberfläche.

Auch die Skulptur, vorwiegend zentrifugales Abbild der Struktur, kann an verschiedenen Stellen der Cappa unterschiedlich ausgebildet sein. Daher erscheint eine genaue Lokalisierung der Untersuchungsstelle erforderlich. Es wurden folgende Areale als einheitliche Vergleichsgrundlage ausgewählt: Zone 1: Zentrum (vgl. Abb. zu Taf. 6)

Zone 2: Costalbereich

Zone 3: Übergang von Costa zu Margo

Zone 4: Margo

## Skulptur - Bilder: Das Tectum-Relief

### A. Interferenzkontrastmuster (Taf. 11, Fig. 7, 9)

Geschlossenes, rund- bis gestrecktlumiges, engmaschiges Netzmuster. Während die Strukturbilder des Phasenkontrasts die völlig unzusammenhängenden, gestreckt gewundenen Muri der Alveolen und ihre seltener eingestreuten, punktförmigen Nodula zeigen, ergeben die Interferenzkontrastbilder bereits die Abbildung einer höheren Etage, nämlich die gegenseitige Abgrenzung der Alveolenkuppen im Tectumniveau. Naturgemäß ergeben sich hier geschlossene Netzbilder, deren Lumina die Alveolenform und -dimension wiedergeben. Ein Vergleich mit REM-Aufnahmen (Taf. 11, Fig. 8) beweist diese Annahme. Die rinnenförmigen Vertiefungen, welche die Alveolenkuppen gegenseitig abgrenzen, entsprechen den helleuchtenden Wänden der Netzmaschen des Interferenzkontrastbildes. Sie zeigen gleiche Form und Größe. Es handelt sich um teilweise langgezogene Wülste, teilweise um runde Kuppen. Durchmesser letzterer etwa  $0,5-1\ \mu$ ; maximale Länge ersterer etwa  $2-2,5\ \mu$ .

### B. REM-Bilder

Ähnliche Bilder, jedoch wesentlich deutlicher, sind von den Skulpturelementen mit dem REM zu erhalten.

#### 1. Zentrum (Zone 1 auf Tafel 6 und 7)

Wie die Übersichtsaufnahmen Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 1, 2, bei relativ geringer Vergrößerung ( $1000\times$ ) zeigen, findet sich an diesen Stellen eine äußerst gleichmäßige Skulptur, bestehend aus sehr kleinen, runden bis vorwiegend polygonalen, unregelmäßig geformten Alveolenkuppen. Gelegentlich können diese etwas gröber und ungleichmäßiger ausgebildet sein (Taf. 1, Fig. 2).

Deutlicher geben  $5000\times$ -Vergrößerungen über die Skulptur Auskunft (Taf. 7, Fig. 1, 1; Taf. 6, Fig. 1). Alveolenkuppen von durchschnittlich  $0,5-1\ \mu$  Durchmesser und rund bis unregelmäßig polygonaler Gestalt stehen in relativ gleichmäßiger Verteilung dicht gedrängt. Die dazwischen verbleibenden Furchen sind schmal und tief. Ihre Dimension

liegt bei etwa  $0,5 \mu$  Breite. Perforationen der Alveolenkuppen sind eher selten. Als Maß für die Dichte der Alveolenkuppen läßt sich ihre Zahl pro  $25 \mu^2$  ungefähr angeben. Sie liegt im Zentrum bei etwa 100.

## 2. *Costae* (Zone 2 auf Tafel 6 und 7)

Taf. 6, Fig. 2; Taf. 7, Fig. 2, 2

Im Costalbereich werden die Alveolenkuppen etwas größer, polygonaler, auch gestreckt und lassen breitere Zwischenfurchen offen. Vereinzelt weisen sie Perforationen auf. Der Alveolendurchmesser beträgt meist  $1-1,5 \mu$ . Etwa 35 Alveolen entfallen auf  $25 \mu^2$ . Die gleichmäßige Helligkeit weist darauf hin, daß sich ihr Niveau ziemlich gleichmäßig flach ausgebildet hat.

## 3. *Costa-Margo-Übergangsbereich* (Zone 3 auf Tafel 6 und 7)

Taf. 6, Fig. 3; Taf. 7, Fig. 3, 3

Dieser Bereich ist insofern überprüfenswert, als hier die erste, meist symmetrisch angeordnete Abhebung des Tectum stattfinden kann und die skulpturellen Auswirkungen auf die Oberfläche festzuhalten sind.

Es zeigt sich, daß die Alveolenkuppen dieselbe Größe wie im Costalbereich vorwiegend besitzen. Zusätzlich finden sich Zusammenschlüsse von Alveolenkuppen zu Aggregaten von einem Durchmesser bis zu  $3 \mu$ . Es handelt sich offenbar um abgehobene Tectumbuckel. Sie kommen aber in dieser Zone nur vereinzelt vor. Mehrere Perforationen von 500 bis 1000 Å Durchmesser treten verstreut über die Oberfläche auf und durchlöchern die einzelnen Alveolenkuppen.

## 4. *Margo* (Zone 4 auf Tafel 6 und 7)

Taf. 6, Fig. 4; Taf. 7, Fig. 4, 4

In diesem offenbar beträchtlich abgehobenen Bereich treten große, wurmförmige, langgezogene und mäandrig verschlungene Alveolenkuppenreihen auf, und außerdem schließen sich manche Einzelalveolen zu Aggregaten von 5–10 Kuppen zusammen. Die Oberfläche wirkt in diesem Fall sehr uneben im Niveau. In größeren grubigen Vertiefungen zwischen den Alveolenaggregaten sind kleine Einzelalveolen zu bemerken. Die Alveolenaggregate weisen einen Durchmesser von etwa  $3 \mu$  auf. Die langgezogenen Alveolenhügel sind etwa  $2-3 \mu$  lang und  $0,5-1 \mu$  breit. Sehr englumig in der Dicke. Die tiefen Furchen dazwischen sind sehr ungleichmäßig berandet und etwa  $0,2 \mu$  breit. Im Plafond der Alveolenkuppen treten einzelne, kreisrunde Perforationen von etwa 1000 Å Durchmesser auf. Der Bereich vor der Saccuswurzelabhebung ist „eingeschnürt“ („indented“ nach HANSEN & CUSHING 1973). Die Alveolen sinken dort in eine tiefe Rinne und zeigen sich wesentlich verkleinert.

## RUBRIZIERUNG DER CAPPA-SKULPTURELEMENTE

## Alveolenkuppen

Photo	Merkmale		Kenn- ziffer	Lokalisierung	Variabilität
Taf. 6, Fig. 1	Größe	gleichmäßig klein 0,5–1 $\mu$	1	Zone 1	Zone 1 sehr konstant
Taf. 6, Fig. 2		gemischte Größen 0,5–2 $\mu$	2	Zone 2+3	Zone 2
Taf. 6, Fig. 3		gleichmäßig mittel 1–3 $\mu$	3	Zone 4	
Taf. 6, Fig. 1	Dichte	dicht 100/5×5 $\mu$	1	Zone 1	Zone 1
Taf. 6, Fig. 2		mittel 35/5×5 $\mu$	2	Zone 2+3	Zone 1, 2, 3, 4
Taf. 6, Fig. 3		locker 10/5×5 $\mu$	3	Zone 4	sehr selten Zone 4
Taf. 6, Fig. 1	Form	rund bis poly- gonal	1	Zone 1	Zone 1 konstant
Taf. 6, Fig. 2		polygonal	2	Zone 2	Zone 2 kon- stant, auf Zone 3, 4 selten
Taf. 6, Fig. 3		gestreckt- geschlungen	3	Zone 4	Zone 1 Tür- nitz selten
Taf. 6, Fig. 1	Verteilung	gleichmäßig	1	Zone 1	Zone 1 recht konstant
Taf. 6, Fig. 2 Taf. 7, Fig. 2 2		ungleichmäßig	2	Zone 2, 3, 4	Zone 3, 4
Taf. 6, Fig. 1 Taf. 7, Fig. 1 1, 2, 2	Niveau	eben	1	Zone 1, 2, 3?	Zone 1, 2 kon- stant, Zone 3 häufig
Taf. 6, Fig. 4 Taf. 7, Fig. 4 4		uneben	2	Zone 4	Zone 4 häufig
Taf. 6, Fig. 1	Verwach- sungen	frei	1	Zone 1, 2, 3	Zone 1, 2 konstant
Taf. 6, Fig. 3		selten Aggregate vorh.	2		selten Zone 3
Taf. 6, Fig. 4		mehrere Aggregate	3		selten Zone 4
Taf. 6, Fig. 1	Perforation	keine	1		Zone 1
Taf. 6, Fig. 2 Taf. 7, Fig. 2		selten vorhanden	2	Zone 1, 2, 3	Zone 1, 2, 3, 4
Taf. 7, Fig. 2 3		mittelhäufig vorhanden	3	Zone 4	Zone 1, 2, 3, 4
Taf. 6, Fig. 1	CSca zf	sehr schmal	1	Zone 1	Zone 1, selten 4
Taf. 6, Fig. 2	Zwischen- furchen	mittelbreit, unregel- mäßig berandet	2	Zone 2, 3, 4	Zone 1, 2, 3, 4

REM: Graphischer Vergleich der Cappa-Skulpturelemente in den Zonen 1–4.

(Zone 4) MARGO	(Zone 3) COSTA- MARGO	(Zone 2) COSTA	(Zone 1) ZENTRUM			
			■	1	gleichmäßig klein 0,5–1 $\mu$	Größe
	■	■		2	gemischte Größen 0,5–2 $\mu$	
■				3	gleichmäßig mittel 1–3 $\mu$	
			■	1	dicht 100/5×5 $\mu$	Dichte
	■	■		2	mittel 35/5×5 $\mu$	
■				3	locker 10/5×5 $\mu$	
			■	1	rund bis polygonal	Form
	■	■		2	polygonal	
■				3	gestreckt-geschlungen	
			■	1	gleichmäßig	Verteilung
■	■	■		2	ungleichmäßig	
	■	■	■	1	eben	Niveau
■				2	uneben	
	■	■	■	1	frei	Verwachsungen
■				2	selten Aggregate vorhanden	
				3	mehrere Aggregate	
			■	1	keine	Perforation
	■	■	■	2	selten vorhanden	
■				3	mittelhäufig vorhanden	
			■	1	sehr schmal	Zwischenfurchen
■	■	■		2	mittelbreit unregelmäßig berandet	

### Charakteristische Skulpturdetails:

Zone 1 (Zentrum): Alveolenkuppen frei, gleichmäßig, rund und klein (0,5–1  $\mu$ ); 100 pro 5×5  $\mu$ . Niveau gleichmäßig, manchmal perforiert.

Zone 2 (Costalbereich): Alveolenkuppen frei, polygonal, größengemischt (0,5–2  $\mu$ ). Niveau eben. 35 pro 5×5  $\mu$ . Abstand gleich.

Zone 3 (Übergangsbereich costal-marginal): Ähnlich Zone 2, zusätzlich vereinzelte Aggregate. Niveau ungleich. Perforat.

Zone 4 (Margo): z. T. gestreckte Alveolenkuppen.  $3\ \mu$  lang,  $0,5-1\ \mu$  breit. Aggregate kommen vor (8–10 kleine Alveolen pro Aggregat). 10 pro  $5 \times 5\ \mu$ . Perforiert.

Variabilität der Skulptur in den Zonen 1–4				
Z O N E				
1	2	3	4	
*) 1 —	2 —	2 —	3 2	g g
1 vorwiegend 2 selten	2 —	2 —	2 3 selten	d d
1 vorwiegend 3 sehr selten nur Türnitz	2 —	2 —	2 3 selten	f f
1 —	1 selten 2 häufig	2 —	2 —	a a
1 <i>konstant</i> —	1 <i>konstant</i> —	1 2	2 häufig —	h h
1 <i>konstant</i> —	1 <i>konstant</i> —	1 2 selten	2 häufig —	v v
1 selten 2 häufig 3 selten	— 2 häufig 3 selten	— 2 3	— — 3	p p p
1 häufig 2 selten	— 2	— 2	1 2	zf zf

\*) Kennziffern (vgl. Tabelle S. 158).

### *Tectum-Feinskulptur*

**Microgranulation** (Taf. 13, Fig. 1): Zahlreich, dicht, klein, rund.

Das Tectum der Alveolenkuppen trägt als äußerste Exinendifferenzierung sehr kleine Sporopolleninkörnchen – Microgranula – in charakteristischer Zahl, Größe und Anordnung. Diese sind am deutlichsten an der Costalfläche ausgebildet, aber auch in der Marginalarea erkennbar. Ab 10.000× Vergrößerung im REM deutlich zu diagnostizieren. Auf einer Alveolenkuppe sitzen zahlreiche kleine Microgranula dicht gedrängt.

**Anzahl**: Zahlreich. Auf eine Alveolenkuppenfläche von 1  $\mu^2$  entfallen in der Regel 18–20 Microgranula.

**Anordnung**: Sie sind so dicht angeordnet, daß der freie Raum zwischen zwei Micrograna etwa deren Durchmesser entspricht oder sogar noch kleiner ist.

**Größe**: Klein. Recht konstant etwa 1000 Å Durchmesser eines Kornes.

**Form**: Einheitlich rund, kugelförmig. Keine Spitzen.

**Variabilität**: Dieses Merkmal scheint das konstanteste von allen an den Pollenkörnern gefundenen zu sein. Es wurde an der Überwiegenden Zahl der Körner beobachtet.

### *Lateraler Übergang Cappa-Cappula (Area lineamenta costabilis)*

Deutlich kantig.

(Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4; Taf. 5, Fig. 1; Taf. 6, Fig. 5; Taf. 10, Fig. 5; Taf. 11, Fig. 1, 2; Taf. 12, Fig. 7, 8; Taf. 13, Fig. 2, 3, 4)

*Pinus sylvestris* zählt zu jener großen Gruppe von *Pinus*-Pollenformen (vorwiegend U. G. *Pinus* = *Diploxylon*), welche einen mehr oder weniger scharfkantigen Absatz der Cappa-Exoexine am äquatorialen Übergang zur Cappula erkennen lassen. Die Cappa-Alveolen werden längs einer dem Äquator parallel verlaufenden Kante unvermittelt reduziert bzw. setzen vollkommen aus. Es ergibt sich das Bild einer betonten Rippenkante. Der Mikrotomschnitt (Taf. 10, Fig. 5) zeigt dies ebenso deutlich wie die sonstigen LIM- und REM-Bilder. Dementsprechend enden dort die Strukturdetails der Exoexine. Unmittelbar über der Rippenkante treten strukturelle Veränderungen ein, die es angezeigt erscheinen lassen, diese Stelle bei einer Diagnostizierung der Cappa nicht mitzuverwerten. Das Reduktionsfeld ist etwa 3  $\mu$  breit. Es zeigen sich darauf die Alveolenwände nicht mehr in Mäander aufgelöst und verzweigt, sondern zu mehr oder weniger kreisförmigen, polygonal geschlossenen, relativ kleinen Waben vereinigt.

**Variabilität:** Die Kantenbildung ist sehr stark vom Quellungs-  
zustand des Corpus abhängig. Stark verquollene Körner zeigen keinen  
stufenförmigen Absatz. Es bietet sich dann nur die Möglichkeit, mit stark  
auflösenden Lichtobjektiven den Capparand zu beurteilen. Taf. 1, Fig. 1  
zeigt einen normal abgesetzten Cappa-Cappula-Übergang. In Distal-  
ansicht ist auf Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3, und Taf. 5, Fig. 1, der beacht-  
liche exoexinöse Dickenzuwachs zu beobachten. Ansonsten kann der  
kantige Absatz in typischen Fällen schon mit LIM 63 $\times$  erkannt werden  
(Taf. 11, Fig. 1, 2; Taf. 12, Fig. 7). Aber auch bei nicht verquollenen,  
frisch azetylierten Körnern findet sich eine erhebliche Variabilität gerade  
dieses Merkmals. Es scheint zu einer Artdiagnose wahrscheinlich kaum  
geeignet. Eher zur gelegentlichen Abgrenzung größerer Einheiten, wie  
U. G. Strobis gegenüber U. G. Pinus.

Genau an der Cappa-Kante gibt sich die Alveolenstruktur dadurch  
deutlich zu erkennen, daß der Rand durch die Aneinanderreihung von  
Alveolenkuppen gekerbt erscheint. Bei Pinus sylvestris entfallen auf eine  
Kantenlänge von 10  $\mu$  etwa 20 Kerben (Taf. 12, Fig. 8).

### *Skulptur des distalen Übergangsbereiches*

Unvermittelt reduziert.

(Taf. 13, Fig. 2, 3, 4)

Die Randalveolen werden in einem Streifen von etwa 1  $\mu$  Breite  
stark reduziert und setzen an der Kante vollkommen aus, so daß  
darunter die Intexine der Cappula verbleibt. Bei vielen Körnern finden  
sich auf dieser verstreut noch Einzelalveolenelemente, im Lichtmikro-  
skop als Pünktchen erkennbar. Wie man im REM sieht, sitzen diese  
feinen, hohlen Warzen (Einzel-Alveolen) außen auf der Intexine  
(Nexine). Innen ist diese bei Pinus sylvestris durchwegs vollkommen  
glatt. Die Außenelemente sind nicht mit den Infraverrucae der U. G. Stro-  
bus (= Haploxyton) zu verwechseln. Die zerstreuten Alveolenbläschen  
sind innen hohl und im Scheitel meist perforiert. Sie verlieren sich gegen  
das Zentrum der Cappula. Oft fehlen sie vollkommen (Taf. 13, Fig. 3).

### **Saccus**

<i>Form</i>	164
<i>Aspectu distalis</i>	164
<i>Aspectu lateralis</i>	165
<i>Aspectu marginalis</i>	165
<i>Größe</i>	165
<i>Anheftung</i>	165
<i>Morphologie der Anheftungsstellen</i>	166
<i>Aspectu distalis</i>	166



Aspectu lateralis .	166
Aspectu marginalis	166
Distale Grenze . . . .	166
Distanz der Anwachslien	166
Distalneigung	167
Struktur	167
Skulptur	167
<i>Allgemeiner Aufbau</i> .	167
Entwicklung der Forschung	167
Saccus-Aufbau .	169
Saccus-Tectum	169
Saccus-Alveolen	169
Groß-Alveolen	169
Mittel-Alveolen	169
Klein-Alveolen	169
Variabilität	170
Orientierung . . . .	170
Untersuchungstechnik .	170
Untersuchungsebenen	171
Dicke der Saccus-Exine	171
Subsaccales Nodulum-Muster . . . .	171
<i>Saccusdifferenzierungen bei Pinus sylvestris an verschiedenen</i>	
<i>Standorten Niederösterreichs</i>	172
<i>Tectum</i> . . . .	172
Skulptur (REM)	172
Muster .	172
Microgranulation	173
Puncta .	174
Dicke – Saccus-Tectum	174
<i>Alveolen</i> . . .	174
Alveolenhöhe	174
Distaler Saccus-Ansatz, Breite	176
Alveolenmuster	177
LIM 63× . . . . .	177
Hocheinstellung: Klein-Alveolen	177
Tiefeinstellung: Groß-Alveolen	181
Variabilität .	183
LIM 100× Phako .	183
Ebene 1: Klein-Alveolen	183
Ebene 2: Mittel-Alveolen	186
Ebene 3: Groß-Alveolen .	186
Ebene 4: Groß-Alveolen-Basis	188
REM – Feinbau der Alveolen	188

Saccus-Zentrum: Zentrale Groß-Alveolen	189
Plafond	190
Perforation	190
Seitenwände	190
Wandlöcher	190
Basisränder	190
Wanddicke	191
Saccus-Rand	190
<i>Saccales Nodulum-Muster</i>	192
Anzahl	192
Form	195
Größe	197
Nodula-Verteilung	199
<i>Rekonstruktion des Saccus-Aufbaues</i>	199

### Saccus

Grundsätzlich lassen sich an jedem Saccus fünf Merkmalskomplexe erkennen, und zwar: Form, Größe, Anheftung, Skulptur und Struktur. Alle genannten Merkmalskomplexe sind einer beträchtlichen Variabilität unterworfen. Während die drei ersten nur von allgemeiner Bedeutung zur Stützung von auf andere Weise gewonnenen Betrachtungshinweisen dienen mögen, wie etwa die Abtrennung des Subgenus Strobis von Subgenus Pinus und in letzterem besonders die Ausgliederung der Subsektion Pineae, Sylvestres, Australes, Ponderosae, besitzen die zwei letztgenannten Merkmalsgruppen Bedeutung für die Artdifferenzierung.

### Form

Photo-Beleg: REM Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 1, 2, 3; Taf. 4, Fig. 1, 2, 3. – LIM Taf. 9, Fig. 1; Taf. 10, Fig. 3; Taf. 11, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 1, 2, 3.

Distal-Ansicht (Aspectu distalis): Saccus vorwiegend überhalbkugelförmig (Abbildung S. 208). Distale Anwachsline (b) des Saccus mit dem Corpus meist deutlich kürzer als der Saccusdurchmesser (a). Das Verhältnis  $a : b$  liegt vielfach um etwa 1,5. Die zumeist angenäherte Kugelform ist ziffernmäßig ausdrückbar aus dem Verhältnis der Länge des Querdurchmessers  $a$  zum Längsdurchmesser  $c$ . Dieses liegt bei etwa  $\frac{2}{3}$ .

Häufigste Maße:

Variabilität: Da die Saccusform eine gewisse Variabilität aufweist, kann es nicht verwundern, daß die Distalansicht keineswegs konstant bleibt. Allgemein am häufigsten tritt die Überhalbkugelform auf (Abbildung S. 208), dicht gefolgt von Formen, welche eher hochgezogen

(Vergrößerung von a) erscheinen, womit sie sich dem Halbkugelumriß etwas nähern. Seltener kommen Extremfälle mit hohen, schmalen Luftsäcken vor (a gegenüber c stark gefördert). Letztlich sollen im Hinblick auf Formgattungsbildungen im Fossilbereich jene seltenen Fälle nicht unbeachtet bleiben, wo der Saccus extrem vergrößert oder reduziert wird. In etwa 1 % der Fälle oder weniger häufig kommt es vor, daß sich die Saccusbasis derart kontrahiert, daß ein annähernd kugelförmiger (libelloider) Saccus entsteht. In der Literatur über fossile Pollenkörner finden sich eigene Bezeichnungen dafür, wie etwa „podocarpoid“. Im Extremfall kann es auch bei *Pinus sylvestris* in sehr geringem Maße (0,5 % – 1 %) zu „tsugoiden“ rudimentär-monosaccoiden Formen kommen (Taf. 8, Fig. 8). Während sich in den Präparaten der Blüten eines Baumes keine gerichtete Verschiebung der Saccusform feststellen läßt, etwa betreffend Schatten- oder Sonnenseite, Spitze oder Basis des Baumes, so scheinen verschiedene Standorte möglicherweise eine kleine Verschiebung des Variationsschwerpunktes erkennen zu lassen. Im Prinzip sind die Meßergebnisse ähnlich jenen von AYRUG 1960 und BEUG 1961, S. 14 (vgl. Meßtabelle im Anhang, S. 209).

**Längsseitenansicht** (Aspectu lateralis), Taf. 14, Fig. 2; Abb. S. 208, Saccus vorwiegend über halbkugelförmig. Seitliche Ansatzlinie des Saccus am Corpus kürzer als dessen Durchmesser. In seltenen Fällen erweitert sich die Ansatzlinie der Luftsäcke derart, daß annähernd Halbkugelform entstehen kann.

**Queransicht** (Aspectu marginalis), Taf. 3, Fig. 1, 2: Flache elliptische bis halbkugelförmig. Anwachsline kürzer als Saccusdurchmesser.

### *Größe*

(Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 1, 2, 3; Taf. 4, Fig. 1, 2)

Die Dimensionen wurden in Distal-, Seiten- und Queransicht mit den in Abb. S. 208 angegebenen Indices gemessen. Obwohl allgemein die Größe der Luftsäcke konstanter als jene des Corpus zu sein scheint, ist die Variabilität beträchtlich. Sie scheint für eine Artcharakterisierung ungeeignet. Aus Vergleichbarkeitsgründen sollen dennoch die Meßergebnisse der Bäume verschiedener Standorte angegeben werden (vgl. Meßtabelle im Anhang, S. 209).

### *Anheftung*

(Taf. 9, Fig. 2, 3, 4, 5, 7, 8; Taf. 11, Fig. 1, 2; Taf. 12, Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8; Taf. 15, Fig. 2; Taf. 5; Taf. 4; Taf. 3; Taf. 2; Taf. 1) LIM, REM.

Die Art des Überganges der Exine des Saccus in jene des Corpus verdient morphologisch und strukturell einige Betrachtung.

### *Morphologie der Anheftungsstellen*

In *aspectu distalis* bedingt die Überhalbkugelform (sphaeroidal) das Bild zwei sich schneidender Kreise am Corpusübergang. Je mehr sich der Saccus der Kugelform nähert und je größer der Durchmesser a im Vergleich zu b wird, desto spitzer wird der Konturwinkel an der Überschneidungsstelle. Er liegt bei *Pinus sylvestris* bei einem Großteil der Pollenkörner bei etwa 110 bis 130 Grad. Bei jenen Körnern, wo sich der Saccus der Halbkugelform nähert, kann er bis 160 Grad betragen.

In *aspectu lateralis* ergibt sich am proximalen Übergang von Saccus zu Corpus ein Winkel, welcher in der Literatur besonders für fossile Pollenkörner gelegentlich Beachtung gefunden hat („indented“, HANSEN & CUSHING 1973).

Der *Proximalwinkel* zeigt sich an Pollenkörnern der U. G. Strobos vorwiegend flach, bis zu 180 Grad ausgeglättet, in der U. G. *Pinus* meist spitz bis zu 90 Grad abnehmend. Bei vorliegenden *Pinus-sylvestris*-Pollenkörnern beträgt der Winkel meist um 90–120 Grad. Lediglich vom Standort Türnitz gibt es eine größere Zahl recht flacher Übergänge von etwa 130 Grad. Sie decken sich mit der eher halbkugeligen Saccusform.

Der *Distalwinkel* verhält sich etwa proportional. Er beträgt bei Körnern mit einem Proximalwinkel von etwa 110 Grad etwa 120 Grad.

*Aspectu marginalis* (Taf. 3, Fig. 1, 2; Taf. 5; Taf. 10, Fig. 3; Taf. 15, Fig. 2): Die proximale Wurzel des Saccus ist am Corpusübergang meist leicht nach oben flach konvex gewölbt. Sie geht nicht direkt in die Cappa-Exoexine über (Taf. 12, Fig. 9), sondern es bildet sich durch Exoexinenreduktion und Eindellung ein  $\pm$  tiefer Graben zwischen Cappa-Exoexine und Saccus an der Übergangsstelle. Außerdem ist der Saccus an der proximalen Wurzel zumeist radialstrahlig gefaltet, wie ein Beutel, welchen man am Rand zuzieht (Taf. 12, Fig. 1, 2; „Bladder root folding“, Taf. 3, Fig. 2). In selteneren Fällen verläuft er vollkommen glatt (Taf. 3, Fig. 1).

*Distale Saccusgrenze*: Nicht nur die Länge der distalen Saccusbegrenzungslinie (b) im Vergleich zum Saccusdurchmesser (a) und Corpusdurchmesser (Cb) ist von Interesse, sondern auch dessen morphologische Beschaffenheit. Bei *Pinus sylvestris* verläuft die Übergangssutur vorwiegend *geradlinig* (Taf. 3, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 5). Öfters erscheint sie gegen den Corpus zu konvex gebogen, selten aber auch in der Mitte nierenförmig eingedellt (nephrosaccat).

Die *Distanz* zwischen den distalen Saccusgrenzen (Cappula-Breite) schwankt je nach Expansion des Kornes. Sie liegt bei voll expandierten Körnern bei etwa  $14\ \mu$  als Mittelwert (10–18  $\mu$ ).

### *Struktur an der Saccusanheftung*

**Proximal:** An der Saccuswurzel ist die Struktur zumeist stark reduziert. Die großen Alveolen setzen vollkommen aus, lediglich die äußere Schicht der Kleinalveolen bleibt erhalten (Taf. 12, Fig. 7, 9, 5, 6). Im LIM sieht die proximale Wurzel meist unstrukturiert aus (Taf. 12, Fig. 7). Der Dünnschnitt bestätigt dieses Resultat (Taf. 12, Fig. 5, 6). Manchmal gibt es aber auch Ausnahmen, wie Taf. 15, Fig. 1, zeigt. Hier gehen die Muri der Alveolen in die Cappa-Struktur über.

**Distal** (Taf. 9, Fig. 2, 4, 5, 8): Der Saccus stößt an den Corpus relativ scharfrandig. Die Reduktion der Saccus-Alveolen führt im Randbereich zu einem baculaten Saum (LIM-Phako Taf. 9, Fig. 4; Taf. 21, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 7, 8), welcher vergleichsweise sehr s c h m a l verläuft –  $\frac{1}{2}$ –1  $\mu$  – und an der Cappula-Intexine mit weniger dichten Bacula endet.

### *Skulptur*

An der proximalen Saccuswurzel verflacht die Saccusoberflächen-Skulptur ebenso wie die Struktur.

Distal sind am Übergang zur Cappula im REM deutlich die Restbacula als schmaler Saum zu erkennen. Wenige niedrige Grana, manchmal hohl und aufgeplatzt, begleiten den Saum (vgl. Kapitel Saccus-Exinendicke, S. 171).

### *Distalneigung der Sacci*

(Taf. 1, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 1, 2)

Verbindet man den Mittelpunkt des Corpus mit den Mittelpunkten der Sacci, so läßt sich deren distale Neigung in Graden am Zentralwinkel im Corpusmittelpunkt messen. Er beträgt bei der Mehrzahl der expandierten Körner von *Pinus sylvestris* etwa 110–120 Grad (Taf. 1, Fig. 1). Manchmal sind sie eher subäquatorial angeordnet und stärker distal geneigt (Taf. 4, Fig. 1), wie an mehreren Körnern des Baumes aus der Höhenlage von Türnitz erkennbar wird (100 Grad).

## *Allgemeiner Aufbau*

### *Übersicht*

#### *Entwicklung der Forschung*

Struktur und Skulptur der Saccus-Exine zählen in taxonomischer Sicht wegen des Detailreichtums zu den wichtigsten Merkmalen der *Pinus*-Pollenkörner. Allerdings nicht für sich allein, sondern nur gemeinsam mit weiteren Merkmalen des gesamten Pollenkornes können sie bis zur Artdifferenzierung führen. HÖRMANN 1929 erkannte bereits

Saccusdifferenzierungen an Pollenkörnern alpinen Pinus-Arten und versuchte mit „Reticulum-Zwischenfelderung“ trotz vergleichsweise sehr bescheidener mikroskopischer Ausrüstung Pinus mugo von Pinus sylvestris zu unterscheiden. Unter Mitberücksichtigung der Saccus-Struktur vermittelte VAN CAMPO-DUPLAIN 1950 eine erste große Übersicht über die Pollenmorphologie der Abietaceae. Naturgemäß bereitete die objektive Beschreibung und Darstellung der komplizierten Saccusstrukturen lange Zeit Schwierigkeiten in der terminologischen Katalogisierung. ERDTMAN 1965 betont in seinem Buch, daß Saccusstrukturen zu jenen Merkmalen gehören, welche am schwersten zu beschreiben und überhaupt nicht ziffernmäßig katalogisierbar seien. R. POTONIÉ & KLAUS 1954 und KLAUS 1963 verwendeten für die netzwabige Saccusstruktur den Terminus „Infrareticulum“ Wohl auf Grund der Erkenntnis, daß es sich um Innenwandstrukturen handelt, deren optische Schnitte in verschiedenen Ebenen etwa Netzzeichnungen ergeben. Der genaue räumliche Aufbau konnte mangels geeigneten Instrumentariums um diese Zeit kaum diskutiert werden.

Der entscheidende Durchbruch der Strukturforschung gelang auf Grund der fortgeschrittenen technischen Entwicklung. Mit verbesserten Optiken des Lichtmikroskopes (LIM), vor allem mit höchstauflösenden Objektiven und Kontrasteinrichtungen (Phako, IK), und besonders durch die Einführung der Rasterelektronenmikroskopie (REM) mit perfekt ausgeklügelten Präparationsverfahren, Ultramikrotomtechnik usw. ist nun ein Rüstzeug geschaffen worden, welches auf neuer Basis die detaillierte Erforschung der Saccusstrukturen erlaubt. Davon sind wichtige Beiträge für die Artbestimmung zu erwarten. In dieser Hinsicht wurde bereits von VAN CAMPO 1971, VAN CAMPO & SIVAK 1972, SIVAK & CARATINI 1973 und SIVAK 1975 wertvolle Arbeit geleistet. Die Autoren wählten für die wabige Innenstruktur des Saccus den Terminus „Alveolen“-System, wohl um den Unterschied zum Reticulum der Angiospermen besser herauszustellen. Erstmals wird auf Grund des Alveolensystems der Versuch unternommen, tertiäre Pinus-Pollenkörner nach eingehenden Vergleichen mit rezenten biospezifisch zu bestimmen, wobei sich die von SIVAK durchgeführte Untersuchungstechnik des Saccus mittels Mikromanipulator sehr bewährt und bestechende Ergebnisse geliefert hat. Die Resultate sind außerordentlich vielversprechend. Allerdings gilt auch hier, daß sich mit einem Merkmalskomplex allein keine verlässliche Artzuordnung durchführen läßt. Vor allem auch deshalb, weil die große Variationsbreite der Merkmale – dies trifft in besonders hohem Maße für die Saccusstruktur zu – bisher so gut wie unberücksichtigt geblieben ist. Auf die taxonomische Bedeutung eines zusätzlichen Strukturdetails, welches von ERDTMAN 1965 bereits textlich erwähnt, gelegentlich unerkannt mitabgebildet wurde, machte Verf. 1972, 1976

und 1977 aufmerksam. Es handelt sich um knotenartige Exineverdickungen – sogenannte „Nodula“ –, welche der subsaccalen Intexine aufsitzen und in das Saccusinnere ragen. Am Saccusrand, wo die Alveolen von der Intexine abheben, ist zu erkennen, daß diese Nodula die basalen Reste von columellaähnlichen, oft fadenförmig ausgezogene Verlängerungen der Eckpunkte der Alveolenseitenwände darstellen. Größe, Anzahl und Anordnung der Nodula verdienen Beachtung. Natürlich wäre auch hier die Strukturforschung überfordert, wollte man erwarten, mit diesem Merkmal allein – es weist ein überaus breites Band von Variationsmöglichkeiten innerhalb der Art auf – Artbestimmungen durchführen zu können.

Auf die taxonomische Bedeutung der *Saccus-Skulptur* innerhalb der Gattung *Pinus* hat besonders BAGNELL 1975 und Verf. 1977 hingewiesen. Sie läßt sich fast ausschließlich nur mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) unter Anwendung einer besonderen Präparations-technik studieren.

### *Saccus-Aufbau*

#### *Saccus-Tectum*

Das Saccus-Tectum schließt die Alveolen nach außen ab und bildet die äußerste Exinenschicht. Die Oberfläche ist  $\pm$  unregelmäßig skulpturiert. Wälle werden von gewundenen Furchen begleitet. Jede Erhebung weist noch Micrograna in variabler Zahl auf.

#### *Saccus-Alveolen*

Das Wesentliche am Alveolensystem ist der stockwerkartige, mehrschichtig wabige Aufbau.

**Groß-Alveolen:** Die innerste, direkt in den Saccushohlraum ragende Alveolenlage besteht aus besonders weiten, wabenähnlichen Hohlräumen, welche zentripetal geöffnet sind (VAN CAMPO & SIVAK 1972). Die Kammern werden aus polygonal zusammengefügt Wänden (Muri), welche seitlich vereinzelt, aber eher selten durchlöchert sind, gebildet. Am äußeren zentrifugalen Ende gabeln sich die Seitenwände trichterförmig auf (ERDTMAN 1965) und bilden ein neues darüberliegendes Kammersystem aus.

**Mittlere Alveolen:** Auch sie werden von etwas kleineren, polygonalen Kammerwänden, welche ebenfalls häufig perforiert sein können, gebildet. An ihren äußeren Enden verzweigen sich auch die Kammerwände der mittleren Alveolenschicht mehrfach. Sie bilden das äußerste, englumige

**Klein-Alveolen-System.** Die zentrifugalen Enden der Muri stoßen direkt an die Innenseite des Saccustectum und verbinden sich mit diesem meist an jenen Stellen, wo die Skulptur eine grabenförmige

Vertiefung aufweist. Dadurch erscheint die Saccusoberfläche im optischen Schnitt fein gekerbt. Wie das Studium zahlreicher Pinus-Arten in Hinblick auf die Saccus-Alveolen der Pollenkörner zeigt, existiert eine große Zahl von Konstruktions- und Kombinationsmöglichkeiten (vgl. SIVAK & CARATINI 1973 und KLAUS 1972).

### Variabilität:

Das Alveolenmuster zählt zu den variabelsten Merkmalskomplexen. Es kann in nahe verwandten Formenkreisen von Art zu Art sehr verschieden beschaffen sein. Aber geradezu bedenklich groß zeigt sich die Variabilität innerhalb einer Art. Selbst Blüten des gleichen Baumes, des gleichen Astes können verschiedene Alveolenbilder geben. Am frappierendsten zeigt sich die oftmals vorkommende Verschiedenheit von rechtem und linkem Saccus am gleichen Pollenkorn. Führt man Morphologiestudien mit dem Ziel der Artdifferenzierbarkeit durch, so ist die Katalogisierung der Varianten eine wichtige Voraussetzung. Um die Übersichtlichkeit und damit die Einsetzbarkeit in einen Bestimmungsschlüssel durch Aufzeichnung der gesamten Bandbreite der Variation nicht zu verlieren, bietet sich praktisch nur die Möglichkeit an, die am häufigsten auftretenden Muster der gleichen Blüte, aber auch verschiedener Standorte aufzuzeigen und auf alle Fälle die Variabilität beider Sacci des gleichen Kernes festzuhalten.

Orientierung der Saccus-Alveolen zur Untersuchung (Abb. zu Taf. 15): Voraussetzung zum Vergleich der Struktur verschiedener Körner oder verschiedener Arten ist die Festlegung eines einheitlichen Untersuchungsfeldes am Saccus. Um den räumlichen Alveolenreduktionen auszuweichen, erweist es sich als zweckmäßig, die zentrale Saccusfläche (Abb. zu Taf. 15) für die Darstellung des Netzmusters der optischen Schnitte auszuwählen.

Untersuchungstechnik: Grundsätzlich ist zu sagen, daß die Alveolenstruktur nur dann sinnvoll interpretiert werden kann, wenn das Pollenmaterial nicht im Präparat flachgedrückt wurde. Starker Druck vor oder während der Fossilisation bis zur Abplattung oder zu hoher Deckglasdruck bei der Präparation verursachen artifizielle Veränderungen des Alveolenmusters, welche zu inadäquaten Schlußfolgerungen führen können.

Um das zentrale Saccusfeld dem Mikroskopobjektiv zuzuwenden, dreht man das Pollenkorn zunächst in Distalansicht (*aspectu distalis*). Danach wird ein Saccus leicht angehoben, wodurch sich eine Schräglage des Kernes unter Annäherung eines der beiden Sacci an das Mikroskopobjektiv ergibt (vgl. Abb. zu Taf. 15). Beobachtungen an verschiedenen Pinus-Arten weisen darauf hin, daß im Saccuszentrum  $\pm$  unregelmäßige



Reduktionen der Großalveolen auftreten können. Würde man genau diese Fläche auswählen, so könnte es vorkommen, daß nur die zentralen Alveolen erfaßt werden und die umgebenden, gleichmäßiger ausgebildeten nicht. Beim anderen Extrem – streng distal ausgerichtet – würde die Zentralornamentation unberücksichtigt bleiben.

**U n t e r s u c h u n g s e b e n e n** (optische Schnitte): Es ergibt sich das Problem, jede der drei Alveolenlagen im optischen Schnitt exakt darzustellen. Dazu sind Objektive höherer Auflösung bei kurzer Brennweite und geringer Schärfentiefe erforderlich. Brauchbar erweisen sich u. a. Phasenkontrast-Objektive 100×, n. a. = 1,3 (LIM 100× Phako) und darüber. Damit lassen sich bei *Pinus sylvestris* vier sukzessive, verschiedene Strukturbilder bei Senken des Tubus erzielen, und zwar:

Bild 1 – Klein-Alveolenmuster

Bild 2 – Oberkante-Mittel-Alveolenmuster

Bild 3 – Oberkante-Groß-Alveolenmuster

Bild 4 – Groß-Alveolenbasis

Für rasche Routineuntersuchungen wird das hochauflösende Trokensystem 63×, n. a. = 0,8 (LIM 63×) verwendet. Die Schärfentiefe ist hierbei größer, die Ebenenselektion jedoch geringer. Man erhält damit bei *Pinus sylvestris* meist nur zwei deutlich verschiedene Strukturbilder, und zwar:

Hocheinstellung (H) – Klein- und Mittel-Alveolen

Tiefeinstellung (T) – Großalveolen

(vgl. Taf. 14, Fig. 1; Taf. 15, Fig. 1)

### **D i c k e d e r S a c c u s - E x i n e**

Man versteht darunter die Höhe des Alveolensystems plus Tectumdicke, ausschließlich Saccus-Randpartien. Die Dicke wird einheitlich demonstriert in einem optischen oder mechanischen Schnitt senkrecht zur zentralen Saccus-Oberfläche. Meßbar in *aspectu lateralis* am unteren Rand des Zentralfeldes. Die Dicke ist aber auch in anderen Lagen, wenn man die gleiche Stelle findet, erfaßbar (*aspectu distalis* in der Nähe des Oberflächenzentrums). Genau im Zentrum tritt bei manchen Arten, so auch bei *Pinus sylvestris*, gelegentlich eine Reduktion der Muri auf, welche auch die Höhe betreffen kann. Die Dicke schwankt bei den Arten zwischen 2 µ und 5 µ. Sie zeigt kaum große Unterschiede. Bei einzelnen Arten mit extrem dicken oder extrem dünnen Exinen erscheint die Angabe von Dickenmessungen zweckmäßig.

### **S u b s a c c a l e s N o d u l u m - M u s t e r**

(KLAUS 1972, 1975, 1977; SIVAK 1975), Taf. 20–22.

Wird das Pollenkorn in der Lage der Alveolenuntersuchung belassen und das Mikroskopobjektiv tiefer gesenkt, so erscheint der Boden des

Saccus, nämlich die abschließende Intexine des Corpus. Dieser wird bei allen Pinus-Arten knötchenartige Verdickungen (sogenannte Nodula, singular Nodulum, KLAUS 1972) aufgelagert, welche in das Innere des Corpus ragen. Anzahl, Form, Größe und Verteilung der subsaccalen Nodula können je nach Art, aber auch Varietät und Ökotyp, sehr verschieden sein. Sie sind einer beträchtlichen Variationsbreite unterworfen. Diese ist zu berücksichtigen, wenn man sie als Merkmalskomplex in das Mosaik der Artbestimmungskriterien mit einbauen will. Die einfachste Variationsüberprüfung besteht darin, festzustellen, ob am gleichen Pollenkorn rechter und linker Saccus das gleiche Nodulummuster aufweist oder verschieden ausgebildet ist.

*Saccus-Differenzierungen bei Pinus sylvestris an verschiedenen Standorten Niederösterreichs*

*Saccus-Tectum*

Skulptur (REM, Taf. 17)

Die naturgetreue Sichtbarmachung im Rasterelektronenmikroskop hängt z. T. von der Präparation ab. Azetylierte, wassergetrocknete Pollenkörner zeigen stark verklebte, abgeplattete Skulpturen. Vorliegendes Material wurde in Alkohol und Freon getrocknet (BAGNELL 1975). Die gelegentlich angeschlossene Critical-Point-Trocknungsmethode beinhaltet bei nicht ausgesprochen sachkundiger Handhabung die Gefahr der Dehnung und Verflachung der Skulpturelemente.

Muster (vermiculat, Taf. 17, Fig. 1, 3, 6)

Es handelt sich um unregelmäßig geformte, erhabene Wülste (Vermiculae), Breite etwa  $1\ \mu$ , Länge  $1-3\ \mu$ , die von schmalen,  $0,3\ \mu$  breiten Furchen getrennt werden, welche durch die Aneinanderreihung grubiger, lochähnlicher Vertiefungen entstehen. Manchmal werden diese wallartig umschlossen. Auf einer Fläche von  $25\ \mu^2$  finden sich etwa 20 Wülste (Vermiculae).

Variationsbreite: Etwa 70 % der untersuchten Körner von Paudorf und Gföhl weisen den erhaben-wulstartigen Skulpturtypus auf (lepros-vermiculat). Etwa 25 % zeigen flachere Skulpturen, d. h. die Skulpturelemente bleiben wohl, was Größe und Umriss anlangt, ähnlich, werden jedoch flacher, plattiger und gedehnter (Taf. 17, Fig. 5; plan-lepros). Dies trifft deutlicher für den Standort Türnitz zu, wo alle Übergänge zu extrem flachen, annähernd skulpturlosen Sacci auftreten. Lediglich die Puncta bleiben erkennbar. In diesem Merkmal nähern sich die Formen des erwähnten Standortes Pinus mugo. Ein kleiner Rest zeigt abweichende Skulptur, z. B. vollkommen plan (Taf. 17, Fig. 4), wobei die Konfiguration der Zwischenfurchen und Puncta noch ungehindert zu erkennen ist, oder es verfließen die Konturen der Skulp-

turelemente weitgehend (bei etwa 1 %) zu einer wenig differenzierten Oberfläche.

Saccus-Skulptur									
REM									
Photo			Kenn- ziffer	gleiches Korn beide Sacci gleich	unagl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
Taf. 17, Fig. 1, 3, 6	Tectum	lepros- vermiculat	1	■		■	■	□	●
Taf. 17, Fig. 4, 5	Skulp- tur	plattig- fossulat	2	■		□		□	
		plan	3					□	
Taf. 17, Fig. 6	Mikro- granu- lation	dicht(>8Grana/ Vermiculum) (20–30)	4	■		■	■	■	●
		wenig dicht (<8 Grana/ Vermiculum)	5	■				□	
		fehlend	6						
Taf. 17, Fig. 6	Form derEle- mente	rund	7	■		■	■	■	●
		spitz	8						
Taf. 17, Fig. 6	Größe der Grana	um 1000 Å	9	■		■	■	■	●
		> 1000 Å	10						
		< 1000 Å	11						
Taf. 17, Fig. 1, 2, 3, 4, 5	Puncta	zahlreich 25 $\mu^2$ /15–25	12	■		■	■	■	●
		wenig	13						
		fehlend	14						

### Mikrogranulation (Taf. 17, Fig. 6)

Die wulstartigen Skulpturelemente tragen an ihrer Oberfläche Grana, welche jenen der Cappa-Oberfläche außerordentlich ähnlich sind (microgranulat, vgl. S. 161).

Größenordnung: Ziemlich einheitlich ca. 1000 Å im Durchmesser. Dichte der Anordnung: Abstand der Grana schwankt zwischen 500 Å und 2000 Å, meist um 1500 Å. Pro Skulpturelement finden sich je nach Größe etwa 20–30 Microgranula.

Variationen: Anordnung und Größe der Microgranula scheinen weniger variabel. Es können allerdings vereinzelt Pollenkörner vorkom-

men, wo Microgranula nicht festzustellen sind. Da man die Körnchen nur bei sauberster Alkoholtrocknung sichtbar machen kann, mag es sein, daß das Fehlen auf weniger wirksame Einwirkung der Präparationsmedien auf einzelne Körner zurückzuführen sein kann. Auch allzu dicke Bedampfung kann bei dieser Größenordnung eine negative Rolle spielen.

### Puncta

Das Saccus-Tectum ist micropunctat. Grubige Vertiefungen sind trichterförmig im Tectum eingebaut. Diese sind selten rund, meist jedoch unregelmäßig berandet. Gelegentlich brechen die Gruben an ihren Sohlen durch und bilden echte Perforationen (Micropuncta ERDTMANN 1949). Größe: Durchmesser etwa  $0,3-8\ \mu$ . Schlitzförmige Verlängerungen der Puncta können nach unsachgemäßer C.P.-Trocknung auftreten, wodurch das Muster der Saccus-Oberfläche künstlich verzerrt erscheinen kann. Sie können aber auch weitgehend verflachen oder bei Schrumpfung ihren Durchmesser verkleinern.

Anzahl: Bei *Pinus sylvestris* aller Standorte relativ dicht angeordnet. Auf  $25\ \mu^2$  entfallen im Durchschnitt 15–25 Mikropuncta. Die häufigste Zahl beträgt 20–22 (Taf. 17, Fig. 3, 4, 5).

Anordnung: Obwohl dicht und relativ regelmäßig pro Flächeneinheit gestreut, ist kein besonderes geometrisches Muster zu erkennen.

### Dicke-Saccus-Tectum (Taf. 17, Fig. 2)

Ziemlich konstant  $0,5\ \mu$ . Das Tectum scheint vorwiegend aus innen flachen, außen buckeligen, unregelmäßig geformten Platten zusammengesetzt zu sein. Sie sind durch Zwischenräume in Form von Fossulae oder Mikropuncta abgegrenzt. Fossulae entstehen öfters durch Aneinanderreihung grubiger Vertiefungen.

Die Tectum-Dicke stimmt mit jener der Alveolenwände (Muri) weitgehend überein.

### Alveolen

#### Alveolen-Höhe (= Saccusexinen-Dicke)

(Taf. 8, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 3; Taf. 10, Fig. 1, 3; Taf. 12, Fig. 3, 4, 5, 6; Taf. 14, Fig. 1, 2; Taf. 17, Fig. 2, Abb. zu Taf. 16)

Am Saccuszentralfeld und besonders dessen Randbereich beträgt die Alveolenhöhe durchschnittlich  $4-5\ \mu$ . Reduktionen im Saccus-Zentrum: Im Zentralfeld in einem Umkreis von etwa  $10\ \mu$  kann das Alveolensystem in der Weise reduziert sein, daß die Muri der Groß-Alveolen verkürzt werden und sogar in seltenen Fällen fehlen. Im Zentrum selbst ist die Höhe der Muri nicht vollkommen gleich ausgebildet. Alternierend ragen einige um etwa  $0,5-1,5\ \mu$  tiefer in den Saccus hinein. Dadurch kommt bei Tiefeinstellung auf Alveolenbasis eine extrem weitlumige, imperfekte Felderung zustande, welche sich bei Höhereinstellung auf Großalveolenverzweigung verkleinern und schließen.

## Variabilität:

Saccus-Exinendicke (Alveolen-Höhe) im Zentralfeld									
Photo			Kenn- ziffer	gleiches Korn beide Sacci gleich	un- gl.	Pau- dorf	Gföhl	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
	Absolute Meßwerte h	extrem dick (über 5 $\mu$ )	1						
Taf. 14, Fig. 1, 2; Taf. 15, Fig. 1		dick (4–5 $\mu$ )	2	■		■	■	■	●
		dünn (2–4 $\mu$ )	3						
Taf. 14, Fig. 14; Taf. 8, Fig. 12		extrem dünn (unter 2 $\mu$ )	4						
	Relation zu größtem Saccus- durchmes- ser	5	5						
Taf. 12, Fig. 3, 4, 5		6–9	6	■	■	■	■	■	●
		10–12	7						
		> 12	8						
Taf. 15, Fig. 1 Taf. 10, Fig. 1, 3	Reduktion im Saccus- zentrum	vorhanden	9	■	□	■	■	■	
		nicht vorhanden	10	■		□	□	□	○
	Verhältnis Groß- Alveolen- Höhe zu Alveolen- höhe von Verzwei- gung bis Tectum $h_g : h_1$	gleichmäßig verteilt	11						
		ungleichmä- ßig verteilt	12	■		■	■	■	●
		$h_g$ am Zentr.- feldrand mit- unter > $h_1$	13	■		□	■		●
		$h_1$ am Zen- tralfeldrand > $h_g$	14				□	□	○
	im Saccus- zentrum	$h_g > h_1$	15						
		$h_1 > h_g$	16	■		■	■	■	●

Die Höhe der Gabelung der Muri verdient Beachtung, obwohl dieses Merkmal oft unregelmäßig im Zentralfeld verteilt sein kann. SIVAK & CARATINI 1973 unterscheiden eine Gesamthöhe  $h$  und einen Abstand von der Gabelung zum Tectum mit  $h_1$ , welcher praktisch der Höhe der Mittel-Alveolen + Klein-Alveolen entspricht. Man kann dies auch so ausdrücken, daß die Gesamtalveolenhöhe  $H$  in Abschnitte gegliedert werden kann, und zwar einmal die Höhe der Großalveolenmuri bis zur ersten Verzweigung ( $h_g$ ), und zweitens in die darüber verbleibende Höhe vom ersten Gabelungspunkt bis zum Tectum  $h_1$ . Das Verhältnis von  $h_g : h_1$  ist sehr ungleichmäßig im Zentralfeld verteilt. An den distalen Rändern überwiegt oft  $h_g$  gegenüber  $h_1$ ; gegen die proximale Wurzel zu überwiegt oft  $h_1$  gegenüber  $h_g$  (Taf. 12, Fig. 5).

Bei einem Schnitt parallel zur Äquatorebene des gesamten Pollenkornes durch das Saccuszentalfeld (dies ist für diese Messung zu bevorzugen; Taf. 14, Fig. 2) lassen die Zentralfeldränder etwa ein Verhältnis 1 : 1 erkennen. In der Mitte scheint  $h_g$  stark reduziert, so daß  $h_1$  überwiegt. Bei rudimentären Ausbildungen kann in Einzelfällen  $h_1$  oft völlig verschwinden.

An der proximalen Saccuswurzel erscheint die Exinendicke bzw. Höhe der Alveolen stark reduziert (Taf. 12, Fig. 6, 7, 8, 9), und zwar in der Weise, daß in einigem Abstand vom Corpus zuerst die Muri der Groß-Alveolen und dann die Mittel-Alveolen verkürzt werden bis vollkommen aussetzen. Gegen die Cappa zu und direkt an der Ansatzwurzel besteht die Exine nur noch aus dem Tectum und darunter wenig strukturierten unregelmäßigen Klein-Alveolen in geringer Zahl.

An der distalen Saccuswurzel reichen die Muri der Groß-Alveolen in voller Länge bis knapp an den Saccusansatz, stoßen noch in einem Abstand von  $3\ \mu$  von der Ansatzlinie an die subsaccale Corpus-Intexine, wo sich ihre Basis zu Bacula verlängert, welche sich am Intexinenansatz kegelförmig verdicken (Nodulum-Bildung). Auf dem schmalen, noch verbleibenden Streifen wird die Exine in der Weise reduziert, daß ziemlich steil und unvermittelt die Muri der Groß-Alveolen sich verkürzen, aussetzen, ebenso die Gabelungen der Mittel-Alveolenmuri. Das Tectum trennt sich längs der Wände der Klein-Alveolen auf zu immer vereinzelter stehenden kleinen Alveolen-Bläschen, welche sich etwa an der Cappula-Ansatzlinie verlieren (vgl. Kapitel Saccusform, S. 164, und Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 1, 2, 3). Einzelne davon finden sich verstreut noch auf der Cappula-Intexine. Meistens sind sie im Scheitel durchlöchert, vielleicht auch aufgeplatzt.

## Merkmal:

Breite des Klein-Alveolenstreifens am distalen Saccusansatz								
REM, LIM 100, LIM 63								
Photo Taf. 9, Fig. 3, 4, 5, 7, 8		Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich ungl.		Pau- dorf	Gföhl	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
Taf. 2, Fig. 3 Taf. 3, Fig. 3	<i>schmal</i> (ca. 1,5 $\mu$ ) und weniger dicht	1	■	■	■	■	■	●
	mittelbreit (2–3 $\mu$ )	2						
	breit (über 3 $\mu$ )	3						

## Alveolenmuster

Lim 63  $\times$  Optik

Hocheinstellung (H), Taf. 14

## Bereich der Klein- (und Mittel-)Alveolen

Erste Bildmuster, welche bei Nähern des Objektives an die Saccuszentralfäche scharf erscheinen. Sie ergeben optische Flächenschnittbilder, welche nicht sehr selektiv allgemein etwa die Begrenzungen der Klein-Alveolen plus einige Konturen der Mittel-Alveolen bringen. Die Klein-Alveolenkonturen sind kontrastärmer und erscheinen auf den Photos hellgrau, die Mittel-Alveolenmuri hingegen kontrastreicher dunkelgrau bis schwarz. In unverdünntem Glycerin treten sie besonders deutlich hervor. Je mehr das Medium mit Wasser verdünnt ist, desto eher lösen sich die Klein-Alveolenkonturen zu unzusammenhängenden, undeutlichen Muri auf.

Häufigstes Muster (Taf. 14, Fig. 3): ein geschlossenes Netz von Klein-Alveolenmuri überzieht gleichmäßig das gesamte Zentralfeld und darüber hinaus fast den ganzen Saccus. Die Lumina sind allgemein sehr engmaschig und ungleich groß. Engmaschige von etwa 1  $\mu$  Durchmesser wechseln mit etwas weiteren von 2  $\mu$ , maximal 3  $\mu$  Durchmesser. Über den Eckpunkten durchscheinender Mittel-Alveolenmuri sitzen meist sehr englumige von etwa 1  $\mu$  Durchmesser, welche von mittelgroßen (2  $\mu$ ) flankiert werden. Seltener sind solche von 3  $\mu$  dazwischengeschaltet.

Die Muri sind in den meisten Fällen allseitig zu pentagonalen, seltener hexagonalen oder rhombischen Netzmaschen geschlossen. Ihre Wände sind außerordentlich dünn (0,3  $\mu$ ). Bei den größeren ist zu beobachten, daß ihre Seiten meist gerade verlaufen und an den Eckpunkten winkelig zusammenlaufen.

Durch Tiefersenzen des Objektives auf die unteren Ränder der Muri der Groß-Alveolen erscheinen diese als große Netzmaschen, entstanden durch Querschnitte der Alveolen. Die Lumengröße der Klein-Alveolen läßt sich auf diese Weise mit dem Lumen der Groß-Alveolen vergleichen. Im Durchschnitt passen in den kürzesten Durchmesser einer Groß-Alveole im zentralen Saccusfeld etwa 4–5 Klein-Alveolen. Die Maschenweite des Klein-Alveolum stimmt in der Größe ungefähr mit den Vermiculae-Furchengrenzen der Tectumoberfläche überein. Man gewinnt den Eindruck, als würden die Gräben des Tectum sich in der Tiefe in die Muri der Klein-Alveolen fortsetzen. D. h. unter den Gräben des Tectum befindet sich selten ein Hohlraum, viel eher die Wand einer Klein-Alveole.

Obwohl im Vergleich zu anderen Merkmalen nicht übermäßig variabel, läßt sich bei der relativ wenig genauen optischen Darstellung des  $63\times$  Trockensystemobjektives eine gewisse Variationsbreite feststellen. Diese ist aber nicht nur von der tatsächlichen Beschaffenheit des Pollenkornes abhängig, sondern in hohem Maße von Präparationsbehandlung und Einbettungsmedium. Künstliche Veränderungen treten schon bei geringem Druck des Deckglases auf das Pollenkorn ein. Ebenso nach mehrmonatiger Lagerung in verdünntem Glycerin oder Glyceringelatine. Am sichersten ist die Untersuchung bald nach der Aufbereitung. Besonders stark wirkt sich der Lichtbrechungsindex auf das Medium aus. Unverdünntes Glycerin liefert optimale Bilder. Je mehr mit Wasser verdünnt, desto „imperfekter“ wird das Kleinreticulum, bis es sich in Punkte auflöst.

Variabilität: siehe Tabelle Seite 179.

Vielleicht einen konstanteren Vergleichswert als die Anzahl der Klein-Alveolen pro kürzerem Durchmesser der Groß-Alveolen (I) mag der Saccusdurchmesser in Distalansicht abgeben. Es entfallen bei *Pinus sylvestris* der meisten untersuchten Standorte – sofern überhaupt erkennbar – etwa 30–50 Netzmaschen des Klein-Alveolum auf den Saccusdurchmesser.

### Mittel-Alveolen

(Bereich der Groß-Alveolenwandverzweigung)

Wegen der geringen Selektivität des Objektives scheinen bei Einstellung auf die Ebene des Klein-Alveolum auch tiefer gelegene Muri, nämlich jene der Mittel-Alveolenlagen, durch. Dies ist meist ein Kennzeichen von Arten mit dicker Saccusexine bzw. hohem, weitverzweigtem Alveolensystem. Bei Nichterfaßbarkeit der Mittel-Alveolen handelt es sich meist um dünne Exinen. Es kann bei der Artbestimmung schon allein die Tatsache beachtenswert erscheinen, ob zwischen den Einstellungs-



LIM 63×, Hocheinstellung			Klein-Alveolen							
Photo			Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich	ungl.	Gföhl %	Pau- dorf %	Tür- nitz %	Häufig- ste Variante	
Taf. 14 3–14, 10	a	Muster	erkennbar	1	■		■	■	■	●
			nicht erkennbar	2	■	□	□		□	
3, 4, 6, 8, 14, 5, 11, 12, 13	b	Verbin- dungen	geschlossen	3	■	□	■ 60	□ 30	■ 53	●
			offen	4	■	□	□ 39	■ 55	□	
			extrem zu Punkten auf- gelöst	5	■		1	10	43	
3, 4	c	Dicke der Muri	dünn (0,5 μ)	6	■		■ 95	■ 98	■ 100	●
			dick (> 0,5 μ)	7						
3, 4, 12	d	Verlauf der Muri	gerade	8	■		■ 95	■ 97	■ 95	●
			wellig	9						
3, 4 12	e	Zusammen- stoß an den Ecken	winkelig	10	■		■	■	■	●
			bogig	11						
6 3, 4	f	Lumen- durch- messer	klein (1 μ)	12	□		□	■	□	
			mittel (2-3 μ)	13	■		■ 54	□ 13	■	●
			groß (> 4 μ)	14						
3, 12	g	Größe im Zentralfeld	einheitlich	15						
			uneinheitlich	16	■		■	■	■	●
3, 4	h	Form der Lumina	eckig- pentagonal	17	■		■	■	■	●
3, 4			eckig- hexagonal	18	■		■	■	■	●
6			eckig- rhombisch	19	□		□	□	□	
			rund	20						
3, 4	i	Anz. Klein- alveolen pro Kurzdurch- messer Groß- alveolen	zahlreich, > 6	21						
			mittel, ca. 4–6	22	■		■	■	■	●
			wenig, 4	23						
	j	Netzmaschen pro Saccus- durchmesser	> 35	24						
			um 30–35	25	■		■	■	■	●
			< 30	26						

ebenen von Klein- und Großalveolen noch eine weitere am Muster unterscheidbare Zwischenlage einigermaßen scharf einstellbar ist. Die Muri der Mittel-Alveolen sind in der Regel nicht geschlossen, sondern stark aufgegabelt und verzweigt, im Verlauf auch nicht gerade, eher unregelmäßig gewellt oder in Punktreihen aufgelöst. Der Zusammenschluß ist nicht streng gewinkelt. Die Abstände der Muri betragen 3–5  $\mu$ . Obwohl sehr unregelmäßig aufgelöst, wirkt das Gesamtmuster, was die Luminagröße anlangt, eher gleichmäßig auf der Saccus-Zentralfläche.

Saccus-Exinen mit dünn-schichtigen Alveolen – es sind sehr seltene Fälle – besitzen keinen Unterschied zwischen Groß- und Mittel-Alveolen. Sie sind so gut wie immer imperfekt, stark unregelmäßig und sehr englumig (Taf. 14, Fig. 14).

### Variabilität:

LIM 63×		± Mittel-Alveolen							
Hocheinstellung (H)									
Photo Taf. 14			Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich	un- gl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12	von anderer Ebene unter- scheid- bare Muster	erfaßbar	1	■		■	■	■	●
9, 10, 13, 14		nicht erfaßbar	2	□		□		□	
	Verbin- dungen	geschlossen	3						
3—14		offen	4	■		■	■	■	●
4, 9, 10	Verlauf der Muri	gerade	5						
3, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 13, 14		wellig	6	■		■	■	■	●
5, 7, 11, 12, 13		in Punkte aufgelöst	7	□		□	□	□	
4	Abstand der Muri im Zentral- feld	einheitlich	8	■		■	■	■	●
3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14		unein- heit- lich	9						
3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	Lumen- größe	3—5 μ	10	■		■	■	■	●
14		< 3	11						

## Tiefeinstellung (T), Taf. 15.

### Bereich der Groß-Alveolen

Tiefste Bildmuster, welche bei sukzessivem Senken des Mikroskopobjektives eben noch scharf erscheinen. Sie ergeben optische Flächenschnittbilder, welche vorwiegend die Basis der Groß-Alveolenwände erfassen. Durch die relativ geringe Selektivität des  $63\times$  Trockensystemobjektives kommt aber auch noch ein Teil der höheren Groß-Alveolenwände mit zur Abbildung. Die Muri der Groß-Alveolen erscheinen im Vergleich zu höheren Wandstrukturen (Klein- und Mittel-Alveolen) eher kontrastreich, dunkel und sind zufolge der beträchtlichen Dicke stets deutlich erkennbar. Autoren, welche sich speziell mit dem Studium der Saccusstrukturen beschäftigen, stellen das Muster der Groß-Alveolen als besonders signifikant, ja sogar als artcharakteristisch heraus (HÖRMANN 1929, SIVAK & CARATINI 1973, S. 3). Nach den Untersuchungen an vorliegendem Material sind jedoch auch die Groß-Alveolenmuster von einer beachtlichen Variabilität betroffen, und zwar in so beträchtlicher Weise, daß dieses Merkmal, für sich allein genommen, ganz gewiß nicht zu einer Artdifferenzierung herangezogen werden kann. Auch zeigt sich ein Zusammenhang zwischen Saccusdicke und Saccusalveolenmuster. Ist die Saccus-Exine dünn ausgebildet, so erscheinen auch die Alveolen relativ englumig. Finden sich in der gleichen Blüte oder auch an verschiedenen Standorten der gleichen Art dicke Sacci-Exinen, so sind die Alveolen in der Regel weitlumiger und stark imperfekt. Schon an den beiden Sacci ein- und desselben Pollenkornes können verschiedene Groß-Alveolenmuster auftreten. Während an Bäumen des gleichen Standortes eine normale Streuung des Netzmusters und der Exinendicke auftritt, so ist die Variabilität extrem stark zwischen Blüten von südseitigen Standorten sonniger Hänge und nordseitiger Schattenlagen. Ebenso zeigt sich ein Unterschied zwischen stark belichteten Waldrandlagen und von Blüten der Bäume im dichten Stand des Waldinneren. Während dem Sonnenlicht exponierte Lagen dicke Saccuswände und weitlumige Großalveolen hervorbringen, wobei etwa 50 % geschlossen und mit relativ dicken Wänden versehen sein können, zeigt sich die Sporopolleninpolymerisation bei Beschattung wesentlich reduzierter. Und das trifft die Ausbildung der Saccusalveolen am stärksten. Die Saccusdicke wird geringer, die Groß-Alveolen z. T. englumiger und die Wanddicke reduziert. Und damit kann es auch zu extremen Ähnlichkeiten zu anderen Pinus-Arten kommen. Bei der folgenden Darstellung wurden aus der großen Formenfülle nur einige wenige Muster herausgegriffen, so daß keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit erhoben werden kann. Doch stellen die Beispiele meines Erachtens repräsentative Querschnitte durch häufiger auftretende Varianten dar. Jenes Muster, welches sich bei den verschiedenen Standorten durch-

schnittlich am häufigsten vorfand und wo auch entsprechende Mikrotomschnitte die Muster bestätigen, sollen kurz angeführt werden (vgl. Taf. 15, Fig. 2):

**Ausbildung im Zentralfeld:** Im Vergleich zu den höheren Alveolen erscheinen die Wände der Groß-Alveolen relativ dick, etwa  $0,5\text{--}0,8\text{ }\mu$  (Taf. 15, Fig. 1, 2). Ihr Verlauf ist vorwiegend streng geradlinig ausgerichtet. Dies kann selbst für lange Alveolenwände von etwa  $10\text{--}15\text{ }\mu$  zutreffen, wie auch die entsprechenden Mikrotomschnitte (Taf. 15, Fig. 12, 13) zeigen. Der Zusammenstoß an den Ecken verläuft vorwiegend winkelig. An der Alveolenbasis erscheinen die Wände seltener geschlossen. Vielfach sind sie stark unterbrochen (imperfekt), so daß sich ein sehr weitmaschiges Netzbild ergibt (Taf. 15, Fig. 2). Dies bestätigen auch die Mikrotomschnitte. Die Lumenweite, d. h. der Durchmesser der Groß-Alveolen an der Basis, ist recht konstant und schwer festzulegen. Da die Muri ungleich lang in den Saccusraum ragen und je nachdem, ob man tatsächlich die allertiefsten Lagen exakt einzustellen vermag, werden die Lumina sehr weit oder in einer etwas höheren Ebene enger und geschlossener erscheinen. Bei halbwegs exakter Tiefeinstellung auf die Basis der Alveolen ist die Mehrzahl weitlumig imperfekt. Die Groß-Alveolen haben eine Längserstreckung von etwa  $10\text{--}15\text{ }\mu$ , eine schmalere Querstreckung von  $5\text{--}8\text{ }\mu$ . Sie erscheinen etwa polygonal, hexagonal oder pentagonal oder ähnlich. Es können im Zentralfeld geschlossener, strenger pentagonale Alveolenmuster von etwa  $5\text{ }\mu$  Durchmesser mit extrem langgezogenen großen, offenen Alveolen wechseln. Entsprechend der Lumenweite kann die Zahl der Groß-Alveolen per Querdurchmesser des Saccus schwanken. Praktisch als Meßbasis läßt sich beim Mikroskopieren jener Teil der Kugel­fläche des Saccus verwenden, welcher bei Großalveolenbasis-Einstellung scharf abgebildet werden kann. Diese entspricht etwa  $\frac{2}{3}$  des Saccusdurchmessers. Darauf (Strecke  $25\text{--}30\text{ }\mu$ ) entfallen bei *Pinus sylvestris* recht wenig Alveolen, d. h. bei mehr als 50 % der Körner etwa nur 3–4, ja sogar manchmal auch nur 2 Alveolen, bei einer normalen Saccusdicke von  $4\text{--}5\text{ }\mu$ . Man könnte es als weitlumig bezeichnen. Allerdings mit der bedauerlichen Einschränkung, daß am selben Korn gelegentlich der eine Luftsack extrem weitlumig und imperfekt, der andere Luftsack hingegen englumig und perfekt ausgebildet sein kann. Daher kann die gegebene Klassifikation nur als eine sehr ungefähre anzusehen sein.

**Ausbildung außerhalb des Zentralfeldes:** Die Groß-Alveolen werden englumiger und geschlossen, strenger polygonal und zahlreicher. An der proximalen Wurzel setzen sie vollkommen aus. Distal reicht das Alveolenmuster in großer Zahl bis dicht an die Anheftungslinie der Cappula.

**Variabilität:** Wie schon eingangs erwähnt, können auch englumige Groß-Alveolen mit geraden Wänden, winkelig zusammenstoßend, mit allen Übergängen vorkommen. Auf Taf. 15, Fig. 3, ist ein weitlumiges Muster mit einer zentral gelegenen engerlumigen Alveole dargestellt. Fig. 4 zeigt bereits ein wesentlich englumigeres Muster, Alveolendurchmesser etwa 4–6  $\mu$ , polygonal, vorwiegend geschlossen, etwa 8 Alveolen per  $\frac{2}{3}$  Saccusdurchmesser. Und zwar trifft dies in der Regel bei dünnwandigen Sacci zu. Sie scheinen daher für eine Diagnose auszuscheiden. Die Variabilität erfaßt in hohem Maße die Alveolenwände. Die Muri sind nicht immer streng gerade, vielmehr reicht die Variabilität von leicht unregelmäßig gebogen bis knotig über stark geschlängelt zu punktförmig aufgelösten Wänden (Taf. 15, Fig. 6, 7, 10, 11). Oft handelt es sich bei den Mustern auch um artifizielle Produkte der Präparatbehandlung und Einbettung sowie Dauer der Lagerung. Laugenbehandelte Pollenkörner zeigen wenige Muri mit Pünktchen, ebenso kann Druck auf das Deckglas bei zu geringer Dosierung des Einbettungsmittels die Groß-Alveolenwände verdünnen und auflösen. Auch jahrelanges Lagern in Glycerin oder Glyceringelatine läßt die Wände speziell dünner und aufgelöster erscheinen und ruft eine extrem weitlumige Felderung hervor. Zur Beurteilung des Groß-Alveolenmusters für eine Pollendiagnose ist frisch azetyliertem Material der Vorzug zu geben.

Die Tabelle auf Seite 184 vermittelt einen Überblick über die Variabilität der Groß-Alveolen, wie sie sich mit dem einfachen Trockensystemobjektiv 63 $\times$  zu erkennen gibt.

### Alveolenuntersuchung mit LIM 100 $\times$ Phako + (Taf. 16)

An den Luftsäcken von Pollenkörnern der beobachteten Standorte erwies sich die alveolierte Saccuswand sowohl von schattig stehenden als auch stärker besonnten Blüten meist so dick und differenziert, daß die höhere Objektivauflösung die Unterscheidung der Muster von meist vier verschiedenen optischen Ebenen gestattet. Die Anzahl der Ebenen ist nicht immer konstant. Pollenkörner des Standortes Türnitz erlauben gelegentlich nur die Unterscheidung von drei, ja manchmal sogar nur zwei Ebenen.

**Ebene 1** (Taf. 16, Fig. 1, 2, 3): Erste scharf abgebildete Konturen kennzeichnen die Wände der **Klein-Alveolen**. Sie sind vorwiegend mit den Rinnen und Furchen des Saccus-Tectum ident, da sie vom Saccusinneren an diese stoßen. Es handelt sich um meist geschlossene Netzmaschen. Nur vereinzelt ragen freie Enden ohne Zusammenhang in das Alveolenlumen. Es wechseln größere mit kleineren Netzmaschen in ungleichmäßiger Verteilung. Die

LIM 63× Luft		Groß-Alveolen							
Tiefeinstellung (T)									
Photo	Muster		Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich	ungl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
Taf. 15, 2, 3, 13; Taf. 19, Fig. 3	Muri- Dicke	unter 0,5 $\mu$	1						
		0,5–1 $\mu$	2	■		■	■	■	●
		über 1 $\mu$	3						
Taf. 15, Fig. 2, 3, 4, 10	Verbin- dungen	geschlossen (perfekt)	4	□	□		□	□	
		offen (imperfekt)	5	■	□	■	■	■	●
		extrem zu Punkten aufgelöst	6						
Taf. 15, Fig. 3	Verlauf der Muri	gerade	7	■		■	■	■	●
10, 11		gewunden	8			□		□	
Taf. 15, Fig. 3	Zusam- menstoß der Ecken	winkelig	9	■		■	■	■	●
6, 7, 9		gerundet oder ähnlich	10	□		□		□	
Taf. 15, Fig. 2, 5, 9	Größe: Lu- mendurch- messer a. d. kürz. Seite	über 5 $\mu$	11	■		■	■	■	●
		3–5 $\mu$	12						
		unter 3 $\mu$	13						
Taf. 15, Fig. 2	Anzahl Alveolen pro $\frac{2}{3}$ Sac- cus-Ø	2–4	14	■	□	■	■	■	●
		5–7	15	□		□	□	□	
		über 7	16						
Taf. 15, Fig. 2, 3	Form der Lumina	hexagonal	17	■	□	□	□	□	
		pentagonal	18	□	□	□	□	□	
		rhombisch bis anders	19						

größeren besitzen einen Durchmesser von 2–3  $\mu$ , die kleineren um 1  $\mu$  und noch etwas kleiner. Die Wände erscheinen relativ dick, besonders an den Enden. Die Form ist abgerundet und unregelmäßig mit polygonaler Grundtendenz. Die Dicke der Wände ist in charakteristischer Weise unregelmäßig ausgebildet (Taf. 16, Fig. 2), nämlich der Zusammenstoß an den Ecken ist verdickt, so daß ein fleckiges Mosaikbild

den Allgemeineindruck liefert. Im Mittelabschnitt werden die Wände meistens dünner. Der Verlauf stellt sich selten als vollkommen gerade heraus, meist sind sie leicht gebogen oder gewunden.

### Variabilität:

LIM 100×, Öl Phako + Klein-Alveolen									
Ebene 1									
Photo Taf. 16			Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich	ungl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
Fig. 1, 2, 3	Verbin- dungen	± geschlos- sen	1	■		■	■	□	●
		± offen	2					□	
		extrem aufge- löst zu Punk- ten oder zu kurzen Leisten	3						
Fig. 1, 2, 3	Größen- verteilung	einheitlich	4						
		unregel- mäßig	5	■		■	■	■	●
1, 2, 3	Lumen- durch- messer	klein $\pm 1 \mu$	6	■		■	■	■	●
1, 2, 3		mittel $\pm 2-3 \mu$	7	■		■	■	■	●
		groß $> 4 \mu$	8						
1, 2, 3	Zusammen- stoß an den Ecken	winkelig	9						
		bogig	10	■		■	■	■	●
1, 2, 3	Verlauf der Muri	verdickt	11	■		■	■	□	an den Ecken ●
		gerade	12						
2, 3		wellig	13	■		■	■	□	●
Fig. 1		stark gewunden	14						
1, 2, 3	Dicke der Muri	gleichmäßig	15						
		ungleichmäß.	16	■		■	■	■	●
		dünn ( $\pm 0,5 \mu$ )	17	■		■	■	■	●
		dick ( $> 0,5 \mu$ )	18						
Fig. 1, 2, 3	Form	sehr regel- mäßig poly- gonal	19						
		rund bis un- regelmäßig	20	■		■	■	■	●

*Ebene 2* (Taf. 16, Fig. 4, 5, z. T. 6): Bei weiterem Senken des Objektives erscheinen die Konturen der darunterliegenden *Mittel-Alveolen*. Die Netzmaschen erscheinen etwas größer und vorwiegend vollkommen und unregelmäßig geschlossen. Die Lumina liegen um  $5\ \mu$  und variieren zwischen  $3\ \mu$  und  $7\ \mu$  etwa. Die Wände erscheinen eher geradlinig und gleichmäßig dünn ( $0,5-1\ \mu$ ). Im Vergleich zu den *Klein-Alveolen* erscheinen die mittleren deutlich weitlumiger und geradwandiger. Mitunter ragen Wandstummeln in das Lumen. Auch außerhalb des Saccuszentralfeldes ist das *Mittel-Alveolensystem* auf großen Teilen des Luftsackes zu beobachten.

### Variabilität:

LIM 100, Oil, Phako + ± Mittel-Alveolen									
Ebene 2									
Photo Taf. 16			Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich   ungl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante	
Fig. 4, 5, z. T. 6	Verbin- dungen	geschlossen	1	■		■	■	□	●
		offen	2				□		
	Verlauf der Muri	gerade	3	■		■	■	□	●
		wellig	4	□			□		
	Dicke der Muri	$0,5-1\ \mu$	5	■		■	■	■	●
		ungleichmäß.	6			□	□	□	
		gleichmäßig	7	■	□	■	■	■	●
	Lumen- durch- messer	unter $3\ \mu$	8						
		um $5\ \mu$	9	■		■	■	■	●
		groß ( $7\ \mu$ und darüber)	10						
	Alveolen- form	± polygonal	11			□	□	□	
		rundlich bis un- regelmäßig	12	■		■	■	■	●

*Ebene 3* (Taf. 16, Fig. 7, z. T. 6): Bei weiterem Senken werden die unschwer erkennbaren Muri der *Groß-Alveolen* am schärfsten abgebildet, und zwar in einem noch ziemlich hohen Abschnitt unmittelbar unter der ersten Aufgabelung zu den *Mittel-Alveolen*. Man findet in der Mehrzahl der Fälle weitlumige, streng polygonale Muster mit geraden Wänden, welche weitgehend geschlossen erscheinen. Die Dicke der Muri übertrifft jene der *Klein- und Mittel-Alveolen*. Die Ecken



sind winkelig und nicht verdickt. Von Auflösungen in Punktreihen wie bei LIM 63 ist keine Spur zu finden. Bei den polygonalen Alveolenquerschnitten überwiegen die in eine Richtung gestreckten Formen, welche etwa eine Längserstreckung von 10–15  $\mu$  und eine Breite von etwa 5  $\mu$  besitzen. 5–7 Alveolen entfallen auf die scharf einstellbare Fläche, welche etwa  $\frac{2}{3}$  des Saccusdurchmessers entspricht. Auch außerhalb des Saccuszentalfeldes im prinzipiellen Aufbau vorhanden.

### Variabilität:

LIM 100 Oil, Phako +				Groß-Alveolen					
Ebene 3									
Photo Taf. 16 Fig. 6–9			Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich	ungl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
	Wand- dicke	dünn, unter 0,5 $\mu$	1						
		mittel, um 0,5 $\mu$	2	■		■	■	■	●
		dick, um 1 $\mu$	3						
	Verbin- dungen	geschlossen (perfekt)	4	■		■	■	□	●
		offen	5					□	
	Verlauf der Muri	gerade	6	■		■	■	■	●
		gewunden	7						
	Zusam- menstoß der Ecken	winkelig	8	■		■	■	■	●
		gerundet u. ä.	9						
		verdickt	10						
	Größe	groß, über 5 $\mu$	11	■		■	■	■	●
		mittel, 3–5 $\mu$	12	□		□	□	□	
		klein, unter 3 $\mu$	13						
	Anzahl Al- veolen pro $\frac{2}{3}$ Saccus- breite	2–4	14						
5–7		15	■		■	■	■	●	
		über 7	16						
	Form der Lumina	polygonal isodiametr.	17						
		polygonal gestreckt	18	■		■	■	■	●

**Ebene 4** (Taf. 16, Fig. 8, 9): Groß-Alveolenbasis. Wenn man mit der Focusebene des Objektives am tiefsten Punkt der noch eben scharf einstellbaren Groß-Alveole anlangt, tritt eine geringe Veränderung des Musters in der Weise ein, daß Zwischenwände aussetzen. Es ergibt sich daher ein noch weiltumigeres Muster mit vielfach offenen Alveolenwänden. Die Dicke und Geradlinigkeit der Wände bleibt dieselbe wie in Ebene 3. Auch hier erscheint der Verlauf der Groß-Alveolen oft in einer Richtung gestreckt. Es ergeben sich Längenmaße von etwa 10–15  $\mu$  bei einem Breitendurchmesser von 5–8  $\mu$ . In eine Groß-Alveole passen 6–10 Klein-Alveolen. Das offene Netzmuster der Ebene 4 kommt durch die ungleiche Länge der Zwischenwände der Groß-Alveolen des Zentralfeldes zustande. Es werden nur mehr jene Wände geschnitten und abgebildet, welche am tiefsten in den Saccusinnenraum ragen. Auch außerhalb des beobachteten Saccuszentralfeldes können, wenn auch reduziert, im prinzipiellen Aufbau ähnliche Bilder entstehen. Die Netzmuster 3 und 4 sind weniger variabel innerhalb von verschiedenen Blüten bzw. von verschiedenen Standorten. Sie treten aber auch bei nahe verwandten Arten in so großer Ähnlichkeit auf, daß die tiefste Ebene zu Artunterscheidungen am wenigsten signifikant erscheint.

#### Variabilität:

LIM 100×, Oil, Phako +			Groß-Alveolen-Basis						
Ebene 4									
Photo Taf. 10 Fig. 8, 9			Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich	ungl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
	Verbin- dungen	geschlossen	1	□		□	□	□	
		offen	2	■		■	■	■	●
	Anzahl Alveolen per ⅔ Sac- cusbreite	2–4	3						
		5–7	4	■		■	■	■	●
		über 7	5						
	Anzahl Klein-Alv. auf eine er- gänzte Groß-Alv. entfallend	viele, 6–10	6	■		■	■	■	●
		mittel, 4–6	7						
		wenig, unter 4	8						

#### Feinbau der Alveolen. REM (Taf. 17, 18, 19)

Der Alveolenaufbau läßt sich im REM bis in die letzten Details studieren, wenn es gelingt, einzelne Luftsäcke mit einem Mikroskalpell vom Pollenkorn abzuschneiden und auf die Unterlage so aufzulegen, daß die Innenseite nach oben gekehrt wird (SIVAK & CARATINI 1973). Gelegent-

lich liegen in den Präparaten wahllos Bruchstücke von Luftsäcken, die behelfsmäßig zum Studium der Alveolenstruktur auch herangezogen werden können. Die Innenseite wird mit Gold bedampft.

Bereits bei geringen Vergrößerungen, etwa 2000fach, erkennt man das von der Lichtmikroskopie bekannte Groß-Alveolensystem. Drei verschiedene Ausbildungsfelder sind auf dem Saccus zu lokalisieren: das zentrale Saccusfeld, die Umgebung der distalen Anheftung und das Feld um die proximale Wurzel. Auf ersterem liegt der Schwerpunkt der Betrachtungen.

Greift man hierfür eine zentrale Groß-Alveole heraus, so kann man ihrer Höhe nach drei Abschnitte unterscheiden:

- a) die Seitenwände,
- b) die Basis (= untere, dem Saccusinneren zugewendete Ränder der Seitenwände), und
- c) den Plafond.

**Plafond:** Dieser kommt dadurch zustande, daß die Seitenwände der Groß-Alveolen sich aufgabeln und zu Wänden der Mittel-Alveolen und im höchsten Abschnitt zu solchen der Klein-Alveolen werden. Die letzten Verzweigungen stoßen direkt an die Innenseite des Saccustectum (vgl. S. 200). Gabeln sich die Seitenwände der Mittel-Alveolen sehr flach, so können sie sich mit den gegenüberliegenden entsprechenden Wandelementen treffen und verbinden, wodurch unterhalb des Tectum eine neue, parallel zu diesem verlaufende Wand eingezogen wird (Plafond). Sie entspricht etwa der Basis der Klein-Alveolen. Entsprechend dem Grade der Aufästelung der Mittel- und Klein-Alveolenwände erscheint dieser Groß-Alveolenplafond mehr oder weniger stark durchlöchert. Es gibt Übergänge, wo die Löcher so groß werden, daß man nicht von Plafond sprechen kann (vgl. Taf. 18, Fig. 3; Material Türrnitz). Zentralalveolen mit stark perforiertem Plafond finden sich in der Regel bei den meisten Pollenkörnern der untersuchten Standorte. Lediglich bei Material Türrnitz werden die Löcher so groß bzw. die Aufgabelungen der Mittel-Alveolenwände so wenig flach und so zahlreich, daß diese ohne Zusammenschluß zu einem soliden Plafond direkt ins Tectum fein verästelt übergehen. Die Größe der Löcher im Alveolenplafond bewegt sich meist zwischen  $0,5\ \mu$  und  $2\ \mu$ , ihre Anzahl pro Groß-Alveole beträgt meist 6–10. Diese Werte decken sich ziemlich genau mit den lichtmikroskopischen Befunden der Klein-Alveolen (LIM 100 Phako, Ebene 1). Es scheint, als würden die Löcher des Groß-Alveolenplafonds unterhalb der Vermiculae des Tectum sitzen und die Skulpturrinnen der Oberfläche an der Tectuminnenseite mit den Stegen zwischen den Löchern des Groß-Alveolenplafond verwachsen sein. Die bei Lichtmikroskop LIM 100, Ebene 1, festgestellten verdickten Netzmaschenecken der Klein-Alveolen dürften den breiten Stegen zwischen den Löchern entsprechen. Durch diesen Ver-

gleich wird eine Verbindung von Beobachtungen des Rasterelektronenmikroskopes mit jenen der Lichtmikroskopie möglich, so daß sich bei Routinearbeiten die Verwendung des REM erübrigen mag. Einen extrem zugewachsenen Alveolenplafond zeigt Taf. 19, Fig. 2. Im Alveolenquerbruch (Taf. 19, Fig. 1) wird die Plafondbildung durch Verwachsung der Mittel- und Klein-Alveolenwände deutlich. Die Löcher stellen Anschnitte linsenförmiger Kavernen (Klein-Alveolen) unterhalb des Tectum dar.

Die Regelmäßigkeit dieser Plafondausbildung mit Perforation ist relativ hoch. Lediglich der seehöhenmäßig höchste untersuchte Standort (Türnitz) macht auch hier einige Ausnahmen. Die Mittel- und Klein-Alveolen stoßen bei diesen Pollenkörnern mit steilem Winkel meist direkt an die Innenseite des Tectum. Es kommt daher meist zu keiner Plafondbildung.

Seitenwände (Taf. 18, Fig. 5): Diese sind durchwegs wenig perforiert bis vollkommen massiv aufgebaut. Pro Seitenwand findet sich maximal ein Loch von höchstens  $0,5\ \mu$  Durchmesser, meist aber darunter ( $0,2\ \mu$ ). Die Seitenwand scheint aus polygonalen, isodiametrischen Partikeln von etwa  $0,2\ \mu$  Durchmesser aufgebaut zu werden. Wo gelegentlich ein solcher Baustein fehlt, findet sich eine Lücke, eine Perforation. Die Basis der Seitenwände (Taf. 18, Fig. 5; Taf. 19, Fig. 3) verläuft ausgesprochen unregelmäßig und stark wellig. Die isodiametrischen  $0,2\ \mu$ -Grundbausteine sind an den basalen Rändern uneben aneinandergereiht. Manchmal stehen sie als lange Knoten oder Warzen über den Rand vor.

Ausbildung an den Saccusrändern: Der separate Alveolenplafond verschwindet vor allem an der proximalen Wurzel, aber auch distal und dann knapp vor der Anheftungslinie. Übrig bleiben nur Groß-Alveolenwände, stark in der Höhe reduziert, welche einerseits direkt an das Tectum anstoßen, andererseits speziell im distalen Basisbereich sich die Ecken der Alveolenwände basal zu kegelförmigen *Columellae* ausziehen. Die Alveolenwände stehen dort wie auf Stelzen, welche auf der Intexine fußen. Es handelt sich an den Rändern praktisch um die Verbindung kegelförmiger Nodula mit den Alveolenwänden.

Eine Kombination columellär-alveolären Aufbaues ergibt sich aus der Konstruktion basaler Säulen, welche sich wie zu gotischen Bögen an ihren Spitzen alveolenähnlich vereinigen (Taf. 21, Fig. 1, 3, 4).

Muster: In der Draufsicht ergeben die Basiswände der Groß-Alveolen ein geschlossenes, eher regelmäßiges, polygonales Muster. Da die Tiefenschärfe des Rasterelektronenmikroskopes erheblich größer ist als die des Lichtmikroskopes, tritt hier keine Differenzierung nach der Größe der Lumina, nach dem Hineinragen der längeren Groß-Alveolenwände in den Saccus ein. Daher erscheinen auch nicht so extrem große Lumina wie bei der Lichtmikroskopie, sondern Bilder, welche den höheren Abschnitten (Ebene 3) des Groß-Alveolenmusters entsprechen.

Die Dicke der Alveolenwände ist im Vergleich zu anderen Arten eher beachtlich. Sie läßt sich ziemlich genau um  $0,5-0,7 \mu$  festlegen (REM).

### Variabilität:

REM Saccus-Alveolen-Feinbau							
Photo			Kenn- ziffer	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
	Anzahl Alveolen/ Saccusbreite	wenig < 7	1				
		mittel 7–9	2	■	■	■	●
		zahlreich > 10	3				
Taf. 18, Fig. 1, 2, 4; Taf. 19, Fig. 1, 2, 3	zusätzlicher, vom Tectum separierter Alveolenplafond	nicht vorhanden	4			□	
		vorhanden	5	■	■	□	●
		Mischtyp	6			I	
	Alveolenplafond	nicht perforiert	7				
Taf. 19, Fig. 2		wenig perforiert	8				
Taf. 18, Fig. 1, 2, 4		mehrfach und groß perforiert	9	■	■	■	●
Taf. 18, Fig. 1	Anzahl Löcher im Alveolen- plafond pro Groß-Alveole	viele, 6–10	10	■	■		●
Taf. 18, Fig. 2		mittel, 4–6	11	□	□	■	○
Taf. 19, Fig. 2		wenig, unter 4	12			□	
Taf. 18, Fig. 5; Taf. 19, Fig. 3	Löcher an den Seitenwänden der Groß-Alveolen	nicht durch- löchert	13			□	
		wenig durch- löchert	14	■	■	■	●
		zahlreich durchlöchert	15				
Taf. 18, Fig. 5	Lochgröße	klein ( $0,5-1 \mu$ )	16	■	■	■	●
		groß ( $1 \mu$ )	17				
Taf. 18, Fig. 3, 5; Taf. 19, Fig. 1, 2, 3	Basis-Ränder der Alveolenwände	gerade	18			□	
		gewellt bis knotig	19	■	■	□	●
		vereinzelt große Knoten	20	■	■	■	
Taf. 19, Fig. 3	Dicke der Alveolenwände	dick > $0,5 \mu$	21	■	■	□	●
		dünn < $0,5 \mu$	22			□	

### *Saccales Nodulum-Muster*

Knotenförmige Exinenbildungen, welche der Intexine aufsitzen und in den Saccusinnenraum ragen (vgl. S. 246), wurden für *Pinus sylvestris* vom Verfasser 1972, S. 107, 110, beschrieben und abgebildet. Das Blütenmaterial wurde dafür bei St. Pölten aufgesammelt. Mittlerweile fanden sich solche Bildungen in großer Zahl und verschiedener Ausbildung bei allen Arten der Gattung *Pinus* und auch bei *Cathaya* (KLAUS, vgl. 1975 und 1977). Allerdings zeigen neuere Prüfungen, daß eine extrem hohe Standortvariabilität gegeben erscheint. Die gebildeten Nodula-Muster auf dem Intexinen-Saccusboden lassen sich nach folgenden Gesichtspunkten gliedern:

Anzahl,  
Größe,  
Form,  
Verteilung.

Anzahl der Nodula pro Saccus  
(Taf. 18, Fig. 20; Taf. 21), LIM 63, REM

Naturgemäß lassen sich die Nodula-Muster am besten von allen Eigenschaften des Saccus zahlenmäßig genau erfassen, und dies trifft besonders für die Feststellung der Anzahl zu. Demnach ist auch die Variabilität gut überprüfbar. Wie neuere Untersuchungen zeigen, ist die Quantität der Nodula z. T. von der Saccusdicke (Alveolenhöhe) abhängig. Diese ist innerhalb einer Blüte bereits einer gewissen Variabilität unterworfen. *Pinus-sylvestris*-Pollenkörner mit sehr geringer Saccusdicke, wie sie ganz vereinzelt in jedem Präparat vorkommen, weisen eine außergewöhnlich große Zahl gleichmäßig kleiner Nodula auf. Wenn man solche und weitere Mißbildungen jedoch von der Betrachtung ausschließt, läßt sich feststellen, daß sich in der Regel 5–10 Nodula pro Saccus vorfinden.

Man neigt gewöhnlich dazu, die Zahl bei der Beobachtung zu niedrig einzuschätzen, da der Saccusboden selten ideal parallel zur optischen Ebene eingerichtet ist und dadurch einige Nodula unscharf erscheinen bis sogar vollkommen verschwinden. Es ist also die Orientierung bei der Feststellung der Anzahl von einer gewissen Bedeutung.

Variabilität:

a) am gleichen Pollenkorn

Eine grundsätzliche Voraussetzung zur Feststellung der Variabilität ist die Überprüfung analoger Merkmale innerhalb der beiden Sacci des gleichen Pollenkornes. Wie die Beobachtung beweist, können

rechts und links verschiedene Zahlen auftreten, deren Unterschiede sich jedoch in Grenzen halten, wie folgende Tabelle zeigt:

Verteilung der Nodula-Zahl am gleichen Pollenkorn					
	Anzahl Nodula		Summe	Durchschnitt	Differenz zwischen rechts und links
	im linken Saccus	im rechten Saccus			
Pollenkorn Taf. 8, Fig. 2	18	22	40	20	4
Fig. 5	14	11	25	13	3
Fig. 6	9	6	15	8	3
Fig. 7	8	9	17	8	1
Taf. 20, Fig. 7, 8	9	9	18	9	0
Fig. 9	6	10	16	8	4

Die Werte liegen hauptsächlich in den Rubriken „wenig“ (5–10) und „mittelhäufig“ (11–17). Offenkundig liegt die Differenz zwischen rechtem und linkem Saccus relativ niedrig. Besonders um die Zahl 8 läßt sich eine gewisse Konstanz ablesen.

- b) Variabilität der Saccus-Nodula-Zahlen an Sacci von Bäumen verschiedener Standorte (vgl. Tab. S. 194).

Grundsätzlich scheint der Einfluß der Seehöhe und damit des Lokalklimas sowie verschieden starke Lichteinwirkung bei *Pinus sylvestris* der untersuchten Standorte verhältnismäßig gering zu sein. Die Anzahl streut von 0–27. Während Werte bis 3 und über 18 sehr selten vorkommen, liegt das Häufigkeitsmaximum bei 5–10 Nodula pro Saccus. Aber auch 11–17 Nodula können nicht selten auftreten. Man kann bisher nicht sagen, daß die eine oder andere Zahlengruppierung an einem bestimmten Standort häufiger wäre als an einem anderen. Entsprechend der Häufigkeitsverteilung wurden Gruppierungen nach der Anzahl vorgenommen.

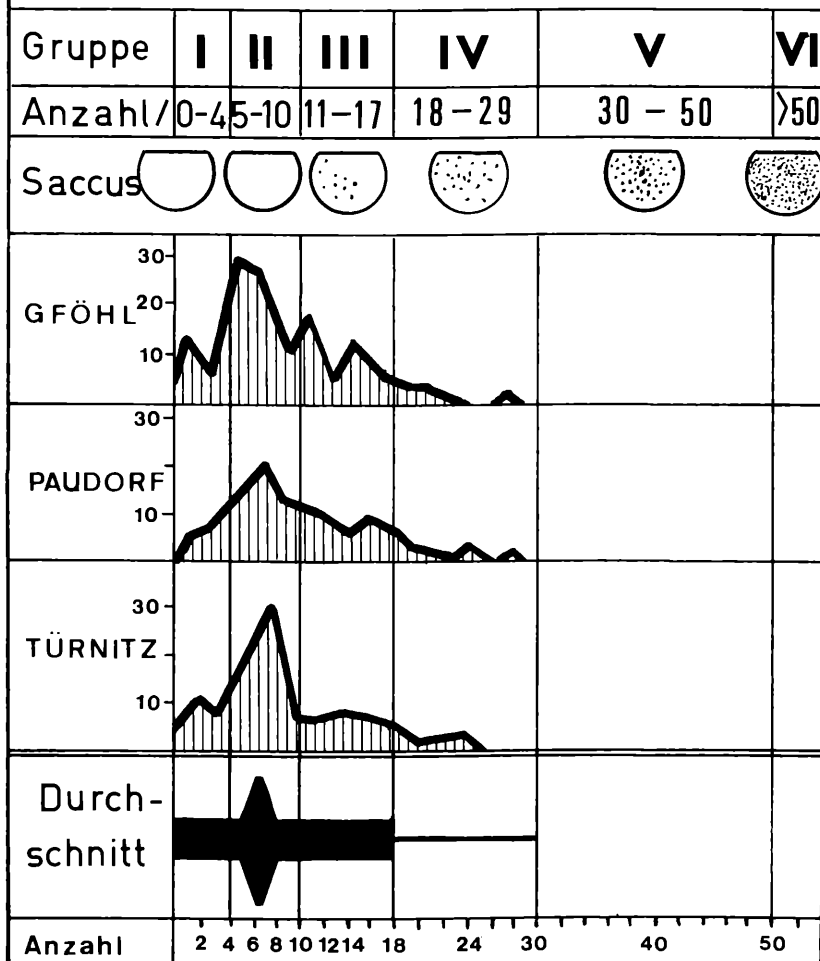
Die Rubrik I („keine bis sehr wenige, 0–4“) umfaßt Sacci, welche überhaupt keine Nodula aufweisen oder nur äußerst wenige. Solche Ausbildungen sind bei *Pinus sylvestris* nicht sonderlich häufig, aber sehr betontenswert. Die Kategorie kommt zur Unterscheidung gegenüber anderen Arten in Betracht und beleuchtet weiters vielleicht auch stammesgeschichtliche Beziehungen.

Es gibt Arten, wo diese Gruppierung die Regel zu sein scheint (z. B. *Pinus massoniana*, China, z. T. auch *Pinus merkusii*, *Pinus kashya*, Indochina).

# Pinus sylvestris L.

## SACCUS-NODULA

Variabilität der Anzahl / Saccus





In Rubrik II („wenige“, 5–10) findet sich überzeugend die Mehrzahl aller Körner, und zwar aller untersuchten Standorte. In dieser Rubrik besteht eine beachtliche Häufigkeitskonstanz.

Rubrik III („mittelhäufig“, 11–17) nimmt Formen mit beachtlicher Nodula-Anzahl auf. Sie finden sich weniger häufig, kommen jedoch in den Präparaten aller Standorte regelmäßig vor. Es läßt sich kaum an irgendeinem Standort ein überzeugender Schwerpunkt feststellen.

Rubrik IV („zahlreich“, 18–29): Selten treten Sacci mit bis höchstens 27 Nodula auf. Es handelt sich dabei um solche mit sehr dünnen, stark reduzierten Exinen geringer Alveolenhöhe. Ein Zusammenhang zwischen Zahl der Nodula und Dicke der Exine des Saccus liegt auf der Hand.

Formen der Rubrik V („sehr zahlreich“, 29–50) und Rubrik VI („unendlich viele“, über 50), so wie etwa bei *Cathaya*, wurden bei *Pinus sylvestris* bisher nicht beobachtet.

Überblickt man die durchschnittliche Verteilung aller Standorte, so verdient festgehalten zu werden, daß am häufigsten Werte um 8 vorkommen (Rubrik 5–10), aber auch vereinzelt Sacci mit sehr wenigen bis gar keinen Nodula (Rubrik I) zu finden sind.

Variabilität der Saccus-Nodula-Anzahl innerhalb eines Saccus

Saccus-Nodula-Anzahl						
LIM 63×						
Photo	Anzahl	Kennziffer	Gföhl	Paudorf	Türnitz	Häufigste Variante
	keine bis sehr wenige, 0–4	I	□	□	□	○
Taf. 20, Fig. 5	wenige, 5–10	II	■	■	■	●
Taf. 20, Fig. 2	mittelhäufig, 11–17	III	□	□	□	○
Taf. 20, Fig. 3, 4, 6	zahlreich, 18–29	IV	I	I	I	
	sehr zahlreich, 29–50	V				
	„unendlich“, über 50	VI				

Form (Taf. 8, 20, 21, 22)

Im wesentlichen erkennt man die Umrisse der Basisanheftung der Nodula an der Intexinen-Unterlage bereits bei LIM 63×-Vergrößerung. Sehr genau läßt sich die Form im REM studieren, wobei es aller-

dings notwendig ist, den Saccus vom Korn zu trennen und die solcherart freigelegte Intexine + Nodula zu bedampfen. Man findet überwiegend Knötchen mit ungefähr r u n d e r Basis (Taf. 22, Fig. 1), welche sich im zentralen Saccusabschnitt als kugel- bis knopfförmige Gebilde erweisen (vgl. Mikrotomschnitt Taf. 12, Fig. 5, 9, und KLAUS 1975, S. 363, Abb. 4, 5, 6). Die Umrisse verbleiben nicht immer genau rund; sie können ungleichmäßig polygonal, auch „fleckig“ erscheinen, ohne daß hierfür eine spezielle Rubrizierung notwendig erscheint, solange die Durchmesser in zwei verschiedenen Richtungen etwa gleich lang bleiben.

Auch o v a l e bis bohnenförmige Nodula können auftreten (Taf. 22, Fig. 4, 5; Taf. 20, Fig. 9; Taf. 8, Fig. 2, 7). Hierbei beträgt der Längsdurchmesser das Doppelte bis m a x i m a l V i e r f a c h e des kleineren (Quer-)Durchmessers.

Längere, f a d e n f ö r m i g e bis stäbchenförmige Nodula, welche die ganze Länge nach der Exine anliegen und deren Länge das Fünf- bis Siebenfache der Breite ausmacht, wurde bisher an keinem der untersuchten Standorte angetroffen.

Am Saccusrand, sowohl distal als auch an der proximalen Wurzel, können kegelförmige Nodula vorkommen (vgl. Taf. 22, Fig. 3; Taf. 21, Fig. 3, 4, 5), welche z. T. noch mit den unteren Rändern der Alveolen in Verbindung stehen. Es handelt sich hierbei um Säulenreste, welche das Fachwerk der Alveolen tragen.

Im Zentralfeld wurden derartige kegelförmige Nodula bisher nur sehr selten beobachtet. Sehr selten können sie p e i t s c h e n f ö r m i g ausgezogen sein und bis ins Zentralfeld hereinrücken.

## Verteilung der Formen

Vorwiegend treten nur runde Nodula auf. Gelegentlich gibt es Mischtypen, wo im Zentralfeld runde plus ovale Formen vorkommen. Sehr selten gibt es auch nur oder überwiegend ovale Formen im Saccus von *Pinus sylvestris* (vgl. Taf. 8, Fig. 7). Solche Formen weichen auch im übrigen Aufbau vom allgemeinen Grundtyp ab. Die ganz selten auftretenden, peitschenförmig ausgezogenen Nodula treten als Mischform sowohl mit runden als auch mit ovalen auf. Die Beschreibung bezieht sich auf das Zentralfeld.

## Variabilität:

a) Beide Sacci des gleichen Kornes: Es fanden sich bisher keine Pollenkörner, welche im rechten und linken Saccus grundsätzlich verschiedene Formen aufgewiesen hätten. Körner mit runden Nodula besitzen diese in beiden Sacci, solche mit ovalen Nodula, rein und als Mischtyp, weisen diese ebenfalls in beiden Luftsäcken (Taf. 20, Fig. 10;

Taf. 8, Fig. 7, 2) in ähnlicher Ausbildung auf. Es scheint demnach wenigstens im Pollenkorn eine einheitlich gesteuerte Entwicklung zu bestimmten Formen zu geben.

b) Was die verschiedenen Standorte anlangt, scheint die Nodulaform recht variabel und eine Beeinflussung ökologischer Natur bedeutend.

### Variabilität am Standort:

LIM 63×		Nodula-Form							
Photo		Kenn- ziffer	gleiches Korn beide Sacci gleich	ungl.	Gföhl %	Pau- dorf %	Tür- nitz %	Penk %	Häufig- ste Variante
Taf. 21, Fig. 1, 2; Taf. 20, Fig. 1, 2, 4, 5, 6	(aus- schließlich) rund	1	■		■ 60	■ 60	■ 60	■ 75	●
Taf. 8, Fig. 7	(ausschließ- lich) oval	2	I			I	I		
	faden- förmig	3							
Taf. 8, Fig. 2; Taf. 20, Fig. 3, 9; Taf. 22, Fig. 4, 5	Mischform	4	□		□ 25	□ 35	□ 40	□ 35	○
	Peitschen- form	5	I		I	I			

Daraus ergibt sich: Die einheitlich runden Nodula kommen am häufigsten vor. Daneben weist etwa  $\frac{1}{4}$  aller Körner zusätzlich auch länglich bis ovale Nodula auf. Dies ist bei der Bestimmung fossiler Pollenkörner jedenfalls mitzuberücksichtigen. Außerordentlich selten kommen allein länglich ovale Formen und Mischtypen mit „Peitschenform“ vor (Gföhl). Sie sind jedenfalls für *Pinus sylvestris* ganz uncharakteristisch.

### Größe

Schon bei geringer Vergrößerung mit LIM 63× lassen sich deutlich Größenunterschiede der Nodula erkennen. Die Grenze ihrer Erfassbarkeit ist z. T. recht subjektiv gezogen. Man gewinnt nach der Durchsicht vieler Pollenkörner den Eindruck, etwa drei Größenordnungen ganz grob, ohne langwierige Methode, feststellen zu können, und zwar:

1. „klein“ (etwa um  $0,5 \mu$ ), Taf. 20, Fig. 1, 2; z. T. Fig. 6; Taf. 21, Bildrand. Bis extrem klein, eben bei LIM 63× noch erkennbare Pünktchen („Gries“),
2. „mittel“ (etwa um  $1 \mu$ ), Taf. 21, Fig. 2,

3. „groß“ (über  $1\ \mu$ ), Taf. 22, Fig. 2, 4, 5; Taf. 20, Fig. 6, 7: Bis 2–3 große, runde, unregelmäßige oder ovale Knoten. Sie können gemischt mit kleinen oder allein auftreten und finden sich in der Regel im zentralen Saccusfeld.

Zur Beurteilung der Größenkategorie stellt man sich am besten drei Vergleichsphotos mit ausgemessenen Nodula bereit.

a) Größenverteilung in den Sacci des gleichen Pollenkornes (Taf. 20, Fig. 7, 8): Sie läßt sich am besten bei den großen Nodula feststellen. Meist findet sich rechts und links ziemlich genau die gleiche Nodulagröße. Es kommt jedoch auch vor, daß z. B. in einem Saccus nur mittelgroße, in anderen mehrere große zugemischt sind. Bei der Diagnostizierung ist jedenfalls zu prüfen, ob beide Sacci die gleiche Nodulagröße gleichmäßig beinhalten. Nur dann kann eine Einordnung in die entsprechende Kategorie zielführend sein. Wegen der angetroffenen Unregelmäßigkeiten im Pollenkorn können die Abgrenzungen nicht allzu scharf gefaßt werden.

- b) Größenverteilung der Nodula an verschiedenen Standorten:

LIM 63× (REM)				Nodulum-Größe						
Photo				Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich ungl.		Gföhl %	Pau- dorf %	Tür- nitz %	Häufig- ste Variante
Taf. 20, Fig. 1, 2	klein (um $0,5\ \mu$ )		-1	1	□	I	□ 30	□ 33	□ 43	○
Taf. 20, Fig. 4	klein + mittel, 1+2	Misch- typ	1m	2	□	I	□ 20	□ 20	□ 14	○
Taf. 21, Fig. 2	mittel, um $1\ \mu$		2	3	□	I	□ 40	□ 38	□ 19	●
	mittel + groß, 2+3	Misch- typ	3 <sub>2</sub>	4	I				I 4	
Taf. 20, Fig. 7	groß, über $1\ \mu$ (~2–5 $\mu$ )		3	5	I		I 2	I 2	I 4	
Taf. 20, Fig. 6, 7	groß + klein, 1+3	Misch- typ	3 <sub>1,3</sub>	6	I	I		I 7	I 4	
	groß + mittel + klein, 1+2+3	Misch- typ	3 <sub>1,2,3</sub>	7	I	I	I 2	I 2	I 5	

Aus der Tabelle wird ersichtlich, daß die Nodulagröße an allen Standorten eine ungefähr ähnliche Streuung besitzt. Mittlere und kleinere Nodula herrschen deutlich vor. Nur vereinzelt sind große anzutreffen. Häufig treten Mischgrößen im Bereich von „klein“ und „mittel“ auf.

## Nodula-Verteilung

Von allgemeiner Bedeutung erscheint die Unterscheidung von zwei saccalen Nodula-Bezirken, und zwar einmal das Zentralfeld der Intexine in einem Saccus – etwa  $\frac{2}{3}$  der saccalen Intexine – sowie die Randzone – der Übergangsbereich zum Corpus.

1. **Unterschiede Zentralfeld – Randzone:** Bei Pollenkörnern der untersuchten Standorte finden sich keine besonders auffallenden Unterschiede in der Verteilung der Nodula bei beiden Bezirken, welche über jene allgemein der Gattung eigenen Differenzierung hinausgehen würden (Randzone Columellae bis kegelförmige Nodula, Zentralbezirk kugel- bis bohnenförmige niedrige Nodula in unregelmäßiger Verteilung). Die Hauptkriterien der Noduladifferenzierung beziehen sich bei *Pinus sylvestris* auf das Zentralfeld.

2. **Randbezirke:** Vor allem proximal und distal Randzone mit columellär-alveolärer Struktur. Gegen das Zentrum zu reißen die Columellae ab und verbleiben als kegel- bis selten auch peitschenförmige Nodula auf dem Intexinenboden, während die Groß-Alveolenbasis wohl einen knotigen Unterrand behält, sich aber vollkommen löstrennt und zur Luftsackauskleidung wird. Dazwischen sind auch kleinere, runde Nodula am Rand locker vorhanden.

3. **Zentralfeld:** Dieses ist wohl bei der Beschreibung der Nodulaverteilung bei *Pinus sylvestris* und den meisten anderen *Pinus*-Arten der wesentliche Bezirk der Diagnostizierung der Verteilung der Nodula. Sie setzen sich hier vorwiegend aus runden Knöpfen, gelegentlich auch Leisten, sehr selten aber mit peitschenförmiger Verlängerung bis herein in das Zentralfeld fort. Ihre Anordnung findet sich im Zentralfeld ohne jedes markante geometrische Muster unregelmäßig verteilt vor. Eine direkte Verbindung zu den Alveolen läßt sich schon wegen der sehr schwierigen Lagekonstruktion nach der Abhebung nicht mehr finden. Für *Pinus sylvestris* ist die Verteilung der Nodula offenbar ein indifferentes Merkmal. Jedoch scheint die Konzentration auf das Zentralfeld bei einer großen Anzahl von Körnern anderer Arten eher betont.

**Variabilität:** siehe Tabelle auf Seite 200

### *Rekonstruktion des Saccus-Aufbaues*

Die optischen Schnitte der Lichtmikroskopie, kombiniert mit den Ergebnissen der Ultramikrotomschnitte und den räumlichen Darstellungen der Rasterelektronenmikroskopie ermöglichen bei dem präparierten Pollenmaterial der erwähnten Standorte von *Pinus sylvestris* einen grundsätzlichen zusammenfassenden Überblick über den Saccus-Aufbau.

Nodula-Verteilung							
LIM 63× (REM)							
Photo		Kenn- ziffer	Gleiches Korn beide Sacci gleich ungl.	Gföhl	Pau- dorf	Tür- nitz	Häufig- ste Variante
Taf. 21, Fig. 4, 5; Taf. 20, Fig. 1, 2	über Rand + Zentralfeld mehr oder minder gleichmäßig verteilte Nodula	1	■	■	■	■	●
	konzentriert auf Rand	gesamt Rand	2				
		proximal	3				
		distal	4				
Taf. 20, Fig. 7, 8	konzentriert auf Zentralfeld	5	□	□	□	□	○

An den beiden Marginalenden des Zentralkörpers löst sich ein Großteil der Exoexine von der Corpus-Intexine ab und bildet zwei gasgefüllte, überhalbkugelförmige Blasen. Der Durchmesser des Anheftungskreises, welcher subäquatorial angeordnet ist, ist wesentlich geringer als jener des Saccus an seiner breitesten Stelle ( $a : b = 1,5$ ). Der primäre Aufbau der Saccuswand an der proximalen Wurzel besteht aus basal verdickten Säulen (Columellae), welche sich an den zentrifugalen Enden wie Gewölbe gotischer Bögen zu wabenförmig geschlossenen Wänden verbinden. Diese Groß-Alveolenwände gabeln ihre Seiten höher wieder auf, um sich schließlich unmittelbar unterhalb des Tectum in der Weise zu verzweigen, daß eine Lage von kleinen geschlossenen Kammern dicht unter der Saccusaußenwand gelagert ist. Die Wände dieser Klein-Alveolen stoßen von innen her direkt an das Tectum. Ihre Basis ist öfters durchlöchert und bildet eine sekundäre Wand zum Saccusinneren, welche etwa parallel zum Tectum verläuft. Es ist dies der häufig auftretende Groß-Alveolenplafond, der mehrfach durchlöchert ist. Im Zentralfeld des Saccus ist die Alveolenwand in der Weise vom Intexinenboden abgehoben, daß auf dieser noch die Basis der Columellae als Nodulaschicht verbleibt. Die abgetrennten Groß-Alveolen hingegen wölben sich zum Saccus hoch, die unregelmäßig knotig verdickten Basisränder markieren die Abreißstellen zu den Columellae. Etwa im Zentralfeld lassen sich die Alveolen in eine basale Großkammerung, eine mediale Mittelkammerung und eine terminale Kleinkammerung gliedern. Letztere scheint für die Artcharakterisierung signifikant. Es handelt sich um ein Kammersystem von 1–3  $\mu$  Lumendurchmesser mit vorwiegend geschlossenen Wänden. Diese stoßen in der Weise an das Tectum, daß die Lumina an der Außen-

seite Buckeln bilden, die Anwachsline darüber Rinnen. Die Oberfläche des Tectum ist gekennzeichnet durch deutlich hervortretende, unregelmäßige Buckel (Vermiculae), welche zahlreiche trichterförmige Gruben zwischen sich einschließen, die gelegentlich an der Basis zu Löchern durchbrechen. Kleine Warzen (Grana) im Ängström-Bereich sind dem Tectum-Buckel als zentrifugalstes Element in großer Zahl aufgelagert.

Demnach wäre der grundsätzliche Exinenaufbau der Sacci von *Pinus sylvestris* als columellär-alveolär zu bezeichnen.

Die optischen Schnitte ergeben verschiedene Netzmuster. Die höchste Ebene zeigt geschlossene Wände der Klein-Alveolen von 1–3  $\mu$  Durchmesser. Mittel- und Groß-Alveolen erscheinen bei besserer Auflösung vorwiegend geschlossen. Der tiefste Rand der Groß-Alveolen ragt unregelmäßig in das Saccusinnere und erzeugt dadurch Bilder eines offenen, sehr weitlumigen Netzes, wobei vorwiegend 2–4 große Netzmaschen auf  $\frac{2}{3}$  der Saccusdicke (das ist jene Fläche, welche bei optischer Einstellung noch scharf erscheint) entfallen. Die Columella-Stümpfe (Nodula) finden sich pro Saccus vorwiegend in mittlerer Anzahl (5–10), sind meist rund, manchmal länglich geformt und vorwiegend klein.

Im distalen Bereich endet der Saccus meist längs einer geraden Linie in steilem, schmalem Übergang zur Cappula.

### Häufigste Merkmale:

LIM 63 $\times$ , trocken

Saccuswand: dick (4–5  $\mu$ )

Groß-Alveolenwand: hoch

Distaler Saccus-Ansatz: schmal (1,5  $\mu$ )

Klein-Alveolen: geschlossen, polygonal, 6–10 pro Groß-Alveole

Groß-Alveolen: dicke Wände, knotig, gerade, polygonal, längliche weite

Lumina (2–4 Alveolen pro  $\frac{2}{3}$  Saccusbreite)

Nodula: klein, wenig, rund sowie länglich

LIM 100 $\times$  Phako+ Öl

4 Alveolenebenen

1. Geschlossene Klein-Alveolen, dicke Ecken.
2. Geschlossene polygonale, gleichmäßige Mittel-Alveolen.
3. Groß-Alveolen – Hoch. Geschlossen, weitlumig, polygonal, jedoch englumiger als bei LIM 63 $\times$ . 5–7 Alveolen pro  $\frac{2}{3}$  Saccusfläche (pro scharf einstellbares Feld).
4. Groß-Alveolenbasis. Offene, große, wenige geradkantige Alveolen (2–4 auf  $\frac{2}{3}$  Saccusbreite). 6–8 Klein-Alveolen durchschimmernd. Tectum-Oberfläche im LIM nicht erkennbar.

## REM

Tectum-Oberfläche stärker skulpturiert.

Zwischen Buckel von 1–2  $\mu$  sitzen zahlreiche Furchen und Gruben (Löcher), 25 Puncta pro  $5 \times 5 \mu$ .

Kleine Warzen in großer Zahl auf den Buckeln (20–30 pro Skulpturelement).

Groß-Alveolenplafond vielfach vorhanden. 4–6 große Löcher darinnen.

Seitenwände massiv, dick (0,5–0,8  $\mu$ ).

Selten und wenig durchlöchert.

7–9 Alveolen pro Saccusbreite.

Unterkante knotig.

Nodula mittlerer Anzahl am häufigsten (5–10), gelegentlich auch weniger (0–4), gleichmäßig auf subsaccaler Intexine verteilt, vorwiegend rund, 1–1,5  $\mu$  Durchmesser, manchmal oval, höchstens viermal so lang wie breit. Kegel – sowie peitschenförmig am Rande, vereinzelt auch gegen die Mitte zu.

### Kurzfassung der häufigsten Merkmale

LIM = Lichtmikroskop

63 = Trockensystemobjektiv  $63 \times$

100 $\times$  Phase Öl = Ölimmersions-Phasenkontrast+(-)

REM = Rasterelektronenmikroskop

*Form:* Längsoval mit deutlich abgesetzten, überhalbkugelförmigen Sacci. LIM 63

*Größe:* Klein (bis 80  $\mu$ ). LIM 63

*Corpus:* Form vorwiegend längsoval. LIM 63

*Cappula:* Glatt. Innenseite vollkommen glatt. Außenseite vorwiegend glatt bis manchmal feinpunktiert. Nur aus Intexinenmaterial bestehend. LIM 63

*Cappa:* Exoexine rundum gleichmäßig dünn. Selten marginal schwache „Krause“. Proximal nicht verdickt. LIM 63

*Struktur:* Proximal – offene, stark verzweigte, enge Muri, costal – ähnlich, gröbere Lumina gestreckt, eng, marginal – ähnlich, offen, unregelmäßiger; *Dicke der Muri beachtlich.* LIM 100  
Phase  
Öl

Nodula über die ganze Cappa vereinzelt vorhanden. LIM 63  
Marginal als kleine Pünktchen etwas dichter. Alveolen teilweise von Intexine abgelöst. (100  
Phase)



	Skulptur: Alveolenkuppen dicht. Niveaugleiche Zwischenfurchen proximal schmal, geschlossen. Kuppen länglich bis polygonal. Selten perforiert. Costal etwas größer, niveaugleich und gleichmäßig. Marginal ungleichmäßiger, niveauungleich, größere längliche mit kleinen runden wechselnd. Vereinzelt Fusionen bis zu 8 Alveolen. Microgranula auf Alveolenkuppen. Zahlreich (18–20/Kuppe), dicht, rund, 1000 Å Durchmesser, niedrig, Perforation proximal wenig, costal deutlich vorhanden; auch marginal.	REM
	Cappa-Rand (costal): Kantig. 20 Alveolenkuppen pro 10 µ auf der Kante.	LIM 63
	Corpus-Saccus-Übergang: Eingeschnürt.	LIM 63
Saccus:	Dicke: Dick (4–5 µ). $\frac{1}{6}$ – $\frac{1}{9}$ Saccusdurchmesser. Groß-Alveolenwand hoch. $h_g$ $h_l$ ungleichmäßig. Rand $h_g > h_l$ . Zentrum $h_l > h_g$ .	LIM 63
	Distaler Ansatzstreifen: Schmal (1,5 µ).	
	Alveolen-System: 3 Alveolenebenen	LIM 63
	1. Klein-Alveolen: geschlossen. Anzahl pro Groß-Alveole: 6–10.	
	2. Mittel-Alveolen: offen.	
	3. Groß-Alveolen: offen, groß, dicke Wände, knottig, gerade, winkelig, längliche, weite Lumina. 2–4 pro Saccus $\frac{2}{3}$ .	
	Nodula: Anzahl: 5–10, selten 0–4.	
	Verteilung: Rand + Zentrum.	
	Größe: mittel.	
	Form: rund sowie oval.	
	Alveolen-System: 4 Ebenen	LIM 100
	1. Klein-Alveolen: oft geschlossen, verdickte Ecken.	Phako
	2. Mittel-Alveolen: geschlossen, polygonal.	
	3. Groß-Alveolen: hoch, geschlossen, weitlumig.	
	4. Groß-Alveolenbasis: länglich polygonal, weit und geschlossen bis offen (2–4 Alveolen auf $\frac{2}{3}$ Saccusbreite), 6–8 Klein-Alveolen pro Groß-Alveole.	
	Skulptur: lepros-vermiculat, stark skulpturiert, dicht mikrogranulat (20–30 mg pro Alveolenkuppe), dicht punctat 20/25 µ <sup>2</sup> .	REM

7–9 Alveolen/Saccusbreite

REM

Alveolenplafond zentral vorhanden, perforiert, 6 bis 10 Löcher.

Seitenwände: massiv, wenig durchlöchert.

Lochgröße seitlich: 0,5  $\mu$ .

Alveolenbasisränder: knotig.

Wanddicke: 0,5  $\mu$ .

Auffallend sind die massive Wanddicke der Alveolenwand und die enge Anordnung der Tectumkuppen, sowohl auf Cappa als auch Saccus.

## Erläuterungen zu den Bilddarstellungen

Entsprechend der Absicht der Arbeit, als Bestimmungsgrundlage zu dienen, mußte das Hauptaugenmerk auf eine möglichst umfassende Bild-darstellung aller angeführten Pollenexinen-Merkmale liegen. Um den Umfang in Grenzen zu halten, konnte nur ein kleiner Ausschnitt aus dem wesentlich zahlreicheren Belegmaterial, eben das Minimum des für eine Bestimmung absolut Notwendigen, als Beilage verwendet werden. Aus Platzgründen mußten die viel übersichtlicheren größeren Bildflächen der Rasterelektronenmikroskopie stark zugeschnitten werden. Aus gleichen Gründen konnten nicht alle vorgefundenen Varianten zur Darstellung kommen. Es mußte daher eine Auswahl getroffen werden, welche trotz der Enge noch einen repräsentativen Querschnitt durch die wichtigsten Merkmale der Pollenkörner der Art vermittelt.

In der Lichtmikroskopie – im Text abgekürzt als LIM (Light-Microscopy) bezeichnet – wurde bei der Bilddarstellung die Routinearbeits-Ausrüstung der Mehrzahl der Quartärpalynologen berücksichtigt, welche vorwiegend Trockensystem-Objektive zum Aus-zählen der Präparate verwenden. Es wäre für die Routinearbeit fast nutz-los, würde man nur die an sich hochinteressanten, nur mit höchstauflö-senden Öl-Immersionsobjektiven nach langwieriger optischer Einstel-lung herstellbaren Detailstrukturbilder allein abbilden. Es wurde daher Wert darauf gelegt, in erster Linie mit Trockensystemen Bilder von *Pinus sylvestris* als direkte Vergleichsgrundlage zu den fossilen Pollenkörnern zu vermitteln. Auch soll damit gezeigt werden, welche Grenzen der Be-stimmungsmöglichkeit durch diese einfache Optik gezogen wird. Es wurde das hochauflösende Trockensystem der Firma Reichert, Wien, 63 $\times$  n. a. = 0,8, verwendet (im Text und auf den Tabellen kurz als LIM 63 $\times$  bezeichnet). Natürlich liefert auch jedes andere hochauflösende

Trockensystem ähnliche Bilder. Im Kapitel „Kurzfassung der häufigsten Merkmale“ (S. 202) wurden die gefundenen Merkmale nach der Untersuchungsoptik geordnet, um damit dem routinemäßig Arbeitenden sofort einen Eindruck zu vermitteln, welche Strukturen er mit seinem jeweils verwendeten Objektiv überhaupt zu Gesicht bekommen kann. Um weitere Strukturdetails sichtbar zu machen, wurden Öl-Immersionsobjektive eingesetzt. Und zwar hat abgesehen von den normalen Plan-Apochromaten hoher Auflösung besonders die Phasenkontrast-Optik zu den besten Abbildungen der Feinstruktur geführt. Besonders deutlich zeigt sich die Basis des Alveolensystems der Cappa. Aber auch die Saccus-Alveolen lassen sich damit detailreich erfassen. Mit LIM 100 Phako + wurden jene Bilder gekennzeichnet, welche mit der Reichert-Phasenkontrast-Optik  $100\times$  Öl, n. a. = 1,3 Positivkontrast hergestellt wurden. Sie entspricht dem Phasenkontrast nach ZERNICKE.

In ganz speziellen Fällen erweist sich auch der negative Phasenkontrast, also das Dunkelfeld-Gegenstück zu ZERNICKE – auch Anoptral-Kontrast bei Reichert genannt –, als vorteilhaft. Es wurde ein derartiges Objektiv  $100\times$  Öl verwendet (Taf. 11, Fig. 6). Die Auflösung mag damit noch ein klein wenig in einzelnen Fällen gesteigert werden. Allerdings kann nicht zu übersehen sein, daß nur Innenlagen von Strukturen vollständig damit erfaßt werden, z. B. ausgezeichnet die Ebene 4, also die tiefsten Ränder der Saccus-Alveolen, während die höheren Partien, wie etwa Mittel- und Klein-Alveolen, stark bis vollkommen an Details verlieren. Sie ist nur in wenigen Fällen sinnvoll einsetzbar.

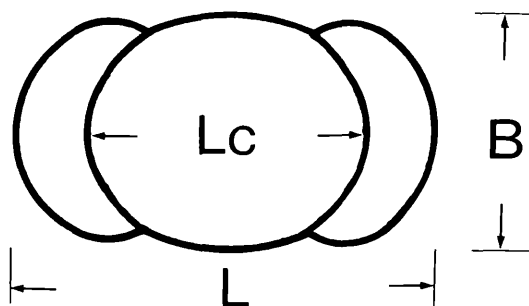
Interferenz-Kontrast (im Text als IK gekennzeichnet): Das Plan  $100\times$  Öl-Objektiv 1,3 bringt hohe Auflösungen; allerdings bieten die Bilder im allgemeinen eher ein für den Anfänger begeisterndes optisches Schauspiel, das in manchen Fällen zu einem viel zu generellen Bildeinsatz verleitet hat. Das Wertvolle an den IK-Systemen ist bei sehr sorgfältiger Graukeileinstellung die Selektion der Feinstrukturen höchster Ebenen. Also fast schon der Übergang zur Skulptur, wie auf den Bildern 8 und 9 der Tafel 11 gezeigt werden konnte. Die IK-Optik bewährt sich bei Cappa-Costalstrukturdarstellungen.

Das Rasterelektronenmikroskop (REM, im englischen Sprachgebrauch SEM) bringt bei niederen KV-Zahlen echte Oberflächenbilder. Bei hohen KV-Zahlen (vgl. BAGNELL 1975) wird jedoch auch eine gewisse Eindringtiefe erreicht, welche unter der Oberfläche liegende Strukturen bereits miterfaßt (z. B. Alveolensystem). Wichtig für einwandfreie Bilder ist eine sehr umfangreiche Vorpräparation der Pollenkörner. Alle gezeigten Aufnahmen stammen von azetylierten, mit Gold bedampften Exinen.

(Fortsetzung Seite 212)

**Maß-Tabelle I***Größe*

Gesamtkorn – voll expandierte Körner  
(Angaben in  $\mu$ )

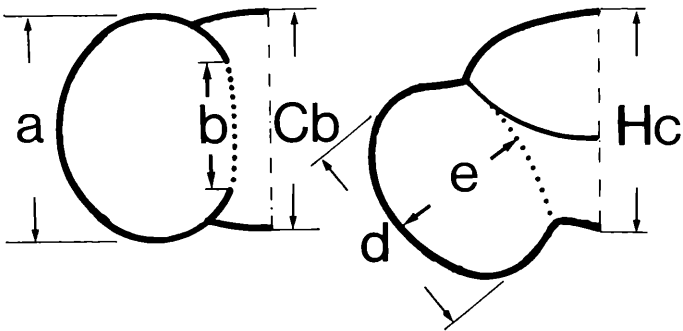


Standorte														
GFÖHL					PAUDORF					TÜRNITZ				
1. Messung		2. Messung			1. Messung		2. Messung			1. Messung		2. Messung		
Anzahl gemes- sener Körner	L	Anzahl gemes- sener Körner	L	B	Anzahl gemes- sener Körner	L	Anzahl gemes- sener Körner	L	B	Anzahl gemes- sener Körner	L	Anzahl gemes- sener Körner	L	B
3	65	1	63	48	1	55	2	68	50	2	60	1	70	42
2	68	1	67	41	6	60	1	68	47	1	61	1	70	47
1	69	5	70	50	8	63	2	69	40	1	63	2	71	44
15	70	1	72	32	1	64	2	69	55	3	64	1	71	46
1	71	1	72	39	15	65	1	69	48	4	65	1	72	46
15	72	1	72	53	4	66	1	70	42	9	67	1	74	47
12	73	2	73	48	3	67	1	70	48	5	68	3	76	49
6	74	1	73	51	9	68	3	70	50	4	69	2	77	45
50	75	1	73	50	9	69	1	70	52	25	70	2	77	48
3	76	1	74	50	34	70	1	70	49	4	71	3	78	45
6	77	1	75	53	15	71	1	70	43	19	72	1	79	47
29	78	1	78	55	10	73	1	72	51	23	73	1	79	50
3	79	2	78	40	10	74	1	72	56	8	74	1	79	48
37	80	1	80	50	26	75	3	73	52	44	75	1	79	48
4	81	1	80	37	8	76	2	75	51	5	76	1	79	46
6	82	1	80	51	7	77	1	79	48	10	77	2	80	47
7	83	1	80	55	10	78	1	78	53	16	78	2	80	50
4	84	1	80	54	4	79	2	80	56	5	79	1	80	51
		1	82	52	12	80	1	80	52	15	80	1	80	48
					2	81	1	80	50	1	81	1	80	49
										6	82			
1. Messung: 8 Wochen nach Azetolyse					Hauptbereich der Länge zwischen 70 und 80 µ									
2. Messung: 1½ Jahre nach Azetolyse														

**Maß-Tabelle II**

*Saccus*

Meßdaten von Pollenkörnern verschiedener Standorte  
(Angaben in  $\mu$ )



Standorte																													
GFÖHL										PAUDORF										TÜRNITZ									
1. Mess.		2. Messung								1. Mess.		2. Messung								1. Mess.		2. Messung							
Anz. gem. Körner	a	Anz. gem. Körner	a	b	a/b	Cb	Cb <sub>b</sub>	d	e	Anz. gem. Körner	a	Anz. gem. Körner	a	b	a/b	Cb	Cb <sub>b</sub>	d	e	Anz. gem. Körner	a	Anz. gem. Körner	a	b	a/b	Cb	Cb <sub>b</sub>	d	e
1	37	1	40	30	1,3	46	15	26	29	1	31		38	25	1,5			27	30	4	33	1	35	22	1,6			26	38
2	38	1	40	28	1,4	45	16	28	32	8	33		39	22	1,8	40	18	29	36	2	34	1	37	22	1,7			27	38
4	39	1	41	30	1,4	39	13	29	33	22	35		40	28	1,4			29	32	4	35	1	38	24	1,6			27	30
21	40	1	46	24	1,9	52	21	30	41	30	37		40	29	1,4			30	32	7	36	1	39	26	1,5			28	35
4	41	1	48	25	1,9			30	37	18	38		40	30	1,3			32	38	12	37	1	39	28	1,4			29	35
10	42	1	48	29	1,7	49	17	30	32	23	39		40	26	1,5			33	30	12	38	1	39	22	1,8			30	35
12	43	1	50	35	1,4	48	14	30	36	38	40		41	29	1,4			35	41	13	39	1	40	28	1,4	45	16	30	35
14	45	1	50	38	1,3	51	13	31	31	6	41		41	25	1,6			35	42	44	40	1	40	23	1,7			30	32
5	47	1	50	40	1,3	50	13	32	32	7	42		42	28	1,5			38	32	7	41	2	40	25	1,6			30	39
7	48	1	50	28	1,8			32	31	3	42		45	24	1,9			40	28	24	42							30	37
1	49	1	51	27	1,9	51	19	35	22	3	43		48	32	1,5	50	16			19	43	1	40	28	1,4			31	37
2	50	2	51	32	1,6	53	17	38	37	2	45		48	37	1,3					7	44	1	41	25	1,6			31	36
							40	30	1	47			48	29	1,7					18	45	1	41	29	1,4			33	28
													50	30	1,7	51	17			1	46	1	41	28	1,5			33	35
													51	30	1,7					3	47	1	41	29	1,4				
													52	30	1,7					2	48	1	43	36	1,2	47	13		
													55	21	2,6							1	43	27	1,6				
																					1	44	25	1,8					
																					1	45	30	1,5					
																					1	47	31	1,5					

1. Messung: 8 Wochen nach Azetolyse

2. Messung: 1½ Jahre nach Azetolyse

Häufigstes Verhältnis a/b zwischen 1,4 und 1,7

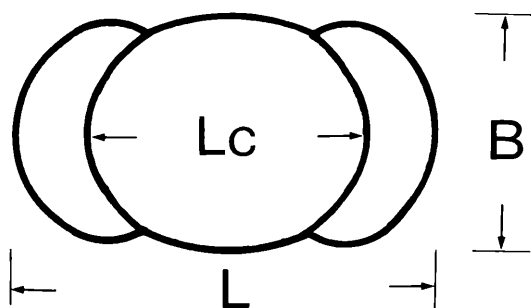
1. Messung: 8 Wochen nach Azetolyse  
 2. Messung: 1½ Jahre nach Azetolyse

Häufigstes Verhältnis a/b zwischen 1,4 und 1,7

# Maß-Tabelle III

*Corpus*

Meßdaten (Angabe in  $\mu$ )





Standorte																				
GFÖHL						PAUDORF						TÜRNITZ								
1. Messung		2. Messung				1. Messung		2. Messung				1. Messung		2. Messung						
Anz. gem. Körner	L	Anz. gem. Körner	L	B	Anz. gem. Körner	H	Anz. gem. Körner	L	Anz. gem. Körner	L	B	Anz. gem. Körner	H	Anz. gem. Körner	L	Anz. gem. Körner	L	B	Anz. gem. Körner	H
4	42	1	40	34	28	29	1	35	1	40	40	1	24	1	38	1	36	42	1	33
1	43	1	44	37			2	37	1	40	42	1	28	1	40	1	38	44	1	38
4	44	1	46	40			1	39	1	42		1	29	4	42	1	41	40	1	40
11	45	1	47	42			11	40	1	42	52	1	30	3	43	1	43	38	1	41
4	47	1	47	46			12	42	1	42	41	1	31	6	44	1	45	46	1	42
26	48	1	48	42			7	44	1	43	42	1	37	31	45	1	48	45	1	43
5	49	1	48	42			34	45	1	43	51	1	38	25	47	1	48	49	1	45
31	50	1	48	46			33	47	1	43	50	1	39	12	48	1	48	47	1	47
4	51	1	49	50			12	48	1	45	44	1	40	9	49	1	48	45	1	49
10	52	1	50	52			22	49	1	46	46	1	41	36	50	1	50	45		
6	53	1	50	51			30	50	1	48	38			10	51	1	50	43		
3	54	1	50	49			9	52	1	48				6	52	1	50	48		
2	55	1	52	52			1	55	1	48	46			3	53	1	50	42		
1	56	1	52	50			1	57	1	50	41			2	54	1	51	45		
		1	53	50					1	50	42			3	55	1	51	48		
							4	50	50					1	52	49				
							1	50	53					1	52	46				
							1	50	45					1	52	48				
							1	50	42					1	52	48				
							1	52	45					1	52	47				
							1	52	51					1	53	40				
														1	54	47				
														1	55	48				
														1	55	46				
														1	56	45				
														1	56	43				

1. Messung: 8 Wochen nach Azetolyse; 2. Messung: 1½ Jahre nach Azetolyse.

1. Messung: 8 Wochen nach Azetolyse; 2. Messung: 1½ Jahre nach Azetolyse.

Ultramikrotomschnitte wurden hergestellt von azetylierten Pollenkörnern, welche über Alkohol in Epon eingebettet und in der Abteilung für Elektronenmikroskopie (Leiter: Prof. CARNIEL) des Botanischen Instituts der Universität Wien (Vorstand: Prof. F. EHRENDORFER) geschnitten wurden.

Alle Präparationsverfahren, von der Aufsammlung, Azetolyse, Reinigung, Trocknung, Einbettung, Bedampfung sowie Licht- und Rasterelektronenmikroskopbedienung wurden ausnahmslos vom Verfasser persönlich durchgeführt. Ebenso alle Phasen der Mikrophotographie, der Bildvergrößerung und der Tafelherstellung.

### *Gebrauchte Vergrößerungen bei den Tafelabbildungen:*

Trockensysteme	LIM 63×	Vergr.: 500×
		1000×
Immersionssysteme	LIM 100×	Vergr.: 2000×
	Phako+(−)	2000×
	IK	2000×
Rasterelektronenmikroskopie	REM	Vergr.: 2000×
		5000×
		10.000×

Die Vergrößerungsmaßstäbe sind auf den Tafeln bzw. auf den Tafelerklärungen jeweils angegeben.

Bei REM-Aufnahmen bedeutet der Balken an der Basis jeweils die Vergrößerungsmarke am TV-Schirm des Cambridge 600-Rasterelektronenmikroskopes.

### *Verwendete Geräte:*

Lichtmikroskopie: Zetopan REICHERT

Trockenoptik 63× n. a. 0,8

Phasenkontrast+ 100× n. a. 1,30 Fluorit

Anoptralkontrast 100× n. a. 1,25

Interferenzkontrast 100× n. a. 1,25

Visopan REICHERT (für Messungen mit Trockenoptik 40×, 63×)

Rasterelektronenmikroskopie: Cambridge 600

Firma Cambridge-Dortmund

Bedampfungsanlage: Rotationskegelbedampfung

Firma Cambridge-Dortmund

(Konstruktion: Hofrat Prof. KRASSENIG, Graz)

## Terminologie

Außer jenen von ERDTMAN 1957 und 1965, HANSEN & CUSHING 1973, SIVAK 1973 und 1975, VAN CAMPO 1950 und später eingeführten Termini wurden einige neue Begriffe verwendet, und zwar:

Nodulum (plur.: nodula)	Knotenförmige, subalveoläre Exoexineninseln, (KLAUS 1972)
aequiten	Cappa-Exine im Äquator gleichmäßig dünn.
margicrass	Cappa-Exine an Cappa-Enden abgehoben oder verdickt.
tenuipectinat	Proximale Cappa-Exine dünn.
laevigat	Cappula glatt.
lepros-vermiculat	Saccus-Oberfläche zerfurcht mit wurmförmig verschlungenen Inseln.
Vermiculae	Buckelförmige, gewundene und wurmförmig verlängerte Vorwölbungen des Saccus-Tectum.
microgranulat	Mit kleinen Körnchen von 500–1000 Å besetzt (Tectum-Oberfläche).
perforat, punctat	Mit kleinen trichterförmigen Gruben versehen, welche an der Basis perforiert sein können (Tectum).
costa	Laterales Feld der Cappa zwischen den beiden Sacci (vgl. Abb. zu Tafelerklärung 6).
lineamantum costae	Lateraler Cappa-Rand.
margo	Cappa-Randfeld, welches an die Saccuswurzeln anschließt.
Zentrum	Proximale Cappa-Fläche (vgl. Abb. zu Taf. 6).

## Bedankungen

Wesentliche Voraussetzung für die Inangriffnahme der pollenmorphologischen Speziesbeschreibung der Gattung *Pinus* war die Ermöglichung der Beschaffung des Rasterelektronenmikroskopes und der Präparationsapparaturen. Für einen entsprechenden Beitrag ist besonders dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich (Projekt-Nr. 2962) sowie dem Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung zu danken.

Wertvolle technische Hinweise verdanke ich den Herren der Firma Reichert, Optische Werke, Wien (den Herren Dr. DELINK, BRAD, BRAD-SCHOWSKY), sowie der Firma Leitz Austria (Prok. Ing. WILLMS). Die Fir-

ma Cambridge-Dortmund und deren Vertretung in Wien trugen wesentlich zur Erhaltung der bewährten Funktionstüchtigkeit des Cambridge 600 bei. Den verantwortlichen Herren sei dafür ganz besonders herzlich gedankt.

Wichtiges Vergleichsmaterial zur Pinuspollenbestimmung verdanke ich Herrn Prof. Dr. Sievert NILSSON, Stockholm, dem Leiter des Palynologischen Laboratoriums, sowie Herrn Prof. Dr. Alan GRAHAM, Kent, USA, Dr. E. CRITCHFIELD, Placerville, USA, Mr. Gary LOEWE, San Diego, sowie Herrn Dr. Reinhard WEBER, Mexico City.

Herr Prof. CARNIEL, Botanisches Institut der Universität Wien (Vorstand: Prof. Dr. F. Ehrendorfer), stellte seine fachwissenschaftliche Erfahrung und alle erforderlichen Apparaturen zur Anfertigung der Ultramikrotomschnitte in dankenswerter Weise zur Verfügung.

Bei den Pollenmessungen halfen Mag. Ch. PECHATSCHKE und cand. phil. R. ZETTER. Die Reinschrift des Manuskriptes besorgte in bewährter Weise Frau B. GLOCK.

Alle diese freundlichen und wesentlichen Unterstützungen haben zum Gelingen der Arbeit beigetragen, wofür herzlich zu danken ist.

## Literatur

- ANDERSON, E., 1954: Efficient and inefficient methods of measuring specific differences. – Statistics and Mathematics in Biology, Iowa State Univ. Press, p. 93–106.
- AYTUG, B., 1960: Quelques mensuration des pollens de *Pinus sylvestris* L. – Pollen et Spores 2, (2): 305–309.
- AYTUG, B., 1962: Diagnose des pollens de *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata* des Pyrénées. – Pollen et Spores IV, (2): 283–297.
- BAGNELL, R. C., 1975: Species distinction among pollen grains of *Abies*, *Picea*, and *Pinus* in the Rocky Mountain area (a Scanning electron microscop study). – Rev. Palaeobot. & Palynol., 19: 203–220.
- BERTSCH, K., 1951: Geschichte des deutschen Waldes. – 3. Aufl., Fischer, Jena.
- BEUG, H., 1961: Leitfaden der Pollenbestimmung. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1916: Die Föhrengesellschaften der Zentralalpentäler. – Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges.
- CARATINI, C., VAN CAMPO, M., SIVAK, J., 1972: Pollen de *Cathaya* (Abietaceae) au Tertiaire en France. – Pollen et Spores, Paris, 14 (2): 169–172.
- CARLISLE, A., TEICH, A. H., 1970: The Hardy-Weinberg law used to study inheritance of male inflorescence color in a natural Scots pine population. – Can. J. Bot. 48: 997–998.

- CRITCHFIELD, W. B., LITTLE, E. L., 1966: Geographic distribution of the pines of the world. – U. S. Dep. of Agr., Forest Service. Misc. Publ. 991.
- DUBOIS, G., DUBOIS, C., 1934: Sur les modifications forestières flandrienne de la région parisienne. – *Compte rendus des séances des l'Acad. des Sci.*, T. 198, p. 1445, Paris.
- DUBOIS, G., DUBOIS, C., 1938: Sur quelques revêtements tourbeux de Haute Tarentaise. – *C. R. Acad. Sc.*, T. 207, p. 502, Paris.
- DUBOIS, G., 1938: Les végétations forestières quaternaires de la Nord-Est de la France, d'après la méthode pollenanalytique. – *C. R. du 1<sup>er</sup> Congrès lorrain des Soc. Sav. de l'Est de la France*, p. 161–172, Nancy.
- EHRENDORFER, F., 1952: Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 75: 137–152.
- EHRENDORFER, F., 1972: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – 2., erw. Aufl., Stuttgart.
- ERDTMAN, G., 1957: Pollen and spore morphology: Plant taxonomy. Stockholm.
- ERDTMAN, G., PRAGLOWSKI, J., NILSSON, S., 1963: An introduction to a Scandinavian pollen flora. – Stockholm, II: 1–90.
- ERDTMAN, G., 1965: Pollen and spore morphology: Plant taxonomy, Gymnospermae, Bryophyta (Text). – Stockholm.
- ERDTMAN, G., BERGLUND, B., PRAGLOWSKI, J., 1961: An introduction to a Scandinavian Pollen Flora. – *Grana Palynol.* II, (3): 3. Stockholm.
- FLORIN, R., 1963: The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space. – *Acta Horti Berg.* 20, (4 und 6).
- FIRBAS, F., FIRBAS, I., 1936: Zur Frage der größenstatistischen Pollendiagnosen. – *Beih. Bot. Cbl.* 54, (B): 329–335.
- FISCHER, M., 1976: Naturgeschichte Österreichs. – Forum Verlag, Wien.
- GAUSSEN, H., 1960: Les Gymnospermes, actuelles et fossiles. – *Trav. du Lab. Forest des Toulouse.* 6 (9): 1–272.
- GUINIER, Ph., 1933: Les race de Pin sylvestre de l'Est de la France et des régions limitrophes. – *Bull. Soc. Lorraine des Amis des Arbres.* 11. J. 51: 1–12 suppl., Nancy.
- HANSEN, B. S., CUSHING, J. S., 1973: Identification of pine-pollen of late quaternary age from the Chuska Mts., New Mexico. – *Bull. Geol. Soc. Am.* 84, (4): 1181–1200.
- HÖRMANN, H., 1929: Die pollenanalytische Unterscheidung von *Pinus montana*, *Pinus sylvestris* und *Pinus cembra*. – *Ö. B. Z.* 78: 215–228, Wien.
- JALAS & SUOMINEN, 1973: Atlas Florae Europaeae, 2. Gymnospermae. – Helsinki 1973.
- KARL, J., 1956: Zur Rassenfrage der Waldföhre (*Pinus sylvestris* L.) in Südbayern. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 31.
- KLAUS, W., 1967: Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte Salzburgs: Das Torfmoor am Walserberg. – *Verh. Geol. B. A.*, H. 1/2, Wien.

- KLAUS, W., 1972: Saccusdifferenzierungen an Pollenkörnern ostalpiner Pinus-Arten. – Ö. B. Z. 120: 93–116, Wien.
- KLAUS, W., 1975: Über bemerkenswerte morphologische Bestimmungsmerkmale an den Pollenkörnern der Gattung Pinus L. – Linzer biol. Beitr., 7/3: 329–369.
- KLAUS, W., 1977: Forschungsschwerpunkte der Paläobotanik und Palynologie der Universität Wien. – Rev. Paläobot. Palynol. 23: 303–330, Elsevier Verl., Amsterdam.
- KRUTZSCH, W., 1971: Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen und Pollen sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropa. – Lief. IV, Fischer Verl., Jena.
- KRÜSSMANN, G., 1972: Handbuch der Nadelgehölze. – Paul Parey Verl., Berlin.
- MARCEY, E., 1951: Pollenuntersuchungen an Föhren (Pinus sylvestris L.) verschiedener Provenienz. – Mitteil. schweiz. Anst. f. forst. versuch., XXVII: 348–405, Zürich.
- MENENDEZ, A., J. y M. D'ORTEGA SADA, 1958: Determination de los especies de Pinus que en los alrededores de Puebla de Sanabria (Zamora) vivieron a la largo del Tardiglacial y el Holoceno. – Revista las Ciencias, XXIII, 4, Madrid.
- MERXMÜLLER, H., 1952/53: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. – Jb. d. Ver. z. Schutz d. Alpenpflanzen und -tiere.
- MILLAY, M. A., TAYLOR, Th. N., 1970: Studies of living and fossil saccate pollen grains. – Micropalaeont., New York 16, (4): 463–470.
- MIROV, N. T., 1967: The genus Pinus. – Univ. Calif. Berkeley, Ronald Press Cy., New York.
- MONOSZON-SMOLINA, M. K., 1949: Au sujet de la morphologie du pollen de certaines espèces du genre Pinus (russisch). – J. Bot. Moskau, 34, (4): 352–380.
- NEVIANI, I., 1961: Sulla possibilita di determinazione di Pinus mugo e Pinus sylvestris in pollini fossili della torbiera die Fonteghe. – Rev. Ital. Palaeont. e Stratigr. LXVII, (1): 53–75.
- PARDE, L., 1937: Les Conifères. – Paris.
- PILGER, R., 1926: Genus Pinus. In: EGLER, A., K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. – 13, Gymnospermae. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- PLA DALMAU, J. M., 1961: Polen. Girona.
- POKROWSKAYA et al., 1950: Pollen-Analysis. – Gosgeolizdat. Moskau.
- PRAGLOWSKI, J. R., 1964: Notes on the pollen morphology of Swedish trees and shrubs. – Grana Palynol. III, (2): 64, 65, Stockholm.
- PRAVDIN, L. F., 1964: Common pine (Pinus sylvestris), its variability, intra-specific systematics and selections. – Akad. NAUK SSSR, Moskau.
- RIKLI, M., 1943: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. – Hans Huber, Bern.
- RUBNER, K., REINHOLD, F., 1953: Das natürliche Waldbild Europas. – Paul Parey, Hamburg.

- RUDOLPH, K., 1935: Mikrofloristische Untersuchungen tertiärer Ablagerungen im nördlichen Böhmen. – Beih. Bot. Cbl. 54, Abt. B. Wien.
- SCHMIDT, R., 1975: Pollenanalytische Untersuchungen zur spätglazialen bis mittelpostglazialen Vegetationsgeschichte im Raume Bozen. – Linzer biol. Beitr. 7, (2): 225–247.
- SCHARFETTER, R., 1954: Ein Beitrag zur Biographie der Gattung Pinus. – Festschrift für E. Aichinger I: 43–49, Springer Verl., Wien.
- SCHMID, E., 1936: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. – Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz.
- SCHMUCKER, Th., 1942: The tree species of the Northern Temperate Zone and their distribution. – *Silvae Orbis*, 4: 54–80.
- SCHÜTT, P., 1959: Züchtung mit Kiefern, 2. Teil. Kreuzungen, Resistenzzüchtungen und Zytologie. – Mitt. Bdsforsch. Forst- und Holzwirt. 42, Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, p. 1–40.
- SHAW, G. R., 1914: The genus Pinus. – *Arnold. Arbor.*, 5: 225–227.
- SIVAK, J., 1973: Observations nouvelles sur les grains de pollen de Tsuga. – *Pollen et Spores* XV: 3, 4, Paris.
- SIVAK, J., 1975: Les caractères de diagnose des grains de pollen à ballonnets. – *Pollen et Spores* XVII: 3, Paris.
- SIVAK, J., CARATINI, C., 1973: Determinations de pollens de Pinus Américains dans le Miocène Inferieur des Landes (France), d'après la structure de l'ectexine de leurs ballonnets. – *Grana palynol.* 13, (1): 1–17.
- STARK, P., 1927: Über die Zugehörigkeit des Kiefernpollen in den verschiedenen Horizonten der Bodenseemoore. – *Bot. Ges.* 45: 40–47.
- STARK, P., 1928: Die Moore des badischen Bodenseegebietes. II. Das Areal um Hegne, Dettingen, Kaltbrunn, Mindelsee, Radolfszell und Espasingen. – *Ber. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br.*, p. 208–225.
- STEVEN, H. M., CARLISLE, A., 1959: The native pinewoods of Scotland. – Oliver & Boyd, Ltd. Edinburgh.
- STUDT, W., 1926: Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. – Math.-nat. Fak. Univ. Hamburg. Diss.
- TING, W. S., 1966: Determination of Pinus species by pollen statistics. – *Univ. Calif. Publ. Geol. Sc.* 58: 1–168, Berkeley, Los Angeles.
- VAN CAMPO, M., 1950: Recherches sur la phylogénée des Abietinées d'après leurs grains de pollen. – *Trav. du Lab. Forest de Toulouse*, 4, (1): 1–177.
- VAN CAMPO, M., 1971: Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollen de Gymnospermes et d'Angiospermes. – *C. R. Acad. Sc. D., Paris*, 16: 2071–2074.
- VAN CAMPO, M., SIVAK, J., 1972: Structure alveolaire de l'ectexine des pollens a ballonnets des Abietacées. – *Pollen et Spores*, XIV, (2), Paris.
- VAN DER BURGH, J., 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.
- WELTEN, M., 1944: Pollenanalytische, stratigraphische und geochronologische Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 21.
- WODEHOUSE, R. P., 1935: Pollengrains. – McGraw-Hillcoy Inc., New York.
- WU, CHUANG-IWEN, 1956: The taxonomic revision and phytogeographical study of Chinese pines. – Acta Phytotaxonom. Sinica 5: 131–164.
- ZAKLINSKAYA, E. D., 1957: Stratigraphische Bedeutung der Nacktsamer-Pollen in den känozoischen Ablagerungen des Pavlodor-Irtisch- und nördlichen Aralgebietes. – Trudy AN SSSR, Geol. Inst. 6, p. 219.

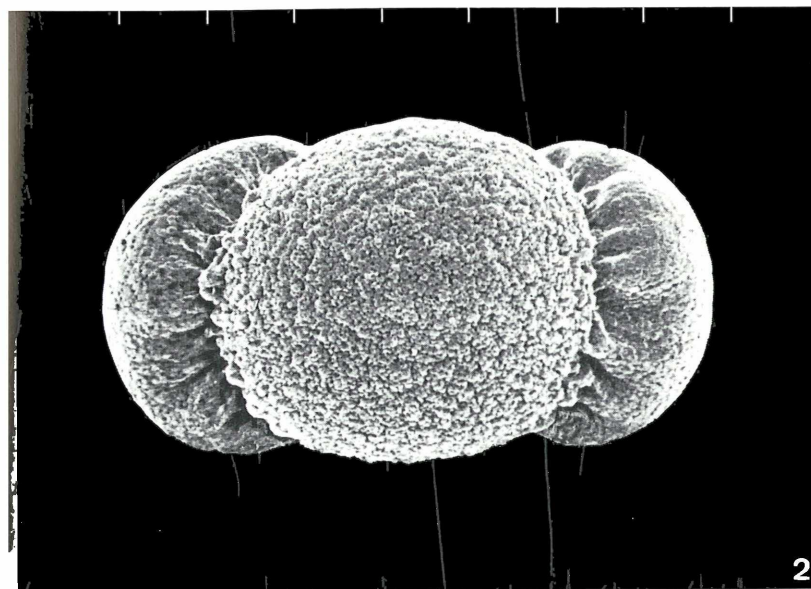
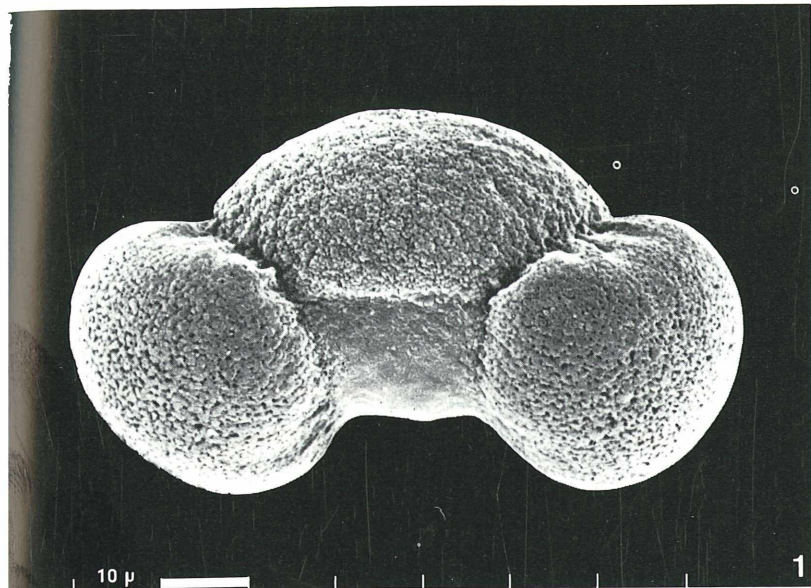
*Tafel 1.* Form der Pollenkörner von *Pinus sylvestris* L.

REM-Aufnahmen

Vergrößerung: 1000×

- Fig. 1. Seitenansicht (aspectu lateralis) eines voll expandierten Pollenkornes. Die häufigste Form des Größen- und Anheftungsverhältnisses von Pollenkörper und Luftsäcken. Material: Paudorf, Niederösterreich.
- Fig. 2. Polansicht (aspectu proximalis) eines stärker skulpturierten, voll expandierten Pollenkornes. Größen- und Anheftungsverhältnis von Körper und Luftsäcken entspricht dem Normaltyp. Material: Tünnitz, Niederösterreich.



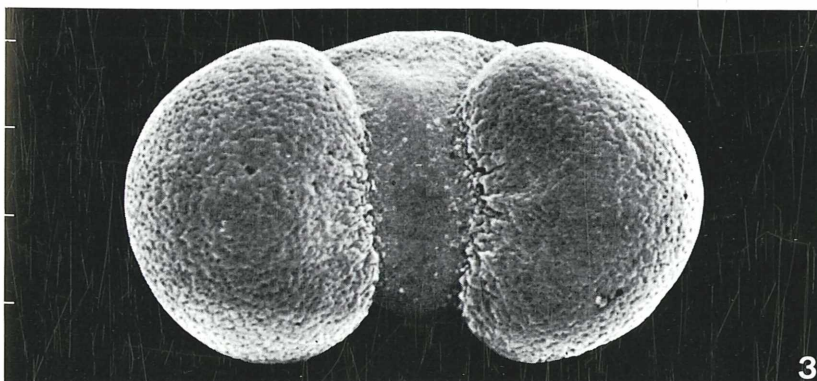
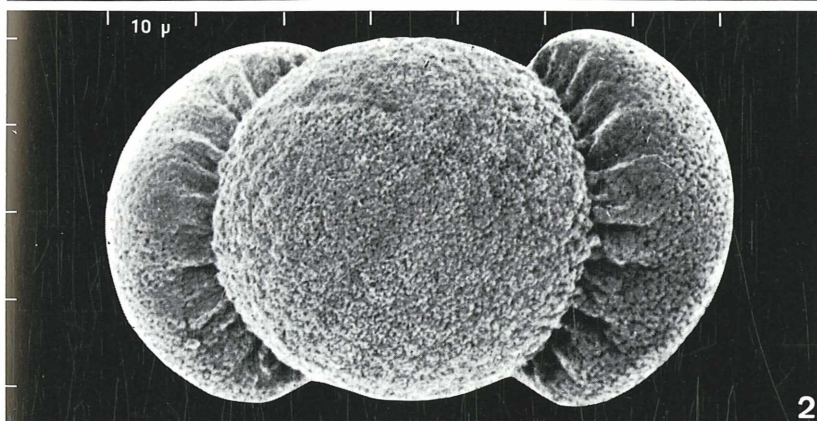
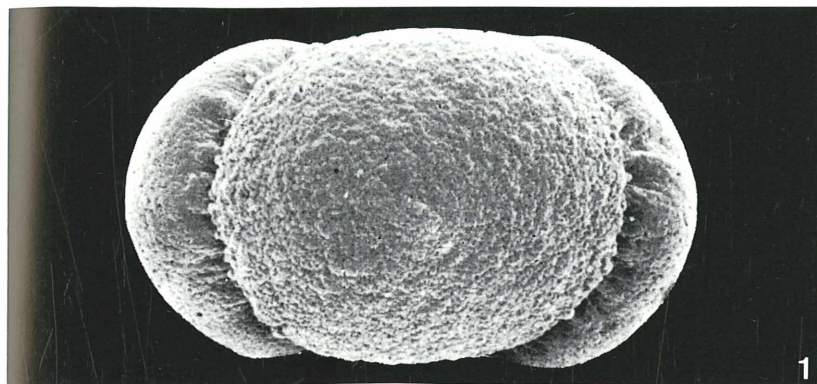


*Tafel 2.* Variabilität der Polansichten von Pollenformen der Rot-Kiefer verschiedener Standorte Niederösterreichs.

REM-Aufnahmen

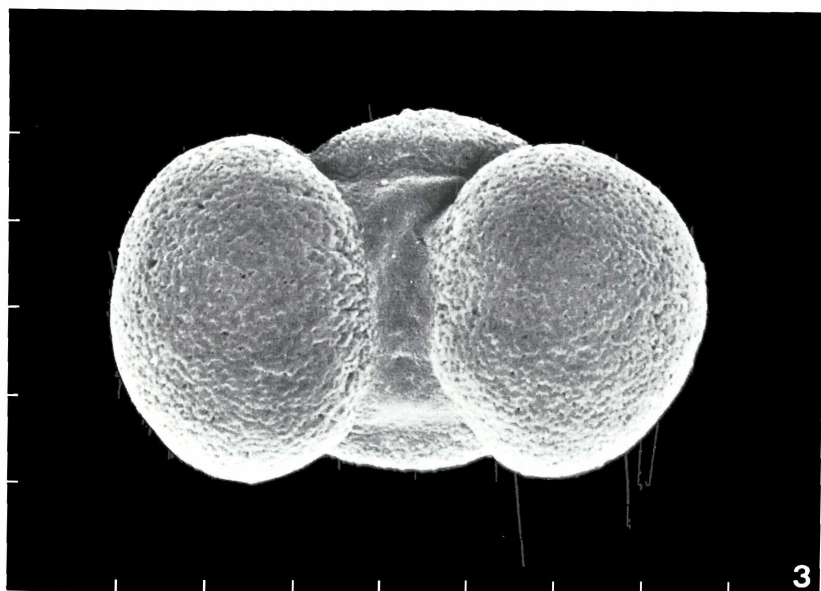
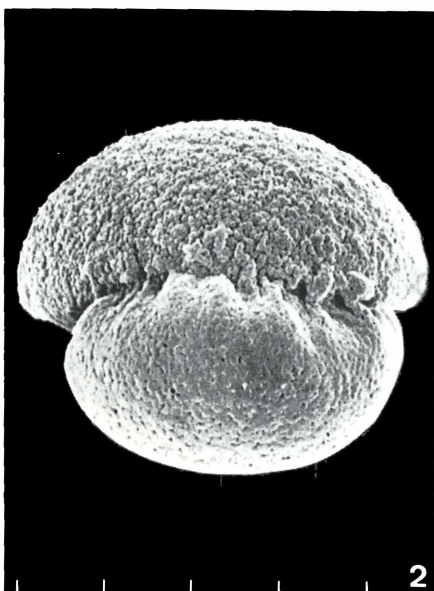
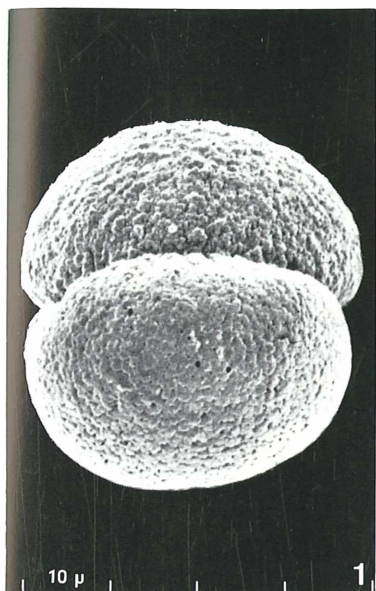
Vergrößerung: 1000×

- Fig. 1. Polansicht (aspectu proximalis) einer Form mit besonders langgestrecktem Corpus. Sacci wenig ausgebreitet. Material: Gföhl, Niederösterreich.
- Fig. 2. Polansicht (aspectu proximalis) einer Form mit rundem Corpus und stark an der Anheftung eingeschnürten, die Körperbreite überragenden Sacci. Klein-alveolater, für *Pinus sylvestris* normaler Corpus-Skulptur-Typ. Material: Gföhl, Niederösterreich.
- Fig. 3. Polansicht (aspectu distalis), aus welcher das normale Größenverhältnis Corpus-Saccus hervorgeht. Distale Saccusanwachslinie etwa ein  $\frac{1}{3}$  kürzer als Corpusbreite. Material: Paudorf, Niederösterreich.



*Tafel 3.* Seiten- und Polansicht von normal ausgebildeten Pollenformen.  
REM-Aufnahmen  
Vergrößerung: 1000×

- Fig. 1. Seitenansicht (*aspectu marginalis*) eines eher schmalen, hohen Pollenkornes mit halbrundem Corpus. An der Anwachsstelle eingeschnürter, überhalbkugelförmiger Saccus. Normaltyp der Corpus- und Saccus-Skulptur. Keine marginale „Krausen“-Bildungen (no marginal crests). Material: Paudorf, Niederösterreich.
- Fig. 2. Seitenansicht (*aspectu marginalis*) eines normal flachen Pollenkornes. Breiter, halbrunder oblater Corpus. Weniger breite Sacci, an der Anwachsstelle stark zusammengezogen (“indented”). Schwache Andeutung einer marginalen „Krausen“-Bildung durch Fusion von abgehobenen Alveolengruppen nahe der Saccuswurzel. Material: Gföhl, Niederösterreich.
- Fig. 3. Polansicht (*aspectu distalis*) mit deutlich überhalbkugelförmig ausgebildeten Sacci: Kurze Anheftungslinie am Corpus. Material: Paudorf, Niederösterreich.



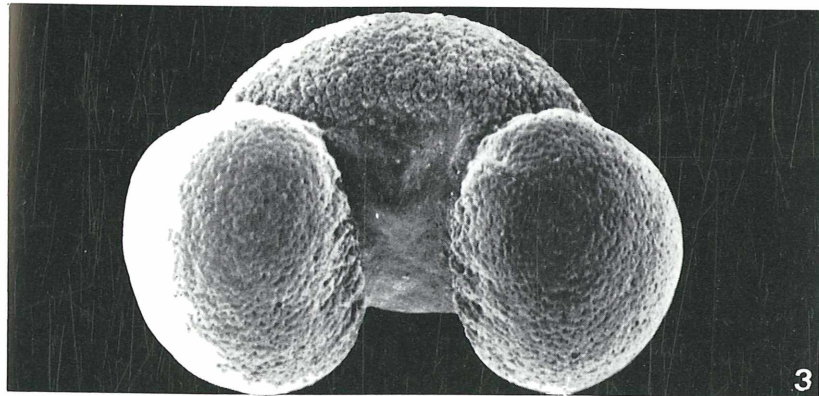
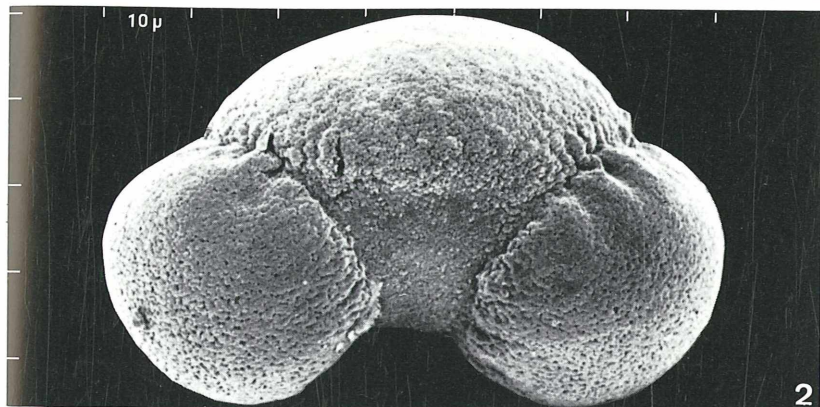
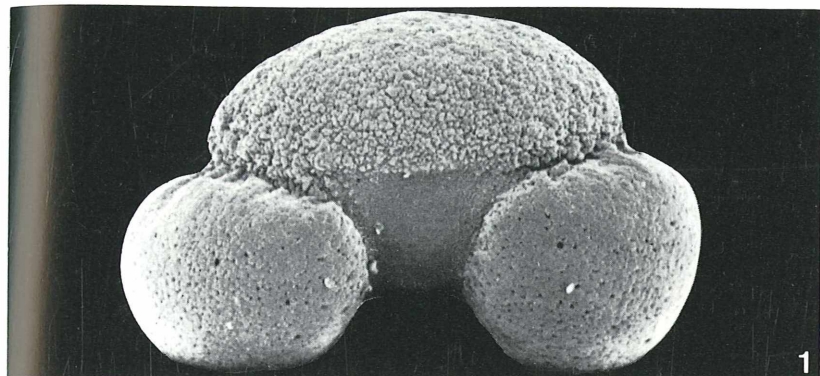
*Tafel 4.* Seitenansicht (aspectu lateralis) und die Variabilität ihrer Form an verschiedenen Standorten Niederösterreichs.

REM-Aufnahmen

Vergrößerung: 1000×

- Fig. 1. Seitenansicht einer Form mit tiefer als normal angesetzten Sacci und relativ kleinem, proximalem Übergangswinkel von Corpus zu Saccus. Körper extrem grob skulpturiert. Saccusoberfläche mit geringem Relief. Material: Türnitz, Niederösterreich.
- Fig. 2. Seitenansicht einer Form mit großem Corpus und flach angesetzten Sacci. Cappa-Rand im Marginalbereich mit schwach angedeuteter „Krausen“-Abhebung. Material: Gföhl, Niederösterreich.
- Fig. 3. Zwischenlage zwischen Seiten- und Distalansicht. Deutlich abgesetzter Übergang von Cappa-Skulptur zur glatten Cappula. Keine marginale Krausenbildung. Material: Paudorf, Niederösterreich.

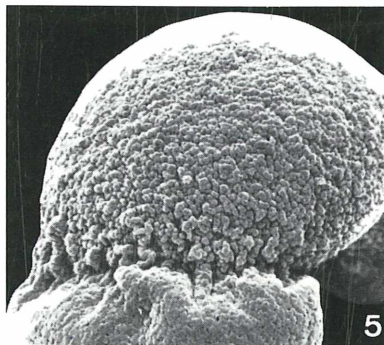
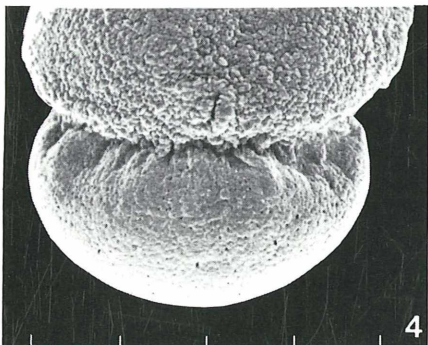
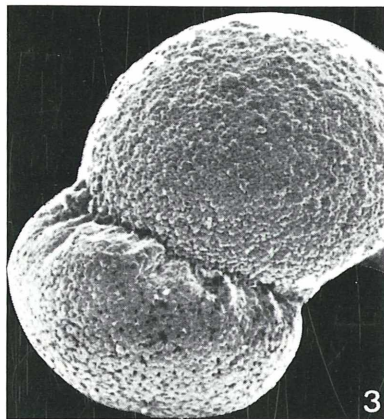
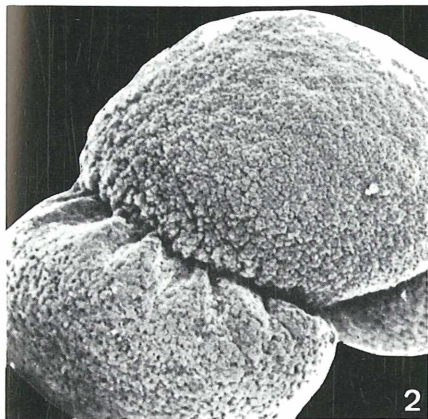
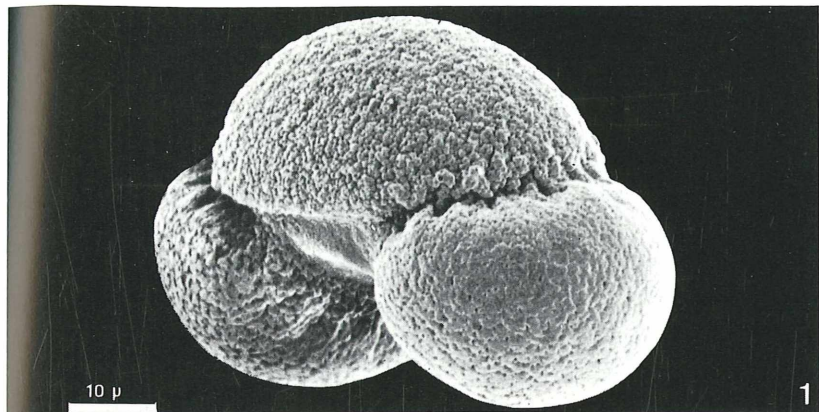




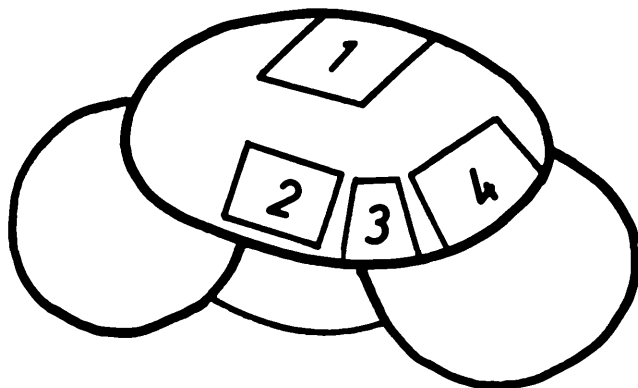
*Tafel 5.* Marginale Exinensulptur am Übergang von Corpus zu Saccus.  
REM-Aufnahmen  
Vergrößerung: 1000×

- Fig. 1. Marginalansicht. Unterschiede der Cappa-Sulptur: Costal-, Marginal- und Übergangsbereich. Im Marginalbereich schwache Andeutung von einzelnen Alveolenfusionen zu Cristae marginalis. Weniger häufige Variante. Material: Türnitz, Niederösterreich.
- Fig. 2. Margo mit geringfügig gröberer Struktur. Häufige Ausbildung. Material: Türnitz, Niederösterreich.
- Fig. 3. Margo aus gleichmäßig kleinen Alveolenkuppen ohne Fusionen aufgebaut. Typische Normalform. Material: Paudorf, Niederösterreich.
- Fig. 4. Gleichmäßig kleinalveolierte Marginalskulptur mit einer einzigen, seitlich aufgeblähten Alveolenfusion.
- Fig. 5. Margo mit schwach angedeuteter, nicht beiderseitig symmetrisch orientierter Alveolenabhebung und Fusion zu sehr schwacher Krausenbildung ("marginal crests"). Seltener Form. Material: Türnitz, Niederösterreich.





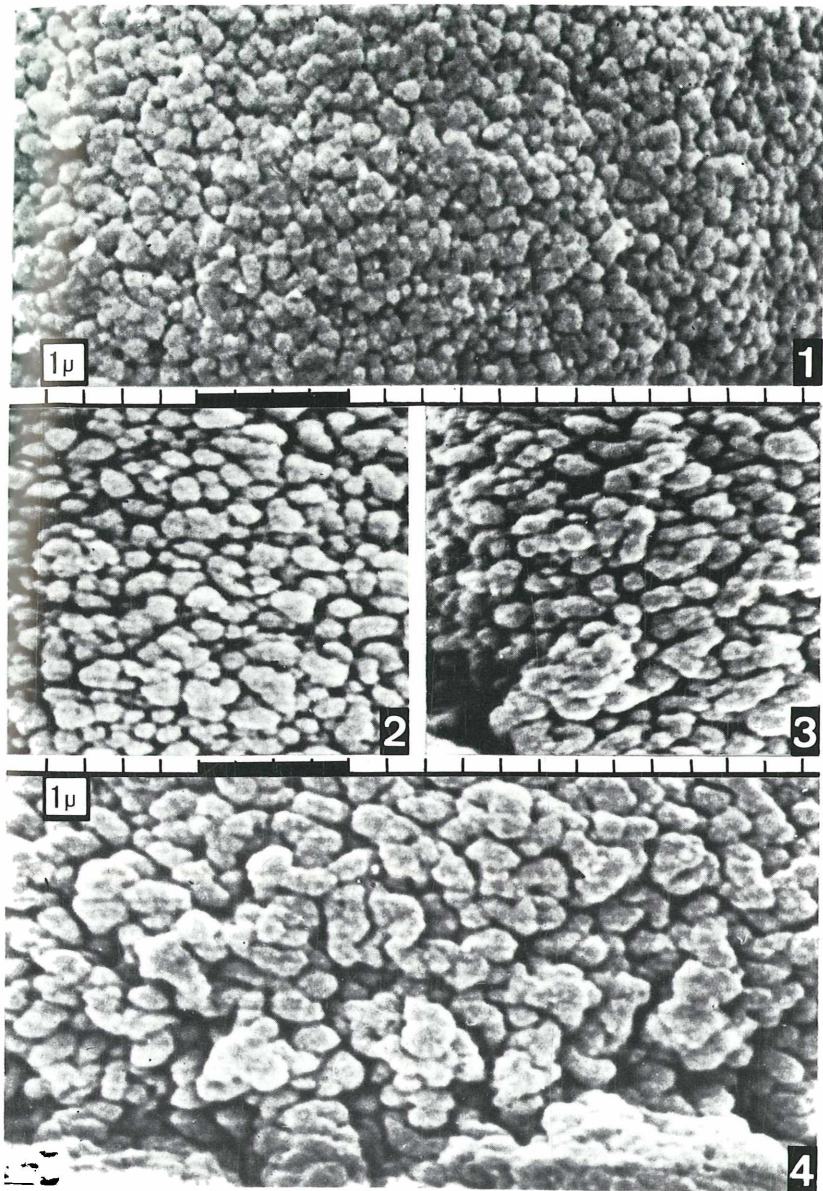
# REM-Untersuchungsflächen der Cappa-Skulptur



- 1 – Zentrum
- 2 – Costalbereich
- 3 – Übergangsbereich Costa-Margo
- 4 – Marginalbereich

*Tafel 6.* Cappa-Skulptur  
REM-Aufnahmen  
Material: Paudorf  
Vergrößerung: 5000×

- Fig. 1. Zone 1: Zentrum. Skulptur am proximalen Pol. Alveolenkuppen vorwiegend rund bis polygonal. Durchmesser  $0,5\ \mu\text{--}1\ \mu$ .
- Fig. 2. Zone 2: Costa: Alveolenkuppen des Costalbereiches etwas größer und unregelmäßiger geformt als am proximalen Pol, jedoch im Gesamtbild eher regelmäßig und im gleichen Höhenniveau.
- Fig. 3. Zone 3: Costa-Margo-Übergang. Hier beginnen die ersten Tectum-Abhebungen. Die Skulptur wird davon wenig beeinflusst. Obere Bildhälfte – Skulpturelemente ähnlich in Form und Größe wie Fig. 2. Unterer Bildrand – Accumulation mehrerer Alveolen, offenbar abgehoben.
- Fig. 4. Zone 4: Marginale Skulptur. Langgestreckte ( $0,2\ \mu\text{--}0,6\ \mu$ ) und zu Fusionen ( $3\ \mu \times 2\ \mu$ ) gruppierte Alveolen. Ungleichmäßig über das Oberflächenniveau emporragend und in grubige Vertiefungen zerfurcht. An der Basis: eingeschnürter ("indented") Übergang in den Saccus.



*Tafel 7* Variabilität der Cappa-Skulptur an 4 ausgewählten Zonen. Die korrespondierenden Figuren (z. B. 1 und 1) zeigen jeweils Skulpturen gleicher Zonen an verschiedenen Pollenkörnern.

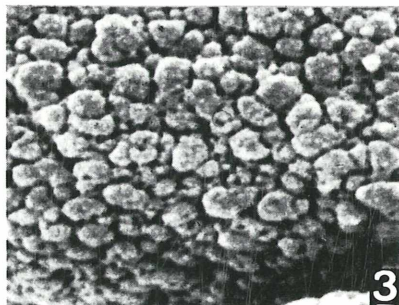
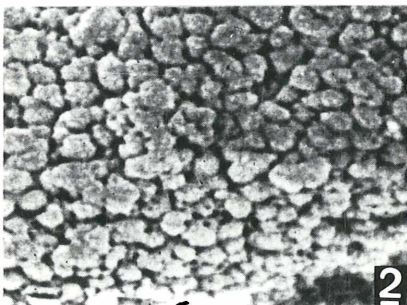
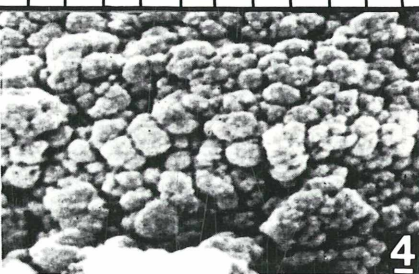
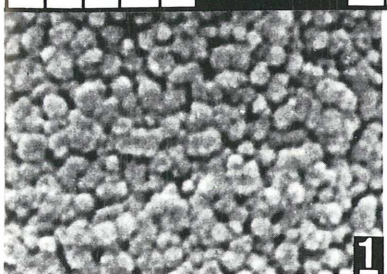
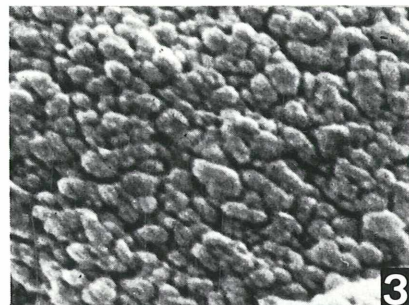
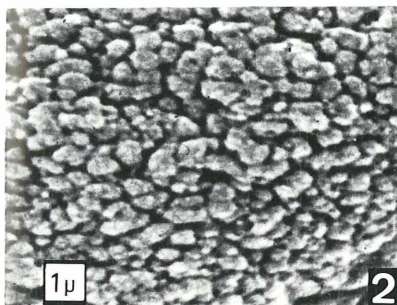
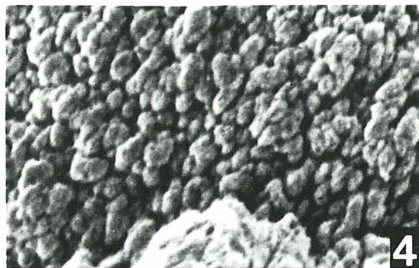
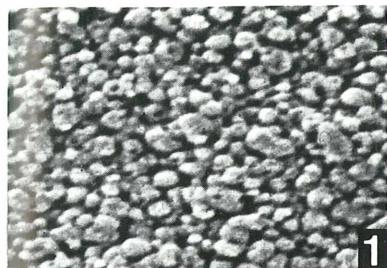
REM-Aufnahmen

Vergrößerung: 5000x

Material: Gföhl und Paudorf

- Fig. 1 und 1. Zone 1: Zentrum. Recht konstante Skulpturen. Alveolenkuppen eher rund, klein ( $0,5\ \mu-1\ \mu$ ), gleichmäßig verteilt, niveaugleich, teilweise perforiert.
- Fig. 2 und 2. Zone 2: Costae. Konstant scheint die gemischte Anordnung großer und kleiner, polygonaler nicht verwachsener Alveolenkuppen. Zahl der Perforationen sehr variabel, aber meist vorhanden.
- Fig. 3 und 3. Zone 3: Übergangsbereich Costae-Margo. Sehr variable Skulpturen. Vorwiegend ähnlich Zone 2, gelegentlich aber auch wie Zone 4.
- Fig. 4 und 4. Zone 4: Margo. Sehr variabel. Etwa 20 % der Körner mit Alveolenfusionen. Meist finden sich größere Alveolen, auch gestreckt bis  $3\ \mu$ . Vorwiegend mittelmäßig perforiert. Am Saccusansatz sehr konstant reduziert ("indented").

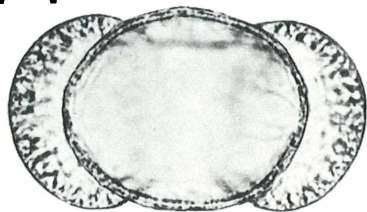




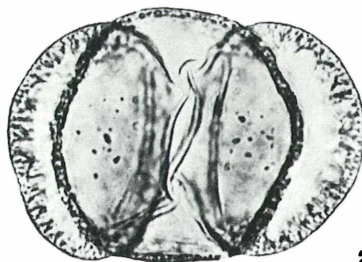
*Tafel 8.* Corpus-Form  
und aberrante Einzelkörner in Polansicht  
LIM 63 × Trockensystem  
Vergrößerung: einheitlich 750×

- Fig. 1. Corpus längsoval. Häufigste Variante. Verhältnis Länge : Breite = 44  $\mu$  : 36  $\mu$ . Index 1,2. Material: Paudorf.
- Fig. 2. Corpus isodiametrisch. Seltene Variante. Verhältnis Länge : Breite = 46  $\mu$  : 46  $\mu$ . Index 1. Material: Türnitz.
- Fig. 3. Corpus breit-längsoval. Weniger häufig. Verhältnis Länge : Breite = 46  $\mu$  : 46  $\mu$ . Index 1. Material: Paudorf.
- Fig. 4. Corpus breit-längsoval. Verhältnis Länge : Breite = 45  $\mu$  : 45  $\mu$ . Index 1. Material: Senftenberg.
- Fig. 5. Corpus rund. Verhältnis Länge : Breite = 40  $\mu$  : 45  $\mu$ . Index 0,9. Material: Paudorf.
- Fig. 6. Corpus queroval (breit). Verhältnis Länge : Breite = 36  $\mu$  : 43  $\mu$ . Index 0,8. Material: Türnitz.
- Fig. 7. Corpus extrem queroval (breit). Verhältnis Länge : Breite = 37  $\mu$  : 44  $\mu$ . Index 0,8. Material: Türnitz.
- Fig. 8. Monosaccate, irreguläre, sehr seltene Form (weniger als 2 ‰). Kleiner, runder Corpus. Material: Paudorf.
- Fig. 9. Trisaccate Abnormität. Corpus rund. Sehr seltene Form. Material: Paudorf.
- Fig. 10. Völlig vom Normaltyp abweichende proximale Struktur der monosaccaten Form von Fig. 8. Reticulat bis punctat. Material: Paudorf.
- Fig. 11. Selten auftretende Form mit stark kontrahiertem Corpus. Solche, in jeder Blüte als Rarität auftretende Mißbildungen wurden im fossilen Zustand als eigene taxonomische Einheit behandelt. Material: Paudorf.
- Fig. 12. Pollenkorn-Mißbildung mit rundem Corpus und stark reduzierter Exoexinwand. Sehr selten. Material: Gföhl.

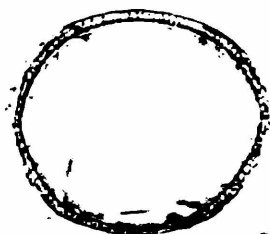
10μ



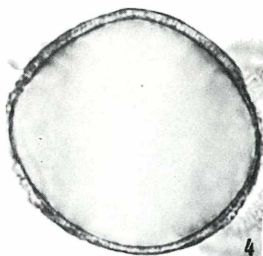
1



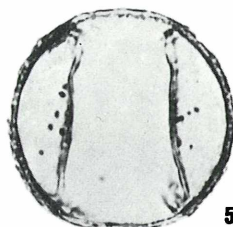
2



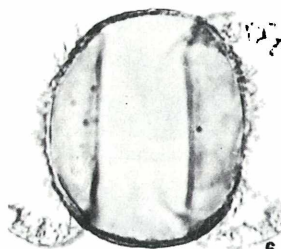
3



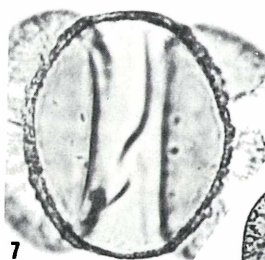
4



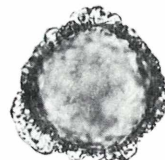
5



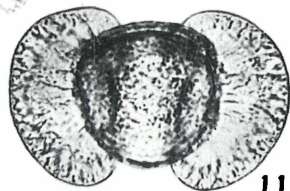
6



7



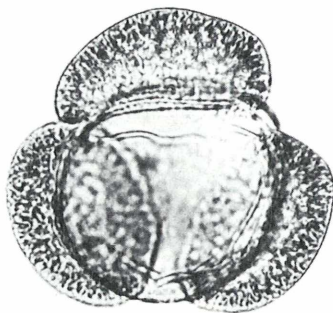
8



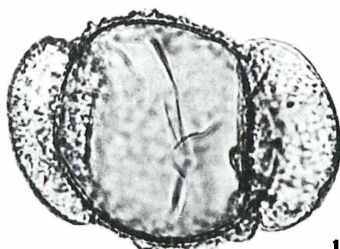
11



10



9



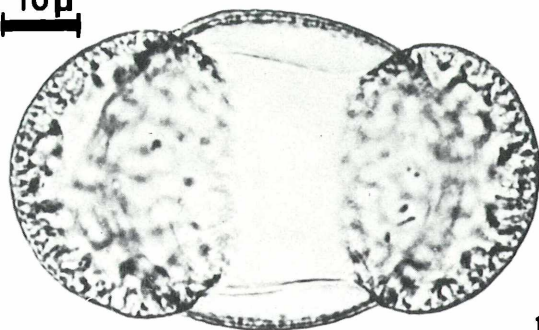
12

*Tafel 9. Cappula-Differenzierungen*  
 LIM 63×, LIM 100× Phako, REM.  
 Ultramikrotom.

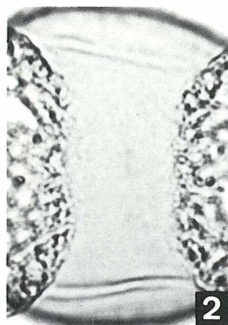
- Fig. 1. Distal-Ansicht. Die Cappula-Area zwischen den Sacci etwa rechteckig geformt. Das Rechteck ist dreimal so hoch wie breit. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 63, 1000×.
- Fig. 2. Cappula-Intexine glatt bis stellenweise schwach punktiert. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 63, 1000×.
- Fig. 3. Saccus-Ansatz an der Cappula. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 63, 1000×.
- Fig. 4. Musterung der Cappula-Intexine am Saccus-Ansatz. Annähernd vollkommen glatte Innen- und Außenfläche. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 Phako, 1000×.
- Fig. 5. Cappula-Skulptur in Nähe Saccus-Ansatz. Lose verstreut finden sich vereinzelt Exoexinengrana, welche dicht am Saccus-Ansatz zahlreicher werden und in die Saccusalveolen übergehen. Material: Paudorf. Vergrößerung: REM 1000×.
- Fig. 6. Innenfläche der Cappula-Intexine. Vollkommen glatt bis nur vereinzelt gewellt. Durch Section des Pollenkornes Innenfläche freigelegt. Die beiden zentral verlaufenden Parallelkanten markieren die Anheftungsstellen der Saccusbasen. Material: Senftenberg. Vergrößerung: REM 1000×.
- Fig. 7. Ultramikrotomschnitt parallel zur Pol-Achse. Der Schnitt trifft etwa die in Fig. 6 und Fig. 2 gezeigte Stelle. Die saccale Intexine setzt sich ohne Verdickung in jene der Cappula fort. Sowohl Innen- als auch Außenfläche glatt. In unmittelbarer Nähe des Saccusansatzes befinden sich kegelförmige saccale Nodula, welche mit den Alveolenwänden verbunden sind (Kombination: Alveolär – Collumellär). Material: Senftenberg. Vergrößerung: 1000×. Ultramikrotomschnitt: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.
- Fig. 8. Cappula-Skulptur. Die Oberfläche der Cappula-Intexine trägt nur ganz wenige Exinengrana. Es sind hohle Bläschen (Micro-Alveolen), welche an der Spitze perforiert erscheinen. Im Zentrum selten, gegen den Saccus-Ansatz häufiger. Es handelt sich um jene Feinpunktierung, welche in LIM 63, Fig. 2, schwach zu erkennen ist. Vergrößerung: REM 5000×.



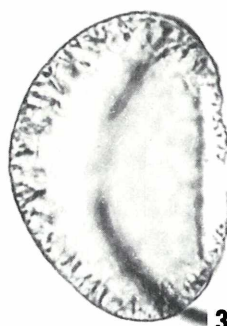
10  $\mu$



1



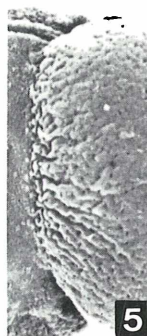
2



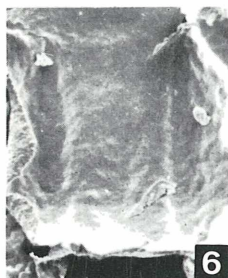
3



4



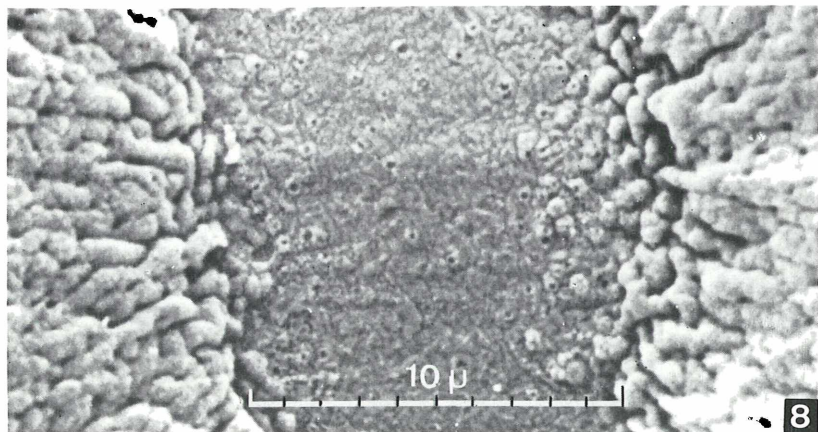
5



6



7

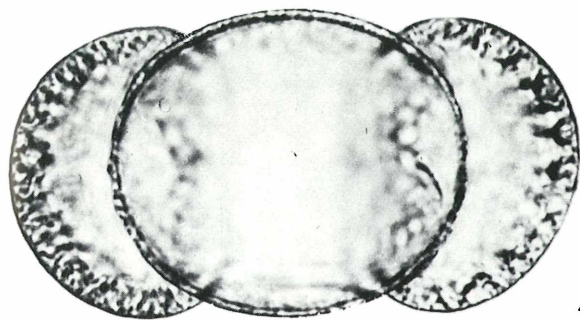


8

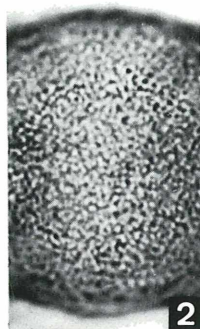
*Tafel 10.* Corpus-Exinen-Dicke im Äquator; Form in Proximalansicht und Marginalansicht. Cappa-Struktur.

Lichtmikroskopaufnahme LIM 63 und LIM 100, Öl, Phako +  
Vergrößerung: 1000× und 2000×

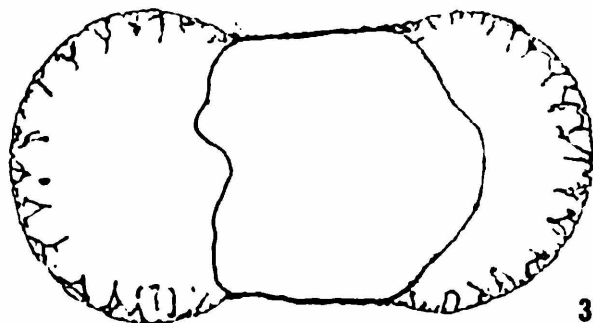
- Fig. 1. Normalform eines Pollenkornes von *Pinus sylvestris* in Proximalansicht. Rundum dünne Corpus-Exine (aequiten). Deutlich abgesetzte Sacci mit typischem Konturwinkel. Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 63; 1000×.
- Fig. 2. Cappa-Struktur am proximalen Pol (Zentrum). Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 63; 1000×.
- Fig. 3. Mikrotomschnitt in Äquatorebene. Dünne, subsaccale Corpus-Intexine. Saccus-Oberfläche uneben. Alveolen hoch (4  $\mu$ ). Wände der Groß-, Mittel- und Klein-alveolen. Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 100; 1000×. Mikrotomschnitt: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.
- Fig. 4. Cappa-Struktur am proximalen Pol (Zentrum der Cappa). Offen, stark verästelte, unregelmäßig gewundene Muri. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.
- Fig. 5. Mikrotomschnitt in der kürzeren Polebene (quer). Cappa-Cappula-Übergang mit abrupter Alveolenreduktion. Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 100; 1000×.
- Fig. 6. Seitenansicht (aspectu marginalis). Halbrunder, flacher Corpus, (oblat). Überhalbkugelförmig. Wenig breite Sacci. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 63; 1000×.
- Fig. 7. Margo-Struktur. Hocheinstellung. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.
- Fig. 8. Gleiches Korn. Tiefeinstellung. Unverbundene, gewundene Muri. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.



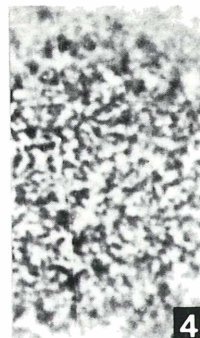
1



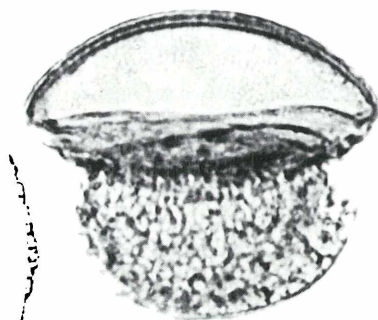
2



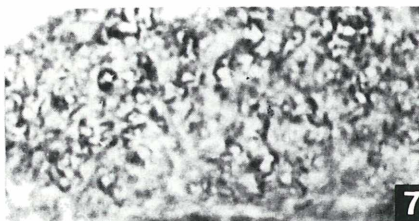
3



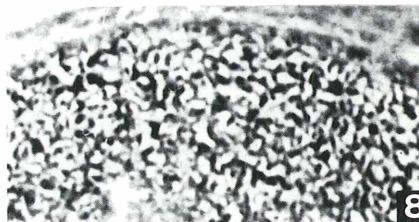
4



5



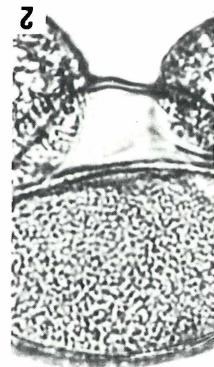
6



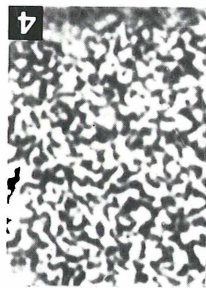
7

*Tafel 11. Seitenansicht eines Normaltyps von Pinus sylvestris L.  
Vorwiegend Lichtmikroskop-Aufnahmen.*

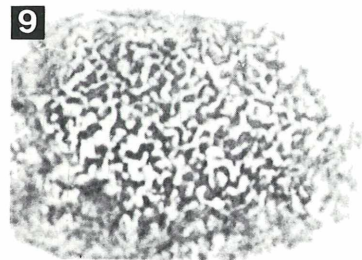
- Fig. 1. Exinendicke an der proximalen Hälfte des Corpus in Seitenansicht (tenuipectinat). Deutlicher Absatz Cappa-Cappula. Typischer Konturwinkel deutlich abgesetzter Sacci. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 63; 1000×.
- Fig. 2. Cappa-Struktur. Costalbereich. Gleiches Pollenkorn wie Fig. 1. Vergrößerung: LIM 63; 1000×.
- Fig. 3. Cappa-Struktur. Costalbereich. Enggewundene, offene und geschlossene Muri und vereinzelt dunkle Punkte (Cappa-Nodula). Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.
- Fig. 4. Cappa-Strukturen. Costalbereich. Gröber aufgelöste Variante mit offenen Muri. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.
- Fig. 5. Cappa-Strukturen im Übergangsbereich. Costa-Margo. Offene Muri. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.
- Fig. 6. Gleiche Stelle im negativen Phasenkontrast (Anoptal-Kontrast). Vergrößerung: LIM 100 Phako +; 2000×.
- Fig. 7. Costalbereich. Übergang Struktur-Skulptur. Alveolenkuppenkonturen im Interferenzkontrast. Eher geschlossene Muster. Tiefeinstellung. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 IK; 2000×.
- Fig. 8. REM-Vergleichsbild der Alveolenkuppen. Die Dimension der Alveolenfurchen im Costalbereich lassen sich gut mit Verlauf und Größe der Muri im Interferenzkontrastbild vergleichen. Material: Paudorf. Vergrößerung: REM 1000×.
- Fig. 9. Selbe Cappa-Area wie Fig. 7 und 8. Hocheinstellung der Lichtmikroscopenebene. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100 IK; 2000×.



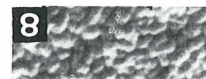
2



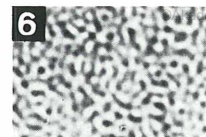
4



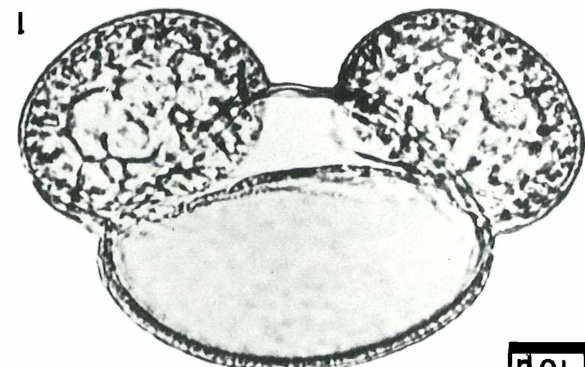
9



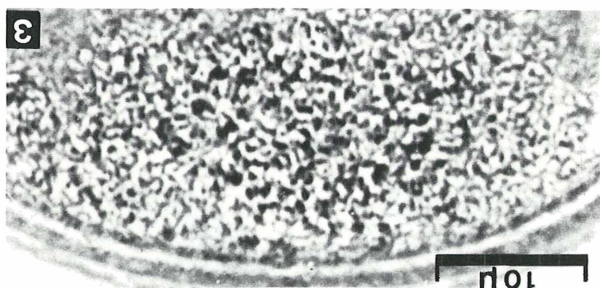
8



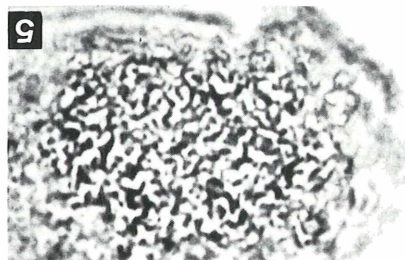
6



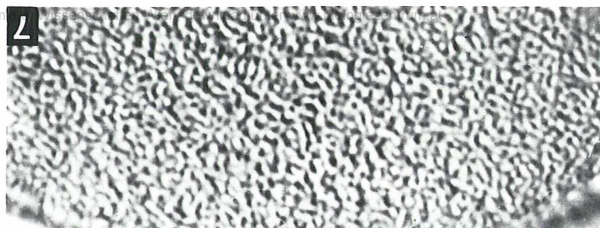
1



3



5

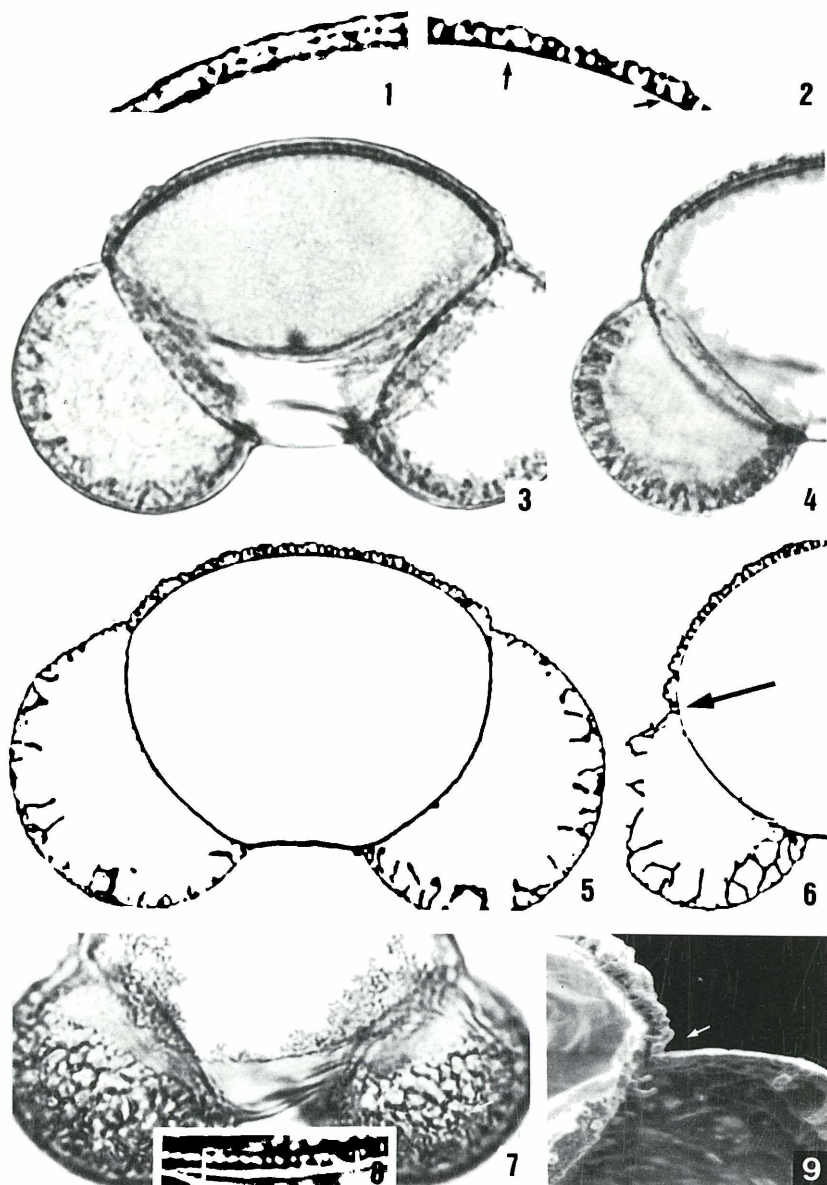


7

*Tafel 12. Seitenlage (aspectu lateralis) und Mikrotomschnitt.*

- Fig. 1. Exinendicke am proximalen Pol. Deutlich zweischichtig ausgebildet. 1,5  $\mu$  dick. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100; 2000 $\times$ .
- Fig. 2. Gleiche Exinenlage im Mikrotomschnitt. Intexine, Cappa-Nodula, Muri, Alveolenkuppen. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100; 2000 $\times$ . Mikrotomschnitt: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.
- Fig. 3. Seitenlage eines Kornes mit schwach marginalen Exinenverdickungen (auriculae). Material: Türnitz. Vergrößerung: LIM 63; 1000 $\times$ .
- Fig. 4. Seitenlage. Cappa-Exine im Proximalbereich knotig-uneben. Material: Türnitz. Vergrößerung: LIM 63; 1000 $\times$ .
- Fig. 5. Korrespondierender Mikrotomschnitt. Cappa-Struktur mit Nodula und abgelösten Alveolen. Corpus-Saccus-Übergang eingeschnürt. Wenige Muri der Saccus-Großalveolen. Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 100; 1000 $\times$ . Mikrotomschnitt: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.
- Fig. 6. Gleiche Schnittlage wie in Fig. 5. Am Übergang Corpus-Saccus deutliche Einschnürung mit Murus-Anheftung. Cappa-Struktur mit Alveolenkuppen. Material: Gföhl. Vergrößerung: LIM 100; 1000 $\times$ . Mikrotomschnitt: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.
- Fig. 7. Lateral Capparand deutlich abgesetzt. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100; 1000 $\times$ .
- Fig. 8. Cappa-Rand mit deutlicher Alveolenkammerung. Auf 10  $\mu$  entfallen etwa 20 Alveolenkammern. Material: Paudorf. Vergrößerung: LIM 100; 2000 $\times$ .
- Fig. 9. Proximaler, marginaler Cappa-Rand mit Saccus-Übergang. Deutlich eingeschnürt. Cappa-Alveolen auf Columellae. Einzelne abgelöste Columellae ragen frei in den Saccusraum. Material: Paudorf. Vergrößerung: 1000 $\times$ .

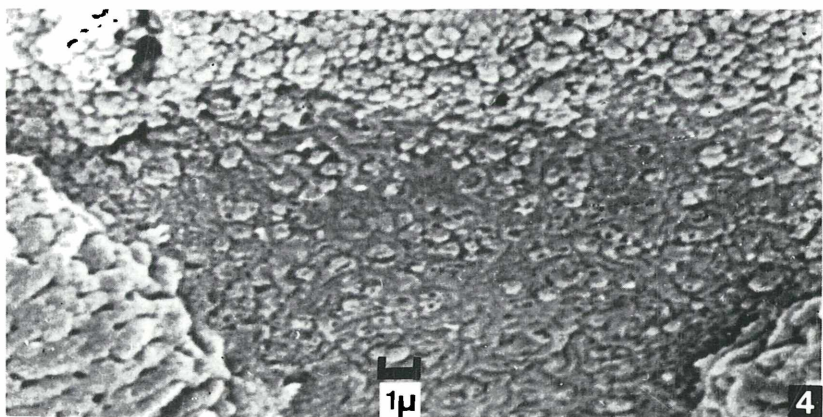
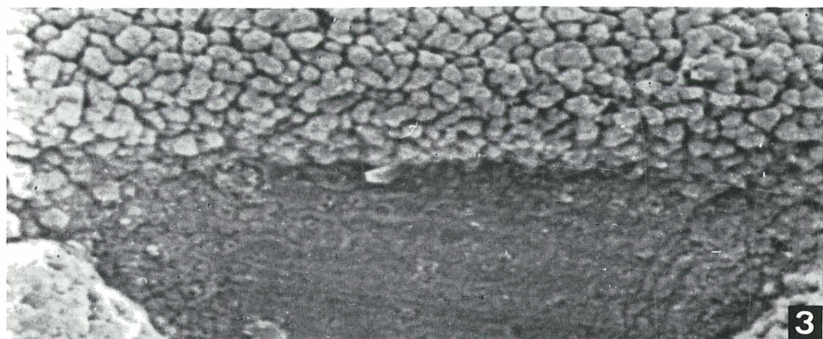
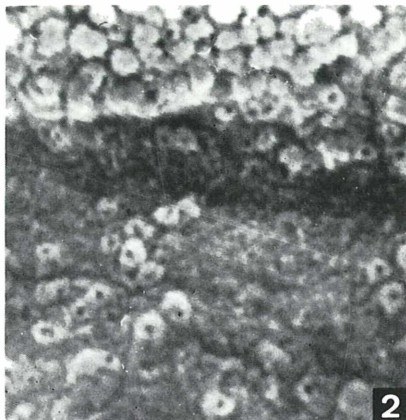
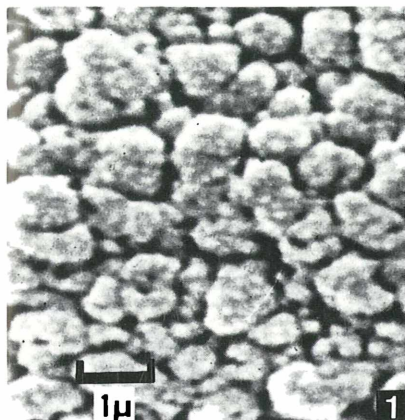


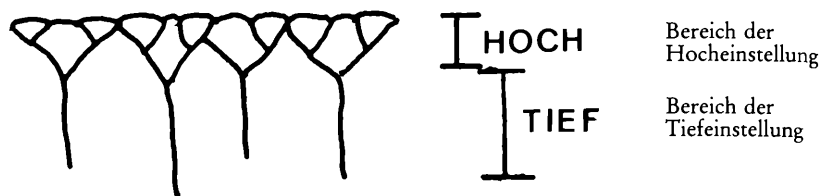


*Tafel 13.* Tectum-Microgranulation und lateraler Cappa-Cappula-Übergang.  
REM-Aufnahmen

- Fig. 1. Microgranulation der Alveolenkuppen. 15–20 runde Microgranula, 1000 Å Durchmesser pro Alveolenkuppe. Costalbereich. Material: Paudorf. Vergrößerung: 10.000×.
- Fig. 2. Skulpturelemente des Cappa-Cappula-Überganges. Die Alveolen der Cappa setzen sich sehr lose verstreut als einzelne perforierte Bläschen auf der Cappula fort. Material: Gföhl. Vergrößerung: 6000×.
- Fig. 3. Deutlicher Absatz Cappa-Cappula. Die Alveolen der Cappa enden scharf entlang einer Linie und bilden die Costa-Kante zur Cappula, welche nur mehr aus Intexinen-Material besteht. Material: Türnitz. Vergrößerung: 5000×.
- Fig. 4. Zwar deutlich markierter, aber nicht abrupter Übergang. Einzelne Microalveolen auf der Intexine im Grenzbereich. Intexine ornamentiert (Pedium?). Material: Gföhl. Vergrößerung: 5000×.







Tafel 14. *Pinus sylvestris* L. – *Saccus-Struktur*

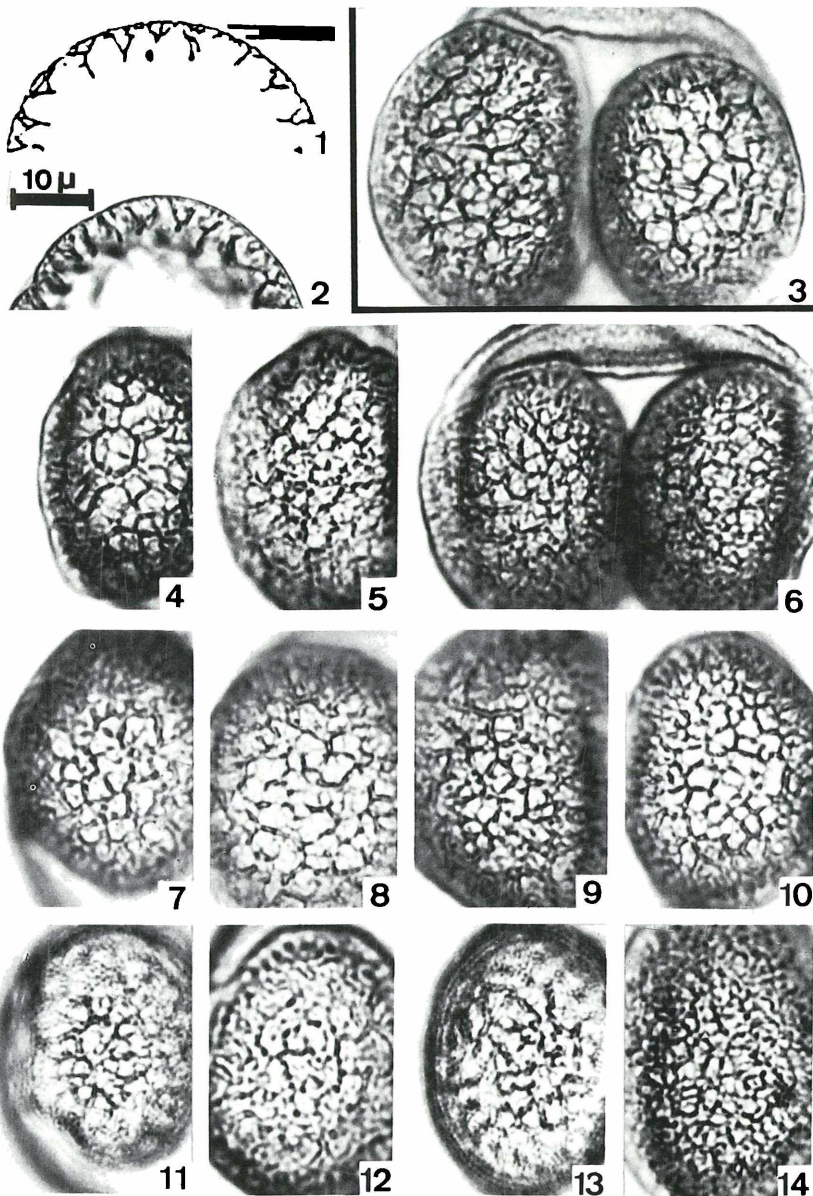
Klein- und Mittel-Alveolensystem

LIM 63 $\times$  Trockensystem. Hocheinstellung (H)

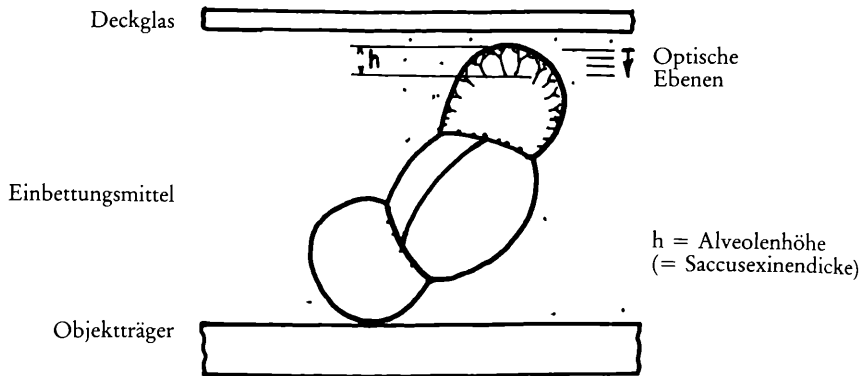
Material: verschiedene Standorte Niederösterreichs.

Vergrößerung: durchwegs 1000 $\times$ .

- Fig. 1. Mikrotomschnitt durch Saccusexine im Zentralbereich. Alveolenwände (Muri) im Längsschnitt. Durchschnittlich entfallen 9 Groß-Alveolen-Muri auf die distale Saccusbreite. Die Marke zeigt den Untersuchungsbereich der optischen Ebenen an, welche in Fig. 3–14 an Pollenkörnern verschiedener Blüten und Standorte dargestellt wurden. – Mikrotomschnitt: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.
- Fig. 2. Optischer Schnitt durch Saccus, ähnliche Lage wie Fig. 1. Auch auf diese Weise sind Muri sichtbar zu machen. Im Bild entfallen 11 Groß-Alveolen-Muri auf die Saccusbreite.
- Fig. 3. Häufigste Form des Klein-Alveolenmusters: Englumig, mit sehr dünnwandigen, geschlossenen Muri, hellgrau im Bild. Mittel-Alveolen-Muri dickwandiger, dunkel, offen, unregelmäßig in größeren Abständen verlaufend. – Material: Paudorf.
- Fig. 4. Relativ weitlumiges Klein-Alveolenmuster. Alveolen von etwa 3  $\mu$  Durchmesser wechseln mit solchen von etwa 1  $\mu$  Durchmesser. – Material: Paudorf.
- Fig. 5. Schwer erkennbares Klein-Alveolenmuster. Englumig (ca. 1  $\mu$ ). Extrem imperfekte Muri der Mittel-Alveolen. Teilweise in Punktreihen aufgelöst. – Material: Türnitz.
- Fig. 6. Geschlossenes, englumiges Klein-Alveolum. Über den Eckpunkten der Mittel-Alveolen sitzen 1  $\mu$  weite Klein-Alveolen (vgl. auch Fig. 3). Mittel-Alveolen stark imperfekt, relativ englumige Form. – Material: Paudorf.
- Fig. 7. Stark reduziertes Klein-Alveolensystem mit alternierend englumigen (1  $\mu$ ) und weiteren Alveolen. Muri der Mittel-Alveolen vergleichsweise dick, knotig, offen, unregelmäßig gewunden. – Material: Gföhl.
- Fig. 8. Klein-Alveolen weitmaschig und sehr dünn. Muri der Mittel-Alveolen extrem imperfekt. – Material: Paudorf.
- Fig. 9. Engmaschiges, relativ geradwandiges Mittel-Alveolensystem.
- Fig. 10. Klein-Alveolen schwer bzw. überhaupt nicht erkennbar. Höchstens fleckenweise Reste von Klein-Alveolen. Dünnwandige Saccusexine. Mittel-Alveolen-Muri engmaschig und geradwandig. Weniger häufige Variante. – Material: Paudorf.
- Fig. 11. Teilweise offenes Klein-Alveolenmuster. Mittel-Alveolen-Muri extrem imperfekt, gewunden, z. T. in Punktreihen aufgelöst. – Material: Paudorf.
- Fig. 12. Muri der Mittel-Alveolen sowie z. T. auch jene der Klein-Alveolen in Punktreihen aufgelöst. – Material: St. Pölten. Vgl. KLAUS 1972, S. 107.
- Fig. 13. Klein- und Mittel-Alveolen-Muri imperfekt. Gewundene Muri. – Material: St. Pölten. Vgl. KLAUS 1972, S. 109.
- Fig. 14. Extrem dünne Saccusexine mit sehr engmaschigen Alveolen. Klein- und Mittel-Alveolen nicht erkennbar. Es handelt sich hier um jene seltene, extrem dünn-schichtige Saccusexinausbildung, welche bei allen Arten als Seltenheit auftreten kann. – Material: Paudorf.



# Orientierung des Pinus-Pollenkornes zur Alveolenstratifizierung



## Tafel 15. Saccus-Struktur

Groß-Alveolenmuster

LIM 63× Trockensystem. Tiefeinstellung (T)

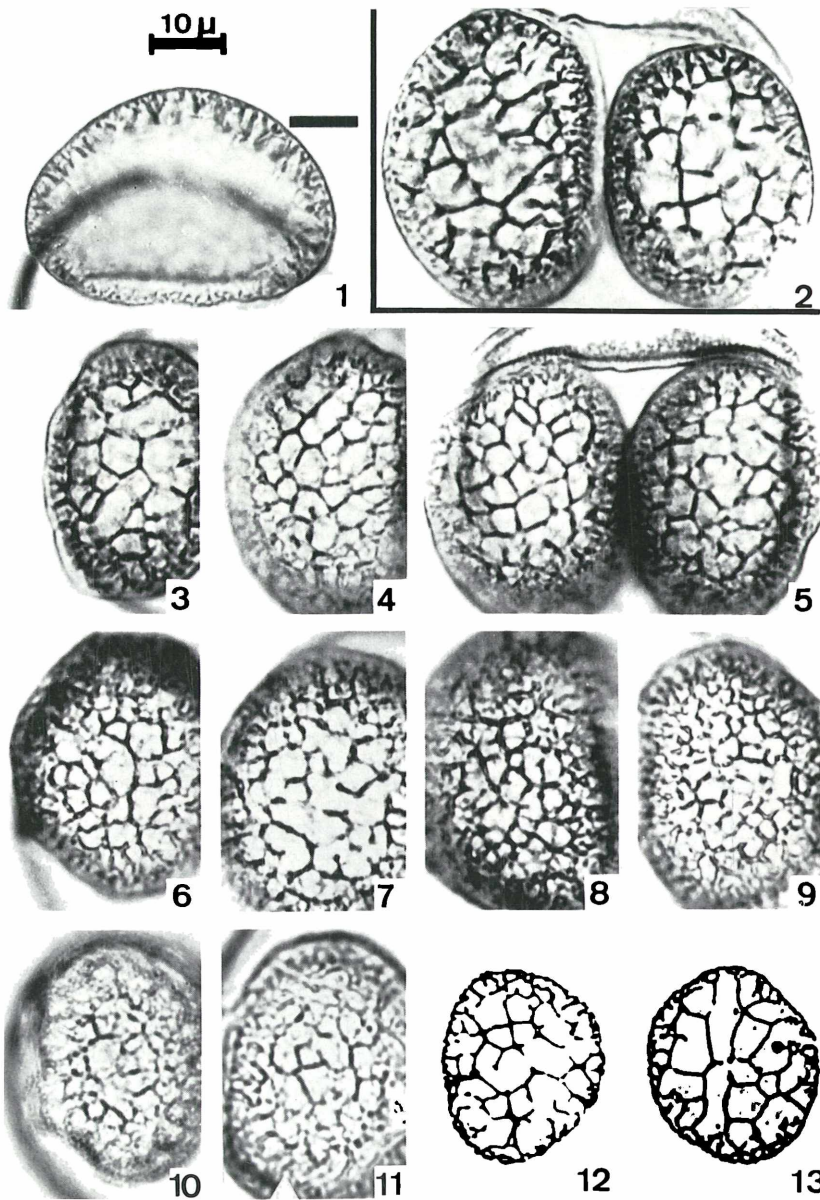
Es wurde das gleiche Pollenkorn verwendet, an welchem auch das Klein-Alveolenmuster dargestellt wurde (Taf. 14).

Material: *Pinus sylvestris* L. verschiedener Standorte Niederösterreichs von sonnen- und schattenseitigen Blüten.

Vergrößerung: durchwegs 1000×.

- Fig. 1. Optischer Schnitt. Ungleichmäßige Höhe der Groß-Alveolenwände im Zentralfeld. Rechte Strichmarke gibt die optische Einstellungsebene der folgenden Bilder an.
- Fig. 2. Häufigstes Groß-Alveolenmuster. Relativ dicke Wände, sehr weitlumige, imperfekte zentrale Alveolen mit gerader Seite, streng winkeligem Zusammenstoß, polygonal; ca. 3-4 Alveolen auf  $\frac{2}{3}$  des Saccusdurchmessers. Material: Paudorf, Waldrandlage.
- Fig. 3. Weitlumiges, streng polygonales, eher geschlossenes Alveolenmuster mit stark differierender Alveolengröße. Material: Paudorf.
- Fig. 4. Perfekt, englumig, gleiches polygonales Netzmuster. Material: Türnitz, Sonnenseite.
- Fig. 5. Linker Saccus: englumig, perfekt (ca. 7 Alveolen an  $\frac{2}{3}$  Saccus). Rechter Saccus: weiterlumig, imperfekt (4 Alveolen). Material: Paudorf, Waldrand.
- Fig. 6. Eher unregelmäßige, z. T. gewundene Alveolenwände. Material: Gföhl, Waldrand.
- Fig. 7. Extrem imperfekter Wandverlauf. Muri stellenweise unregelmäßig knotig verdickt. Material: Paudorf.
- Fig. 8. Englumiges, imperfektes Alveolum.
- Fig. 9. Extrem englumige Groß-Alveolen, wie sie bei sehr dünnwandigen Sacchi bei vielen Arten als seltene, aber konstant auftretende Variante vorkommen.
- Fig. 10. In Punktreihen aufgelöstes, extrem imperfektes Alveolenmuster mit teilweise gewundenen Muri. Material: Paudorf.
- Fig. 11. Imperfektes, englumiges Alveolenmuster. Material: St. Pölten. Vgl. KLAUS 1972, S. 107.
- Fig. 12. Mikrotomschnitt durch eine Saccuskappe. Imperfekte, große Alveolen, Material: Gföhl.
- Fig. 13. Mikrotomschnitt durch ein extrem weitlumiges Groß-Alveolensystem. Nur zwei lange Alveolen im zentralen Teil. Material: Gföhl. Schnitte: Prof. CARNIEL, Bot. Inst. Univ. Wien.



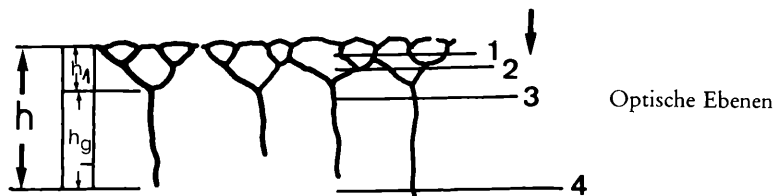


Alveolenhöhen-Meßabschnitte und optische Ebenen zur Alveolenstrukturdarstellung unter Verwendung von Immersionsobjektiven höherer Auflösung (LIM Phako 100×).

$h$  = Alveolenhöhe

$h_g$  = Höhe der Großalveolenwände

$h_i$  = Höhe der Klein- und Mittelalveolen



Tafel 16. Alveolensystem in vier sukzessiven optischen Ebenen an den beiden Luftsäcken des gleichen Pollenkornes.

Lichtmikroskop (LIM) 100× Öl, n. a. 1,3 Phasenkontrast +

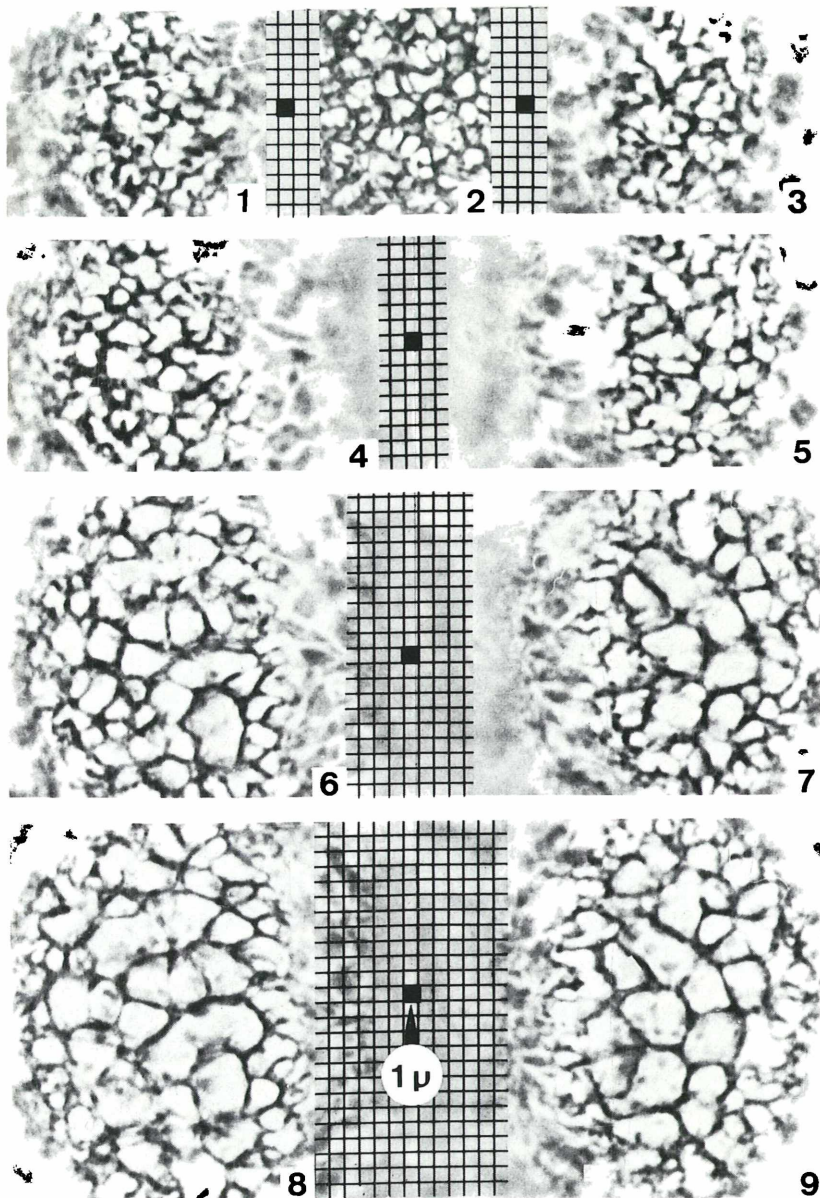
Vergrößerung: durchwegs 2000×

Zur Orientierung über die Größenverhältnisse ist in der tiefen Bildebene (Fig. 5, 6, 7, 8) noch der Saccusrand mit abgebildet.

Material: *Pinus sylvestris*, Paudorf, Waldrandlage.

Zum Größenvergleich der Alveolen ist ein Rastermuster beigefügt. Die Seitenlänge eines Quadrates entspricht 1  $\mu$ .

- Fig. 1. Ebene 1; Klein-Alveolen des linken Saccus. Lumina unterschiedlicher Größe. Vorwiegend geschlossen. Durchmesser zwischen 1  $\mu$  und 3  $\mu$  schwankend.
- Fig. 2. Ebene 1; Klein-Alveolen eines Pollenkornes von einem anderen Standort. Lumina unterschiedlich groß, 0,5–2,5  $\mu$ , überwiegend geschlossen.
- Fig. 3. Ebene 1; Klein-Alveolen am rechten Saccus des gleichen Pollenkornes wie Fig. 1. Die Abweichungen gegenüber Fig. 1 sind nur geringfügig. Viele 1- $\mu$ -Alveolen, wechselnd mit etwas größeren von 2–2,5  $\mu$  Durchmesser.
- Fig. 4. Ebene 2; Mittel-Alveolen des linken Saccus-Zentralfeldes. Vorwiegend geschlossen. Durchmesser zwischen 3  $\mu$  und 5  $\mu$  schwankend.
- Fig. 5. Ebene 2; Mittel-Alveolen des rechten Saccus. Alveolenmuster kaum abweichend.
- Fig. 6. Ebene 3; Groß-Alveolen des linken Saccus. Höhere Wandabschnitte. Vorwiegend geschlossen, polygonal geradwandig. Lumina zwischen 3  $\mu$  und 6  $\mu$  schwankend.
- Fig. 7. Ebene 3; Groß-Alveolen des rechten Saccus. Höhere Wandabschnitte. Etwas offener als am linken Saccus (Alveolen z. T. größer, bis 10  $\mu$  Länge).
- Fig. 8. Ebene 4; Groß-Alveolen. Tiefste Enden der Muri. In dieser Lage sind die größten Muri anzutreffen. Etwa 10  $\mu$  lang und bis 5  $\mu$  breit. Es schimmern die Lumina der Klein-Alveolen durch, etwa 7–10 pro Groß-Alveole. An diesem Saccus vorwiegend geschlossene Muri.
- Fig. 9. Ebene 4; rechter Saccus des gleichen Kornes. Muri geschlossen. Alveolen etwas englumiger. Wände gerade, Zusammenstoß winkelig. Die Bildhöhe beträgt etwas mehr als  $\frac{2}{3}$  Saccusdurchmesser. Darauf entfallen etwa 7 Alveolen.



*Tafel 17. Pinus sylvestris L. Saccus-Tectum-Skulptur.*

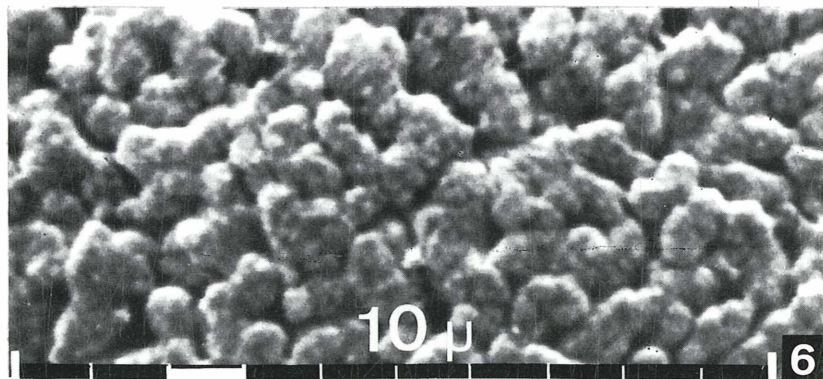
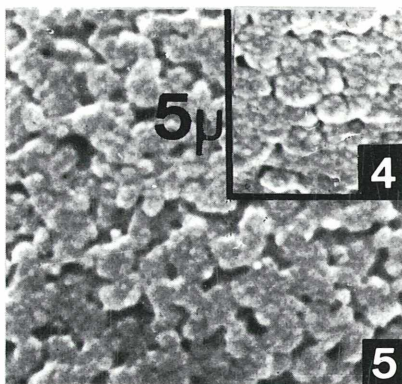
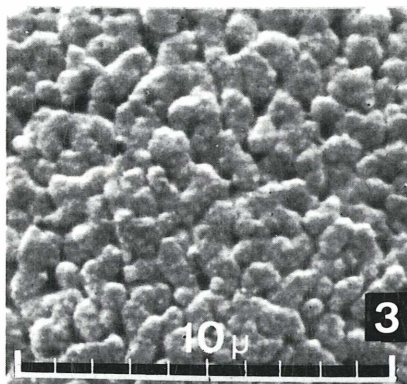
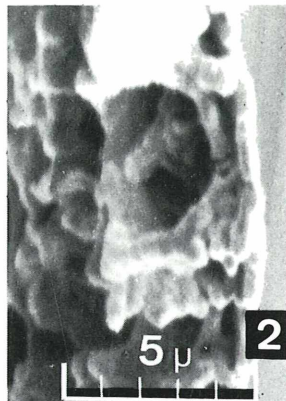
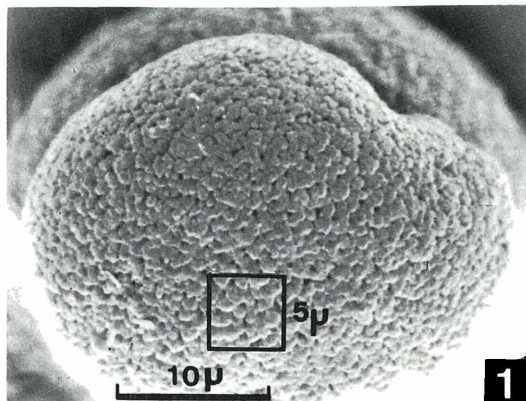
REM-Aufnahmen.

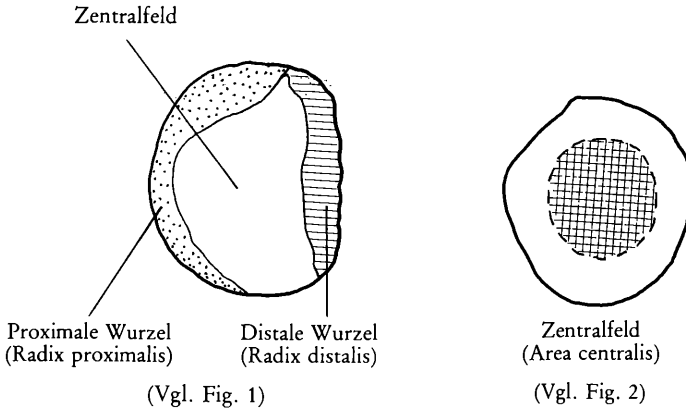
Fig. 1, 3, 6 zeigen gleiche Saccus-Area in verschiedenen Vergrößerungsstufen.

Fig. 4, 5 gleiche Area bei Pollenkörnern anderer Standorte.

- Fig. 1. Aspectu marginalis. Zentrales Saccusfeld. Stark skulpturierte Tectum-Oberfläche. Material: Paudorf, Niederösterreich. Das eingezeichnete Quadrat umschließt eine Fläche von  $25 \mu^2$ . – Vergrößerung:  $2000\times$ .
- Fig. 2. Saccus-Tectum und Alveolensystem im Querbruch. – Vergrößerung:  $5000\times$ . Der eingezeichnete Maßstab umfaßt  $5 \mu$ . Der Intervall der Unterteilung umfaßt  $1 \mu$ .
- Fig. 3. Saccus-Tectum-Skulptur. Häufigster Skulpturtyp: vermiculat-lepros. Wülste werden von Microfussulae und Puncta begleitet. Vergrößerung:  $5000\times$ . Der Maßstab umfaßt eine Länge von  $10 \mu$ .
- Fig. 4. Weniger häufig vorkommende, flachere Skulpturvariante. Die Verteilung und Zahl der Puncta und Fossulae ist jedoch ähnlich dem Skulpturtyp von Fig. 3. Vergrößerung:  $5000\times$ .
- Fig. 5. Seltene Variante mit noch flacherer Skulptur. Auf eine Meßfläche von  $5 \times 5 \mu$  entfallen etwa 25 Puncta. – Vergrößerung:  $5000\times$ .
- Fig. 6. Microgranulation der Skulpturelemente. Microgranula etwa  $1000 \text{ \AA}$  im Durchmesser. Etwa 15 Grana entfallen auf ein mittelgroßes Skulpturelement. – Vergrößerung:  $10.000\times$ . Der Maßstab umfaßt eine Gesamtlänge von  $10 \mu$ . Ein Teilstückintervall =  $1 \mu$ .



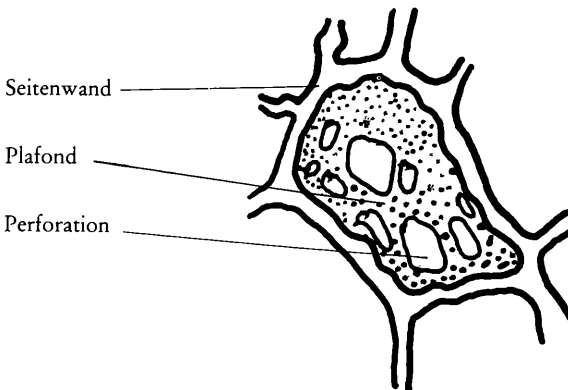


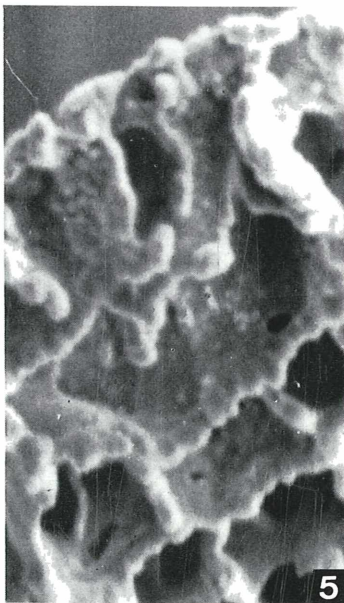
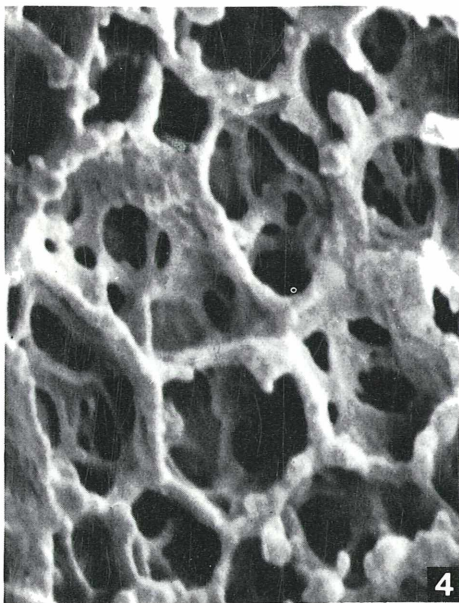
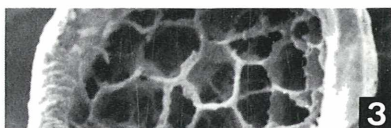
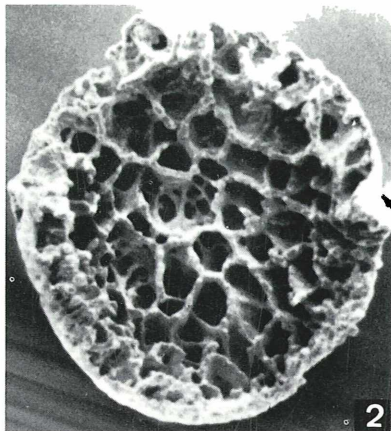
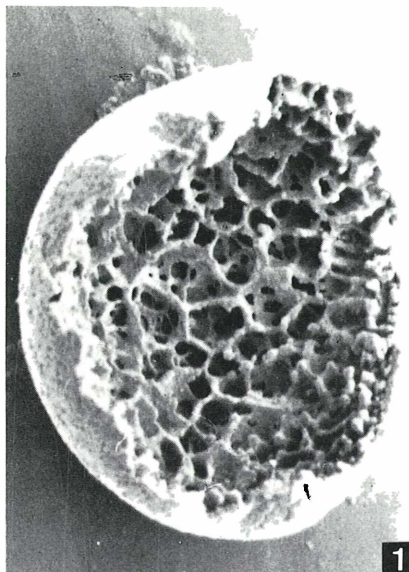


**Tafel 18. Alveolen-Feinbau.**  
REM-Aufnahmen.

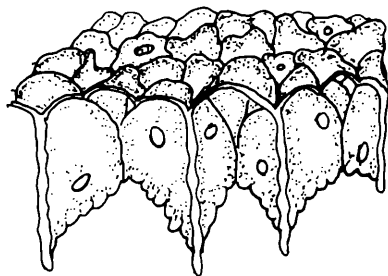
- Fig. 1. Saccusstruktur von innen gesehen. Am rechten Rand befindet sich das distale Anwachsfield mit Auflösung der Groß-Alveolenwände zu kurzen, columella-ähnlichen Elementen. Gleiche Vergrößerung wie Taf. 17, Fig. 1 (Saccus von außen) und Taf. 16, Fig. 8, 9 (LIM 100 Phako). Material: Paudorf. Vergrößerung: 2000×.
- Fig. 2. Alveolenbau im Zentralfeld. Weitlumige Großalveolen mit separiertem, perforiertem Plafond. – Vergrößerung: 2000×.
- Fig. 3. Auf  $\frac{2}{3}$  der Saccusbreite entfallen 5 Großalveolen. Die Perforationen im Alveolenplafond sind so groß, daß man von einer Direktverbindung mit dem Tectum sprechen kann. Dünne Alveolenseitenwände. Material: Türnitz. Vergrößerung: 2000×.
- Fig. 4. Separater Alveolenplafond mit zahlreichen großen Perforationen. Alveolenbasis betont unregelmäßig gewellt mit knotigen Verdickungen. Material: Gföhl. Vergrößerung: 5000×.
- Fig. 5. Seitenansicht der Alveolenwände. Basaler Rand gewellt durch Aneinanderreihung knotiger Verdickungen. Seitenwände fast nicht perforiert. Material: Paudorf. Vergrößerung: 5000×.

Großalveole mit perforiertem Plafond  
(Vgl. Fig. 4)





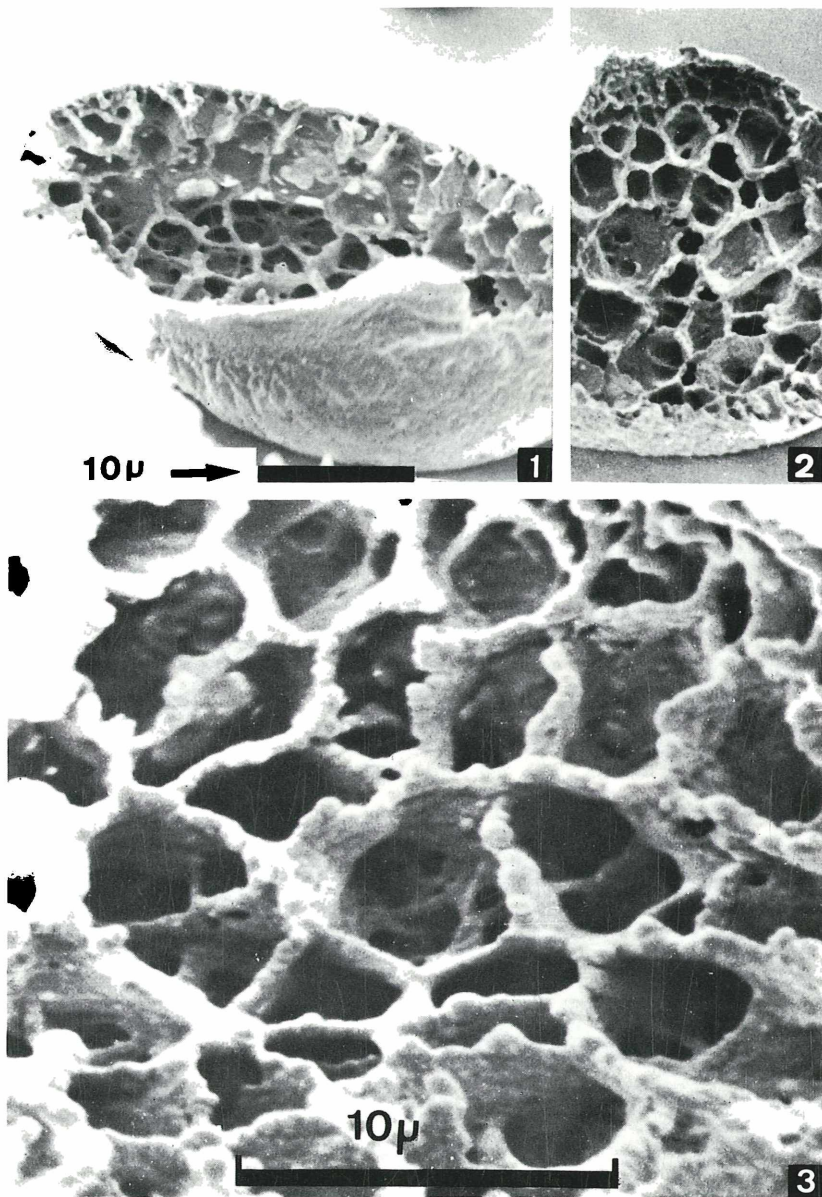
### Seitenwandperforationen der Großalveolen



*Tafel 19. Alveolen-Feinbau. Variabilität.  
REM-Aufnahmen.*

- Fig. 1. Groß-, Mittel- und Kleinalveolen und Tectum im Querbruch. Kleinalveolenlumina stellen die Löcher im Großalveolenplafond dar. Muri der Kleinalveolen und Mittelalveolen bilden den Plafond der Großalveolen. Die hell erleuchteten Lumina entstehen durch die Ausleuchtung der vereinzelt Tectum-Perforationen. An diesem Saccus extrem häufig. Material: Gföhl. Vergrößerung: 2000 $\times$ .
- Fig. 2. Extrem geschlossene Plafondverwachsung der Großalveolen. Der zentrale Großalveolenplafond besitzt nur zwei Löcher. Geometrische Muster der geschlossenen Großalveolenwände. Material: Paudorf. Vergrößerung: 2000 $\times$ .
- Fig. 3. Untere Ränder der Großalveolen-Seitenwände deutlich gewellt bis knotig. Über 0,5  $\mu$  dick, Tectum vereinzelt perforiert (links oben). Material: Paudorf. Vergrößerung: 5000 $\times$ .



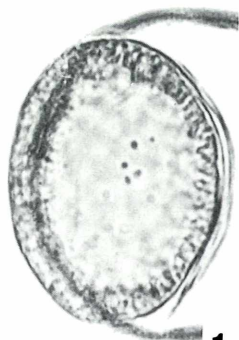


*Tafel 20. Saccus-Nodula.*

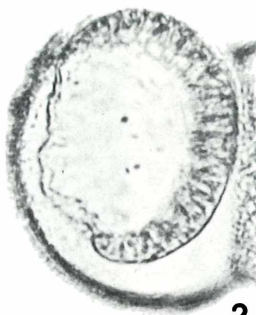
Anzahl, Größe, Form und Verteilung in einem Saccus.

LIM 63. – Vergrößerung: 1000×.

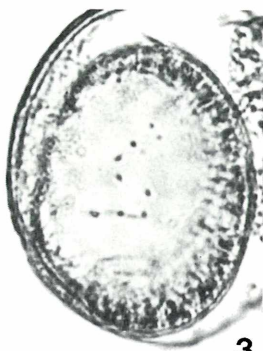
- Fig. 1. Nodula „zahlreich“, „klein“, „rund“, auf Zentralzone und Rand undifferenziert gestreut. Material: Paudorf.
- Fig. 2. Nodula „mittelhäufig“, „klein“, „rund“, auf Zentralzone und Rand undifferenziert verstreut. Material: Paudorf.
- Fig. 3. Nodula „zahlreich“, „klein“, „rund bis oval“
- Fig. 4. Nodula „zahlreich“, „klein+mittel“, „rund“ Auf Zentralzone und Rand undifferenziert verstreut. Material: St. Pölten.
- Fig. 5. Nodula „wenige“, „klein+mittel“, „rund“ Sowohl auf Zentralzone als auch auf Saccusrand. Material: Gföhl.
- Fig. 6. Nodula „zahlreich“, „klein+groß“, „rund“. Verteilung undifferenziert.
- Fig. 7 und Fig. 8 sind Abbildungen der beiden Sacci des *gleichen* Pollenkornes. Material: Türnitz.
- Fig. 7. Nodula des linken Saccus: Anzahl „wenige“, „groß+klein“, „rund“ Verteilung undifferenziert.
- Fig. 8. Rechter Saccus: Anzahl „wenige“, „groß+mittel+klein“, „rund“ Verteilung undifferenziert.
- Fig. 9. Nodula: „wenige“, „mittelgroß“, „oval+rund“ Material: Türnitz.



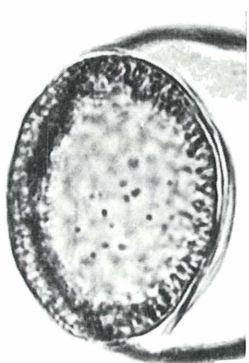
1



2



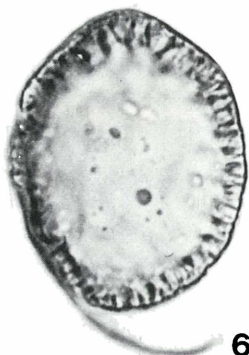
3



4



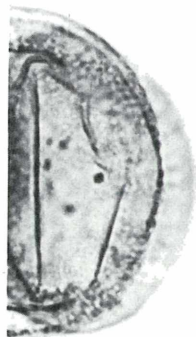
5



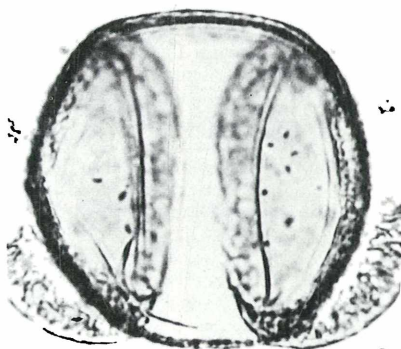
6



7



8

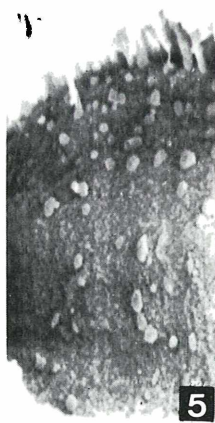
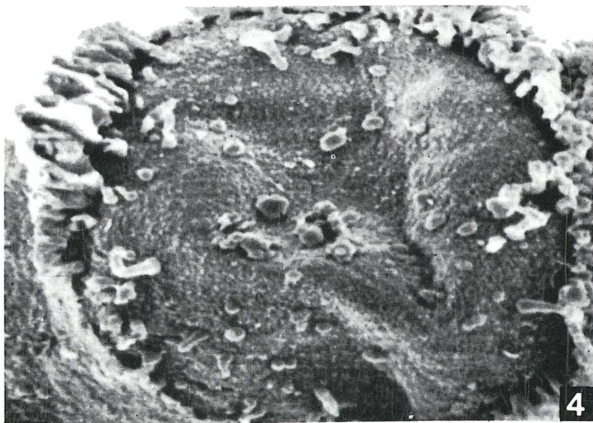
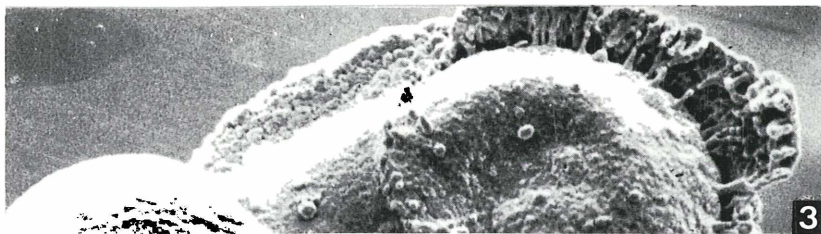
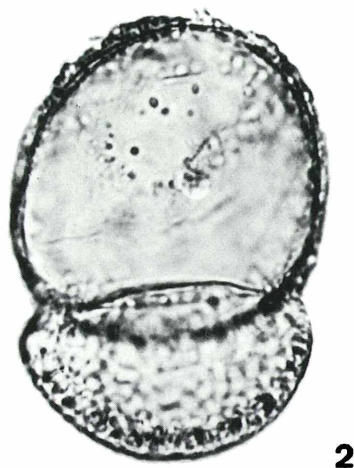
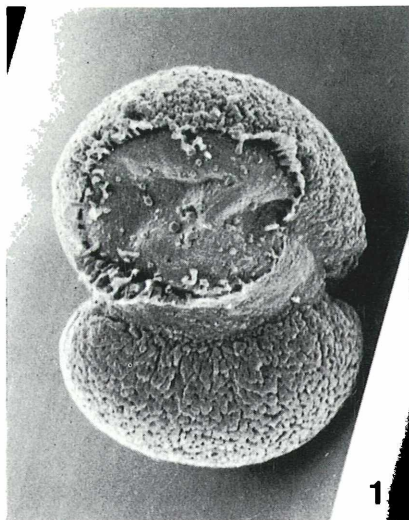


9

*Tafel 21. Nodulum Form und Verteilung in Randzone und Saccus-Zentralfeld.  
LIM 63× und REM-Aufnahmen.*

- Fig. 1. Nachweis der Nodula im Rasterelektronenmikroskop. Pollenkorn, von welchem ein Saccus abgetrennt wurde. Auf der verbliebenen Intexinen-Basis sitzen die Nodula sowohl im Zentralfeld als auch auf dem Saccus-Rand auf. REM-Aufnahme. Vergrößerung: 1000×.
- Fig. 2. Gleiches Pollenkorn im Lichtmikroskop. Nodula-Größe und -Verteilung entsprechen dem Bild des Rasterelektronenmikroskops.
- Fig. 3. Saccus-Rand: Abtrennung der Columella-Basis vom höheren Alveolen-Stockwerk. Die abgerissenen Columellae werden am proximalen Rand (rechte Bildseite) zu hohen kegel- bis zuckerhutförmigen Stümpfen. Am distalen Rand (Bildmitte) finden sich ebenfalls kegelförmige Nodula, gemischt mit runden Formen. Künstlich abgetrennter Saccus. Material: Gföhl. REM-Aufnahme. Vergrößerung: 2000×.
- Fig. 4. Pollenkorn wie Fig. 1. Randlich kegel- und kugelförmige Nodula. Zentral vorwiegend runde Formen. REM-Aufnahme. Vergrößerung: 3000×.
- Fig. 5. Saccusbasis mit zahlreichen Nodula. Am oberen Bild Columellae und Nodula, welche vor dem Abreißen dünn ausgezogen werden („peitschenförmig“). Im Zentrum ovale Nodula, randlich eher runde Formen. Material: Tübnitz. Vergrößerung: 3000×.



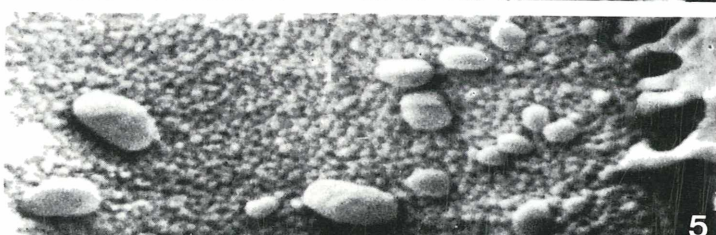
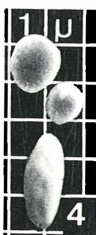
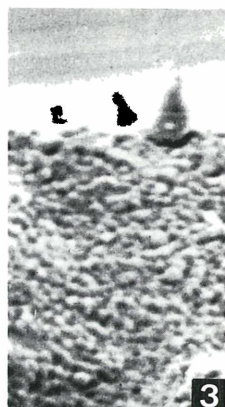
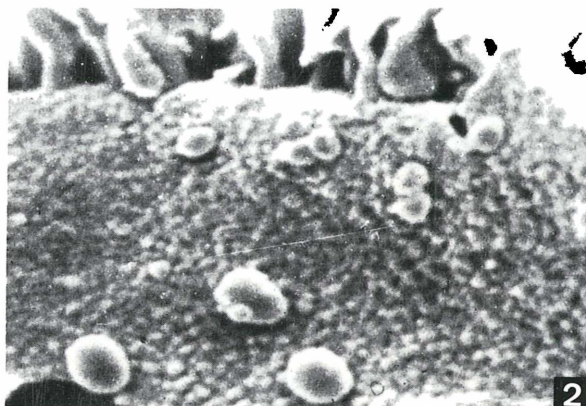
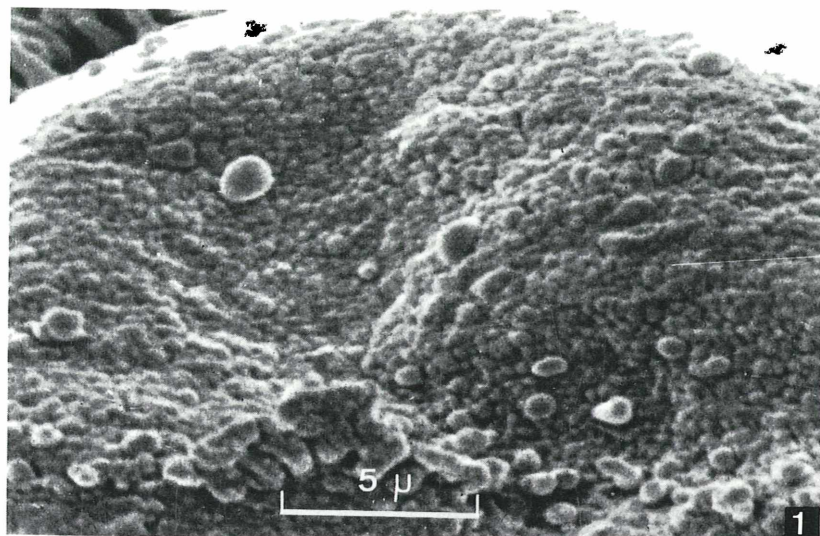


*Tafel 22.* Nachweis der saccalen Nodula im Rasterelektronenmikroskop.

Material: *Pinus sylvestris* vom Standort Gföhl.

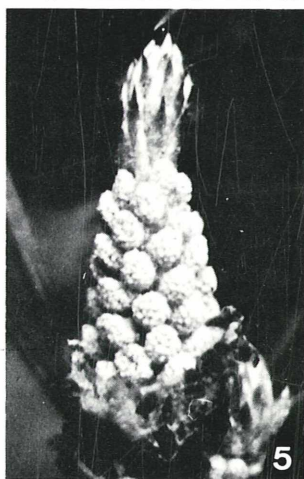
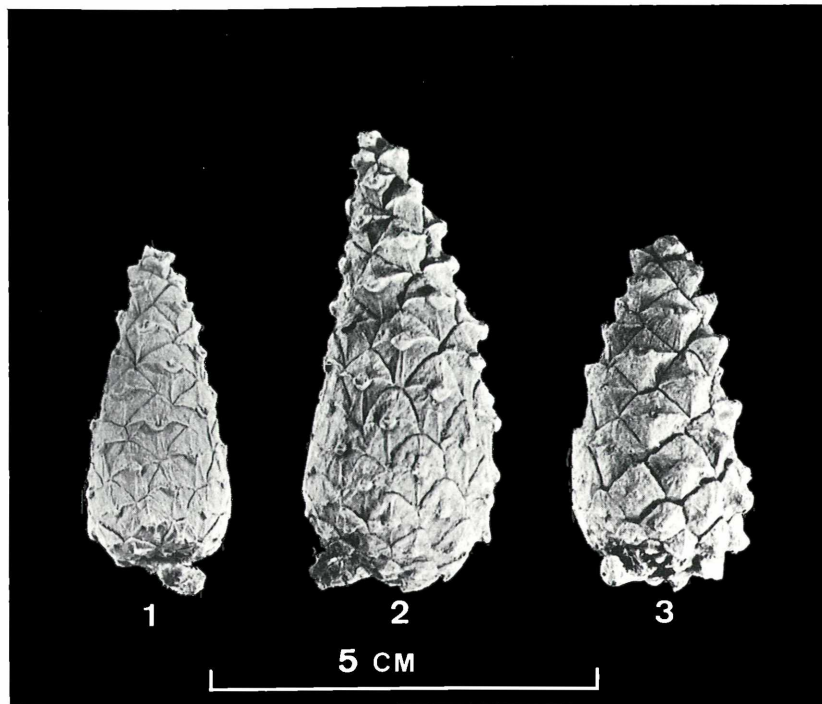
Alle Aufnahmen Vergrößerung 5000 $\times$ .

- Fig. 1. Rauhe, mikroversucose Oberfläche der Intexine unterhalb eines Saccus mit runden, mittelgroßen und kleinen Nodula. Am unteren Bildrand befindet sich die distale Saccusabreißspur. Da sich auf der darunter sichtbaren Cappulaexine die gleiche mikroversucose Oberfläche befindet, ist anzunehmen, daß diese im Saccus keine Pediumrestskulptur darstellt, sondern die über den ganzen Corpus verbreitete Intexinenoberfläche kennzeichnet.
- Fig. 2. Columellae am distalen Saccusrand. Die Form erinnert an einen Elefantenfuß. Dicke, keulenförmige Basis, nach oben zu sich verjüngend. Am linken Bildrand ist der Übergang in den unteren Rand einer Großsalveole sichtbar. Randliche und zentrale runde bis kugelförmige Nodula sichtbar.
- Fig. 3. Kegelförmiges Randnodulem. Es stellt den basalen Rest einer Columella dar.
- Fig. 4. Form und Größe der Nodula. Ein Quadrat des Rasternetzes entspricht 1  $\mu$ . Ovale Nodulem: 1  $\mu$  breit, 2,5  $\mu$  lang. Rundes Nodulem: 1–1,5  $\mu$  im Durchmesser.
- Fig. 5. Vorwiegend ovale Nodula, welche mit der längeren Seite der Intexine anliegen. Am Rand deutlich die Columellae sichtbar. Einige sitzen mit runder Basis, andere mit gestreckter Basis der Intexine auf. Darüber werden sie dünner, gestreckter und gehen allmählich bogenförmig erweitert in den unteren Rand der Großsalveolen über.



*Tafel 23.* Zapfenform und männliche Infloreszenz von *Pinus sylvestris* L. von den Standorten der Pollenproben.

- Fig. 1. Geschlossener Zapfen des untersuchten Baumes von *Gföhl*. Flache Apophysen, schwacher Quer- und Längskiel. Umbo wenig vorgewölbt. Kein Mucro. Vergrößerung:  $\frac{1}{1}$ .
- Fig. 2. Zapfen des Versuchsbaumes von *Paudorf*. Asymmetrisch. Etwas größer, flache Apophysen, im Mittelabschnitt typisch langgestreckt polygonal mit rundem Oberrand. Schwacher Querkie. Deutlich 1-2 Längskiele. Außenseite mit schwach uncinoidem Umbo. Kein Mucro. – Vergrößerung:  $\frac{1}{1}$ .
- Fig. 3. Zapfen des untersuchten Baumes von *Türnitz*. Kleiner, Apophyse rhombisch, nicht hochgestreckt, wenig ausgeprägter Längskiel. Querkie deutlich vorgezogen. Zapfenbasis mit uncinoidem Umbo. Apophysenform im Mittelabschnitt *Pinus mugo*, an der Basis etwas *Pinus uncinata* genähert. Kein Mucro. – Vergrößerung:  $\frac{1}{1}$ .
- Fig. 4. Abwärts gebogene Zapfenanheftung (*Gföhl*). Verkleinert.
- Fig. 5. Männliche Infloreszenz von *Pinus sylvestris* von *Gföhl*. Langgestreckter Blütenstand mit relativ kleinen Strobili. Farbe 8 Tage vor Anthesis grün-gelb. Vergrößerung:  $\frac{1}{1}$ .



4

5