

Phylogenetische Sporologie

Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen

Band 22

Phylogenetische Sporologie

Wandel der Sporengestalt der Höheren Pflanzen
im Laufe der Erdgeschichte

VON ROBERT POTONIÉ

Mit 142 Abbildungen

Durchgeführt mit Unterstützung
der
Deutschen Forschungs-Gemeinschaft

Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen

Krefeld 1973

Für die Herausgabe verantwortlich:
Professor Dr. H. KARRENBURG
Präsident des Geologischen Landesamtes Nordrhein-Westfalen
415 Krefeld, De-Greif-Straße 195

Für die Redaktion verantwortlich:
Diplom-Geologe Dr. E. Wiegel
Geologiedirektor im Geologischen Landesamt Nordrhein-Westfalen
415 Krefeld, De-Greif-Straße 195

Vertrieb:
Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, 415 Krefeld, De-Greif-Straße 195

Gesamtherstellung: Thomas-Druckerei, 4152 Kempen-Niederrhein 1

Vorwort

Paläobotanische Untersuchungen haben in den frühen Bänden der „Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen“, insbesondere bei den Abhandlungen über die Stratigraphie der Braunkohlen- und Steinkohlenlagerstätten des Landes Nordrhein-Westfalen stets einen großen Raum eingenommen. Es sei hier auf die Bände 1/2, 3, 12, 13, 18 und 19 hingewiesen. Auch stratigraphische Fragen in anderen Formationen sind durch die Paläobotanik wesentlich gefördert worden.

Besonders zahlreiche und wichtige Beiträge zur Paläobotanik sind 1964 im Band 12 publiziert worden, und zwar sowohl zur Nomenklatur und Systematik sowie zur Stratigraphie in den einzelnen Zeitabschnitten. Sie haben eindringlich die große Bedeutung derartiger Untersuchungen für die Erforschung der Kohlenlagerstätten und zur Klärung anderer stratigraphischer Fragen in unserem Lande gezeigt, zugleich aber auch die weltweiten Fragestellungen und die Notwendigkeit internationaler Erörterung erkennen lassen.

Das Geologische Landesamt Nordrhein-Westfalen hat auf diesem Gebiet die Tradition der Preußischen Geologischen Landesanstalt und später des Reichsamtes für Bodenforschung übernommen, wo die Paläobotanik mit den Namen Henry POTONIÉ, Walther GOTHAN und — nicht zuletzt — Robert POTONIÉ verbunden war.

Unter Leitung von R. POTONIÉ begannen Ende der zwanziger Jahre in Berlin in größerem Stil die ersten planmäßigen Untersuchungen zur Sporologie des Praequartärs, zunächst des Karbons und Tertiärs. Aus den verschiedenen geologischen Zeitabschnitten wurde eine große Anzahl fossiler Sporen bekannt, die in ihrer ungeheuren Formenfülle kaum überschaubar war. Robert POTONIÉ ordnete sie auf Grund ihres morphographischen Erscheinungsbildes einem von ihm geschaffenen Formen-System ein und gab ihnen innerhalb dieses Ordnungsprinzips entsprechende Namen. Als Resultat langjähriger Arbeiten legte er ein

morphographisches System vor, das in den Jahren von 1956 bis 1970 in sechs Bänden einer „Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae“ niedergelegt wurde. Die isoliert im Sediment auftretenden Sporen (Sporae dispersae) sind dem Geologen und Stratigraphen ein wichtiges Hilfsmittel für die Identifizierung der verschieden alten Erdschichten. Darüber hinaus wird der Paläobotaniker jedoch immer wieder versuchen, die Beziehungen zum natürlichen System des Pflanzenreichs aufzudecken. Diesen zweiten folgerichtigen Schritt ging dann R. POTONIÉ mit der Bearbeitung der aus fossilen Sporangien bekannten Sporen (Sporae in situ). Die Ergebnisse umfangreichen Studiums in den angegebenen beiden Richtungen münden in einer „Phylogenetischen Sporologie“, die nun mit diesem Band vorliegt. Es wird damit ein wichtiger neuer Baustein zur Stammesgeschichte, zur Frage der Entwicklung sowie der Veränderungen der Pflanzenwelt im Laufe der Erdgeschichte gegeben. Er bleibt natürlich, wie alle derartigen Überlegungen, in manchen Punkten noch Hypothese. Dennoch rundet die „Phylogenetische Sporologie“ das schon vorliegende sporologische Werk R. POTONIÉ's zu einem Ganzen ab. Es erscheint sinnvoll, die aus jahrzehntelanger Tätigkeit im Geologischen Landesamt Nordrhein-Westfalen hervorgegangene Arbeit in den „Fortschritten in der Geologie von Rheinland und Westfalen“ erscheinen zu lassen.

Krefeld, im Juli 1973

H. KARRENBURG

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Vorwort	III
Zusammenfassung	1
1. Einleitung	3
2. Zur Morphologie	6
2.1. Morphographie, Darwinismus, Lamarckismus, Soziogenese, Amplifikation, Interpolation	6
2.2. Die Inkongruität der Organe des Pflanzenkörpers und das Tempo der Evolution der Sporen	9
2.3. Homologie, Analogie, Konvergenz. — Bisherige Stammbäume	13
2.4. Superorganisation, Superevolution	16
3. Die Gestalt der Spore	21
3.1. Form des Äquatorumrisses	21
3.2. Das Achsenverhältnis	22
3.3. Die Größe der Sporen	22
4. Zur Struktur, Textur und Schichtung der fossilen Sporenwand . .	24
4.1. Bauelemente: Miculae, Crépissage, Schaum, Filz	24
4.2. Die Schichten der fossilen Sporenwand	27
5. Zur Skulptur: Das Ornament und seine Abkömmlinge	31
5.1. Die Substanz des Ornaments	31
5.2. Die Gestalt und Bedeutung des Ornaments	32
5.3. Die Verschmelzung der Zierelemente	35
6. Äußere Bildungen der Sporenwand und ihrer Umgebung: Meta- spor, Perispor, Perine, Perisporoid, Perinoid	37
7. Der Weg zu Cingulum, Zona und Saccus	44
7.1. Cingulum und Zona	46
7.2. Corona	49
7.3. Permanente Cava	49
8. Einige Differenzierungen der Tetradenmarke und das Hilum . .	54
9. Triletum und Monoletum als aktive Germinalia; Δ -Profil, Evagination, Dilatatoren, Kontaktpunkte	60

10. Das Monoletum im besonderen	63
11. Der Weg der Megaspore zum Embryosack des Samens	65
12. Die Umformung der Tetradenmarke zur Endolambdamarke der Mikrospore der Whittleseyoideae und zum Evaginationsapparat von <i>Williamsonianthus</i>	72
13. Die verschiedenen Wege zum Colpus	75
14. Der distale Monocolpus	82
15. Vom Monoletum und Endomonoletum zum Proximemonocolpus	87
16. Der proximale Monocolpus	93
17. Das funktionslose (inaktive) Triletum und Monoletum	96
18. Der Monoporus, seine Anfänge	99
19. Der Zonocolpus und das Operculum	102
20. Der Trichotomocolpus (Trichotomosulcus)	104
21. Der Weg zur äquatorial triaperturaten Spore. Kontaktpunkte Contactumamillae, Pyramidenkanten	107
22. Tricolpate (<i>Eucommiidites</i>) und stephanocolpate Sporen	109
23. Tricolporate Sporen und ihr Gefolge, wie die Tricolpolyporates und Ptychopolyporines	113
24. Triporine (Triporate) und porotrichotomocolpoide Sporen	114
25. Polyporine Sporen	117
25.1. Stephanoporine Sporen	117
25.2. Periporine Sporen	118
Literatur	119
Register einiger Termini nebst Erklärung	125
Autorenregister	130
Fossil- und Sachregister	133

Phylogenetische Sporologie

Wandel der Sporengestalt der Höheren Pflanzen im Laufe der Erdgeschichte

VON ROBERT POTONIÉ*

Mit 142 Abbildungen

Durchgeführt mit Unterstützung
der
Deutschen Forschungs-Gemeinschaft

Zusammenfassung

Es wird versucht, den Wandel wesentlicher Eigenschaften der Sporen der Höheren Pflanzen durch die Erdgeschichte zu verfolgen. Dabei ergeben sich u. a. die folgenden Tatsachen und Anschauungen sowie Verbesserungen einiger von mir schon früher geäußerten Auffassungen.

In weiten Bereichen des Systems der Pflanzenfamilien zeigt sich keine Parallelität der Evolution der Spore zur Evolution des Sporophyten. Auch die größeren Schritte an den Wendepunkten der Pflanzenentwicklung erfolgen kaum parallel. Meist differenziert sich der Sporophyt schneller als die Spore, die oft nur zögernd oder fast gar nicht den Wandlungen des Sporophyten folgt (Inkongruität).

Die Spore vollzieht jedoch u. U. spezielle Anpassungen, die Bedingungen ihres eigenen Lebensraums und Lebensabschnittes entsprechen, welche ja nicht die des Sporophyten sind. Manchmal bekunden diese Anpassungen deutlich, nur für die besonderen Verhältnisse der Lebenszeit der Spore geschaffen zu sein. Die Entwicklungswege, hier der Spore und dort des Sporophyten, sind also oft eigene.

Manchmal zeigt sich die Tendenz (so der Coniferae), trotz weiterer Differenzierung des Sporophyten, den Bau der Spore wieder zu vereinfachen (FLORIN).

Stärkerer Differenzierung (Superorganisation) des Germinalapparats der Spore folgt manchmal „Aussterben“, so daß uns manche komplizierteren Baupläne rezent nicht bekannt sind; dagegen sind uns fast alle einfachen geblieben.

Einander ähnliche Strukturen der Germinalien können unabhängig voneinander auf verschiedenen, nicht näher miteinander verwandten Zweigen des Systems der Pflanzenfamilien entstehen.

Zu ein und derselben Struktur des Germinalapparats können verschiedene Umwege führen (J. MÜLLER), mündend bei nicht miteinander verwandten Arten.

Sogenannte gymnospermoide und angiospermoide Merkmale der Sporen können vor den Gymnospermen bzw. Angiospermen gefunden werden.

Die „Schwimmkörper“ von *Azolla* sind den drei sterilen Sporen von *Cystosporites*, einschließlich deren perisporoiden Anhängen homolog.

* Anschrift des Autors: Prof. Dr. R. POTONIÉ, Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, 415 Krefeld, De-Greif-Strasse 195

Auch die samenähnlichen Strukturen mit ihren Megasporen entstehen an verschiedenen, nicht unmittelbar miteinander verwandten Zweigen des Pflanzensystems.

Die Größe der Megasporen der Lepidodendrales ermöglichte es, bei der Keimung im karbonischen Sumpf und Moor zusätzlichen Nahrungsvorrat zu bieten.

Die Inseln aus dunkler Substanz unter den Kontaktareen von *Calamostachys* sind Reste von zellulosoiden Schwellkörpern.

Das Perispor s. l. bildet mindestens in einem Stadium vor der Aussaat der Sporen bei manchen Sphenophyllaceae ein zusammenhängendes Ganzes, in dem die Sporen verteilt liegen.

Der Bau der Tetradenmarke der Whittleseyoideae (der Endolambdamarke) und der Cycadeoidee *Williamsonianthus* ist protocolpoid (bei *Williamsonianthus* besitzt sie den von SCHAARSCHMIDT beschriebenen Evaginationsapparat).

Neue Germinalien der Spore können spontan an bis dahin ungenutzten Stellen der Sporenwand entstehen. Das kann auch dann geschehen, wenn bereits ältere, andersartige Aperturen vorhanden sind, die darauf funktionslos werden und schließlich ganz verschwinden können. Die neuen Keimstellen können auch durch Umwandlung von bis dahin andersartigen Bauteilen der Spore geschaffen werden. So solcher Bauteile der Sporenwand, die bereits infolge vorangehender Evolutionen Vorsprünge oder Tenuitates bilden. Endlich vermögen neue Formen des Keimapparats aus alten Formen der Apertur hervorzugehen, sich dabei in verschiedener Richtung differenzierend und manchmal später wieder vereinfachend.

Vielleicht spielen bei der Regel der Ausnutzung des geringsten Widerstandes zur Entstehung der Aperturen auch jene Regeln eine vorbereitende Rolle, nach denen sich die Sekundärfalten der Sporen bilden (R. Pot. April 1962).

Abstract

Some of the attributes of fossil spores are studied in their evolution through the history of plants.

Even homologous constructions not ever demonstrate relationship.

Often no parallelism is seen in the evolution of the spore and the sporophyte.

We even have examples where the spore shows a development quasi independent from the sporophyte, forming adaptations for the special life period separated from the sporophyte. This concerns special biotops (incongruity).

Silimar structures may develop without relationship in different places of the system of plants.

Résumé

On poursuit à travers l'histoire des plantes certaines des caractères des spores fossiles.

Même des constructions homologues ne prouvent pas toujours la parenté.

Souvent n'y a-t-il pas de parallélisme entre l'évolution de la spore et du sporophyte. La spore ne suit pas ou que peu l'évolution du sporophyte.

Par contre y a-t-il des faits où la spore montre une évolution quasi indépendante du sporophyte, se spécialisant pour la vie spéciale du temps séparé du sporophyte (Incongruité).

Des structures se ressemblant pourraient évoluer sur des branches pas parentes du système des plantes.

1. Einleitung

Die Arbeit wurde von der Deutschen Forschungs-Gemeinschaft dankenswert unterstützt. Für wissenschaftliche und sonstige Hilfe habe ich außerdem zu danken:

B. ALPERN, E. BOLTENHAGEN, G. v. D. BRELIE, W. C. CHALONER, G. ERDTMAN †, H. GREBE, N. F. HUGHES, W. JUNG, H. KARRENBERG, S. LECLERCQ, BR. LUNDBLAD, K. MÄDLER, H. J. MARTINI †, J. MULLER, R. NEVES, T. NILSSON, K. REHNELT, U. REIN, FR. SCHAARSCHMIDT, E. STACH, M. STREEL, M. VAN CAMPO, TH. VAN DER HAMMEN und vor allem meiner Frau Olga.

Die Gliederung der Arbeit entspricht z. T. der Reihenfolge des stratigraphischen Auftretens der Haupteigenschaften der Sporen einschließlich des Pollen. Es wird, wenn möglich, die betreffende Eigenschaft seit dem Augenblick ihres ersten Auftretens verfolgt.

Es soll sich zeigen, wann und wo ältere Charaktere sich wandeln, von jüngeren verdrängt werden oder neben diesen bestehen bleiben, ohne daß gleiche Eigenschaft immer Verwandtschaft bedeutet.

Die erdgeschichtliche Reihenfolge der verschiedenen Eigenschaften der Sporen und die Wandlung dieser Eigenschaften (sei es während der Entwicklung des gesamten Pflanzenreiches, sei es nur im Verlauf einzelner seiner Divisionen, Klassen, Ordnungen und Familien), ist interessant für die Kritik des natürlichen Systems der Pflanzenfamilien.

Schon haben sich verschiedene Autoren in der Phylogenie der Sporenformen versucht, doch wurde dabei nur wenig über die fossilen Sporen in situ gesprochen.

HUGHES Dez. 1964 aber sagt: „Ich glaube, daß der einzige Sinn der Sporologie heute in der reinen Wissenschaft liegt, und zwar darin, den Verlauf der Pflanzen- und Blütenentwicklung in geologischer Zeit aufzuklären.“

Mit den Worten „einziger Sinn“ hat der sonst englisch schreibende Autor wohl den „eigentlichen Sinn“ gemeint.

Und VAN CAMPO (Apr. 1966) meint: „Der Platz einer Familie in einer Ordnung sollte sich nach den primitivsten Sporen dieser Familie richten.“

Als „primitiv“ dürfte hier bezeichnet sein, was entwicklungsgeschichtlich vorgeht. Damit werden solche Fragen zu palaeontologischen.

Der Entwicklungsgang der Sporengestalt gibt uns ein Beispiel, warum wir in der Naturwissenschaft den geisteswissenschaftlichen Begriff der „Höher“-Entwicklung nicht verwenden sollen. Es gibt kein naturwissenschaftliches Kriterium dafür, was etwas Höheres sei; nicht die Arbeitsteilung, nicht die größere Differenzierung oder das stratigraphisch ermittelte spätere Auftreten in der Reihenfolge der Gestalten (R. Pot., Soziogenese 1952). Der Begriff der „Höher“-Entwicklung führt zu naturwissenschaftlich falschen Schlüssen, sofern das „höher“ nicht nur bildlich für komplizierter, differenzierter, später usw. verwandt, sondern für eine naturwissenschaftliche Tatsache gehalten wird. Im menschlichen Leben ist dieser Begriff freilich geboten, aber naturwissenschaftliche Arbeitsmethode verbietet ihn. Für den Naturforscher sind das Abwege, auf denen er sich schon öfter verirrt hat.

Daher war es wichtig, wenn W. ZIMMERMANN 1970 im Titel einer Arbeit den Wortteil *Höher* —in Anführungszeichen setzte: „Höher“-Entwicklung. — Das Wort bezeichnet bei ihm wohl ein bloßes Bild für den reinen Sachverhalt der Phylogenie, nämlich die zunehmende Differenzierung. Nicht erwähnt wird von ihm die für uns wichtige palaeontologische Tatsache der unterbleibenden Diffe-

renzierung der Dauerformen oder stabilen Formen und die Einebnung früher vorhandener Differenzierungen.

Dieses Ausdauern alter Gestalt hat sich sowohl für die ganze Spezies als auch für manche ihrer Organe oder Teile bis heute gezeigt. Große Abteilungen des heutigen Pflanzenreichs haben die fortschreitende Differenzierung nicht erlebt, sei es seit Anbeginn, sei es seit einem späteren Stadium der Evolution, sei es auch nur durch Bewahrung älterer Eigenschaften neben jüngeren (R. Pot. Sozio-genese 1952; Stratigraphische Inkongruität der Organe 1956). Für die letzte Tatsachengruppe spricht auch die Sporologie; das werden Beispiele zeigen.

WALTER ZIMMERMANN 1970, 43, versteht „unter ‚Evolution‘ und ‚Phylogenese‘ einen Naturvorgang, und zwar die einzige natürliche Verknüpfung verschiedenartiger Organismen durch Abwandlung ihrer Gestalt und Lebensweise während der Deszendenzlinien von realhistorischen Ahnen zu ihren Nachfolgern“. So aufgefaßt steht man vor schweren Prüfungen. Manche neue Eigenschaft tritt ohne Einleitung an irgendeinem Zweig der Ahnentafeln auf, manchmal unabhängig voneinander an verschiedenen, von einander entfernten Zweigen. Es gibt nicht nur an einer Stelle den Weg zur Megaspore, und ebenso nicht nur einmal die Tendenz des Sporangiums zum Praesemen. An verschiedenen, im Augenblick der entscheidenden Schritte nicht mehr nahe verwandten Zweigen erscheinen homologe Tendenzen des gleichen Prinzips. Mehrere solcher Heterohomologien zeigt uns die Palaeosporologie.

Ähnliche Eigenschaften der Sporen erscheinen an nicht näher miteinander verwandten Zweigen des Stammbaums unabhängig voneinander, manchmal sogar spontan.

Schon früher wurde gesagt, gleiche Aperturen, also „Organe“ der Spore, könnten u. U. aus verschiedenartigen Aperturen verschiedener Vorfahren hervorgehen oder auch spontan an aperturlosen Sporen entstehen.

Kaum berücksichtigt aber blieben bisher deutliche Beispiele von homologen Konvergenzen und diesen manchmal folgende Parallelentwicklungen. Sie haben oft zu voreiligen Schlüssen über nahe Verwandtschaft geführt.

Wenig fördernd für die Sporologie wäre die Vermutung, diese sich am Ende von getrennten, nicht mehr nah miteinander verwandten Entwicklungsreihen zeigenden, einander so ähnlichen Baupläne von Sporen, hätten den Anstoß zu ihrer Entwicklung zu einem viel früheren Zeitpunkt von einem gemeinsamen Vorfahren zwar erfahren, aber zunächst nicht sichtbar werden lassen.

Wenn sich der gleiche Bauplan erst am Ende recht verschiedener Zweige des Stammbaums zeigt, obgleich die Mutterpflanzen der jetzt gleichförmigen Sporen in ihrem Habitus für recht verschiedene ökologische Bedingungen sprechen, so ist das jedenfalls, als sei hier der später gemeinsame Bauplan der Sporen durch gleiche Veranlassung unvermeidlich geworden, ein Bauplan, der sich schließlich so auffällig an voneinander verschiedenen und entfernten Zweigen des Stammbaums durchsetzt. Wir kommen hierauf zurück.

STAPLIN, POCOCK & JANSONIUS 1967, 297, schreiben: „Close relationship of the pteridosperms to Ephedricae n. subdiv., Bennettitatae, and Pinatae is evident on the basis of pollen character.“

Wer den Vergleich über einen so weiten systematischen Bereich ausspannt, kann nicht mehr von naher Verwandtschaft reden. Man könnte eher bedauern, gewisse Eigenschaften der Sporen so weit verbreitet und ohne sicheren Zusammenhang vorzufinden.

Es ist zwar anregend, auffällige Eigenschaften der dispersen Sporen, so wie STAPLIN, POCOCK & JANSONIUS es tun, stratigraphisch in ihrer Stabilität oder in

ihrem Wandel zu verfolgen. Für Äußerungen über die Verwandtschaft aber sollte man mehr die Sporae in situ befragen. Dort aber entdeckt man viel homologe und analoge Konvergenzen, die bei der Suche nach verwandtschaftlichen Beziehungen eine kritischere Betrachtung der Ähnlichkeiten erfordern. Nicht häufig genug kann gesagt werden, warum in der Sporenmorphologie selbst auffällige Eigenschaften oft nicht für nahe Verwandtschaft sprechen.

J.-P. LAVEINE 1969/70 beschreibt die Sporen einiger Pecopteridineen. Es ergibt sich auch hier, wie schon bei früheren Autoren, wie wenig oft die Sporengestalt verwandtschaftliche Verhältnisse verrät. Gerade durch morphologische Untersuchungen der Sporae in situ tritt dies zu Tage. Erkenntnisse, wie sie J.-P. LAVEINE an einem neuen Beispiel gewinnt, sind es gewesen, die einst zum Begriff der Formgattung führten; auch „Organe“ wie z. B. viele dispersen Sporen will man taxonomisch erfassen können, auch wenn die verwandtschaftlichen Fragen zunächst nicht zu klären sind.

Seit langem war auch bekannt, daß unter den dispersen Sporen solche sind, die vielleicht ein und derselben klassischen Spezies angehören und doch in zwei verschiedene Formgattungen gestellt werden, wenn das diagnostische Merkmal nicht absolut ist. Wo es möglich wäre, die Zugehörigkeit einer Spore nur zu *Pecopteris* s. r. und womöglich nur zu einer bestimmten Spezies dieser Gattung zu erkennen, gehören selbstverständlich die dispersen Sporen in die Gattung *Pecopteris* und nicht in eine lediglich dispersen Sporen geltende Formgattung. Damit ist dann die Schwierigkeit beseitigt, welche LAVEINE erwähnt. Wenn es gelingt, eine Sporengattung mit ihrem ganzen Inhalt einer biologischen oder klassischen Pflanzengattung anzupassen, ist die Sporengattung zum Synonym der Pflanzengattung geworden. Bei *Pecopteris* besteht freilich noch die weitere Schwierigkeit, ebenfalls keine biologische Gattung zu sein. Auch *Pecopteris* enthält Formen, die nur aus morphographischen Gründen eingereiht worden sind, d. h. ohne den Beweis ihrer morphologischen (biologischen) Verwandtschaft.

Überlegungen wie die folgenden, sollen dazu beitragen, der Gestalt der Sporen besser als bisher zu entnehmen, wann sie dem phylogenetischen System zu dienen vermag und wo dies nicht der Fall.

Anregende Fragen sind im Verlauf unserer Untersuchung zu beantworten:

Besitzen die Sporen Eigenschaften, und welche, die nur einmal im Verlauf der Phylogenese entstanden sind und die man in ihrer Stabilität oder Wandlung durch die Zeiten verfolgen kann, bis in die Verästelungen der Nachkommenschaft, immer deren Verwandtschaft aufzeigend?

Lassen sich, sofern doch auch gleiche Eigenschaften unabhängig voneinander an verschiedenen Zweigen des Baumes der Entwicklung auftreten, diese Eigenschaften und welche wenigstens innerhalb der einzelnen Zweige zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen auswerten? Finden sich unter den Eigenschaften der Sporen des öfteren homologe Konvergenzen, und welche, die also nichts über nähere Verwandtschaft bekunden?

Gibt es auch analoge Konvergenzen, bei denen Ähnliches aus verschiedenem hervorging?

KUPIRANOVA 1966, S. 14 sagt z. B.: „We suppose that there is no single scheme of development of apertures in Monocotyledons' and Dicotyledons' pollen grains, as both of them represent independent lines of evolutions.“ (Siehe auch S. 15.)

2. Zur Morphologie

2.1. Morphographie, Darwinismus, Lamarckismus, Soziogenese, Amplifikation, Interpolation

Man hat sich daran gewöhnt, die Morphologie in einem sehr weiten Sinn zu verstehen. Jede Beschreibung der Gestalt wird als Morphologie bezeichnet; so ist „Morphologie“ zu einem Oberbegriff geworden. Wir aber bezeichnen als Morphologie s. r. nur solche Betrachtungen, die zur Klärung verwandtschaftlicher Verhältnisse durch Vergleich homologer Organe etc. dienen. Die reine Beschreibung bleibt der Morphographie überlassen.

Der Klärung der Begriffe Morphographie, Morphologie und Morphogenese dient eine von HERMANN SCHMIDT Febr. 1959 eingeleitete Aussprache im Rahmen der Paläontologischen Gesellschaft. Ein Abschnitt dieser Aussprache (von R. POTONIE) befaßt sich mit dem Unterschied zwischen Morphographie und Morphologie (Paläont. Z. **33**, 16, 17).

Was mit Synopsis 1962 und in den Forschungsberichten 1965—1970 in diesem Sinne unternommen wurde, nämlich die bisher beschriebenen und z. T. von mir von neuem untersuchten fossilen Sporeae in situ so auszuwerten, daß für die natürlichen höheren Taxa des Pflanzenreiches allgemeine morphologische Sporen-Diagnosen entständen, beginnen nun auch andere Autoren, so BHARADWAJ & VENKATACHALA 1968, 41.

Doch bei solchen Arbeiten genügt nicht der gute Fortschritt unserer Kenntnis der morphographischen Eigenschaften insbesondere der fossilen Sporen. Wie diese Kenntnisse morphologisch zu verwerten seien, ist die weitere Frage, und diese ist in manchen Bereichen des Pflanzenreichs kritischer geworden. Wir stoßen auf neue Schwierigkeiten, die Gestalt der Sporen zur Prüfung verwandtschaftlicher Verhältnisse zu gebrauchen. Es fehlen als Voraussetzung weitere Untersuchungen darüber, welche der Eigenschaften der fossilen Sporen und Pollenköner eindeutige diagnostische Bedeutung haben. Es ist zu zeigen, welche nur einmal am Verlauf der Pflanzengeschichte aufgetreten sind, welche nur in begrenzten Bereichen des Systems der Pflanzenfamilien richtungweisend sind, wann gleiche Eigenschaften auf nicht miteinander verwandten Zweigen des Pflanzensystems auftreten. Was aber ist bei den fossilen Sporen homolog, analog, konvergent? Inwieweit verändert die Spore ihre Gestalt parallel den Umformungen der Mutterpflanze?

Man hofft, vielen dieser Fragen durch das EM schneller näher zu kommen als bisher. Aber selbst, was das Lichtmikroskop vermittelt, hat man noch nicht genügend genutzt.

Die Mikrophotos einiger neuen Arbeiten zeigen sogar, daß man manches, dem Lichtmikroskop Sichtbare, mit dem EM nicht sehen kann und umgekehrt.

TAYLOR & EGGERT 1969, 437, Fig. 11, 13, bringen SEM-Photos der Spore von *Botryopteris globosa* DARRAH, die etwa dasselbe zeigen, was ich schon 1965, 40, Abb. 33 sowie im dazu gehörenden Text gebracht habe. Man kann also manchmal durch Zeichnung ein Bild schaffen, das sich durch das LM-Photo zwar nicht gewinnen läßt, das aber einem SEM-Photo geringerer Vergrößerung etwa entspricht.

Nach allem handelt es sich für uns um Überlegungen zur „Abstammung“ der wesentlichen Eigenschaften der Sporen s. l., die auch die Pollenkörner umfassen. Deshalb seien einige allgemeine Worte zur Deszendenztheorie erlaubt, wird doch manchmal darauf zurückzukommen sein.

Gelegentlich hat man gesagt, die „Selektion durch den Kampf ums Dasein“ sei eine unbegründete Hypothese. Jedenfalls kann man statt ihrer auch andere Gedanken einsetzen oder auch danebenstellen, Gedanken, die ebenso unbewie-

sen und doch in gleicher Weise plausibel sind. Gedanken, die sich, wie die heutige Lehrmeinung es vorschreibt, des Lamarckismus enthalten und die dennoch „Kampf“, „Auslese“ und „Zuchtwahl“ nicht als alleinige Prinzipien, vielleicht nicht einmal als wichtigste gelten lassen.

Man beginnt heute bei der Mutation. Man betont, sie entstehe ohne das Ziel, unmittelbar etwas Passendes zu schaffen. Im Gegenteil pflegten Mutationen gewöhnlich zugrunde zu gehen, weil sie den Bedingungen der Umwelt meist nicht entsprächen. Nur sehr selten passe eine Mutation zufällig in einen bis dahin noch nicht bewohnten Raum, in eine bis dahin unbrauchbare „Nische“ etc. Auch diese Mutation aber würde wohl zugrunde gehen, wenn sie die Nische schon bewohnt fände, wenn sie dort dem „Kampf ums Dasein“ begegnete und sich dem Prozeß der Auslese ausgesetzt sähe.

Aber Auslese, so hat man schon früher betont, sei als allgemeines Prinzip schon deshalb fraglich, weil die natürlichen Schritte der Veränderungen der Arten meist zu gering, und daher nicht „selektionstüchtig“ seien. Was dem Menschen durch künstliche Zuchtwahl gelinge, werde in der Natur nicht recht sichtbar.

So bleibt für die Vergrößerung der Artenzahl vornehmlich die Ausbreitung der Lebewesen in noch nicht bewohnten Räumen und Nischen, wo kaum Konkurrenz zu finden, kein „struggle for life“ mit anderen Arten. Wohl gilt es, sich mit den neuen Lebensbedingungen abzufinden, aber zu diesen paßte ja zufällig die Mutation, so daß hier von „struggle for life“ und Auslese kaum zu sprechen wäre.

Man denke auch an die fast unwidersprochene Darstellung der Paläobotaniker von einer einstigen Besiedlung des noch kahlen Festlandes durch Auswanderer des Meeres. Das würde durch passende Mutation geschehen können und bedürfte nicht unbedingt der Auslese durch „struggle for life“ etc.

Auch die allmähliche Auffüllung eines tropischen Urwaldes zu immer größerer Artenzahl, durch Arten, die oft aufeinander angewiesen, läßt sich durch das Hineinschlüpfen „zufällig“ passender Mutationen in durch den schon bestehenden Urwald gegebene Spezialnischen erklären und nicht nur durch den „Struggle“ und die Auslese. Das zufällig Passende muß sogleich lebensfähig sein, warum noch von „selektionstüchtig“ sprechen. Der „struggle for life“ spielt also doch wohl für die Evolution eine sekundäre Rolle. Alte Baupläne werden meist nicht vernichtet, nur ihre Spitzen brechen ab. Neues stellt sich daneben und füllt die Nischen. Dabei kann es sekundär zur Ausrottung vorhandener Formen durch einen „Kampf ums Dasein“ kommen, was aber nicht die Triebfeder sondern nur eine Feile der Entwicklung wäre (J. PETZOLDT) und gern die differenzierten Formen betrifft. Die Triebfeder ist die Mutation, und zwar die „zufällig“ passende Mutation. „Zufällig“, das sagen wir, weil es vornehmlich nicht passende Mutationen zu geben scheint. Jedenfalls ist es so im Experiment, das aber der Natur nicht völlig gerecht wird.

Anpassung soll dennoch möglich sein durch das Erscheinen zufällig oder veranlassungslos passender Mutationen.

Dieser Satz ist auch deshalb nur hypothetisch, weil sich nicht widerlegen läßt, einige dieser Mutationen seien vielleicht doch lebenerhaltend veranlaßt. Wir kommen nicht umhin, über diese Dinge nachzudenken, doch bedient man sich ihrer nur so, als ob allein der Selektion s. l. die letzte Entscheidung zukäme.

Da aber die Mutation immer nur bei einzelnen, zufällig betroffenen Individuen erfolgt, bleibt die alte Kombination der Erbmasse bei anderen Individuen daneben bestehen, und wie lange dies bei demjenigen Teil der Erbmasse gilt,

der die Sporenexinen betrifft, zeigen die Sporenformen, die sich seit dem Palaeozoikum bis heute fast unverändert erhalten haben.

Das Wesentliche bei der Entstehung einer neuen Art dürfte nicht sein, ihre eigene Mutterart zu verdrängen, die Mutterart, die sich im Gleichgewicht befindet mit den Bedingungen ihrer Umwelt. Die neue Art entsteht, weil neben dem Lebensort der Mutterart eine noch unbesetzte „Nische“ liegt. Die Besiedlung dieser Nische braucht die Nachbarschaft nicht zu zerstören. Wie könnten sich sonst in manchen Gattungen und Familien überraschend viele, nicht allzu sehr voneinander abweichende und doch \pm verschiedenen Bedingungen angepaßte Arten befinden?

1928 und 1935 betonte ich wie schon früher, die Begriffe „Kampf ums Dasein“ und „Selektion“ genügten nicht, die Entstehung differenzierter Organismen zu verstehen, 1952 führte ich die Begriffe Soziogenese, Amplikation und Interpolation ein. Die Amplikation soll die allmähliche Auffüllung der Pflanzengesellschaften durch Kleinmutationen umfassen, beginnend mit der Besiedlung noch gänzlich unbesetzter Räume der Erdoberfläche. Hier steht noch kein Kampf mit anderen Organismen und ebensowenig die Selektion im Vordergrund. Auch in die unbesetzten Nischen der werdenden Gesellschaft werden neue Formen oft (vielleicht sogar meistens) schlüpfen können, ohne durch Konkurrenten daran gehindert zu werden. — Interpolation wurde die Einschaltung von Großmutationen genannt, was weitere Überlegungen erforderte. Bei der Soziogenese ergänzen sich also zur Entstehung der neuen Pflanzengesellschaften die alten und die neu hinzutretenden Arten in ähnlicher Weise, wie die verschiedenen Organe eines Körpers allmählich ein Ganzes bilden. Dazu gehört mehr als nur Selektion aus beliebigen Mutationen. Mindestens sollte man gestehen, hier noch nicht am Ende der Forschung zu sein. Freilich muß man denen recht geben, die uns sagen, lamarckistische Gedanken seien nicht zu beweisen.

Es ist vielleicht anregend zu erfahren, was mir hierüber, veranlaßt durch meine Arbeit „Die Tendenz zur Stabilität 1928“, der Vater der Neosporologie, der erste gründliche Erforscher der rezenten Pollenformen, HUGO FISCHER, im August 1928 in einem Brief schrieb:

„Wenn der Stand- oder Wohnort die Arten der Tiere und Pflanzen verändert, so könnte das nach LAMARCK (Vererb. erworben. Eigenschaften) oder nach DARWIN (Variation u. Auslese) geschehen. In dieser Frage steht aber der Palaeontologe vor längst vollendeten Tatsachen — entscheiden kann nur die Beobachtung, besser das Experiment an den lebenden Wesen.“

Die Erfahrung lehrt, daß bestimmte Mutationen in 1:1000 bis 1:10 000 oder noch seltener vorkommen; deswegen kann es mit den ‚Engrammen‘ nicht stimmen.“

Nach R. SEMON hinterläßt jeder Reiz im Protoplasma ein „Engramm“. Summe aller Engramme ist der „Engrammschatz“, der ererbt ist und durch neue Engramme bereichert wird; jede Keimzelle des Körpers enthält ihn.

Ich veränderte damals die Hypothese SEMON's, indem ich etwa sagte: So wie ein Reiz erst überschwellig werden müsse, um eine Reaktion herbeizuführen, so müsse ein Gen palaeontologisch gesehen, erst während längerer Zeiten durch in gleicher Richtung wirkende Reize getroffen worden sein, ehe die Reize der Vererbung dienen könnten. Vererbung erfolge somit erst dann, wenn die Bedingungen als in der Zeit nicht allzu vorübergehende, eine Vererbung als nützlich erscheinen lassen.

Das war nichts als eine Arbeits-Hypothese, die von H. FISCHER verworfen wird.

Hiermit lehnt unser erster großer Pollen-Forscher den Lamarckismus gänzlich ab, während ich ihn damals mit SEMON zu retten suchte. Später war ich der Ansicht, der Lamarckismus sei in der Tat nicht zu beweisen; jedoch genüge auch der wohl ein wenig wirksame Darwinismus bei weitem nicht, die Entstehung

der Arten zu verstehen. Es sei also ehrlicher dies einzusehen und weiter zu forschen. Die Lehre von den Mutationen hat uns in dieser Richtung noch nicht weitergebracht.

2.2. Die Inkongruität der Organe des Pflanzenkörpers und das Tempo der Evolution der Sporen

Die erdgeschichtliche Reihenfolge im Auftreten der Baupläne der Germinalien ist bei Berücksichtigung besonders der Spora in situ etwa die folgende:

Proximales Δ -Triletum, Psilophytopsida — Frühes Devon
 Proximales Δ -Monoletum, einige Lycopsida, Sphenopsida, Pteropsida — Devon
 Distal polarer Monocolpus, Cordaitales — Karbon
 Inaktives Triletum, Cordaitales — Karbon
 Endomonoletum, Whittleseyoideae — Oberkarbon
 Endo- Δ -Triletum, Bennetitales — Keuper
 Distal polares Poroid, Hirmeriaceae (al. Cheirolepidaceae) — Keuper
 Subäquatorialer Zonocolpus, Hirmeriaceae — Keuper
 Tricolpoid, Cycadopsida?, *Eucommidites* — Lias
 Proximal polarer Colpus, Cycadopsida, *Chasmatosporites* — Lias
 Äquatoriale und sonstige Aperturen, Angiospermen etc. — Mittlere Kreide

Außerdem bleiben die vorangehenden Formen der Aperturen neben den sich später einfindenden oft bestehen. Eine Form wird hier nicht durch die „Verbeserte“ verdrängt, sondern eine neue Form entspricht meist anderen Bedingungen als die alte Form, deren Bedingungen \pm fortbestehen.

Es gibt einen zeitbedingten Wandel des diagnostischen Wertes mancher Eigenschaften der Sporen.

Tetraeder-Tetrade und Rhomboeder-Tetrade, Triletum und Monoletum und andere Charaktere sprechen mit fortschreitender Entwicklung von zunehmend entfernterer Verwandtschaft.

Aus ferner Sicht mag es verständlich sein, mit CHALONER 1970, 368, anzunehmen „that the spores were merely keeping pace in the rate of evolutionary change with the plants which were producing them“. Im einzelnen zeigen sich hiervon fesselnde Abweichungen.

Der Satz von der Inkongruität der Organe (R. Pot. 1956) bedeutet nämlich für die Sporen (inkl. der Pollenkörner), sie hätten sich, je nach den Bedingungen der Umwelt, in ihrer Entwicklung oft recht unabhängig von den Wandlungen der Mutterpflanze verhalten. Dies wohl deshalb, weil sie in der Metamorphose der Pflanze einem besonderen Lebensabschnitt entsprechen, der nicht ganz von denselben Einflüssen der Umwelt abhängig ist wie der Sporophyt. Die Einflüsse, welche den Sporophyten verändern, sind in der Tat nicht völlig dieselben wie jene, die auf die Sporen wirken. Je nachdem das ökologische Moment, das die Lebenszeit der Sporen betraf, stabiler oder labiler war als die ökologischen Bedingungen der Sporophytengeneration, wird die Evolution der Sporen \pm stagniert haben oder fortgeschritten sein. Im ganzen dürften die Sporen gleichförmigeren Bedingungen angepaßt sein als der Sporophyt. Deshalb konnten oder mußten die Sporen ihre Gestalt oft lange beibehalten. Andererseits dürften die Sporen Anregungen zu Änderungen folgen, die der Sporophyt nicht erfährt. Dann vermögen sich die Sporen zu wandeln, während die Organe des Sporophyten stabil bleiben. Endlich könnten die Sporen mit den Veränderungen des Sporophyten auch einmal Schritt halten. Auffälliger aber bleiben die Beispiele, wo dies nicht der Fall.

Bei den fossilen und rezenten Sporen und Pollenkörnern ist z. B. schon die Substanz der Exine im ganzen chemisch stabiler als die sonstigen „Korkarten“ des Pflanzenkörpers. Das fossile Sporopollenin, genannt Sporin, ist u. a. resistenter als das Cutin der Blattepidermen gleicher Gesteinsproben. Das zeigen Arbeiten über die Chemie fossiler Zellwände von R. POTONIÉ (1915, 1920) und R. POT. & REHNELT (1969—1971). Der Chemismus der Sporenexine ist zum besseren Schutz des lebenswichtigen Inhalts der Spore einen eigenen vom Sporophyten abweichenden Weg gegangen.

Ein besonderer Anlaß zur Umformung der Sporen könnte das Aufblühen der Insektenwelt gewesen sein.

Doch seien hier zunächst die Honigbienen erwähnt, die bei uns im April bei der Ernte von Sporen des *Equisetum arvense* eifrig tätig sind, obgleich dies eine Pteridophyte ist, deren Sporen schon durch die Elateren bekunden, auf eine andere Art der Verbreitung vorbereitet zu sein (Synopsis III, 10).

Bei *Equisetum* wurde die Gestalt der Spore nicht durch das Insekt beeinflusst, obgleich doch anzunehmen, die Biene sei in der frühen Jahreszeit schon seit langem auch auf solche Sporen angewiesen gewesen.

Ein Fall einer durch Insekten veranlaßten Umformung eines Pollenkorns könnte dagegen der senonische *Bulbopollis* (Abb. 5) sein. Die vor den Schmetterlingen stehende Ordnung der Zeugloptera soll bereits vor der „Oberen Kreide“ gelebt haben. Ihre rezenten Angehörigen verzehren mit ihren kauenden Mundwerkzeugen Blütenstaub. *Bulbopollis* bot wohl durch seine Bulbi zusätzliche Nahrung an (R. POT. Apr. 1968). Das wäre ein Beispiel für eine Umformung durch Lebensbedingungen der Spore, welche nicht die Lebensbedingungen des Sporophyten sind.

Zum Verständnis einer Stabilität oder Veränderung der Sporengestalt, unabhängig von Entwicklungsschritten des Gametophyten und Sporophyten, tragen folgende Gedanken bei:

1. Auch der Gametophyt kann entsprechend seiner besonderen ökologischen Bedingungen, die von denen des Sporophyten oft abweichen, nachträgliche spezielle Anpassungen erwerben, die den Sporophyten nicht betreffen und umgekehrt.

2. Die Spore hat, wie Gametophyt und Sporophyt, eine gewisse Lebensdauer, in der sie für eine Zeit ihr eigenes Leben unter eigenen ökologischen Bedingungen führt; sie wird in ihren Anpassungen diesen Bedingungen gehorchen und nicht denen, auf die sich Gametophyt und Sporophyt einstellen müssen.

Bei den Hepaticae entstehen in den Sporangien außer den Sporenmutterzellen sogleich die später frei zwischen den reifen Sporen liegenden Elateren. Das ist ein recht anderer Vorgang als in den Sporangien der Pteridophyten. Und doch gleichen die Sporen der Hepaticae oft sehr denen der Pteridophyten und verhalten sich z. T. ähnlich.

Schon bei den Hepaticae, den Psilophytales usw. ist eine vielseitige Ornamentik der Exine erreicht, die von den Farnen kaum noch übertroffen wird. Lange bleiben diese Muster des Ornaments stabil (Abb. 3ab).

Ein Beispiel für die Tendenz zur Stabilität (R. POT. 1928) sind auch trilet oder monolet verbliebene Mikrosporen der „samentragenden“ Medullosaceae sowie einiger Cycadeoideales, vielleicht auch das gelegentliche Weiterbestehen der Sacci bei letzteren (T. N. TAYLOR 1970, 684).

LAVEINE März 1971 untersuchte ergänzend den Sporenhalt von vielen Exemplaren der Medullosaceae *Potonia*, die er neben Wedeln (nicht daran) von *Paripteris* GOTHAN und *Linopteris* gefunden hat. Die triletten Sporen (die Zugehö-

rigkeit zu den beiden Gattungen vorausgesetzt) gleichen im Prinzip einander. Es sind brevaxone, äquatorial rundliche, trilete Mikrosporen mit einer unter dem E-Mikroskop erkennbaren Mikuloskulptur (= Crépissage). LAVEINE verweilt verwundert bei der Tatsache der \pm Sporengleichheit zweier recht verschiedener Gattungen. Er wiederholt damit die Entdeckung der Inkongruenz der Organe. Die Unterscheidung mißlingt sogar bei der von LAVEINE angewandten Prüfung der Exinenoberfläche mit dem EM. Er warnt mit Recht, nun bei der Anwendung des EM, aus individuellen Unterschieden der Sporen neue Spezies zu machen. Es gibt im Gegenteil bereits mehrere Beispiele dafür, wie sehr das EM dazu geeignet ist, zu weit gehende Aufteilung der Sporenformen in Formarten zu unterbinden.

Auch einige die Sporen nicht betreffende Beispiele zur Inkongruität seien genannt: Bei *Liriodendron* sind die Blüten einfacher geblieben als bei anderen Magnoliaceae, die Laubblätter aber differenzierten sich zu eigentümlich gelappeter Form. Dagegen sind bei den im Blütenbau fortgeschrittenen der Magnoliaceae die einfachen ganzrandigen Blätter noch vorhanden.

Bei den im Blütenbau differenzierteren Illiciaceae blieb das Holz coniferoid, so daß dieser Formenkreis des Holzes bei den Pteridophyten beginnt und als recht stabiler Typus erst bei den Angiospermen ausläuft. Wir kommen auf die Magnoliales zurück. Anders als bei diesen Beispielen von Inkongruitäten zwischen verschiedenen Teilen des Körpers nur des Sporophyten sind die Sporen sogar Repräsentanten eines besonderen Lebensabschnittes der Pflanze, einer besonderen „Generation“, die andere Lebensbedingungen hat, als die Generationen des Gametophyten und des Sporophyten. Um so leichter können die Generationen des Gametophyten und Sporophyten Anpassungen gewinnen und verlieren, ohne dadurch die „Generation“ der Sporen zu beeinflussen und vice versa. — Möge sich auch dies alles in derselben Erbmasse abspielen.

Spore, Gametophyt und Sporophyt ein- und derselben Spezies haben sich verschiedenen Lebensbedingungen angepaßt, deshalb gilt auch unter ihnen die „Regel von der Inkongruität der Organe“ (R. Por. 1956).

Einander ähnliche Sporen können dabei unabhängig voneinander auf verschiedenen, nicht miteinander verwandten Zweigen des Pflanzensystems entstehen. Das geschieht, wenn die Sporen verschiedenartiger Pflanzen gleichen Lebensbedingungen angehören.

Aber auch Mikrospore und Megaspore ein und derselben Spezies erfuhren manchmal recht verschiedene Entwicklungsimpulse. Die beiden lebten dann unter nicht minder verschiedenen Verhältnissen. Man kann das z. B. bei *Lepidostrobos* erkennen. Hier weichen Mikrosporen und Megasporen erheblich voneinander ab.

Während sich nämlich bei den fossilen und rezenten Iso- und Mikrosporen der Lycopodiaceae und Lepidodendraceae, sowie bei manchen weiteren Lepidodendrales, immer der Habitus *Lycospora* zeigt, oder doch im Prinzip gegeben ist, weichen die Megasporen nicht nur durch ihre Größe, sondern auch sonst oft auffällig davon ab. Man kann sie, wenn nur dispers beobachtet, kaum mit *Lycospora* verwandt erachten.

Wir finden dabei die lycosporoide Form in etwa gleicher Ausbildung bei Pflanzen, die unter recht verschiedenen Bedingungen lebten und leben. Für die Iso- und Mikrosporen dieser Pflanzen aber stand dennoch in gleicher Weise die Verbreitung durch den Wind und das Haften am Keimungsort im Vordergrund, ihre Lebensbedingungen gleichen \pm einander. So einheitlich die Mikrosporen deshalb gebaut sind, so verschieden sind bei den verschiedenen Genera die Megasporen. Innerhalb der Lepidodendrales unterscheiden sich die Megasporen

von ihren Mikrosporen nicht nur durch die beträchtliche Größe, sondern auch durch spezielle Anpassungen. So ist bei *Lepidostrobus* zur Erreichung eines sagittalen Falls der Megaspore eine schwanzförmige Gula entwickelt, die außerdem beim Fall der Spore ins Wasser durch in ihren Nischen haftende Luftblasen ein senkrechtes Schwimmen bedingt und sich später bei der Keimung zum Empfang der Mikrosporen blumenartig öffnet (Abb. 1).

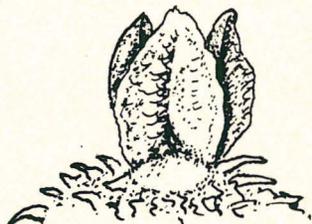


Abb. 1. Gula einer Megaspore von *Lepidostrobus*, Karbon, ca. 50 X, die sich zum Empfang der Mikrosporen im Keimvorgang öffnet. Geschlossen war die Gula Stabilisator beim freien Fall und Schwimorgan.

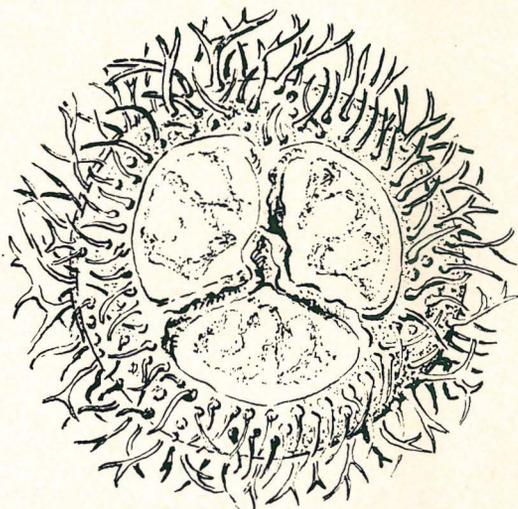


Abb. 2. *Setosisporites* IBRAHIM, Ruhr, Westf., 500—800 μ , außerhalb der Contactareen mit verzweigten Trichomen verziert, am Apex kleinere Gula. Habitu Bothrodendraceae. (Mikrosporen dagegen Habitu *Lycospora*).

Auch die Megasporen der Selaginellaceae, Bothrodendraceae (Abb. 2), Porodendraceae etc. sind nicht nur durch Größe sondern ebenfalls durch Sonderanpassungen von ihren Mikrosporen unterschieden. Sie verraten durch ihren Bau oft ganz und gar nicht die Zusammengehörigkeit mit den Mikrosporen, wohl aber ihre andere „Lebensweise“.

Unter besonderen ökologischen Verhältnissen kommt es sogar zum Polymorphismus der Sporen.

J. PRAGLOWSKI & G. ERDTMAN 1969, 87, 88, fanden bei *Armeria sibirica* sechs verschiedene Pollenformen.

„In all the Scandinavian samples high percentages (up to 96 %) of types 1 + 2 („A-Type“) prevailed. In east Greenland and in Soviet Russia, however, types 1 and 2 are less dominating“.

Das wären pflanzengeographische Unterschiede der Sporen ein und derselben Spezies.

Zumeist lebt die Spore, wie wir sahen, nicht unter den besonderen Verhältnissen ihrer Mutterpflanze, sondern unter generelleren Bedingungen. So treten für die Spore die für den Sporophyten so wichtigen Bedingungen zurück, welche

das Werden der Pflanzengesellschaft zu einer Einheit höherer Ordnung im Verlauf der Erdgeschichte schafft (R. Por. Soziogenese 1952). Gemeint sind die starken aber nicht tötenden Wirkungen, welche in der werdenden Pflanzengesellschaft eine Spezies auf die andere ausübt, wie die Entstehung neuer Nischen und Nischchen für neue Arten, sowie die Anpassung verschiedener Arten aneinander.

2.3. Homologie, Analogie, Konvergenz Bisherige Stammbäume

Der Versuch, die Homologien phylogenetisch zu verstehen, wird bei den Sporen in eigentümlicher Weise erschwert.

Die Orte des Stammbaums, wo z. B. das Monoletum zur spezifischen Eigenschaft geworden ist, stehen oft nicht in Verbindung miteinander; so z. B. selbst nicht bei den Filices. Man findet Gattungen mit monoleten Sporen weit verstreut, wie bei den Marattiaceae, Schizaeaceae, Polypodiaceae. Das Monoletum sagt hier nicht, diese Gattungen seien näher miteinander verwandt als mit den dazwischen liegenden trileten Gattungen. Es ist eher, als habe die Tetraedertetrade und ihr Triletum nun einmal die natürliche Bereitschaft unter gewissen naheliegenden Umständen zur Rhomboedertetrade und dem dazu gehörenden Monoletum zu werden.

Ähnlich scheint es beim Übergang vom Monocolpus zum Trichotomocolpus.

Eigenschaften, die bei den Vorfahren nur als gelegentliche Abweichungen von einer spezifischen Eigenschaft hier und dort im System aufgetreten sind, können bei den Nachfahren oder doch bei späteren Formen die alte Eigenschaft hier und dort verdrängen und selbst zu spezifischen Eigenschaften werden.

Eigenschaften, die bei den Vorfahren spezifisch waren, können später als Abnormitäten wiederkehren.

Es besteht zudem eine *Inclinatio diverticulorum*, die Neigung vom bisherigen Weg abzuweichen: Merkmale einer gewissen Funktion verwandeln sich bei den Nachkommen nicht immer in die den Nachkommen eigentümlichen Merkmale ähnlicher Funktion. Das alte Merkmal wird in seiner Funktion inaktiv und kann ganz verschwinden. Dafür entsteht spontan an einer morphologisch fremden Stelle eine Neubildung verwandter Funktion. So ist es bei *Cordaianthus*, wo gegenüber dem inaktiven bis schwindenden Triletum eine Apertur neuen Bauplans entsteht: Der distale Monocolpus. Zwar wird auch die direkte Umformung der Tetradenmarke zum neuen Keimapparat irgendwann einmal vollzogen, dies aber seltener (*Wittleseyoideae*, *Williamsonanthus*, vielleicht einige *Magnoliales*, *Proteaceae*). Bei den *Proteaceae* finden wir drei äquatoriale Aperturen auf den Meridianen der einstigen Triletum-Radien (nach GARSIDE's Regel). Häufiger aber ist im ganzen Reich der Angiospermen der nach FISCHER's Regel gebaute Pollen, dessen drei äquatoriale Aperturen zwischen den Meridianen des einstigen Triletums stehen.

Was gilt nun bei der Spore als homolog? Es wären einander entsprechende Punkte, bezogen auf die ursprüngliche Lage der Spore in der Sporenmutterzelle. Hinzu kommt, daß eine in einem bestimmten Stadium der Sporenentwicklung erworbene Apertur durch das Wachstum der Sporenexine ihre Lage verändern kann.

Während ich seit Jahren beabsichtige, gestützt auf die Fossilien, die verschiedenen Gestalten der Sporen und Pollenkörner in diesem Sinne phylogenetisch zu verfolgen, ohne bisher viel zu wagen, haben andere Autoren, meist auf Vermutungen fußend, und oft ohne das fossile Material zu erwähnen, sporologische

Stammbäume veröffentlicht. Dabei hat sich in Übereinstimmung mit meinen Untersuchungen doch eines ergeben. Manchmal haben mehrere, voneinander abweichende Wege zu einander ähnlichen Bauplänen geführt.

Was bisher Vermutung, glaube ich nachweisen zu können. Meine Beispiele sind nicht dieselben.

Es wird bisher nur selten von phylogenetischen Beziehungen der Sporen fossiler Pteridophyten zu den Gymnospermen gesprochen.

Bei den hypothetischen Stammbäumen der Angiospermen dagegen wird gelegentlich auf das Triletum der rezenten Pteridophyten gewiesen und häufig auf den distalen Monocolpus mancher rezenten Gymnospermen. Nicht berücksichtigt werden manche bei mesozoischen Gymnospermen bereits auftretende Merkmale wie Porus, Zonicolpus und merkwürdige Abwandlungen der Tetradenmarke. Nicht erwähnt wird auch der bereits im älteren Karbon vorhandene, im Verein mit dem Saccus auftretende distale Monocolpus von *Cordaianthus*, der in dieser Verbindung und ohne direkten verwandtschaftlichen Zusammenhang auch bei der oberkarbonischen Pteridospermopside *Callandrium* und dem frühesozoischen *Pteruchus* (cf. Caytoniales) vorkommt.

Aber auch Bemerkenswertes zeigen die bisher veröffentlichten Stammbäume oder Ahnentafeln.

STRAKA 1963, 358, hält bei den Angiospermae folgende phylogenetische Reihe der Aperturen für wahrscheinlich: ana (-mono-) colpat → trichotomocolpat → zono-tricolpat (wobei Colpus-Mittelpunkt noch distal) → zono-tricolpat (Colpus-Mittelpunkt nun äquatorial). Er geht dabei von der Apertur der Winteraceae als primitiver Familie der Magnoliales aus. Der Umriß dieser Apertur ist unregelmäßig zerrissen und neigt von monocolpaten zu trichotomocolpaten oder unregelmäßigen Formen. Zudem kommen bei den Palmae und Liliaceae monocolpate und trichotomocolpate nebeneinander vor. Bei den Monocotyledonen *Cyanastrum* (Cyanastraceae) und *Odontostomum* (Thecophilaeaceae) sowie bei den Dicotyledonae (Piperales) *Piper majusculum* und den Saururaceae, finden sich monocolpate und trichotomocolpate bei der gleichen Spezies nebeneinander.

Auf diese Äußerungen STRAKA's sei jeweils in den betreffenden Kapiteln eingegangen; ebenso auf die folgenden Vermutungen von NAIR und J. MULLER.

In der von P. K. K. NAIR 1968, 17, entworfenen Ahnentafel der Angiospermen-sporen erscheinen die Inaperturates an sechs nicht oder nicht näher miteinander verwandten Zweigen. Die Trichotomocolpates sieht man an vier nicht direkt miteinander verbundenen Ästen. Die Monocolpates bilden ebenfalls vier nicht zusammenhängende Komplexe, die Tricolpates etwa drei, die Periporites drei.

J. MULLER 1970, 422, spricht geradezu von „the probability of pluriform development of various basic aperture configurations“.

Die Hauptbaupläne der Angiospermen-sporen werden von ihm, wie auch bei anderen Autoren durch Linien miteinander verbunden. Dabei werden, von „urtümlichen“ Bauplänen ausgehend, Schritte in verschiedene Richtungen vermutet, und manchmal werden nach dieser Hypothese, über voneinander abweichende Zwischenstadien hinweg, doch dieselben späteren Zustände erreicht. Es wird auch eine Umkehr im Entwicklungsweg, zurück zu bereits innegehabten Stadien, für möglich gehalten.

Bei alledem wird wohl angenommen, eine gegebene Anordnung der Aperturen müsse meist aus einer bereits vorher vorhandenen entstanden sein, die vielleicht die neue Richtung schon ahnen ließ. An einigen Stellen aber ist auch hier die inaperturate Spore eingeschaltet, aus der dann an verschiedenen Zweigen des Stammbaumes ganz spontan fünf verschiedene Baupläne hervorgehen.

Dieser Gedanke, so sehr er einer Notlösung ähnelt, ist vielleicht der fruchtbarste. Er wird von den Autoren nicht näher kommentiert. Meine eigenen Untersuchungen weisen jedoch schon seit längerem in eine ähnliche Richtung.

Manchmal können, nicht nur bei der aperturlosen Spore, sondern an jeder noch nicht genutzten Sporenwand, gewisse Typen von Aperturen entstehen, sei es der distale Monocolpus (*Cordaianthus*), sei es der Zonocolpus (*Hirmeriella*). Und aus verschiedenartigen Aperturen kann durch Konvergenz Gleiches oder Ähnliches hervorgehen. (Vergl. KUPRIANOVA unsere S. 5.)

Bei solchen Fragen ist auch vom Aufbau der Exine auszugehen.

ERDTMAN (in E. & D. 1969, 180) fragt bei der Exine von *Macrozamia reidlei*: „Is the tectum in *M. reidlei* ... directly comparable with the tectum in the pollen grains of other plants, e. g., *Betula* and *Cobaea*? And can the „honeycomb-layer“ be directly compared with the bacules in pectectate and subtectate pollen grains? Can the nexine in *Macrozamia* be compared with, say, the nexine in *Conospermum*, *Lonicera* or *Polygala*?“

Man wird antworten, es dürfe zwar verglichen werden, nicht aber völlig gleichgesetzt. Deshalb auch wird man manchmal die Worte Tectum bis Nexine vermeiden, um unverbindlichere Termini wie Exolamella, Exoexine und Intexine anzuwenden, die Morphographisches und zunächst nichts Morphologisches bedeuten. —

Um phylogenetische Aussagen zu machen, muß man etwas wissen, was bei den Sporen s. l. nicht immer leicht zu erkennen ist, nämlich, ob es sich um kontinuierliche Homologie oder nur um homologe oder analoge Konvergenz handelt. Man möchte z. B. meinen, die Verhältnisse bei *Macrozamia* stünden denen bei *Lepidodendron* näher als denen bei *Cobaea*.

Die homologe Konvergenz wird für den Sporologen zu einem wichtigen Vorgang, weil sie nicht nur für eine, sondern für verschiedene Eigenschaften der Spore und mehrmals, auf recht verschiedenen Zweigen des Stammbaumes erscheint. Damit kann sie oft nichts über nähere Verwandtschaft bekunden.

Auch gleiche Ornamente entstehen auf gleicher morphologischer Basis unabhängig voneinander (Hepaticae [Abb. 3, 4], Pteridohyta, Angiospermae).

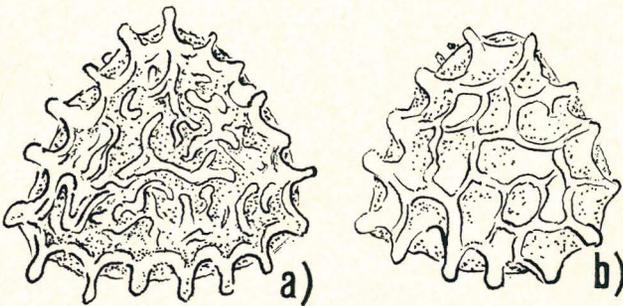


Abb. 3. *Fossombronia foveolata* LINDB., Böhmen, rezent, 40 μ , reticulates Ornament ähnlich dem mancher Pteridophyten mit äquatorialer Bastion; (a) proximal imperfect reticulat mit schwachem Brevitriteum, (b) distal \pm perfekt reticulat.

Als Beispiel hierfür verweist J. MÜLLER 1970, 425, auf das crotonoide Muster der Exine sowohl bei *Pachysandra* (Buxaceae) als auch bei *Lilium bulbiterum* (Liliaceae).

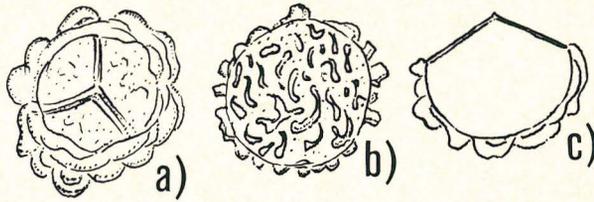


Abb. 4 a—c. *Symphyogyna stipitata* STEPH., Chile, rezent, 25 μ , mit Triletum, Exine proximal (a) glatt, distal (b) mit muroiden Vermiculi, Cristae, Coni, Verrucae, (c) Scheitelschnitt.

Cingulum, Zona, Corona erscheinen ohne Verbindung an recht verschiedenen Stellen des Systems.

Der Saccus bläht sich auf bei den Lycopsida und Pteridospermopsida, und zwar jeweils in kleineren, voneinander entfernten Bereichen; weiter erscheint er bei den Coniferopsida in Verbindung mit dem distalen Colpus an so unbestimmt zusammenhängenden Zweigen wie den Caytoniales, Cordaitales und Coniferales.

Das Monoletum zeigt sich unvorbereitet und unverbunden bei den Lepidodendrales (*Lepidostrobus imbricatus* Hosk. & Cross, *Pleuromeia*), Sphenopsida, Marattiales, Schizaeaceae.

Die längere Polachse entsteht bei den Lycopsida und Leptosporangiaten etc.

Das Sporangium nur einer fertilen Megaspore bildet sich unabhängig voneinander bei den Lepidocarpaceae, Calamocarpaceae, Cycadofilicales.

ALVIN & CHALONER Mai 1970, 662, betonen, auch die Maschenaderung der Blätter sei unabhängig voneinander auf verschiedenen Entwicklungswegen entstanden, so bei den Cycadofilicales, Glossopteridiales, Caytoniales und Cycadales.

Diese homologen Konvergenzen brauchen nicht zu besagen, die sie aufweisen den Pflanzen seien nicht \pm entfernt miteinander verwandt. Das mag oft der Fall sein. Dennoch läßt sich nachweisen und bei anderen Beispielen wenigstens vermuten, die Ähnlichkeit mancher verwandten Zweige sei erst nach der Gabelung der Zweige aufgetreten.

Nicht minder eifrig als die homologen Konvergenzen sind zur Vermeidung falscher Schlüsse der Verwandtschaft die analogen Konvergenzen aufzudecken. Beides ist für den Palaeontologen mühevoll, wenn selbst da, wo man die Sporen noch in situ vorfindet, oft keine mehr im Verband der Tetrade oder nur in Tetraden unreifen Zustandes vorkommt.

Analoge Konvergenz besteht z. B. zwischen einem Monocolpus, der aus einem Monoletum hervorging, und einem Monocolpus, der sich auf der dem Monoletum gegenüberliegenden Hemisphäre ohne Einleitung entwickelte.

Analoge Konvergenzen gegenüber den interrational entstandenen drei Aperturen sehr vieler Angiospermen sind auch die drei auf den Meridianen der Y-Strahlen liegenden Aperturen der Proteaceae. Dieses und andere Beispiele seien im Folgenden näher besprochen.

2.4. Superorganisation, Superevolution

H. GAUSSEN sprach von „Surévolution“, womit er ähnliches, aber nicht die vom Aussterben bedrohte Spezialisierung meinte. Das aber enthält das Wort Superevolution, während der Begriff Superorganisation nur den Zustand betont. Es gab in der Vergangenheit Differenzierungen der Gestalt der Sporen (Sporen s. r. + Pollenkörner), die der gegenwärtigen Flora fehlen. Diese Eigentümlichkeiten

haben sich manchmal bis zu einem Endstadium, der Superorganisation, entwickelt und sind dann ohne Nachfolge verschwunden.

Die Superorganisationen können auffallende Eigenschaften sein, die heute zwar versiegt sind, einst aber zu Sporengestalten gehörten, die doch andere ihrer Eigenschaften im Erbgang weitergegeben haben. Manchmal verblieben den Nachfahren auch bescheidene Reste der Superorganisation.

Von einer Superorganisation kann man bei einer größeren Zahl fossiler Sporen sprechen. Das gilt zunächst vom Bauplan der übergroßen Megasporen der palaeophytischen baumartigen Lepidodendrales, insbesondere vom Bauplan *Lagenicula*.

Unter den Isosporen der Lycopside kann man die recht großen, monosaccaten Sporen von *Spencerites* nennen.

Besondere Beachtung unter den Sporae dispersae verdient die eigentümliche oberkarbonische *Reinschospora*, die dem Pionier der Palaeosporologie REINSCH wegen ihres breiten äquatorialen Fransenkranzes so auffiel, daß er sie als eine der ersten palaeophytischen Sporen im Mikrofoto festhielt.

Sodann frappt die trilete *Hamatisporis*, von DIJKSTRA im Unterkarbon von Ägypten entdeckt. Es ist das eine Megaspore mit drei überlangen, ankerförmig endenden, eckständigen Appendices.

Weiter befremdet *Appendicisporites*, zuerst von THIERGART in der Oberkreide beobachtet. Diese Spore besitzt das Gitterornament der Farngattung *Schizaea* und hat dazu ebenfalls drei überlange äquatoriale Appendices.

Weiter ist auch *Elateris* WILSON (Mittl. Pennsylvan) anzuführen.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen auch die Sporen von *Cheirolepis* (*Hirmeriella*), einer Coniferale des Rhät/Lias.

Unter den Angiospermen sei *Bulbopollis* R. POT. genannt, entdeckt von BOLTENHAGEN in der Oberen Kreide von Gabun.

E. BOLTENHAGEN 1969, 169, hält sodann einen ephedroiden, jedoch hexaporotricolpaten Pollen aus dem Cenoman von Gabun für ein „phylum végétal disparu“. Die Form ist recht fremdartig und kann mit den hexaporotricolpaten Didymelaecae und einigen hexaporotricolpaten Euphorbiaceae nicht verglichen werden.

Ebenfalls in der Oberen Kreide Afrikas fand STOVER die merkwürdige Gruppe „Appendiciferentes“ um *Galeacornea*.

Auch manches der Gruppe Normapolles PFLUG wird zu erwähnen sein.

Wir gehen auf einige der genannten Formen näher ein und beginnen mit den superorganisierten Megasporen der Lepidodendrales (Abb. 1, 54, 63). Die bis mehr als 2 mm großen Megasporen des Karbon besitzen eine dicke Exine mit oft sehr ausgeprägter Ornamentik, z. B. aus verzweigten Trichomen. Das mannigfache Ornament vermochte der Verankerung der Spore vor der Keimung zu dienen (unsere Abb. 2). Man denke sodann an die sich blumenartig öffnende Gula von *Lepidostrobis*, an diese merkwürdige Superorganisation des Triletums, die in erblühtem Zustand die Mikrosporen aufzufangen vermochte (unsere Abb. 1). Vorher, beim Fall aus dem Zapfen konnte die Gula als Steuer dazu dienen, die Megaspore mit der Distalen auf den Boden gelangen zu lassen (Abb. 54) und falls die Spore ins Wasser fiel, konnte sie schwimmend mit der proximalen Gula nach oben ans Ufer gelangen, um dort zu keimen. Dies dank der Luftblasen, die in den durch Curvaturae abgeschlossenen Nischen der Kontaktareen der Gula zu haften vermochten.

Die alle späteren Sporen übertreffende Größe der lepidodendralen Megasporen wirkte sich biologisch anders aus als ein „Embryosack“. Man kann im Moor des Carbons in diesen Megasporen besonderer Größe und Formung wohl die Ant-

wort auf besondere Bedingungen eines eigentümlichen Biotops erkennen, nicht aber den orthogenetischen Weg zum Samen. Die freie Megaspore lief zunächst ihren eigenen, dem Samen zumeist nicht dienlichen Weg. Den Weg der Superorganisation. Sie strebte damit nicht zum Samen, sondern der Praesemen entstand, weil die Megaspore nun einmal vorhanden war.

Der Weg zum Samen verlangte denn auch von der Megaspore gründliche Reduktionen. Fast alles, was die Megaspore an äußeren Kennzeichen besaß, ist — abgesehen von ihrer Größe — dem Embryosack der späteren Samenpflanzen verlorengegangen.

Doch nicht ganz sind der Gegenwart die großen Megasporen als solche abhanden gekommen, wenn auch ihre Größen die des Palaeophyticums nicht mehr erreichen. Es sei an die Selaginellales, Isoetales, Marsiliales und Salviniiales erinnert, die denn auch z. T. Lebensräume bevorzugen, die denen der ersten übergroßen Megasporen des Palaeophyticums ähneln mögen. Die Übergröße der palaeophytischen Megasporen ist jedenfalls vorüber, ebenso manche andere ihrer Eigenschaften.

Die spätere Umformung hat aus ihnen Gebilde geschaffen, denen der größte Teil der Eigenschaften der superorganisierten Megasporen der Lepidodendrales verlorengegangen ist. Es ist etwas Neues aus ihnen entstanden, der „Embryosack“, der der Eigenschaften der superorganisierten Exine der Megaspore nicht bedurfte. Es wird dies sogleich durch die Reduktion der Sporenexine bewiesen. Schon bald ist der „Embryosack“ andersartig in Gestalt und Funktion.

Schon beim Praesemen der Lepidocarpaceen schwand vieles der Superorganisation der palaeophytischen Megaspore. Dort entsteht aus den extrem großen Megasporen als „Embryosack“ ein dünnhäutiges Gebilde (Abb. 68), das im Vergleich mit der die Mutterpflanze frei verlassenden, übergroßen Megaspore der palaeophytischen Lepidodendrales als ein Rudiment bezeichnet werden kann, als ein Rest dessen, was die palaeophytische Megaspore der Lepidodendrales einst war. Verlorengingen die dicke Exine, das biologisch bedeutungsvolle, oft besonders stark entwickelte Ornament etc.

Auch die trileten Isosporen der palaeophytischen Lycopsida sind gelegentlich zur Superorganisation gelangt. Hier ist das noch merkwürdiger, weil sie zu einfacheren Pflanzen gehören.

Die trileten aber auch die monoleten Isosporen der palaeozoischen eligulaten Lycopside *Spencerites* (Namur, Westfal A) überraschen zunächst durch Größen, die für Isosporen ungewöhnlich sind (z. B. 306 μ , 459 μ). Ebenso ist der breite äquatoriale Monosaccus für die Lycopsida ungewöhnlich (Abb. 34). Die als *Spencerisporites* (al. *Microsporites*) bezeichneten Sporeae dispersae dürften zu *Spencerites* gehören. *Spencerisporites* und *Spencerites* haben das Karbon nicht überlebt. Das ist besonders deshalb zu vermerken, weil *Spencerites* zu den eligulaten Lycopsida gehört, zu den Lycopodiales, die im Gegensatz zu den differenzierteren Lepidodendrales noch heute leben. Die spenceritoide Spore aber, eine Superorganisation, ist verschwunden.

Einige Worte verdient auch die oberkarbonische disperse *Reinschospora* nebst ihren Verwandten der Sporengattung *Diatomozonotriletes* (Typus Ob. Mississippi). Es ist unbekannt, in welche Pflanzenfamilie diese Sporen gehören. Sie unterscheiden sich von allen Sporen, die man bisher in Fruktifikationen palaeozoischer Pflanzen gefunden hat. Falls sie zu Pflanzen des Karbonmoors gehört haben, sind sie recht abweichend organisiert von allen Sporen der zu dieser Lebensgemeinschaft gehörenden Gewächse. Als flugfähige Sporen können sie aus Gebieten höher über dem Meeresspiegel in das Karbonmoor eingeweht wor-

den sein und damit von Pflanzen aus Abtragungsräumen stammen, die wir nicht kennen können.

Das schon das Unterkarbon Ägyptens vom Mitteleuropäischen Unterkarbon pflanzensoziologisch abweicht, beweisen u. a. die merkwürdigen, von DIJKSTRA gefundenen Megasporen der Sporengattung *Hamatisporis*. Sie zeigen deutliche Superorganisation. Ihr flacher dreieckiger Körper ist an den Spitzen des Dreiecks in lange schmale Arme ausgezogen, deren Länge sich zum Durchmesser des Sporenkörpers wie 5 : 3 verhalten kann. Die Arme gabeln sich terminal schwalbenschwanzähnlich oder ankerförmig. Merkwürdig ist auch das Triletum, dessen derbe Radien fast die Enden der drei Arme erreichen. Die Triletumradien sind relativ hoch und brettförmig und bleiben so fast in ihrer ganzen Länge. Die Verwandtschaft dieser superorganisierten Megaspore ist nicht bekannt.

Die trilete Spore *Appendicisporites* WEYL. & KRIEGER, aus dem Senon, hält man wegen des Gitterornaments ihrer Exine für eine Spore der Farnfamilie Schizaeaceae. Der Äquator einiger der Sporen der Schizaeaceae trägt drei kleine Rostra, es gibt jedoch hier bei den Sporen in situ in der Verlängerung der Triletumradien niemals lange, sich fast wurmförmig windende Appendices, wie sie *Appendicisporites* trägt. Diese Sporengattung wäre jedenfalls bei den Schizaeaceae eine ausgestorbene Superorganisation. Einfachere Baupläne der Schizaeaceae aber, die sich schon neben *Appendicisporites* bewährten, leben noch heute.

Elateris WILSON, eine Spore aus dem Mittleren Pennsylvan, wurde von BAXTER & LEISMAN 1967 in einem *Calamostachys* ähnelnden Zapfen wiedergefunden. Die Spore besitzt drei eigentümliche, lange, vom distalen Pol ausgehende Appendices (Elateren), die in ihren Einzelheiten schlecht mit den Elateren der heutigen Equisetales zu vergleichen sind. Diese Form der Elateren gibt es gegenwärtig nicht mehr.

Unter den Coniferales sei *Cheirolepis* (*Hirmeriella*) aus dem Rhät/Lias betrachtet. Hier begegnen uns Sporen, deren Exine drei verschiedene Baupläne des Keimapparates trägt. Diese Germinalien bilden nicht eine organische Einheit, sondern liegen unverbunden in und auf der Exine, nämlich das Triletum, die distale Pore und der subäquatoriale Ringcolpus (Zonoicolpus, Canalula.). Diese drei hier vereinten und doch von einander getrennten Baupläne des Germinals wurden bei den rezenten Pflanzen als Zeichen verschiedenen Erbganges gedeutet. Wie unser Beispiel zeigt, gilt dies nicht immer.

Bei den Angiospermen sei zunächst die Superorganisation von *Bulbopollis* R. Por. (unsere Abb. 5) betrachtet. Bei dieser Spore aus dem Senon von Gabun entstand durch Hypertrophie der Stäbchenschicht auf jedem der beiden Pole ein etwa halbkugeliger Bul-

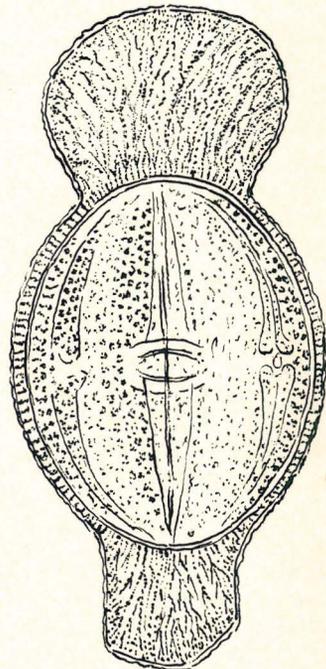


Abb. 5. *Bulbopollis* R. Por., 43,3 μ , Äquatoriales Afrika, Gabun, Senon; tricolporat mit polaren Futerkörperchen, d. h. nicht cavaten Ausweitungen der Isolierschicht (Stäbchenschicht); die Stäbchen gabeln sich dort und füllen den Raum.

bus, der als eine sehr spezielle Anpassung aufzufassen ist; vielleicht als Futterkörperchen zum Nahrungsangebot für bestimmte Insekten, so der *Microterigidae* (*Zeugloptera*), die Sporopollenin verzehren. Sie sind fossil bekannt. Ein Vergleich mit rezenten Pollenkörnern erweist *Bulbopollis* als Superorganisation. Es sind heute nur noch schwächere, polare Ausweitungen der Isolierschicht oder Columellaeschicht zu finden.

In einer Gruppe *Appendiciferentes* hat man superorganisierte Sporen der Oberen Kreide vereint, die mit mehreren, oft pila-ähnlichen größeren und längeren Appendices geschmückt sind. Diese Sporen machten in ihrer eigenartigen Gestalt zunächst nicht den Eindruck, Sporen oder Pollenkörner höherer Pflanzen zu sein. Nachdem dann aber bei einigen von ihnen angiospermoide Colpen nachgewiesen wurden, so bei *Fustispollenites* TSCHUDY & PAKISER 1967, werden sie interessant. Es sind Pollenkörner von oberkretazischen Angiospermen, ausgestorben wohl wegen der weitgehenden Superorganisation.

Hohe Differenzierung erreichen auch manche Vertreter jener Gruppe der *Sporae dispersae*, die von PFLUG als die der *Normapolles* bezeichnet worden ist.

1934, 78, Fig. 12, beschrieb ich aus dem Eozän der Geiseltalkohle eine disperse Form, die ich damals *Pollenites pompeckji* nannte.

ERDTMAN 1951 wurde bei einer ähnlichen, von ihm als *Tricolporites protrudens* bezeichneten Form ebenfalls gewahr, wie wenig sich über die Verwandtschaft solcher Sporen aussagen läßt, wenn man sie mit Sporen der „natürlichen Pflanzenfamilien“ vergleicht, z. B. mit *Faramea* (Rubiaceae).

Diese in das morphologische System nicht einzureihende Gruppe disperser Sporen bedeutender Differenzierung verrät uns eine hohe Blüte von Angiospermen besonderer Art, eine Blüte, die sich während der Oberen Kreide entfaltete. Diese und andere Sporen zeigen zu dieser Zeit ein Aufblühen der Angiospermen durch ein Formenspektrum, das danach bald wieder verlorengeht. Die Angiospermen haben somit in der jüngeren Kreidezeit eine Superevolution der Sporen gebracht, von der nicht viel das Ende der Kreidezeit überlebt hat.

Eine anregende Arbeit über die *Normapolles*, die dies durch viele lehrreiche Zeichnungen belegt, veröffentlichten GÓCZÁN et al. 1967.

Diese und andere oberkretazische und alttertiäre Sporen sprechen uns vom Aussterben vieler hochentwickelten Angiospermen zu einer Zeit, von der man bisher meinte, sie bezeichne für die Angiospermen nichts als den Aufstieg in allen Taxa. Indessen erlebten die Angiospermen bereits vor ihrer Ausbreitung in der Jetztzeit den Niedergang einer Superorganisation, wofür die erwähnten Beispiele sprechen mögen.

Nach alledem wird von neuem wahrscheinlich, was wir aus unserer Palaeosporologie schon länger folgerten:

Da in der Vergangenheit nur selten die Bedingungen bestanden, auch größere Reste vorweltlicher Pflanzen aufzubewahren, erhielt sich von der alten Pflanzenwelt als größeres Fossil nur wenig. Von den Sporen jedoch und den Pollenkörnern ist uns ein breites Bild verblieben. Sie konnten in Sedimente eingebettet werden und dort fossilisieren, die fern von den Orten lagern, welche die Mutterpflanzen bewohnten. Wir finden die dispersen Sporen in sehr vielen Sedimentgesteinen, die zum einstigen Wohnort der Mutterpflanzen keine Beziehung haben. Um so aussichtsloser wird es, diese Mutterpflanzen kennenzulernen. Denn der bloße Vergleich mit Sporen der Jetztzeit dürfte nur bei Sporen der jüngeren Vergangenheit manchmal genügen. Zudem sehen wir mit Staunen gerade unter

solchen allochthonen dispersen Sporen stärker differenzierte (superorganisierte) Formen, die keinen engeren Vergleich mit heutigen oder auch mit in situ gefundenen Sporen der Vergangenheit zulassen. Sie sind ausgestorben. Ein schnelles Versiegen folgte manchmal großer Blüte superorganisierter Formen.

So geschah es im Altpalaeophyticum, dann am Ende des Palaeophyticums und endlich am Ende von Kreidezeit und Alttertiär.

Andererseits sind viele einfacheren Baupläne der Sporen des Palaeophyticums und Mesophyticums bis heute erhalten geblieben; manche haben kaum Wandlungen erfahren. Heute besteht daher recht oft die einfache Urform neben dem Neuen. Die differenzierten Megasporen der baumartigen Lepidodendrales sind mit ihren Mutterpflanzen verschwunden, die einfacheren Isosporen der fossilen Lycopodiaceae bestehen z. T. recht ähnlich noch heute.

So lebt, wie in vielen anderen Fällen, das Einfachere bis in die Jetztzeit. Differenziertere Sporenformen aber sind eingegangen, nachdem sie das Stadium der Superorganisation erreicht hatten.

Sie vermochten ihre Superorganisation nicht zu überwinden. Entsprach doch die Superorganisation einer labileren Umwelt.

Zu wiederholten Malen waren die Pflanzengesellschaften durch Amplifikation, nämlich durch die Einschaltung neuer Arten (zur Nutzung von Nischen labilerer Zwischenbedingungen), als Ganzes artenreicher geworden; aber damit wurden die vorweltlichen Pflanzengesellschaften als Ganzes jeweils komplizierter, labiler. Schon nur größere Artenzahl erhöht die Labilität der Pflanzengesellschaft. In ihr ist eine Art von der anderen \pm abhängig. So fallen bei Umformungen der Pflanzengesellschaft vornehmlich die zuletzt entstandenen Formen der Superorganisation wieder aus. Das kann zu einer Kettenreaktion führen; wir sprechen dann von Zeiten des Aussterbens (der Bioanake); das sind Zeiten, die jedoch von den einfachen Formen der einfacheren, auch dann noch stabileren Grundbedingungen überlebt werden (R. Por. 1952).

In einem gegebenen Raum kann die Biomasse (= Gesamtheit der Organismen) oft um so größer sein, je größer die Artenzahl im Verlauf der „Entwicklung der Biozönose“ (durch Soziogenese) geworden ist; damit aber wird die Stabilität geringer.

3. Die Gestalt der Spore

3.1. Form des Äquatorumrisses

Manchmal scheint bei den triletten Sporen der trianguläre Äquator dem circulären phylogenetisch und ontogenetisch voranzugehen. Die Lage in der Tetrade bedingt zunächst einen mehr triangulären Äquator, der sich mit der Isolierung der Spore nicht immer rundet und bei den phylogenetisch ältesten Sporen nicht immer triangulär bleibt.

Es gibt jedoch im Pflanzensystem Bereiche, wo der trianguläre Äquatorumriß vorzugsweise erhalten bleibt, so bei vielen Gattungen der Farne (Pteropsida). Während in anderen selbst urtümlicheren Klassen, wie den Spenopsida, die reifen Sporen den zirkulären Äquator aufweisen.

Mit der Entstehung neuartiger Aperturen werden die beiden Grundformen des Äquatorumrisses zwar modifiziert, jedoch nicht beseitigt.

Auf Abweichungen von dieser Regel sei zunächst nicht eingegangen. Sonderformen finden sich z. B. bei manchen Hepaticae, wo bei *Lejeunia* auch noch eine Teilung der Spore schon im Sporangium erfolgt (Abb. 6 a—c).

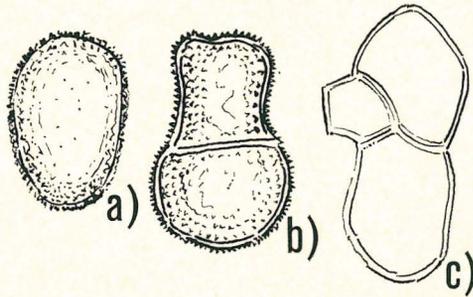


Abb. 6. *Lejeunia flava* (SW.) NEES, Brasilien, rezent ca. 25 μ , beginnende Teilung der Spore bereits im Sporangium. Kein vorgebildetes Germinalium erkennbar.

3.2. Das Achsenverhältnis

Die brevaxonen und aequiaxonen Isosporen gehen den longaxonen im allgemeinen voran. Schwach longaxone Isosporen finden sich deutlicher erst bei manchen Leptosporangiaten der Farne, so bei den Dipteridaceae (*Dictyophyllum*), Dicksoniaceae (*Coniopteris*) und Cyatheaceae.

Ältere Sporen sind also gewöhnlich brevaxon oder aequiaxon. Später ist in nur manchen Zweigen der Pteridophyta eine Verlängerung der Polachse zu beobachten. Gelegentlich steht die längere Polachse am Ende eines Entwicklungszweiges, wie bei den Megasporen von *Lepidodendron* (Abb. 54). Longaxonen werden denn auch die Megasporen, die sich auf dem Wege zum Samen auf nur eine fertile Spore pro Sporangium reduzieren, so bei den Lepidocarpaceen (Abb. 68) und Cycadofilicales.

Interessanterweise entsteht die längere Polachse, wie auch manche andere Eigenschaft der Spore, mehrmals ohne verwandtschaftliche Beziehung auf verschiedenen Zweigen des Stammbaums.

So sagt VAN CAMPO Apr. 1966, 77, auch von den Angiospermen, die brevaxonen Sporen schienen die primitiveren zu sein.

3.3. Die Größe der Sporen

Die Größenordnung der Isosporen der palaeozoischen und mesozoischen Pteridophyten liegt zumeist etwa in den Grenzen der heutigen. Es ist hier in keiner Zeit eine stetige Zu- oder Abnahme der Sporengröße zu erkennen. Nur einmal im Namur und Karbon erscheinen bei der Lycopside *Spencerites* flugfähige Isosporen, die mit bis fast 0,5 mm über das Maß aller anderen hinausgehen.

Wie die Isosporen so weisen auch die Mikrosporen im Karbon ihre größten Vertreter auf, und zwar in Gestalt der flugunfähigen monoleten Mikrosporen der Medullosaceae (Whittleseyoideae).

Die Mikrosporen der Whittleseyoideae sind mit bis etwa 500 μ so groß, daß sie wohl nur schwer zu einer noch oben auf der Mutterpflanze sitzenden „Samenanlage“ gelangen konnten. Wahrscheinlich werden die Mikrosporen, ebenso wie die bereits samenähnlich umschlossenen Megasporen der sogenannten Samenfarne, meist wie bei den Farnen noch vor der Keimung bzw. Befruchtung auf den Boden gelangt sein (R. Pot. Mai 1962, S. 33), wo dann die Keimung der Mikrosporen in oder vor der Mikropyle, und zwar durch ein Monoletum erfolgte. Auch die Keimung der triletten Potonieoideae erfolgte proximal und nicht durch einen Colpus.

VAN CAMPO, Apr. 1966, S. 77, hält bei den Angiospermen die Zunahme der Größe der Mikrosporen für fortschrittlich. Nicht so klar ist dies bei den Iso- und Mikrosporen der Pteridophyten des Palaeophytikums. Nur gelegentlich einmal wird eine bedeutende Größe erreicht, dies wie gesagt, bei den Mikrosporen der Whittleseyoideae und bei den Isosporen von *Spencerites* der Lycopsida. *Spencerites* aber steht innerhalb seiner Gruppe nicht am höchsten. Die Größe dieser Isospore überschreitet wie auch manche Mikrospore der Whittleseyoideae alles bis dahin erreichte und wird wohl später nicht mehr übertroffen. Es gibt, wie gesagt, in beiden Gruppen Exemplare mit einem Durchmesser von fast $500 \mu = 0,5 \text{ mm}$.

Was man über die Bedeutung der Größe der Mikrosporen der Whittleseyoideae sagen könnte, hängt u. a. davon ab, ob man diese Pflanzengruppe als letzten Zweig einer Entwicklung oder aber als den Beginn einer neuen Richtung betrachten möchte, so wie es zur Zeit geschieht.

Die größten der bisher bekannten frei ausgestreuten Megasporen haben die Lepidodendrales des Karbon hervorgebracht. So groß, daß P. REINSCH 1881, 1884, daran zweifelte, es könne sich um Megasporen von Pteridophyten handeln, denn bei Pflanzen der Jetztzeit seien solche Ausmaße nicht bekannt. — Durchmesser bis mehr als 2 mm sind im Karbon anzutreffen.

Die Megasporen der palaeozoischen Lepidodendrales enthielten dank ihrer Größe für die erste Lebenszeit der Pflanze viel Baumaterial, so daß sie — ohne neue Stoffproduktion — bis zu einem hinreichenden Entwicklungsstadium gelangen konnten. Die Pflanze dürfte daher den Anfang ihres Werdens auch da überstanden haben, wo der Boden zunächst nicht genug mineralische Substanz lieferte, und das Licht zu Beginn der Entfaltung unter bedeckenden Pflanzenteilen keine hinreichende Assimilation und Stoffproduktion gestattete. Es wären das Bedingungen eines Moores, bei dem die jüngste Bodendecke aus kürzlich eingegangenen, noch wenig zersetzten und locker geschichteten, toten Pflanzenteilen besteht, welche die sich entwickelnde junge Pflanze nach unten und oben zu durchdringen hat, ehe die eigene Stoffproduktion beginnen kann.

Bei den Pteridophyten scheint Zunahme der Größe der Megasporen ein Entwicklungsweg zu sein. Hier möchte ich einen anderen Autor zu Wort kommen lassen, ohne selbst dabei über diese allmähliche Größenzunahme theoretische Betrachtungen zur Orthogenese anzuschließen. CHALONER März 1967, 88, betrachtet die Größenzunahme nicht nur der paläozoischen Sporen in situ sondern auch alle vielleicht in Frage kommenden dispersen Sporen und sagt:

„It is here suggested that the progressive increase in mean spore size towards and across the arbitrary 200 μ line represents the rise of heterospory. By the Upper Carboniferous the number of species around the 200 μ line decreases, and a clear segregation of large megaspores from microspores, isospores and pollen (represented mainly by the size classes below 200 μ) is evident in the histograms“.

Weiter sagt CHALONER März 1967, S. 89: „Species with a mean size between 200 μ and 300 μ are especially significant. None occur before the Emsian.“ Von da an gebe es viele Arten zwischen 300—500 μ und sodann im Westfal eine deutliche Lücke im 200- μ -Stand, aber viele Sporen mit Durchschnittsgrößen von 300 μ bis über 2000 μ . Es scheine, daß im Westfal heterospore und Samenpflanzen die homosporen überwogen, „in number and ecological status“. „*Cystosporites devonicus* CHAL. & PETITT 1964 seems so represent the nearest approach to a seed that has yet been found in the Devonian“.

Wie bei den Isosporen gehen auch bei den Megasporen die brevaxonen und aequiuxonen den longaxonen voran.

4. Zur Struktur, Textur und Schichtung der fossilen Sporenwand

4.1. Bauelemente, Miculae, Crépissage, Schaum, Filz

Zum Chemismus der Substanz der fossilen Sporenexine, des Sporins, wurden bereits die Arbeiten von R. POTONIÉ (1915, 1920) und R. POTONIÉ & K. REHNELT (1969—1971) erwähnt. Auch in einer Arbeit von R. POTONIÉ, K. REHNELT, E. STACH & M. WOLF 1970 wird der Gegenstand unter Berücksichtigung weiterer Autoren behandelt und noch einmal gezeigt, inwiefern die Substanz der fossilen Sporenexine besonders stabil ist.

Das fossilisierte Sporopollenin nennen wir Sporin. Dieses besitzt bei der Exine der Megasporen karbonischer Lycopsida ein aliphatisch-aromatisches Skelett ohne Fettsäureanhydrid-Struktur. Neben aliphatischen Seitenketten sind steroide Bereiche wahrscheinlich (Pot. & REHNELT 1969). Mit der fortschreitenden Fossilisation erfolgt zunehmende Aromatisierung.

Die also zunächst mehr aliphatische Substanz schuf die spezifischen Bausteine der Sporenwand. Nach den bisherigen Untersuchungen scheinen mehrere Typen der Anordnung solcher Bausteine zu bestehen, und eine gegebene Anordnung kann entweder die ganze Sporenwand oder nur gewisse ihrer Schichten erfassen.

1. Das Sporin bildet ein „Crépissage“ von aufeinander geschichteten Schüppchen und Bällchen, Miculae genannt.
2. Das Sporin erscheint als erstarrter Schaum, dessen Bläschen mit den benachbarten Bläschen keine Verbindung haben.
3. Das Sporin bildet Bläschen, jedoch stehen diese miteinander durch Poren in Verbindung, wodurch der Übergang zu 4 gegeben ist.
4. Das Sporin bildet (z. T. hohle?) Fäden, die filzartig miteinander verflochten sein können. Außerdem können die Fäden strecken- oder punktweise miteinander verschmelzen oder sich auch verzweigen. Der Filz (das Raumgitter) einer Schicht der Sporenwand kann feiner sein als der einer anderen Schicht, auch wechselt die Feinheit taxonomisch.

Um den Aufbau der Oberfläche der Exine fossiler Pteridophytensporen aus Schüppchen zu erläutern, wurde bei R. Pot. & G. KREMP 1955 der Ausdruck „paillettiert“ benutzt (z. B. S. 124), la paillette, das Blättchen, das Körnchen.

Bei R. POTONIÉ Apr. 1952, 146, Fig. 1, Syn. 1966, 12, 13, heißt es dann, die Exine der Megasporen fossiler Lycopsida setze sich aus Miculae zusammen. Die Miculae seien granoid bis lamelloid und lagerten dicht gepackt. Das zeigten nicht nur Dünnschliffe karbonischer Sporen, sondern auch Anschliffe bei Lumineszenz.

AFZELIUS, BARBRÖ, ERDTMAN & SJOSTRAND 1954 haben dies mit dem EM für rezentes Material bestätigt.

Auch bei gewissen rezenten Pflanzen wurde also das Sporopollenin als granular-lamellar erkannt, so bei *Lycopodium clavatum* (AFZELIUS et al. 1954), bei Gymnospermen (UENO 1959 & AFZELIUS 1956) und (auf begrenzte Teile der Pollenwand beschränkt) bei gewissen Angiospermen (AFZELIUS 1955, 1956, EHRLICH 1958, ROWLEY 1959, LARSON & SKVARLA 1961, LARSON & LEWIS 1961).

Auch GULLVÅG 1966, 435, Taf. 1—4, glaubt durch EM-Fotos nachgewiesen zu haben, daß die Exine von *Lycopodium* aus vielen kleinen aufeinandergeschichteten Korpuskeln besteht. Die Teilchen haben nach ihm die Form kleiner Schüppchen, Blättchen oder Laminellae und liegen im Tangentialschnitt in schuppenartiger Anordnung.

Aus Schüppchen, Blättchen oder Laminellae zusammengesetzt sind nach GULLVÅG auch die Exinen vieler Gymnospermen etc. wie bei *Taxus*, *Cephalotaxus*, *Sequoia*, *Cedrus*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Welwitschia*, *Ephedra*, *Gnetum*.

Nach Y. REYRE, Aug. 1968, S. 212, zeigt die Exine der Araucariaceae bei EM-Untersuchung im allgemeinen eine „sculpture crépie“; die Elemente sind angeordnet wie der Kalk eines Mauerbewurfs. Unregelmäßige Bälle, z. T. verschiedener Größe, lagern unregelmäßig angeordnet, wie ein „Crépissage“.

WALTON Okt. 1957 fand bei *Protopitys scotica* aus dem Mississippian von Dunbartonshire in den Sporangien zwischen den Sporen eine granulöse Substanz, die WALTON'schen Körperchen. Eben solche Körper findet man in Sporangien von *Potonia adiantiformis*, *Cycadocephalus minor*, *Cheirolepis muensteri* und rezenter Taxodiaceae.

Die WALTON'schen Körperchen lagern auf der Exine, ohne mit ihr verbunden zu sein. Nur ein wenig fester haften die Körnchen bei Sporen der Taxodiaceae; deren reife Sporen sind meist frei davon.

Die WALTON'schen Granula geben uns vielleicht Einblick in die Art, wie aus dem Tapetensekret des Sporangiums die äußere Sporenwand aufgebaut wird, denn man könnte die WALTON'schen Granula den Miculae verwandt erachten.

Bei den Medullasaceae galt meine Untersuchung u. a. dem Präparat des Riksmuseet Stockholm „*Potonia adiantiformis*, Coll. P. BERTRAND, Merlebach, 1c. long. (rad.)“.

Die im Sporangium lagernden Sporenmassen zeigen zwischen den im radialen Schnitt getroffenen Sporen ein spärliches Zwischenmittel (Metaspor), dieses ist körnig und von hellerer Farbe als die Exine.

Von den Cycadeoideales (Bennettitales) wurde geprüft das Präp. Riksmuseet Stockholm „*Cycadocephalus minor* NATH.; Ljungsgård 1911, Spormassor och sporers“, Rhät:

Mesotritele, levigate, subtrianguläre Sporen bilden eine dichte Sporenmasse. Soweit die Sporen seitlich aus der Masse herausragen oder \pm einzeln liegen, sind sie quasilevigat. Neben den Sporen jedoch lagern Gehäufte aus körniger sporinoider Substanz in Form von Granula von mehr als $1 \mu \phi$. Einige der Granula haften noch auf den Sporenexinen, namentlich auf den Kontaktareen. Eine Untersuchung des Innern der Sporenmassen zeigt denn auch überall zwischen den Sporen diese leicht auseinanderfallenden Granula in dünner Schicht. Die Granula sind unregelmäßig sphärisch bis brockenförmig und kantig und von etwas wechselnder Größe. WALTON Okt. 1957 hat solche granulöse Substanz zwischen den Sporen der Protopytacee *Protopitys scotica* WALT. als Tapetenreste bezeichnet. Es handelt sich in den Waltongranula um metaspore Substanz, die als ein Homologon des Perisporis und der Ubischkörper (ROWLEY 1963, S. 25) zu bezeichnen ist.

Das Präp. Riksmuseet Stockholm „*Cycadocephalus sewardi* NATH., Mikrosporer Bjuf“, Unterrhät, enthält granulöse Zwischensubstanz (Metaspor) von derselben Beschaffenheit wie bei der vorigen Art.

Zu den Coniferae gehört Präp. Riksmuseet Stockholm „*Cheirolepis muensteri*, Nürnberg, pollen“. Rhät/Lias. Es enthält dichte Sporenmassen. Zwischen den Sporen ist eine Schicht WALTON'scher Granula, die nebeneinanderliegen wie Pflastersteine und sich von der Oberfläche der Sporen leicht ablösen. So bei den Sporen, welche aus der Sporenmasse herausgleiten. Die Granula sind größer als 1μ . Sie entsprechen den sich von der Oberfläche der Taxodiaceen-Sporen lösenden Körnern.

Nach der EM-Untersuchung von Y. REYRE Aug. 1968, S. 214, haben die Taxodiaceae im allgemeinen eine „sculpture composée“, d. h., die Elemente sind verschieden nach „Natur und Größe“; sie bilden eine unregelmäßige Lage, ohne gut differenzierte Niveaus, aus der die größeren Elemente herausragen.

J. R. ROWLEY 1963, S. 33, vergleicht die Ubisch-Körper mancher Antheren von Angiospermen, ohne zu identifizieren, mit den leicht abfälligen Orbiculae der Oberfläche der Exine von *Cryptomeria* und Verwandten: „The orbicules closely grouped... were highly variable in size and did not have a hollow centrum“, wie die Ubisch-Körper.

Jedenfalls entsprechen die bei den Sporen vieler Taxodiaceae vorkommenden, nur locker die Exine berührenden Körperchen den WALTON-granula von *Protopytis*, *Cycadocephalus* und *Cheirolepsis* (jetzt *Hirmeriella*).

Während manche Einblicke des E-Mikroskops die Voruntersuchungen des Lichtmikroskops dahingehend bestätigten, die Exinen vieler inkohlten Lycopsida und auch sonstiger Taxa seien in der Substanz verhältnismäßig dicht, sie seien z. B. aus aufeinanderliegenden Schüppchen bis Bällchen (Miculae) aufgebaut, kommt TH. N. TAYLOR, April 1971, 300 ff, für die monoleten Sporen eines wahrscheinlich zu den Medullosaceae gehörenden Synangiums zu einem anderen Ergebnis. Wichtig dabei ist die Erhaltung des Synangiums in Struktur (coalball), was von dem Material vieler früheren Untersuchungen der Exine nicht gilt. Das von TAYLOR untersuchte Objekt stammt aus dem Oberen Pennsylvan unweit Berryville, S. O. Illinois, und wurde von ihm *Halletheca reticulata* genannt. (Auch die Gattung ist neu). Es handelt sich um große Mikrosporen, 320—450 μ lang, vom Bau derer der Whittleseyoideae (Medullosaceae), ähnlich unserer Abb. 66, 67. Die dünne Innenschicht (von 0,9 μ) ist auch unter dem E-Mikroskop \pm homogen; aber die, wie auch bei anderen Whittleseyoideae, viel dickere Außenschicht der Exine (von ca. 1,6 μ) ist aufgebaut wie ein erstarrter Schaum, bei dem das „Porenvolumen“ das Volumen des Sporins erheblich übersteigt.

TAYLOR 1971, 300, sagt dazu: „Outer thicker zone of anastomosing muri arranged to form a series of discontinuous lumina approximately 1.6 μ in diam.“ TAYLOR 1971, 303: „Discontinuous lumina or chambers... are uniform in size, measuring between 1.0 and 1.6 μ in diam.“

Sodann vergleicht TAYLOR 1971, 305, mit den Mikrosporen von *Dolerotheca tomosa* und findet: „In the *Dolerotheca* grains the basic structural configuration consists of a series of anastomosing muri which superficially form a continuous series of lumina throughout the wall. In *Hallotheca* however... lumina... lack continuity between adjacent chambers.“

TH. N. TAYLOR Apr. 1971 betont in seiner Arbeit des weiteren „The comparison between the *Hallotheca* and *Dolerotheca* grains... suggests a potential means of relating dispersed Monoletes grains to the pollen organ that produced them“.

In der Tat zeigen sich nun nach TAYLOR's Untersuchung bei den Medullosaceae nebeneinander sowohl Exinen mit Bläschenstruktur (structura bullarum) aus abgeschlossenen Kammern, als auch Exinen mit der auch in recht anderen Familien beobachteten Gitterstruktur oder Struktur des Raumgitters FB 1965, 16, FB 1967, 40, Fig. 27, 36, 43, 54, Structura cancellorum, bei der die Hohlräume der Exine miteinander in Verbindung stehen. Es geht uns hiermit wiederum ein Merkmal verloren, das uns dazu befähigt hätte, größere Gruppen der Verwandtschaft voneinander zu scheiden. Neben der Structura bullarum steht bei nah miteinander verwandten Gattungen die Structura cancellorum (cancelli m. pl.).

Auch das „Netz“ der Sacci der Pinaceae zeigt diese Strukturen, wobei die größeren schon bei geringerer Vergrößerung sichtbaren Maschen stark ausgeweitete Blasenräume eines Schaumes bzw. eines zum Gitter zerrissenen Schaumes sind.

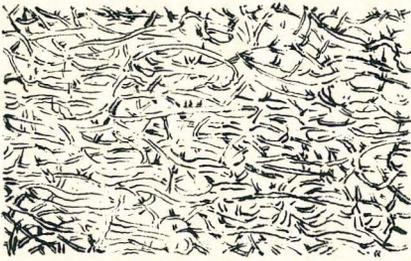


Abb. 7. Textur der Exine von *Cystosporites* und *Lepidocarpon*, 300 \times , „verfilzte Fäden“ als Mazerationsrest.

Eigentümlich ist die Textur der Megaspore von *Lepidocarpon* (Abb. 7) bzw. der Sporengattung *Cystosporites*. Sie ist von C. WICHER 1934 beschrieben worden. Die schmiegsame Haut wird aus einem Filz sich verschlingender Fäden aufgebaut, worauf in dem Abschnitt 11 über den Embryosack zurückzukommen ist.

Ein besonders stark entwickeltes Perispor aus sich verfilzenden Fäden besitzt *Glomerisporites pupus* (DIJKSTRA) aus der Oberen Kreide der Niederlande. Diese disperse Spore ist mit den Hydropterides verglichen worden.

Nach den EM-Fotos von A. SIEVERS & BR. BUCHEN 1970 ist die Exine der rezenten *Selaginella helvetica* komplizierter gebaut. „Die Elemente der Exine anastomosieren“, d. h. sie sind teilweise miteinander verbunden. „Die Sexine hat eine schwammartige Struktur.“ „Die Nexine besteht aus 7—13 Lamellen.“

Was wir bisher bei L-mikroskopischer Untersuchung eine *punctoide Struktur* genannt haben und woraus wir in bestimmten Fällen auf ein „Raumgitter“ (*Structura cratis*) schlossen, erweist sich als Raumgitter verschiedenartigen Baus. Man sieht mit dem L-M räumlich verteilte *Puncta* sowohl bei figuriert mineralisierten als auch bei im Sediment flachgedrückten Exinen, besäßen sie nun die Bläschen — oder die Filzstruktur.

Hierzu wurde seinerzeit gesagt (R. POT., FB 1967, 25): „Als punctoid bezeichnet man eine Exine, die unter dem Lichtmikroskop unter ihrer Oberfläche dunkle Punkte etwa gleicher Größe und gleicher Verteilung zeigt und dies manchmal in vielen optischen Ebenen der Exine.“ (R. POT. in FB 1967, Querschnitt Fig. 27).

Von *Selaginellites polaris* LUNDBL. wurde (FB 1967, 41) gesagt, „daß diese in allen Ebenen der Exinensubstanz erscheinenden, regelmäßig verteilten, dunklen, sich mit der Bewegung der Mikrometerschraube verschiebenden Pünktchen, als optische Erscheinung nur indirekt etwas über die Struktur der Exine auszusagen vermögen“.

Immerhin verriet diese Untersuchung, die Exine könne ein Raumgitter sein, dessen genauerer Bau allerdings mit dem Lichtmikroskop nicht erkannt werden konnte.

4.2. Die Schichten der fossilen Sporenwand

Um in der Spore phylogenie besseren Erfolg zu haben, müßte man wissen, wo morphologisch homologe Schichten der Sporenwand mit verschiedenem Namen bezeichnet werden und wo morphologisch verschiedene Schichten mit gleichem Namen.

Bei näher miteinander verwandten Arten gelingt zwar die Gleichstellung der Schichten. Bei weiter voneinander entfernten, wie schon beim Vergleich von *Selaginella* mit *Azolla*, sollte man nicht glauben, die Abzählung von innen nach außen oder die Struktur des Aufbaus einer Schicht seien stets hinreichende Hilfsmittel zur Parallelisierung.

Wenn wir die verschiedenen Schichten der Sporenwand (einschließlich die des Pollen) mit bestimmten Namen belegen (a, b, c...) und mittels dieser Bezeich-

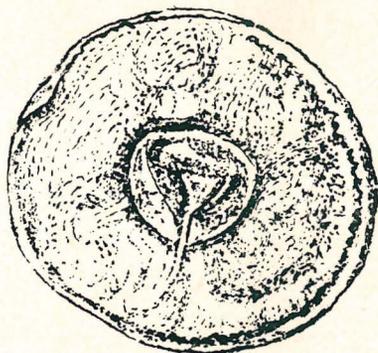
nungen die Schichten verschiedener Arten einer biologischen Gattung oder Familie miteinander vergleichen, so mag dieser Vergleich in vielen Fällen ein morphologischer sein, d. h., er mag phylogenetisch homologe Schichten der Sporenwand betreffen und dies durch gleichen Namen ausdrücken.

Vergleicht man aber Sporenwände und Pollenhäute von systematisch weiter voneinander entfernten Gattungen, so gibt es bisher kein Mittel, die Homologie sicher zu erkennen. Deshalb benutze ich meist keine Ausdrücke, mit denen die Autoren sichere Homologien festlegen möchten. Ich bediene mich unverbindlicherer Namen wie *Intexine* und *Exoexine*, *Isolierschicht*, *Exolamellen*, die keine durchgehenden Homologien behaupten wollen. Nur von Fall zu Fall innerhalb kleinerer Gruppen, wie Gattungen usw., darf man diese Termini morphologisch auffassen, im Ganzen haben sie morphographische Bedeutung.

Wer Termini wie *Nexine*, *Sexine* etc. nicht nur bei den Angiospermen verwendet, sondern auch bei den Gymnospermen und Pteridophyten, darf nicht glauben, er mache damit morphologische Angaben. E-mikroskopische Untersuchungen von fossilen Pteridophyten sporen zeigen im Bau des Sporoderms Abweichungen, die bisher nicht gestatten, die Schichten ihrer *Exine* etc. mit denen der Angiospermen zu parallelisieren.

Die Mehrschichtigkeit der *Exine* ist nicht bei allen fossilen Sporen erkennbar. Sie scheint nicht von vornherein gegeben. Manchmal sind Schichten der Sporenwand auch da nicht zu sehen, wo dennoch eine spätere Spaltung in *Intexine* und *Exoexine* eintritt (Megasporen von *Sigillaria*, Abb. 8). In anderen

Abb. 8. *Laevigatisporites* (Sigillariaceae), Ruhr, Flöz Ägir, 50 X. — Die proximale Wand wurde entfernt, siehe den subäquatorialen Bruchrand. Man blickt auf die Innenseite der distalen *Exine*, in deren Mitte das zusammengeschrumpfte innere Sporoderm liegt, das sogenannte Mesosporoid. Dieser Erhaltungszustand heißt *Exina sejugata*.



Fällen ist auch bei palaeozoischen Sporen eine Schichtung der Sporenwand sichtbar, sei es durch eine Schichtfuge oder durch Änderung der Struktur oder Farbe der Exinensubstanz, also des Sporins (Abb. 64, 73, 75).

Anschliffe der Moskauer Braunkohle konnte ich mit Unterstützung von E. STACH bei Lumineszenz untersuchen. Die Kohlen enthalten u. a. Sporen von *Lepidodendrales*, deren nähere Verwandtschaft jedoch am Bilde der Meridian- und Tangentialschnitte nicht erkennbar ist. Bei einigen der Schnitte ist keine Grenze zwischen *Int-* und *Exoexine* zu sehen. Doch erscheint der *intexinöse* Teil bei Lumineszenz heller. Bei anderen Schnitten ist die Grenze zwischen innerem hellen und äußerem dunklen Exinenteil \pm deutlicher (Abb. 64). Wo solche Unterschiede der Lumineszenz zu sehen sind, da sind die Sporenexinen auch im Dünnschliff bei durchfallendem Licht nahe dem Sporenraum meist heller gelblich als in den peripheren Teilen der *Exine*. Das steht in Beziehung zur fortschreitenden Aromatisierung der Sporenexinen im Verlauf der Inkohlung. Je stärker

die Aromatisierung, je geringer ist die Lumineszenz bzw. die Lichtdurchlässigkeit der Exine. Dabei werden diejenigen Anteile der Exine, die vor der Einbettung in das Gestein chemisch stabiler waren, langsamer aromatisiert (R. POT. & K. REHNELT 1969). Chemisch am wenigsten resistent aber sind meist diejenigen Schichten, die zu Lebzeiten der Spore zuletzt auf der Exine abgelagert wurden, das sind zumeist die äußeren. Hier gibt es unter den bisher in diesem Sinne untersuchten fossilen Sporen nur wenige Ausnahmen. Fast stets ist bei den fossilen Sporen — sofern Unterschiede überhaupt erkennbar — das zentripetal lagernde Sporin im durchfallenden Licht heller als das zentrifugale Sporin. Zentrifugal ist das Sporin stärker aromatisiert (R. POT. & REHNELT 1969), weil später abgelagert und schon im praefossilen Zustand meist weniger stabil.

Bemerkenswert ist nun die Arbeit von SIEVERS & BUCHEN 1970 über die rezente *Selaginella helvetica*. Die Autoren schreiben:

„Man darf den Schluß ziehen, daß die Bildung des Sporoderms, zumindest der Nexine-lamellen ... durch das Plasmalemma erfolgen kann. Jedenfalls fehlt dazu nicht der Plasmawandkontakt.“ „Im innersten Wandbereich, wo eine Neubildung von Sporodermschichten mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, fehlt der zum Zellwandwachstum erforderlicher Kontakt mit dem Protoplasten nicht.“

Die Bildung von Sporopollenin durch das Plasma an der inneren Sporenwand wird hier zwar nicht als bewiesen betrachtet, jedoch nahegelegt. So wird des weiteren gesagt:

„Die innersten und wohl jüngsten Nexine-Lamellen sind im elektronenmikroskopischen Schnittbild oft als isoliert erscheinende, kurze und dickere Plättchen zu sehen, während die übrigen Sporodermelemente anastomosieren.“

„FITTING (1900) schloß ..., daß die Sporenhäute von *Selaginella* ‚selbständig wachsen‘ können, d. h. ohne Kontakt mit dem Protoplasten. Das trifft sicher zu für die Anlagerung von Sporopollenin an vorfabrizierte Grundstrukturen (HESLOP-HARRISON 1968), etwa auch in dem äußeren Sexine-Anteil (= Exospor, FITTING 1900).“

„Die Anlagerung von Sporopollenin stellt aber kein Zellenwandwachstum sensu stricto dar. Es kann sich hier ... um eine reine Polymerisation handeln, die eines Protoplasten nicht bedarf.“

„Ein breiter Spalt ..., der offenbar durch Auseinanderweichen der inneren Sexinepartie entstanden ist ... ist identisch mit dem von FITTING (1900) beschriebenen Raum zwischen Exo- und Mesospor. Nach PRIENIAZEK ist er ein Artefakt, was auch wir für wahrscheinlich halten.“ (Abb. 32)

Man darf vermuten, der größte Teil fossiler, insbesondere karbonischer Sporenexinen bestehe aus einer der Exine von außen aufgelagerten Substanz, sei extraspor. Aber auch unter den Fossilien gibt es wohl anders zu deutende Fälle. Bei *Aulacotheca elongata* (KIDSTON) HALLE, einer karbonischen Whittleseyoidee, ist ausnahmsweise die innere Exine im durchfallenden Licht dunkler als die Exoexine (R. POT. 1970, 65, Fig. 70). Es könnte das ähnliche bedeuten, wie es SIEVERS & BUCHEN 1970 beschrieben haben, nur in noch ausgesprochenerem Maße (Abb. 73).

Die wenigen Ausnahmen von der Regel der helleren Innenschicht bedürfen der Klärung. So finden sich auf manchen Sporen der Lepidodendrales Coni mikulöser Struktur. Diesen Coni ist ein abgerundeter Körper aufgesetzt (Abb. 11), dessen Substanz im durchfallenden Licht oder bei Lumineszenz heller und homogener erscheint. Das zeigte sich u. a. bei Sporen aus der unterkarbonischen Moskauer Braunkohle. Ohne darauf einzugehen, bringt H. JACOB Juni 1969, S. 252, Abb. 1, ein Farbfoto bei Lumineszenz, das eine Megaspore aus oberkarbonischer Gasflammkohle von New Edlington, Yorkshire, darstellt. Auch hier sind nur die der bräunlichen Exine aufsitzenden Verrucae leuchtend bernsteingelb.

Manche Monocotyledonen und gewisse primitive Dicotyledonen besitzen noch immer Sporen mit wenig differenzierter Exine, die kaum eine Intexine aufweist, also so gut wie nur aus Exoexine besteht.

Der Exine können zellulosoide Substanzen eingelagert sein. So die dem Keimvorgang mancher Calamitaceae dienenden Dilatatoren (Abb. 9, s. auch Kapitel Tetradenmarke) und die bei den Angiospermen anzutreffenden Quellungsringe der Poren (Abb. 10).

Eine eigentümliche Differenzierung wohl des Perispors führt zur Bildung der Elateren mancher Calamitales und Equisetales. Spiralig verlaufende Suturen lösen das Perispor in schmale federnde Bänder auf (Abb. 12).

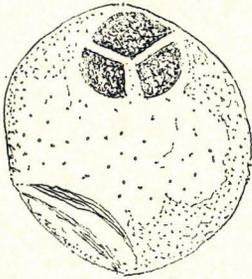


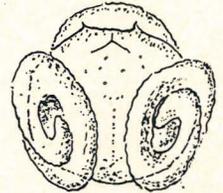
Abb. 9. *Calamostachys binneyana* CARR., 72 μ , mineralisiert, U. Pennsylvan, USA, nach TH. N. TAYLOR. Unter den Kontaktareen dunkle Kissen aus Abbauprodukten zellulosoider Substanz; wohl Dilatatoren als Keimvorrichtung.

Abb. 10. *Triorites tenuiexinus* MULLER 1968, Sarawak, O. Kreide. Apertur mit Quellring, Dilatator, dunkler gefärbt.



Abb. 11. Miculöses Zierelement einer Lepidodendrale aus dem U. Karbon des Moskauer Beckens, 100 \times , mit kugelförmig aufgesetzter und bei Lumineszenz hellerer und dichter bzw. homogener Substanz.

Abb. 12. cf. *Elaterites triferens* WILSON, nach BAXTER & LEISMAN; Iowa, Mittl. Pennsylvan, 70 μ , mineralisiert, Calamitaceae; Spore mit distalen Elateren, die aber anders inseriert sind als bei den rezenten Equisetaceae; dort beginnen sie proximal (vgl. Abb. 59).



BAXTER & LEISMAN Juli 1967, 748, 2 Taf., beschreiben einen *Calamostachys* ähnelnden Zapfen aus einem Coal ball des mittleren Pennsylvan von What Cheer, Iowa. Der Zapfen enthält Sporen, die bereits vom selben Fundpunkt als *Elaterites triferens* (WILSON) beschrieben worden sind (Abb. 12).

BAXTER & LEISMAN, S. 751, sagen dazu: „The spores while in the sporangia, had their circinate coiled elaters closely appressed against the central spore wall.“ Sporenexine 60 μ , mit Elateren 70 μ . Wo die Elateren lagen, bleiben auf der Exine „shallow spiral furrows and ridges“. Die Spore ist kurzstrahlig trilet. Auf dem distalen Pol liegt ein perisporoider dreieckiger Lappen, von dessen Ecken die 3 Elateren ausgehen. Diese sind leicht granulär. Sporen, die noch in der Tetrade liegen, besitzen noch keine Elateren und zeigen den Habitus *Calamospora*. Auch in Bildung begriffene, unfertige Elateren wurden gesehen.

Es ist von mir gesagt worden, *Elaterites* könne wegen seines besonderen Baues nicht zu den Equisetaceae gehören. Das scheint sich bestätigt zu haben. Jedenfalls bleibt festzuhalten, daß die Elaterenspore *Elaterites* anders gebaut ist als

die Sporen des rezenten *Equisetum*. Vor allem sind die Elateren von *Elaterites* denen von *Equisetum* nicht homolog. Bei *Elaterites* gehen die drei Elateren von den drei Spitzen eines distal polaren, perisporoiden dreieckigen Lappens aus. Es sind drei distale Elateren. Bei *Equisetum* sehen wir zwei proximale Elateren, die im Perispor an beiden Enden der monoleten Marke beginnen.

LUGARDON Dez. 1969 hat bei dem rezenten *Equisetum maximum* (unsere Abb. 59) eine heller gefärbte Intexine (sein Exospor A) und eine dunklere Exoexine (sein Exospor B) gefunden. Zwischen dieser Exine und einer dünnen Außenhaut (P) lagert eine quellbare Substanz. Über dieser Substanz folgt zunächst die dünne perinöse Außenhaut, und erst auf dieser lagert die perinöse Schicht, welche sich in die proximal ansetzenden Elateren (El) auflöst. Die Basishaut der Elaterenschicht zerfällt bei der Bildung der Elateren nicht.

Weiteres zur Schichtung findet sich in dem Abschnitt zur Verschmelzung von Zierelementen (5.3) sowie im Kapitel 6 über das Metaspor, Perispor usw.

5. Zur Skulptur: Das Ornament und seine Abkömmlinge

5.1. Die Substanz des Ornaments

Die Substanz des Ornaments fossiler Sporen kann die gleiche sein wie die der Exoexine. Das wurde bereits in den Kapiteln zur Struktur und Schichtung der Sporenwand berührt. Wir sahen dort, die Innenschicht der Exine ist gewöhnlich resistenter als die äußere Lage, was sich unter anderem durch hellere Farbe im durchfallenden Licht und durch stärkere Lumineszenz kundtut. Noch geringer als die der Exoexine ist manchmal die chemische Stabilität bei dem nicht mehr oft vorhandenen, weil abgestoßenen, zuletzt gebildeten, im durchfallenden Licht sehr dunkel erscheinenden Metaspor (Abb. 27), so daß im allgemeinen die Regel gilt, die Substanz sei um so labiler je später sie aus dem Tapetensekret abgesondert worden ist.

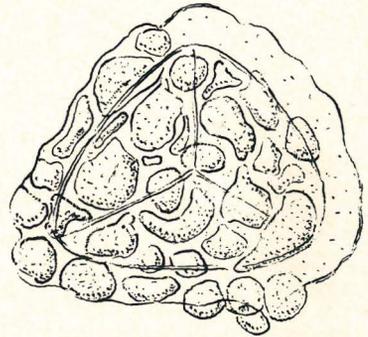
Dies gilt jedoch nicht für die Ornamente mancher fossilen Lycopsida. Ihre Substanz luminesziert stärker als die Substanz, auf der sie stehen, und wenn nicht im Ganzen so manchmal gerade in den zentrifugalen Teilen (Abb. 11). Damit zeigen hier im Gegensatz zum sonstigen Verhalten die zuletzt zum Absatz gelangten Teile der Exine die größere Stabilität. (Eine ähnliche Ausnahme besteht bei der ganzen Außenschicht der Exine der Whittleseyoideae).

Die Struktur vieler Ornamente der Megasporen von *Sigillaria*, *Lepidodendron* und *Bothrodendron* läßt mit dem Lichtmikroskop nicht mehr so, wie die übrige Exine, den Aufbau aus Bällchen und Schüppchen, also aus Miculae erkennen. Die Zierelemente erscheinen im L. M. nicht nur heller durchscheinend, sondern auch homogener. Manchmal ist die Basis eines Zierelements noch mikulös, jedoch der periphere Teil optisch homogen, heller durchscheinend und fähiger der Lumineszenz (Abb. 11). Dem Bau des Ornaments entspricht in solchen Fällen ein neuer Chemismus der Abscheidung der Substanz aus dem Tapetensekret. Das äußert sich beim fossilen Objekt durch geringere Aromatisierung der Substanz des Ornaments (R. POTONIE & REHNELT 1969).

Auf manchen Sporen finden sich zwar noch Coni mikulöser Struktur, den Coni aber ist ein abgerundeter Körper aufgesetzt, dessen Substanz heller und homogen erscheint (Abb. 11). Vergleiche hierzu R. Pot. März 1967, S. 75.

In anderen Fällen zeigt sich die besondere Phase der „Schichtung“ oder der Struktur des Ornaments, z. B. der Grana oder Verrucae, durch ihre Abfälligkeit von der Oberfläche der Exine als selbst unverletzte Körper. Dies geschieht z. B. infolge stärkerer Mazeration (Abb. 13).

Abb. 13. *Selaginella hallei* LUNDBL., Skåne, Rhät, ca. 50 μ , verrucos, Verrucae flach, z. T. basal miteinander verschmolzen, abfällig (s. das Cingulum rechts). Contactareen \pm unverziert. Die proximale Exine läßt die distalen Verrucae durchscheinen.



5.2. Gestalt und Bedeutung des Ornaments

Eine einfachere Form der Oberflächenskulptur der Sporenexine, also des Ornaments, die oft nur mit dem E-Mikroskop zu erkennen ist, ist die *Miculoskulptur*, die von Y. REYRE 1968 als *Crépissage* bezeichnet wird. Diese Skulptur besteht aus manchmal von Art zu Art verschieden großen, aber auch beim einzelnen Individuum in der Größe wechselnden Bällchen, Klößchen, Streuseln oder Fladen von Sporopollenin bzw. Sporin. Es ist das eine Skulptur, die bei vielen Sporenarten vorkommt, so bei den Medullosaceae und Taxodiaceae. Auch LAVEINE März 1971 beschreibt sie und gibt dazu E-Fotos der triletten Mikrosporen von *Potoniaea*.

Nach VAN CAMPO, Apr. 1966, 77, ist Erwerb der Ornamentierung eine Form der Entwicklung. Das gilt vielleicht bei den Angiospermen, oder besser bei manchen ihrer Gruppen, ist aber meist kein diagnostisch benutzbares Prinzip, so nicht bei manchen Gruppen der fossilen Moose, Farne und Gymnospermen, wo man zeitweilig fast an die entgegengesetzte Richtung denken möchte.

Schon Sporenbilder des Apothekers P. JANZEN von *Fossombronia* in KARL MÜLLER, Lebermoose, 1906—1911, zeigen die Ähnlichkeit mancher Ornamente mit *Raistrickia* und *Lycopodium*, weiter wird bei *Riccia* auf das Reticulum imperfectum gewiesen.

Auf dem Wege durch die Pteridophyten bis zu den älteren der Gymnospermen findet man zunächst ein schnelles Aufblühen der Differenzierung des Ornaments und dann dessen Unterdrückung bis zum fast völligen Verschwinden in vielen Taxa. Bei der Schaffung eines morphographischen Systems zur Ordnung der pteridophytischen Sporenformen war es deshalb sinnvoll, die Ornamentierung zu beachten.

Ohne die Besonderheiten des Ornaments wären z. B. manche systematischen Beziehungen der Farnsporen noch weniger erkennbar, mag auch das Ornament in vielen anderen Fällen als diagnostisches Kriterium enttäuschen. So erscheinen z. B. schon bei den Hepaticae viele Motive von Ornamenten, die auch bei den Pteridophyta vorkommen (Abb. 14 ff). Man findet die Ornamente dort nicht nur in gleicher Form, sondern auch in ähnlicher Anordnung. Einzelheiten des Ornaments haben also oft keinen prinzipiellen diagnostischen Wert (Abb. 15). An verschiedenen Stellen des Pflanzenreichs entstehen sie unabhängig voneinander (Abb. 16—18). Innerhalb der kleineren Gruppe aber, die sich durch andere Eigenschaften von sonstigen Gruppen unterscheidet, da gewinnen die Elemente der Verzierung und deren Anordnung manchmal an Bedeutung. So innerhalb der Gattung.

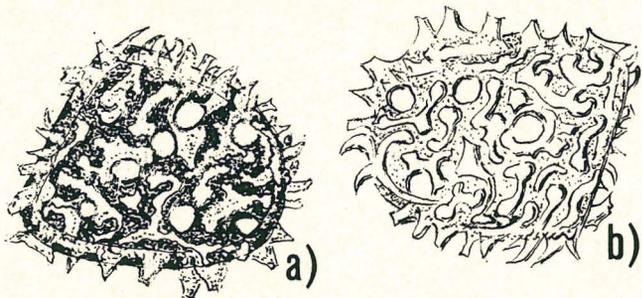


Abb. 14. *Anthoceras punctatus* L., Hepaticae, Vogtland, rezent, 55 μ ; distal, a) höherer Focus; b) tiefer Focus. Ornament aus Coni bis Baculoiden und circel-luminarem Reticulum (vgl. Abb. 50).

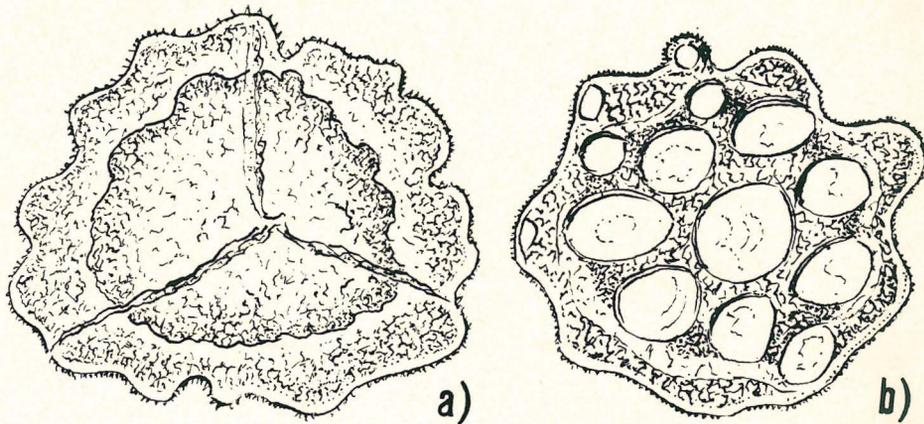


Abb. 15. *Asterella shimizuana* Inoue, NO Neuguinea, rezent, 85 μ ; a) proximal mit Δ -Longitrium bis zum Äquator; b) distal mit relativ großen, locker stehenden, ungleichen Foveae.

Abb. 16. *Mannia fragans* (BALBIS), Marchantiaceae, distal, ca. 60 μ , rezent, Steiermark, proximal s. Abb. 51. Reticulum nicht spezifisch, distal ähnlich manchen Lycopodien. Vergl. auch *Januasporites* Pocock (Syn. IV, Fig. 217).

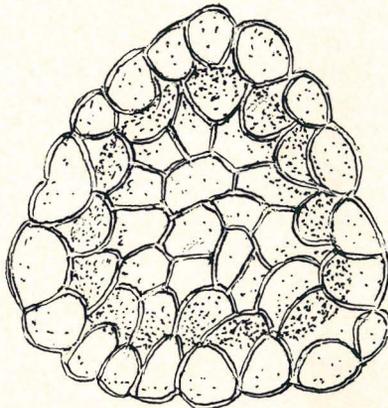


Abb. 17. *Mastigophora flagellifera* (Hook.), Neuseeland, 22 μ , rezent, Ornament aus Clavae ähnlich manchen Ilexarten; Tetradenmarke scheint zu fehlen.

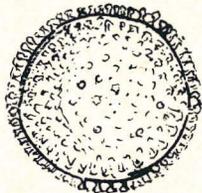


Abb. 18. *Frullania serrata* GORTSCHE, W.-Neuguinea, 50—70 μ , monolet, über den Zierelementen sind Exolamellen.

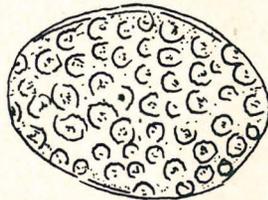


Abb. 19. *Schizaeosporites eocenicus* (SELLING), Geiseltal, Eozän, keine Schizaeacee oder Ephedracee.

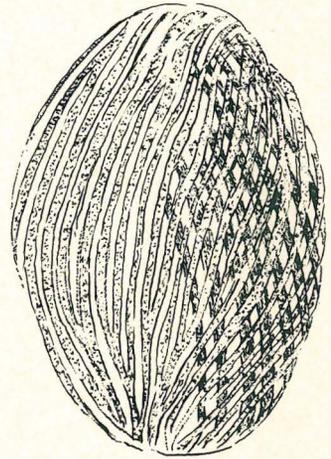
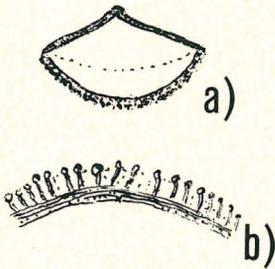


Abb. 20. *Horneophyton lignieri* (KIDST. & LANG), Rhynie, U. Devon, ca. 50 μ ; a) Meridionalschnitt, das Δ des langarmigen Triletums zeigend; b) Ornament 1500 \times , im Querschnitt der Exine; das distale Reticulum besteht aus Zäunen von Pilae (FB 1970, 25).

Abb. 21. Verzweigte Trichome von *Setosisporites* (vgl. Abb. 2) aus dem Westfal des Ruhrkarbons.



Richtungweisend ist z. B. das Gitterornament mancher Schizaeaceae. Dies gilt aber nur, wenn es mit anderen Charakteren zusammensteht, z. B. mit dem Triletum oder Monoletum. Eine eozäne Form jedoch wurde für monolet gehalten und deshalb von SELLING 1944 mit *Schizaea* verglichen (Abb. 19). Es ergab sich dann der völlige Mangel einer Tetradenmarke (KRUTZSCH). Ein Vergleich der eiförmigen, jetzt als *Schizaeosporites eocenicus* (SELLING) bezeichneten Gestalt mit *Ephedra*, verbot sich ebenfalls (Typus ein von R. POT. im Eozän des Geiseltals gefundenes Exemplar; vgl. FB. 1970, 99). Da erwiesen ist, diese eozäne Form gehöre trotz ihrer cicatricosen Ornamentierung weder zu den Schizaeaceae noch zu den Ephedraceae, entbehren auch ephedroide Sporen des älteren Mesozoikums einer phylogenetischen Beziehung zu den Ephedraceae (R. POT., FB. 1970, 95). Ein Musterbeispiel für mangelnde phylogenetische Eindeutigkeit des äußeren Bildes fossiler Sporen bietet also eine scheinbar so bezeichnende Gestalt wie die ephedroide Spore älterer Zeitabschnitte.

Bereits bei den Psilophytopsida gibt es differenzierte Ornamente (Abb. 20). Groß entwickelt sind sie oft bei den fossilen Lycopsida (Abb. 21). Bei den Sphenopsida finden sich die Differenzierungen im Perispor und Metaspor, so daß keine Homologie zu früheren Ornamenten besteht (Abb. 12, 30, 31). Die eigentliche Exine bleibt quasilevigat. Die Pteropsida (Filices) aber beginnen mit den gut ornamentierten Primofilices (Abb. 22). Die folgenden fossilen Marattiales jedoch bilden wieder eine ornamentärmere Reihe. Bei den fossilen Osmundales beginnt nur eine leichte Zunahme der Ornamentierung, die sich bei vielen Schizaeaceae schön entfaltet. Dann aber geht bei den fossilen Gleicheniaceae,

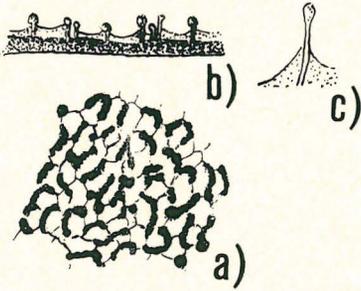


Abb. 22. *Botryopteris dubia* REN. nach Präp. RENAULT 136/1—5; a) ca. 1000 \times , vermiculoide Verzierung der Exine aus miteinander verbundenen Pilae, b, c), diese im Sagittalschnitt.

Matoniaceae, Dicksoniaceae, Cyatheaceae das Ornament sehr zurück und sinkt wieder ab bis zu quasilevigaten Formen, um erst mit den Polypodiaceae, Parkeriaceae und Hydropterides von neuem aufwärtszugehen.

Hinzuweisen wäre vielleicht noch auf die Coniferen, bei denen sich ebenfalls keine Linie zeigt.

5.3. Die Verschmelzung der Zierelemente

Schon im frühen Devon finden wir bei den Psilophyten das zukunftssträchtige Ornament einer Pila (Abb. 20 b). Die Pila ist ein stäbchenförmiges Ornament mit \pm abgesetzten Köpfchen (also kein Pilum (n), das, beginnend an der Basis, allmählich an Durchmesser zunimmt. R. Por. 1934, 1965, 38). Schon bei *Horneophyton lignieri* verwachsen manchmal zwei benachbarte Pilaköpfchen miteinander und lassen ahnen, wie später in anderen Abteilungen des Pflanzenreichs die Exolamellae entstehen bzw. das Tectum. Außerdem verschmelzen bei *Horneophyton* auch die ganzen Kopfstäbchen (Pilae) manchmal reihenweise miteinander und bilden Muri und weiter ein Extrareticulum, das aber grobenteils schon durch die polygonal reihenweise Anordnung der Zierelemente angedeutet ist (Abb. 20 b).

Auch bei den Lycopsida können mehrere nebeneinander stehende Zierelemente bei weiterem Wachstum miteinander verschmelzen (Abb. 23); dabei werden vor-

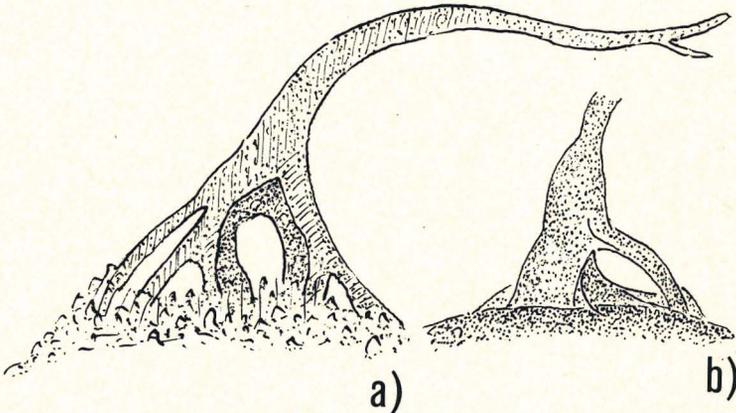


Abb. 23. a) Trichomoid einer Megaspore von cf. *Lycostrobus scotti*, Skåne, Stabbarp, Råth/Lias, auf Stelzwurzeln; b) desgl. bei *Lepidostrobus allantonensis* CHAL., Dinant, Schottland, 900 \times , wo die Basis des Trichoms oft später von weiterem Sporing umkleidet ist; vergl. Abb. 25

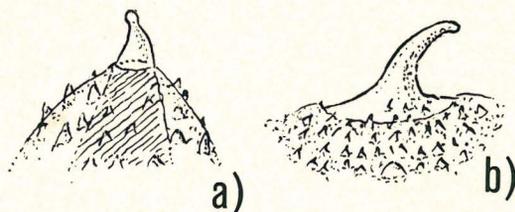
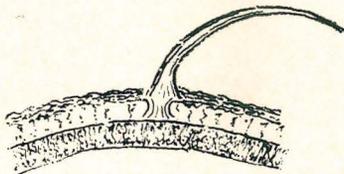


Abb. 24. Ornament einer Megaspore wohl von cf. *Lycostrobus*, das nachträglich von weiterer exogener Substanz umkleidet worden ist, deren Struktur weniger homogen, so daß das ehemalige Trichomoid hindurchscheint und nur noch die freie Spitze zeigt. Skåne Stabbarp, Rhät-Lias.

handene Zierelemente durch weitere Substanz z. T. allseitig verstärkt (Abb. 24 a b). Es können zwischen den Wurzeln sich im oberen Teil vereinigender Zierelemente Lücken verbleiben. Schließlich kann, nachdem die Oberfläche der Exine bereits mit einem dichten Rasen von zunächst etwas über ihrer Basis miteinander verschmelzenden Trichomen bedeckt worden ist, die ganze Basalpartie des Rasens von weiterer Exinen-Substanz so umkleidet werden, als verschwänden bei einer Überschwemmung die Basen der Bäume eines Waldes im Schlamm (Abb. 25). Bei der Mazeration der Spore bleiben dann nur die stabileren Teile

Abb. 25. *Lepidostrobus* sp., Schnitt durch korrodierte Exine einer Megaspore, ca. 500 \times ; das Capilloid wurzelt in der erst später verdickten Exoexine; darauf ist die Exoexine in der Weise korrodiert worden, das pfeilerartige Reste verblieben.



der Zierelemente zurück, so daß das Bild einer Isolierschicht (Stäbchenschicht) entsteht, deren Baculi eine Exolamelle (ein Tectum sensu FAEGRI & IVERSEN) tragen; die Oberfläche wird nur von den größeren der Trichome durchragt.

Die Stelzen der Zierelemente mancher Megasporen der Lycopsida (Forschungsber. 1965, Fig. 7, 8; 1967, Fig. 51, 61) sind vielleicht als Homologa der Isolierschicht oder Stäbchenschicht mancher Angiospermensporen zu betrachten (unsere Abb. 23, 25). Die Stelzen („Baculi“) bestehen aus stabilerer Substanz.

Der durch Abb. 25 wiedergegebene Sonderfall ist der Querschnitt der Exine einer Megaspore von *Lepidodendron*.

Die Exine der Megaspore besteht aus Mikulen. Homogener ist die Substanz der Zierelemente, der Coni, Capilloide etc. Die älteren der Zierelemente wurzeln tiefer in der erst später verdickten Exoexine. Das zeigt meine Zeichnung Abb. 25 nach Präp. Riksmuseet Stockholm „*Lepidodendron*, Macrosporer & a cluster . . . , WILLIAMSON“. Bei dieser Figur ist eine periphere Schicht der Exoexine, die sonst massiver zu sein pflegt, in der Weise korrodiert worden, daß nur pfeilerartige Reste verblieben. Die Restpfeiler stehen auf derselben Fläche, auf der auch die Wurzel des größeren Capilloids steht. Manchmal bestehen die Wurzeln der Capilloide ohnehin aus vielen sich wie Stelzwurzeln vereinenden Pfeilern (Abb. 23). Man möchte die korrodierte Schicht mit der Isolierschicht mancher Pollenkörner vergleichen, wohl doch nicht gleichstellen. Die Hohlräume der Stäbchenschicht sind erst durch die Mazeration entstanden. Immerhin aber sind sie entstanden und das deutet an, im Verlauf weiterer Entwicklung könnten zur Bildung der Hohlräume zwischen den Columellae Partien der Exinensubstanz

ganz ausfallen, die bei *Lepidodendron* bereits eine korrodierbare, jedoch die Räume noch füllende Substanz sind.

Ein Beispiel aus dem Lias ist der wohl zu den Cycadopsida gehörende *Chasmatosporites* NILSSON.

Die mir von TAGE NILSSON geliehenen Präparate von *Chasmatosporites* zeigen im optischen Querschnitt der quasilevigaten Exine eine Isolierschicht aus Columellae (Abb. 26). Die Schicht der die Columellae bedeckenden Exolamellen

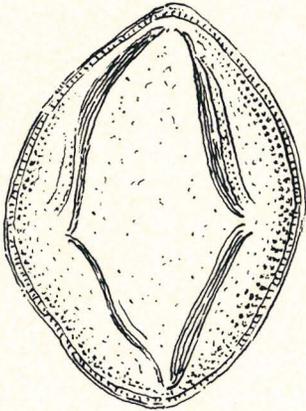


Abb. 26. *Chasmatosporites* NILSSON, Schonen, Lias, ca. 75 μ , Exine mit Stäbchenschicht (Columellae).

(Tectum) ist etwas dicker als die Bodenschicht (das Limen inferum, auf dem die Columellae stehen). Die Columellae sind also keine den Angiospermen vorbehaltene Eigenschaft. Auch bei den Coniferen ist die Isolierschicht vorhanden. Ob sie aber der Stäbchenschicht aller Angiospermen homolog, kann nicht gesagt werden. Jedenfalls kann die Ausbildung einer Stäbchenschicht mit darüber liegender Exolamella (Tectum sensu F. & I.) für sich allein noch nicht — wie gelegentlich vermutet — als angiospermisch gelten. Man vergleiche *Hirmeriella* al. *Cheirolepis* (Abb. 46).

KRUTZSCH April 1959, 78, 79, glaubt eine „mediobaculate“ Schicht bei einer triletten Spore (*Mediobaculisporis*) im Eozän des Geiseltals gefunden zu haben.

6. Äußere Bildungen der Sporenwand und ihrer Umgebung: Metaspor, Perispor, Perine, Perisporoid, Perinoid

Als Perispor s. l. sei bezeichnet, was über den die Tetradenmarke tragenden Schichten lagert, ohne am Bau dieser Marke beteiligt zu sein. Das ist nur in einigen Fällen schwerer zu entscheiden.

Wir rechnen somit zur Exine nur solche Schichten der pteridophytischen Sporenwand, die von innen her noch von der Tetradenmarke durchdrungen oder zur Bildung des \wedge -Profils ausgestülpt, sowie später von der Laesur betroffen werden. Die Tetradenmarke ist somit exinogen, sie ist nicht perinogen, findet sich, sofern es eine echte Tetradenmarke ist, nicht in der Perine. So sei der Teil des Perisporis genannt, der sich nach der Reife der Spore nicht, wie sonst das Perispor, sogleich ablöst.

Bei manchen Exemplaren von *Woodwardia muensteriana* (Abb. 80) findet man z. B. eine dünne, die ganze Spore umkleidende, also das Ornament und die Navicula nebst Monoletum bedeckende Haut, die als Perine zu bezeichnen ist.

Es ist wiederholt betont worden, das Perispor s. l. beteilige sich nicht am Aufbau der eigentlichen Tetradenmarke. Nicht zur Tetradenmarke gehören aber auch die über der Tetradenmarke stehenden perisporoiden Bildungen der Hydropterides. Diese sind zwar ebenfalls nach der Dreizahl gebaut; bei *Arcellites* z. B. wird die über dem Triletum liegende Kammer von sechs perinösen Lappen umgeben, die den Pyrobolus bilden (Syn. 1970, 40 μ). Bei *Salvinia* sind es drei Lappen (Abb. 69); hinzu kommt hier im Innern der Kammer ein im Querschnitt dreistrahligter Aufbau, der das Triletum fortsetzt, ihm aber nicht homolog ist, vielmehr das Germinalium in eigenartiger Weise differenziert. Andererseits ist die Kammer im proximalen Perispor der Hydropterides (wie bei *Salvinia*) auch der Pollenkammer des Nucellus nicht ganz homolog, steht nur etwa am gleichen Platz.

Wie wäre nun das Perispor des weiteren zu definieren, also abgesehen davon, sich stets über der eigentlichen Tetradenmarke zu befinden?

Bei Megasporen, von denen nur eine des Sporangiums fertil ist, könnte die Wandschicht zum Perispor gehören, auf der die Innenwand des Sporangiums unmittelbar lagert.

Auch könnte man die meist weniger dichte Struktur des Perisporis anführen. Weiter wäre zu sagen, als Perispor seien mindestens diejenigen Schichten der Sporenwand zu bezeichnen, die sich bei der Reife der Spore von der Exine lösen. Eine allgemein gültige Definition des Perisporis einschließlich der Perine findet sich nirgends in der Literatur. Von der Zahl der Schichten der Exine, von innen nach außen gezählt, für das Perispor eine bestimmte Nummer zu wählen, geht auch nicht an. Was wir wollen, ist der morphologische Vergleich, d. h. die Auffindung homologer Schichten. Und die Differenzierung nach der Zahl ist im Verlauf der Zeit nicht überall im gleichen Tempo sondern verschieden weit fortgeschritten. An der Funktion ist das Perispor ebenfalls nicht zu erkennen, denn es kann je nach der systematischen Stellung der Spore verschiedene Funktionen übernehmen. So füllt es im Sporocarp der Hydropterides den Platz, den späterhin beim Samen und seinen Vorläufern der Nucellus einnimmt.

Als Perispor s. r. sei ausgeschieden, was sich bei der Reife der Spore von dieser ablöst und dabei noch aus dem gegen Oxydationsmittel widerstandsfähigen Sporin besteht.

Als Perine sei derjenige Teil des Perisporis s. l. bezeichnet, der sich bei der Reife der Spore nicht sogleich von ihr ablöst und aus Sporin besteht.

Als Metaspor sind perisporide Bildungen inkohlter und mineralisierter Sporangien abzugrenzen, die nicht aus widerstandsfähigem Sporin bestehen, sondern aus \pm kohligter Substanz, die im durchfallenden Licht dunkler als die Sporenexine erscheint, und sich damit dem Vitritin nähert.

Unsere Abb. 27 zeigt, wie das Metaspor mancher Spenophyllales im Jugendstadium von einer Spore zur anderen miteinander in Verbindung steht. Es ist also:

Perispor s. l. = Perine + Perispor s. r. + Metaspor.

Wobei alles oder manches des rechts genannten fehlen kann.

Perisporoid und Perinoid sind Näherungsbezeichnungen.

Sich besonders leicht von der Exine lösende oder überhaupt im Sporangium nur locker zwischen den Sporen liegende Granula etc. werden als WALTON'SCHE Körper oder Waltongranula bezeichnet.

Die Waltonkörper sind massiv. Die Körper, welche LUGARDON Dez. 1969 bei *Equisetum maximum* beschreibt, darf man mit den UBISCHKÖRPERN vergleichen, — sie sind hohl.

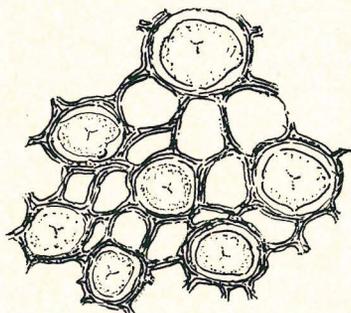


Abb. 27. Sporen einer Sphenophyllale im Jugendstadium, ca. 100 X, in mineralisiertem Zustand in dem noch zusammenhängenden Metaspor lagernd; dieses ist durch die Fossilisation stärker aromatisiert, so daß es dunkel erscheint und sich somit als keine echte Exinensubstanz erweist.

Die eigentliche Hülle der reifen, aus dem Sporangium entlassenen Pteridophytenspore besteht aus Intine und Exine. Darüber lagert nicht immer die Perine. Diese Tatsachen wurden erweitert durch das Studium von noch im Sporangium lagernden Sporen fossiler Sphenophyllales und Calamitales (Forschungsber. 1965, 29 ff., 1967, 49 ff., 1970, 40 ff.).

Querschliffe halbreifer mineralisierter Sporangien von Sphenopsida zeigen die Sporen nicht mehr im Tetradenverband. Die Sporen lagern in etwa gleichen Abständen in dem das ganze Sporangium erfüllenden Metaspor. Bei den Salvinaceae entspricht dem Metaspor die „spongiöse Zwischensubstanz“ (Abb. 69 und Syn. 1962, 118). Man vergleiche auch die granulöse Zwischensubstanz WALTON's bei *Protospitys* (Forschungsber. 1967, 103/104), die WALTON'schen Granula.

Das Metaspor in situ palaeozoischer Sphenopsidasporangien ist eine wie auf Spannungslinien angeordnete Substanz; es zeigt u. a. wabige Anordnung und umhüllt die Sporen nur locker. Die Umhüllung bleibt bei der Mazeration und bei der Reife der Sporen gar nicht oder nur teilweise mit der Exine verbunden. Das Metaspor der Sphenopsida ist \pm eine andere Substanz als das Sporin (Sporopollenin ist ein allgemeinerer Ausdruck), denn in Schliffen mineralisierter Sporangien ist es von dunklerer Farbe (z. B. rotbraun bis fast schwarz), nicht gelblich wie meist das Sporin der Sporenexine und Perine. In Anschliffen kohlig erhaltener Sporangien hat das Metasporin ein größeres Reflexionsvermögen als das hier dunkel erscheinende Sporin. Das Metasporin nähert sich hierin dem Vitrit, ohne ihn indessen zu erreichen.

Einige Beobachtungen über die den Raum zwischen den Sporen füllende Substanz, das Metasporin kohlig erhaltener Pflanzenreste, hat bereits HARTUNG 1933, 128, gemacht, und zwar bei *Sphenophyllum hauchecornei*.

Die von HARTUNG 1933, 128, durch das inkohlte Sporangium geführten Querschnitte zeigen die Sporen nicht mehr wie ursprünglich in Tetraden. Die Exinen liegen in \pm gleichen Abständen einzeln in einer kohlig Grundmasse, die das Volumen der Sporenexinen um mehr als das Doppelte übersteigt.

HARTUNG 1933, 128, 129, sagt hierzu: „Diese Grundmasse ist von dem an das Sporangium angrenzenden Vitrit durch dunkleren Farbton sowie durch langgestreckte, sich an Biegungen der Sporenquerschnitte anschmiegende Strukturen deutlich unterschieden.“

Heute lassen sich die Ausführungen HARTUNGS ergänzen: Seine „Grundmasse“ ist das Metaspor, das in mineralisierten Sporangien von Sphenophyllales und Calamitales als figuriertes, z. B. grobwabiges Gebilde noch zu finden ist (unsere Abb. 27). Im Anschliff des inkohlten Sporangiums jedoch ist das Metaspor komprimiert und entbehrt deshalb jedes Hohlraumes. Auch die Sporen des inkohl-

ten Sporangiums erscheinen im Querschnitt nur als sehr schmales Band, das in seiner Mitte den Hohlraum der Spore nicht mehr offen zeigt.

Im Dünnschliff von mineralisierten Sporangien ist die Substanz des Metaspors dunkler als die Sporenexine. Beim Anschliff eines inkohlten Sporangiums muß daher umgekehrt die Sporenexine dunkler als das glänzende Metasporin und dieses dunkler als der das Sporangium umgebende hochglänzende Vitrit sein. Es handelt sich in der „Grundmasse“ des inkohlten Sporangiums um komprimierte Waben oder verwandte Strukturen. Die Substanz des Metaspors ergab bei der Inkohlung ein relativ so großes Quantum Restsubstanz, weil sie schon in rezemem Zustand ein hinreichend widerstandsfähiges Endprodukt des Tapetensekrets war. Das Metaspor der Sphenophyllales geht jedoch bei stärkerer Mazeration inkohlter Sporangien meist verloren und widersteht damit Oxydationsmitteln nicht in dem Maße wie die Sporenexinen.

Die Palaeobotaniker haben dieses Gebilde der Sporangien der Sphenopsida bisher schlechthin als Perispor oder Exine bezeichnet und nicht als „Zwischensubstanz“. Jedenfalls würde es sich um ein Perispor weiten Sinnes handeln und nicht nur um die Perine. Letztere wäre der sich chemisch der Exine nähernde Anteil, mit dem die Spore beim Verlassen des Sporangiums bekleidet bleibt.

HENNIPMAN Okt. 1970, 678, beschreibt bei der Gattung *Bolbites* der Polyodiaceae, was er provisorisch „outer perine“ nennt: „It . . . could present itself either as an undulate, closed, rather rough envelope around each individual spore (*B. contaminans*), or as a much more differentiated structure, consisting in *B. (Egenolfia) appendiculata* of an indistinct ellipsoidal shell surrounding the spore and a cellular part by which the shells surrounding the individual spores are interconnected. The delicate, reticulate cellular part breaks irregularly when the spores are dispersed.“ Der Autor verweist auf meine ähnlichen Beobachtungen bei den Sphenophyllales. In der Tat entspricht die Sphenophyllaceae Fig. 29 in Forsch.-Ber. 1970 (unsere Abb. 27) der Abbildung 2 C von *Bolbites appendiculata* bei HENNIPMAN Okt. 1970, 674, „detail of reticulate part of the outer perine which connects individual spores“.

Auch die Salviniales produzieren einen, ein Ganzes darstellenden perisporoiden Körper (Abb. 69), in dem die Mikrosporen in Abständen verteilt verbleiben (Syn. 1962, Fig. 333, 335).

Wie im jungen Sporangium mancher Sphenophyllaceae das Perispor s. l. aller Sporen ein einziges Ganzes bildet, so bleibt nach SULLIVAN & HIBBERT Apr. 1964 sowie nach HIBBERT Okt. 1967, 826, bei ihrer Sporengattung *Tetrapterites* (Syn. V, 143, Fig. 292) die perisporide Substanz doch dergestalt verbunden, daß je vier Sporen einer Tetrade ihr gemeinsames Perisporium behalten.

Wir fanden bei dem von uns betrachteten Fall der Sphenophyllaceae die Sporen in einem Metaspor lagernd, das noch nicht zerfallen war, also noch ein zusammenhängendes Gerüst bildete (Abb. 27).

In manchen Fällen werden die noch im Sporangium lagernden Sporen von getrennten Metasporkapseln \pm locker umhüllt. Bei den interessanteren der Fälle, so bei *Bowmanites* (al. *Sphenophyllum*) *dawsoni*, unsere Abb. 28, zeigt sich ein Sporangium füllendes, im Jugendstadium noch zusammenhängendes Ganzes aus metasporoiden bis perinoiden Wänden, die viele im Querschnitt \pm polygonale Räume umschließen. Manche dieser Räume sind größer und eher rundlich. Nur diese enthalten die Sporen. Die Exinen der Sporen werden hier also anfangs nicht von je einem individuellen Perispor umgeben, sondern die metasporen Muri, welche von dem die Spore umgebenden exinennahen Teile des Perispors ausgehen, stehen im Jugendstadium mit dem Metaspor der benachbarten Sporen in Verbindung. Wie sehr die die Sporen von *Bowmanites dawsoni* bekleidende Hülle dem Perispor s. l. entspricht, zeigen Text und SEM-

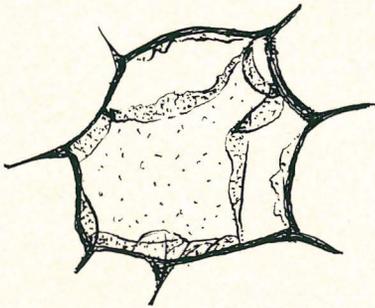


Abb. 28. Spore von *Bowmanites dawsoni* WILL., Halifax Coal, Lower Yorkian, mineralisiert, ca. 100 μ ; nur noch von einem Teil des Metaspors umgeben, das man, je nach der weiteren Selbsthaftigkeit oder Abfälligkeit, Perine, Perispor, oder einen Rest des Metaspors nennen könnte. Auch hier ist die Substanz der das Triletum tragenden Exine im Gegensatz zum dunklen äußeren Polygon trotz der Fossilisation hell geblieben.

Photos der Arbeit von TAYLOR & EGGERT 1969, 435 und von TAYLOR Apr. 1970, 243, Taf. 1, 2, wo mit HCl aus Coal balls befreite Sporen studiert werden, die also nicht mehr mit dem Metaspor benachbarter Sporen verbunden sein können.

Die Autoren schreiben 1969, 441: „Ornamentation pattern . . . of rather broad ridges that tend to be disposed in a parallel manner about the spore body. An individual ridge varies greatly in height from place to place along its length, and a parallel system of shallow ridges and furrows extends down the sides of each ridge and radiates outward onto the spore body“ (s. a. Beispiele).

Ähnlich ist das Bild, welches sich bereits bei *Bowmanites pterosporus* SNIGIREVSKAJA 1962, 549, ergeben hatte (Abb. 29 a b und Forschber. 1967, 51, Fig. 71, 72).

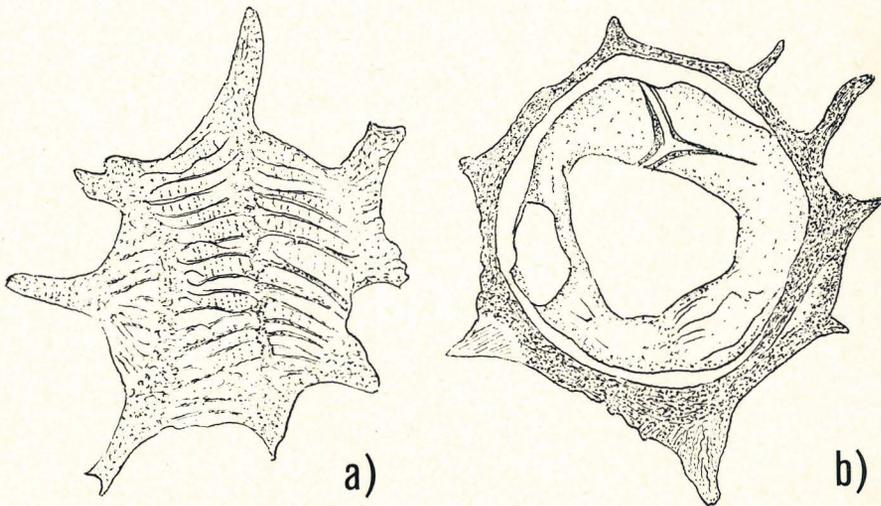


Abb. 29. *Bowmanites pterosporus* SNIG., Donezbecken, 600 \times ; inwieweit man sich bei a) bereits des Ausdrucks Perine oder Perispor zu bedienen hätte, bleibt dahingestellt, weil die mineralisierten Sporen noch unreif im Sporangium lagern. Das Triletum bei b) liegt unter der Umhüllung der Spore.

TAYLORS Vergleich der dispersen Spore *Pteroretis* (Mississippian) mit der Spore in situ von *Bowmanites* läge nahe, wenn FELIX & BURBRIDGE die propellerartige Anordnung der „Flügel“ von *Pteroretis* (vgl. Syn. IV, 69, Fig. 60) nur infolge allzu idealisierender Rekonstruktion gefolgert hätten. Die Betrachtung der Mikrophotos bei FELIX & BURBRIDGE Okt. 1961, 495, Taf. 1, läßt eine völlig symmetrische Anordnung der Flügel nicht recht erkennen.

Manchmal bestehen bei den Sphenophyllales die Wände des groben Wabenwerks ihrerseits aus einem feineren Wabenwerk (gleichsam einem erstarrten Schaum). Dies ist ein Bild wie bei *Sphenostrobos thomsonii* LEV. & BARGHOORN (Syn. 1962, Fig. 191) und *Litostrobos iowensis* MAM. (unsere Abb. 30 a b). Der Bau des Sporangiuminhaltes gewisser rezenter Polypodiaceen entspricht diesen Beobachtungen. Die Schnitte zeigen die Sporen umgeben vom Metaspor. Es besteht der gleiche Eindruck wie bei Dünnschliffen durch mineralisierte Sporangien mancher Sphenopsida. Wie bei den Sphenopsida kann das Metaspor eines Sporangiums ein Ganzes bilden.

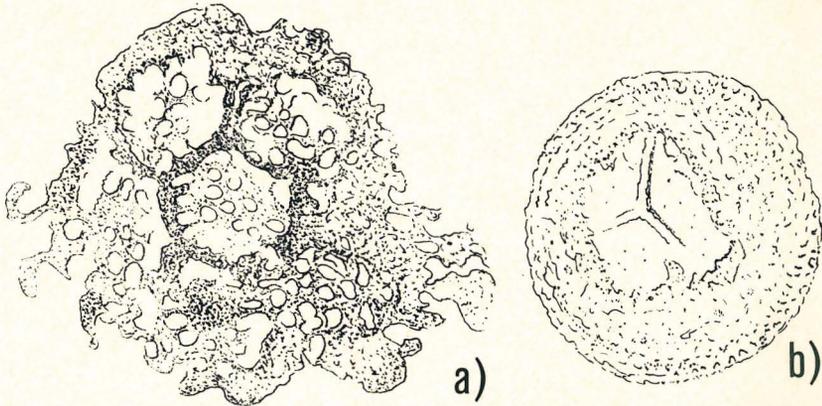


Abb. 30. *Litostrobos iowensis* MAMAY, nach BAXTER, Iowa, Mittl. Pennsylvan, 90 μ , Sphenophyllales?, mineralisiert; a) es gilt ähnliches wie bei Abb. 29; b) Triletum innen auf der eigentlichen Exine. Von deren Umhüllung sagt BAXTER „apparent tendency to disintegration“. Immerhin soll die Umhüllung über dem Triletum ein Operculoid bilden.

BAXTER März 1967, 9, 19, Fig. 16—18, beschreibt Sporen der unsicheren Sphenophyllale *Litostrobos iowensis* aus Zapfen in Coal balls von Oskaloosa, Iowa, Desmoinesian, Mittleres Pennsylvan (Abb. 30 a b):

Sporenwand zweischichtig, äußere Schicht ein (tangled) Reticulum aus fadenartigen (threadlike) Verdickungen, die eine sehr dünne glatte Innenmembran (endospore) überziehen.

Das Reticulum (unsere Abb. 30 a) hat sich nach BAXTER erst nach der Lösung der Sporen aus der Tetrade gebildet, denn das Triletum schein sich nur auf dem glatten „Endospore“ zu befinden. In diesem Fall ist das Reticulum kein Exospor (= Exoexine), sondern ein Perispor bis Metaspor, ähnlich dem „Reticulum“ mancher anderen Sphenophyllales. BAXTER erwähnt noch eine weitere Eigenschaft des Reticulums, die auf die perisporoide bis metasporoide Natur weist. Der Autor spricht von der „apparent tendency to disintegration“.

Wie schon MAMAY bei *Litostrobos* bemerkte, wird eine Calotte des Perisporoids von einer circulären Rinne umzogen, längs deren sich eine Scheibe des Perisporoids als Deckel abzulösen vermag. Hiermit wird die glatte Exine mit kurzstrahligem Triletum sichtbar (unsere Abb. 30 b). Die Anlage eines ähnlichen Deckels scheint sich auch bei *Bowmanites jablokovii* SNIČ. (Abb. 31 und Forschungsber. 1967, Fig. 70) zu zeigen. Solches Operculoid wäre allerdings kein Homologon des Operculums der Cucurbitaceae etc. Auch TAYLOR Apr. 1970 erwähnt bei *Bowmanites dawsoni* eine \pm zirculäre Öffnung im Perispor über der Y-Marke.

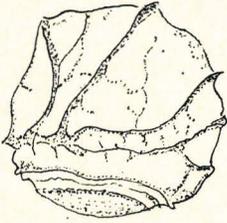


Abb. 31. *Bowmanites jablokovii* SNIG., Donezbecken, 600 \times , mineralisiert. Hier gleicht die Umhüllung, welche die das Triletum tragende Exine verbirgt, schon eher einer Perine, obgleich die Entscheidung nicht definitiv, da die unreifen Sporen noch im Sporangium lagern.

Bei dem rezenten *Equisetum maximum* (Abb. 59) geht eine dünne, die Elateren tragende Haut über die Apertur der Spore hinweg. Deshalb hätte LUGARDON Dez. 1969 nicht unrecht, diese Haut als Perispor zu bezeichnen. Das dünnhäutige Perispor, einschließlich der Elateren, was beides den Sporen bald verloren geht, müßte man dann zum Perispor s. l. rechnen. Die Elateren sind auf der Innenhaut des Perispor beiderseits der Apertur befestigt.

E. K. KEMPF 1970, 99 zeigt von rezenten *Selaginella*-Arten z. T. ähnliche E-Fotos des Sporoderms wie auch SIEVERS & BUCHEN 1970. Ein Unterschied in der Auslegung dieser Bilder entsteht durch die abweichende Benennung der Schichten bei KEMPF.

Die Namen der Schichten bei SIEVERS & BUCHEN seien in der Reihenfolge von innen nach außen links übereinander gesetzt, die bei KEMPF rechts daneben:

Plasmawandbelag	O
Lamellierte Nexine	Intine von lamellarer Struktur
Schwammartige Sexine (Mesospor)	Exine, dünn und homogen
Spaltraum in der Sexine (zwischen Exo- und Mesospor)	Gelegentliche Trennung von Exine und Perine
Schwammartige Sexine (Exospor)	Perine, 1—3schichtig, ein Netzwerk von Fäden,
O	Teils silifizierte Perine

SIEVERS & BUCHEN bedienen sich der auch bei den Angiospermen von ERDTMAN eingeführten Nomenklatur. Ob sie damit meinen, die so benannten Schichten der Sporenwand seien denen der Angiospermen homolog, wird von ihnen nicht erwähnt. (Die Wörter Intexine und Exoexine würden als neutral diesen Verdacht nicht aufkommen lassen.) Jedenfalls erscheint bei SIEVERS & BUCHEN nicht das Wort Perispor (Abb. 56, S. 57).

Bei KEMPF sei zunächst die Bezeichnung der inneren Schicht „von lamellarer Struktur“ als Intine verworfen. Wichtig für uns wäre, ob der größere äußere Teil der Sporenwand in der Tat dem homolog ist, was bei den Pteridophyten meist als Perispor oder Perine bezeichnet wird. Offensichtlich nennt man recht verschiedene Dinge Perine etc. Eine exakte Definition ist bisher nicht gelungen. Die Bemühung von KEMPF ist aber nicht nur deshalb zu beachten, weil er bei *Selaginella* die äußeren Schichten der Sporenwand Perine nennt. Vielmehr ist zu klären, ob die Schichten, die man bei den Hydropterides als Perine oder Perispor bezeichnet hat, denjenigen Schichten der Sporenwand von *Selaginella* z. T. homolog sind, die SIEVERS & BUCHEN Sexine (Exospor) nennen (unsere S. 57).

Der Bau der äußeren Sporodermis ist verschieden. Die Perine der Hydropterides ist wabig (*Salvinia* Abb. 69), oder filzig (*Azolla intrappaea* SAHNI & RAO). Die Außenschichten der Sporodermis von *Selaginella* sind nach KEMPF aus einem „Filz von Fäden“ zusammengesetzt. Aus echtem Filz besteht aber auch die

Haut, hier Exine genannt, von *Cystosporites*, der dem Embryosack der Lepidocarpaceae entspricht (Abb. 7). Einen Filz bildet auch das „Perispor“ von *Thylakosporites* R. Pot., Syn. I, 49, Fig. 57, und *Glomerisporites* R. Pot. Es ist zu sagen, wabige und filzige Struktur sprechen oft für den Begriff Perispor, nicht immer (Lepidocarpaceae). Und inwieweit darf man bei *Selaginella* noch von Filz sprechen? Auch hier fällt die Definition schwer.

7. Der Weg zu Cingulum, Zona und Saccus

Der Weg zum Saccus, einem spezifischen Cavum der Spore, ist vermutlich dem der acavaten Spore über gewisse cingulate zu zonaten verwandt.

Es ist daher nützlich, zunächst das Werden von Cingulum und Zona zu betrachten und daneben eine Eigentümlichkeit nicht nur mancher fossilen Sporen, nämlich die gelegentliche Aufspaltung der Sporenwand in eine innere und eine äußere Wandschicht (Abb. 32). Solche Aufspaltung erfolgt auch bei manchen Sporen, bei denen dies für die erwachsene gesunde Spore keine spezifische Eigenschaft ist. Es bildet sich nur eine *Sejugata*. Wir finden sie bei den Selaginellales (Abb. 33), Lepidodendrales (Porodendraceae, Sigillariaceae Abb. 8), Sphenophyllales und Calamitales.

Abb. 32. *Duospora* HOEG, BOSE & MANUM, eine *Sejugata* aus den *Glossopteris*-Schichten, 760 μ , das Cavum im Meridian-Schnitt zeigend.

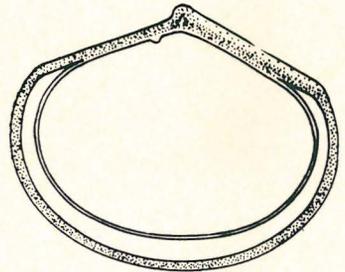
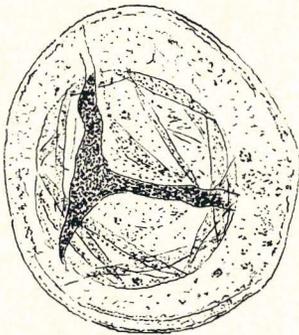


Abb. 33. *Selaginella polaris* LUNDBL., Ostgrönland, U. Trias, ca. 430 μ , als *Sejugata*. Inneres Sporoderm losgelöst und gefältelt, so daß zwischen Intexine und Exoxine ein Cavum entstanden ist.

Die Innenschichten der Sporenwand bilden dann einen von der Außenwand manchmal allseitig getrennten, manchmal proximal noch mit ihr zusammenhängenden Ballon, der inmitten der Spore lagert. Unsere Abb. 8 zeigt das bei der dispersen Megaspore *Laevigatisporites* (Sigillariaceae) aus dem Flötz Ägir des Ruhrreviers. Von den Außenschichten der Exine zeigt das Präparat nur noch eine distale Scheibe. Die Proximale ist weggebrochen (beachte den äquatorialen Bruchrand). Der aus den Innenschichten der Exine bestehende Ballon hat sich auf etwa ein Drittel seines ursprünglichen Durchmessers zusammengezogen und lagert nun inmitten der distalen Scheibe. Dies ist kein spezifisches Merkmal der erwachsenen *Sigillaria*-Spore. Dennoch hat man *Sigillaria*-Sporen mehrmals als solche *Sejugata* vorgefunden. Die *Sejugata* ist ein bezeichnender Erhaltungszustand nicht nur der fossilen Megaspore von *Sigillaria*, sondern auch von manchen anderen Gattungen.

Wenn der Innenballon der Sejugata oft als Mesosporoid bezeichnet wird, so geschieht dies in morphographischer und nicht in morphologischer Denkweise, sowie um den Zusammenhang mit der älteren Literatur zu wahren.

Welche biologische Bedeutung die Sejugata hat, ist unbekannt. FITTING'S Ansicht ist von SIEVERS & BUCHEN 1970 für die rezente *Selaginella helvetica* bestritten worden.

Die Sejugata findet sich bei mehreren fossilen Gattungen der Pteridophyta als Erhaltungszustand und nicht durch die Präparation bewirkt. Auch wenn sie gelegentlich erst durch die Mazeration entsteht, ist sie zu beachten.

In ihrer Monographie über Megasporen des Unteren Gondwan zeigen BHARADWAJ & TIWARI 1970 viele Megasporen mit „Mesosporoid“ und betrachten diesen Erhaltungszustand doch nicht, wie HOEG & al., als ein taxonomisch brauchbares Merkmal. Gerade im Gondwan scheint das Mesosporoid bei Megasporen gern vorzukommen.

BHARADWAJ & TIWARI März 1970, 11, sagen hierzu: „The inner body is universally present in lycopsid megaspores“. Hiermit können sie nicht meinen, bei allen Megasporen der Lycopsida zeige sich die innere Exine stets ganz oder teilweise von der äußeren losgelöst, so daß die Exine als Sejugata zu bezeichnen wäre. Vielmehr besteht bei den meisten europäischen fossilen Megasporen der Lycopsida dieser Erhaltungszustand nicht. BHARADWAJ & TIWARI wollen wohl nur sagen, bei allen Megasporen der fossilen Lycopsida vermöge die Sejugata u. U. zu entstehen. Deshalb nennen sie die Innenschichten der Sporenwand auch dann „inner body“, wenn diese sich nicht losgelöst haben. Das führt zu Mißverständnissen. Jedoch ist es richtig, Exemplare als Sejugata hier nicht von Exemplaren taxonomisch zu trennen, die keine Sejugata darstellen.

Manchmal findet sich die Sejugata bei Sporen aus marinen Sedimenten, so daß man vermuten kann, das Salzwasser sei bei ihrer Entstehung durch seine osmotische Wirkung beteiligt gewesen. Dies würde für unsere Spore vom Flöz Agir (Abb. 8) gelten können (R. Pot. Apr. 1962, Okt. 1965, Syn. IV, 1966, 8). Doch spricht es vor allem von der ohnedies vorhandenen Möglichkeit der sphärischen Aufspaltung der Sporenwand. Diese Aufspaltung erfolgt nicht unbedingt auf einer Sphäre, die zwei verschiedene Strukturen der Sporenwand voneinander trennt. Bei *Sigillaria* ist die Wand beiderseits der sphärischen Ablösung in gleicher Weise miculat. Bei *Selaginella helvetica* findet sich die Ablösung nach SIEVERS & BUCHEN 1971 ebenfalls innerhalb eines in der Struktur einheitlichen Wandteils und zudem dicht außerhalb der Berührungssphäre zweier verschiedener Strukturen der Wandung.

Jedenfalls, und dies ist für uns zunächst festzuhalten, können sich zwei Sphären der Sporenwand voneinander lösen und die eine Sphäre kann sich gegen die andere verschieben. Dies dürfte eine Fähigkeit sein, die zu konstruktiven Besonderheiten der Sporenwand zu führen vermag.

Der Innenteil der Sejugata, obgleich nur eine gelegentliche Loslösung der „Intexine“ von der „Exoexine“, kann \pm als ein Homologon der Pars centralis (des Zentralkörpers) saccater und mancher cingulaten und zonaten Sporen gelten. Bei den saccaten Sporen ist das Cavum teilweise permanent geworden (Abb. 34, 88 b). Bei manchen Cingulaten und Zonaten blieb es geschlossen, doch erfolgte eine Verschiebung der Außen- auf der Innenwand und es entstand eine äquatoriale Borte, in der sich nur noch die Außenwand meist ohne Hohlraum aufeinanderschmiegt (Abb. 36).

Manchmal erfolgt totale Loslösung des Zentralkörpers auch bei saccaten Sporen, also Loslösung der Intexine von der Exoexine auch an den sonst haftenden

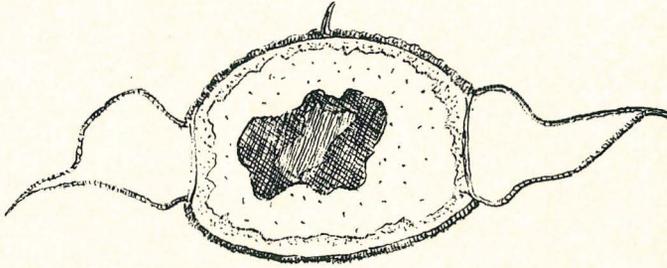


Abb. 34. *Spencerites insignis* (WILL.), Halifax, Westfal A, ca. 300 μ , Intexine schräg angeschliffen und daher nach innen zackig und buchtig sowie viel breiter als bei senkrechtem Schnitt; Exoexine senkrecht schraffiert; nur ihr äußerer Teil bildet die Außenwand des Saccus. Im Zentrum zusammengeballter Inhalt der Spore.

Stellen. So sei der Zentralkörper von silifizierten *Cordaianthus*-Sporen erwähnt. Er legt sich durch osmotische Wirkung in z. T. polygonale Falten und ist deshalb für ein Prothallium gehalten worden.

A. F. DIBNER 1971 bleibt bei dieser von mir u. a. in FB. 1965, S. 61, 1970, S. 80, 81, widerlegten Auffassung RENAULT's und FLORIN's. Wieder wird gesagt, es fänden sich gelegentlich im Pollen von *Cordaianthus* die Wände der Zellen des männlichen Gametophyten. — Aber nach wie vor handelt es sich nicht um einst aus Zellulose bestehende Zellwände eines Gametophyten, sondern um die losgelöste Intexine, die sich z. T. in besonderer Weise in Falten gelegt hat. Die Falten sind oft als Polygone (Facettenfalten) oder als eingedrückte Polygone angeordnet. Man vgl. meine Zeichnungen in FB. 1965, S. 59, und den dortigen Text S. 61 sowie meine Bemerkungen über Osmokinesis Geol. J. Okt. 1965.

Abb. 35. *Phlebopteris hirsuta* SAHNI & SITH., ca. 60 μ , mit Valvae an den Spitzen des Äquatordreiecks, Mattoniaceae, Salt Range, O. Indien, Jura.

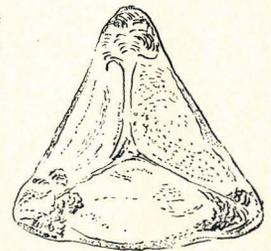
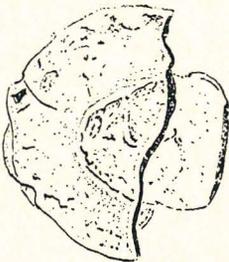


Abb. 36. *Densosporites* BERRY, ca. 45 μ , Yorkshire, Lower Coal Measures. Cingulum nur aus der Exoexine gebildet; die Hälfte des Cingulums ist weggebrochen. Nach A. H. SMITH, 1960.

7.1. Cingulum und Zona

Fossile Sporaen in situ zeigen das Cingulum zuerst bei unterdevonischen Pflanzen wie der Psilophyte *Rhynia major* KIDSTON & LANG (FB. 1970, S. 25) und bei oberdevonischen wie der Lycopodiacee *Lycopodites oosensis* KRÄUS. & WEYL. (FB. 1967, Fig. 23—25). Weiterhin bleiben Cingulum und Zona Eigenschaften mehrerer Zweige des Pflanzenreichs, so bei den fossilen Selaginellales (dort wohl von der Sejugata angeregt) und bei den Mikrosporen der Lepidodendrales (*Lepidodendron*, *Porostrobos*). Die breitere Zona ist in situ zumeist bei den Selaginellales gefunden worden.

Cingulum und Zona sind somit im Palaeophyticum vornehmlich bei den Lycopsida anzutreffen, und bei diesen gelegentlich auch der mit dem lycopsiden Typus des Cingulums und der Zona verwandte, den Äquator schmückende Monosaccus. So bei *Spencerites* (Abb. 34) und bei *Endosporites*. Besonders der ortho-äquatoriale Monosaccus von *Spencerites* mutet an wie eine cavate Zona. *Spencerites* ist im Namur und Westfal A öfter gefunden worden. Später wird er selten und verschwindet wohl im Oberen Karbon so gut wie ganz. Arten mit Zona und Cingulum aber halten sich bei den Selaginellales und Lycopodiales bis heute.

Im Palaeophyticum findet sich das Cingulum wie gesagt schon bei den Psilophytales und geht zunächst hinauf bis zu den differenziertesten der Lycopsida, den Lepidodendrales. Während sich der Körperbau der Lepidodendrales gegenüber den fossilen und rezenten Lycopodiales betreffend den Stamm, die Blätter, die Fruktifikationen und ihre Megasporen differenziert, blieb der Bauplan ihrer cingulaten Mikrosporen unverändert, ja die Mikrosporen der Sigillariaceae brachten nicht einmal mehr das Cingulum hervor (Inkongruität der Organe). Es gab bei den Lepidodendrales keine Kongruenz in der Entwicklung aller Körperteile. Die Mikrosporen blieben auf alter Stufe stehen, während bei den Lepidodendraceae sogar die Megasporen sich deutlich differenzierten. Sie entwickelten u. a. eine Gula.

Etwa die Umkehrung dessen begegnet uns bei *Spencerites*, einer Gattung der Lycopsida incertae sedis. Sie ist primitiver als die Lepidodendrales, hat wie die Lycopodiaceae keine Ligula, ist aber sonst differenzierter als diese. Eine dieser Differenzierungen betrifft die Isosporen, die sogar über die der Lepidodendrales hinausgehen (Abb. 34). Die Isosporen von *Spencerites* besitzen einen, wie das Cingulum äquatorständigen Monosaccus, eine Ausnahme bei den Lycopsida. Nur *Polysporia* Habitu *Endosporites* kann noch genannt werden; dort ist der Saccus nicht im gleichen Sinne äquatorial inseriert. Bei *Spencerites* und *Polysporia* könnte man wieder sagen, die Entwicklung der Spore sei unabhängig von der Umgestaltung des sonstigen Bauplans der Pflanze (also des Sporophyten) verlaufen, habe also nur der Spore geltende Anpassungen erworben. Freilich nur, um für diese Klasse des Pflanzenreichs bald wieder völlig zu verschwinden, ohne eine Verbindung zu zeigen zu späteren Klassen mit monosaccaten Sporen. Abgesehen von den missing links ist der Bauplan der gleichzeitig (*Cordaianthus*) oder danach erscheinenden monosaccaten Gattungen (*Paracalathiops*, *Ernestiodendron*, *Lebachia* etc.) ein anderer.

Nicht beobachtet wurden Cingulum, Zona und Monosaccus bei den bisher bekannten fossilen Filices. Dafür sind dort seltene Andeutungen von äquatorialen Valvae, so bei *Phlebopteris* (Abb. 35), einer Mattoniacee, und auch Rostra vorhanden, dies bei den Schizaeaceae. Die kissen- oder schaufelförmigen Valvae und die conischen bis stabförmigen Rostra stehen außerhalb des Endes der triletten Strahlen.

Als Valvae bezeichnete Ausbauten in Verlängerung der Strahlen des Triletems, wie bei *Phlebopteris*, finden sich auch bei den dispersen Sporen *Triquitrites*, *Valvisporites* und *Tripartites*. Das ist eine Eigenschaft, die sich besonders bei dispersen Miosporen des Unteren Karbons und des Namurs gezeigt hat und die dort zwischen größeren Valvae manchmal schmale Cingula aufweisen kann, so bei *Tripartites*.

Als *Valvisporites* bezeichnet man disperse Megasporen mit Valvae. Man fand sie in situ bei der Fruktifikation incertae sedis *Lepidostrobopsis missouriensis* (D. WHITE) ABBOTT aus dem Alegheny von Missouri. Auch *Polysporia*

mirabilis NEWBERRY hat nach CHALONER Megasporen vom Habitus *Valvisporites*.

Dürfen wir nun annehmen, das Cingulum sei nur einmal auf einem bestimmten Zweig des Pflanzenreichs entstanden und reiche von dort überall hin, wo wir es später antreffen? Das ist unwahrscheinlich.

Die Entstehung des Cingulums kann auf verschiedene Weise erklärt werden. Es gäbe danach drei Arten der Cingula, die nicht homolog sind, sondern als analoge Konvergenzen zu betrachten wären.

Erstens läßt sich das Cingulum, wie manche Querschnitte der Exine nahelegen, als eine geringere bis deutliche äquatoriale Ausbuchtung der Exoexine auffassen. Solches Cingulum wäre einem äquatorialen Saccus homolog. Es wäre bei ihm jedoch nicht oder kaum zur Bildung eines Cavums gekommen.

Dies sei durch Abb. 36 erläutert. Sie stellt ein Exemplar von *Densosporites* sp. nach einer Untersuchung von A. H. SMITH 1960 dar. Das Stück stammt aus den Lower Coal Measures von Yorkshire. *Densosporites* ist eine Spora dispersa, deren Habitus auch bei *Porostrobos* (Lepidodendrales) gefunden worden ist. Unsere Abb. 36 zeigt als Zentralteil der Spore die Intexine, auf deren einer Hälfte die Exoexine, ein Cingulum bildend, noch fest aufliegt, während die Exoexine der anderen Hälfte abgeplatzt ist. Innerhalb des Cingulums findet sich kein Cavum.

Zu diesem Typus gehören viele der Cingula der Lepidodendrales und Selaginellales. Er steht in Beziehung zur Sejugata (Abb. 33). Auch manche Zona ist wohl solche exoexinöse Borte.

Im zweiten Fall wären die *Curvaturae* der Pteridophytensporen die Veranlassung zur Bildung eines Cingulums (Abb. 37).

Die *Curvaturae* sind exinöse Wälle, welche am Rande der Kontaktareen stehen. Solange die Sporen noch in der Tetrade lagern, preßt sich die Exine wallartig um die benachbarte Spore der Tetrade hoch. Es werden dabei meist nur äußere Sphären der Exine zu Wällen (*Curvaturae*) hochgequetscht. Sie entstehen bei brevaxonen Sporen weiter äquatorwärts als bei longaxonen, so daß dann äquatoriale *Curvaturae* und Cingulum von vornherein etwa identisch sein können.

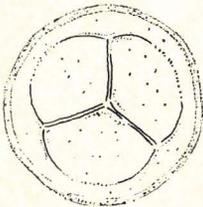


Abb. 37. *Retusotriletes* NAUM., Kaluga-Gebiet, O. Givet, ca. 30—35 μ , \pm *Curvaturae* imperfectae.

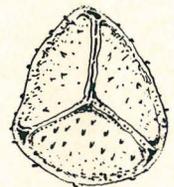


Abb. 38. *Aneurospora* STREEL, Belgien, Goé, U. Givet, ca. 50 μ , langarmige Δ -Tecta sich subäquatorial gabelnd und *Curvaturae* bildend, die am Äquator entlangziehen.

Die *Curvaturae* können z. B. wie bei den Sporen von *Aneurospora* und anderen Arten (Abb. 38—40) als kleine Bogenwälle der Proximalhemisphäre ausgebildet sein. Sie sind die distale Grenze der Kontaktflächen, also jener Flächen, mit denen sich die vier Sporen der Tetrade noch bis zuletzt berührt haben. Die Kontaktflächen können mehr oder minder groß sein. Im extremen Fall gelangen die *Curvaturae* fast oder ganz auf den \pm äquatorialen Umriß (Abb. 38). Sie kön-

nen dann als Cingulum bezeichnet werden. Man erkennt ein Cingulum dieser Herkunft manchmal noch daran, daß sich die Y-Strahlen, die sich zur Bildung der Curvaturae zu gabeln pflegen, das diesmal erst subäquatorial tun (Abb. 39, 40). Der Gabelungswinkel kann sich dann durch einen Querbalken schließen, so daß aus den drei Curvaturae ein zusammenhängendes Cingulum entsteht. Man vergleiche *Aneurospora* STREEL aus dem Unteren Givet (Syn. V, 22, Fig. 16, unsere Abb. 38). Nach BHARADWAJ 1955 geht auch der dem Cingulum verwandte Limbus von *Endosporites* aus äquatorialen Curvaturae hervor.

Der dritte Weg zu Cingulum und Zona gleicht dem, der auch zu sonstigen der Exoexine aus dem Tapetenschleim von außen aufgesetzten Ornamenten führt. Das gilt, wo sich Cingulum oder Zona aus äquatorialen, \pm miteinander verbundenen, evtl. auch durch ihre Größe von den anderen abweichenden Zierelementen, wie Verrucae, Coni, Pilae, Capillae etc. aufbauen.

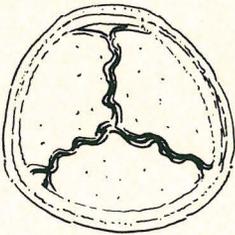
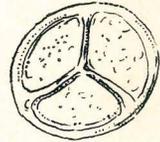


Abb. 39. *Anguisporites* R. POT. & KLAUS, Salzburg Hallstein-Dürrenberg, Schwarzer Salzton (Perm)-Trias, 51 μ , regelmäßig unduliertes Δ -Tectum welches durch subäquatoriale Gabelung in das Cingulum übergeht.

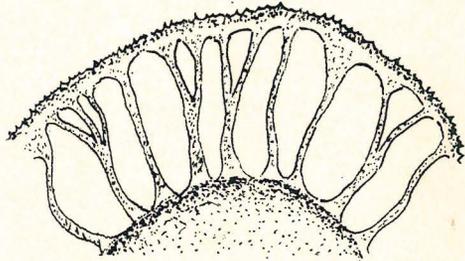
Abb. 40. *Asterocalamotriteles* (LUBER), W. Kasachstan, Karbon, ca. 40 μ , Δ -Strahlen äquatorial mit dem Cingulum verschmelzend.



7.2. Die Corona

Eine Corona besteht aus längeren, seitlich nicht oder nur unvollkommen miteinander verwachsenen, äquatorialen Zierelementen. Bei den Lycopsida kann hieraus eine Zona werden, wenn äquatoriale Trichome seitlich miteinander verschmelzen (*Macrosporites insignis* RENAULT, aus dem Karbon, Syn. IV, 94, Fig. 101). Bei der Corona bleiben die äquatorialen Trichome etc. \pm frei. Solche äquatorialen Haarkränze oder auch Radkränze aus Speichen und Felge, sowie Gitter aus anastomosierenden Trichomen haben als Flug- und Schwimmorgan gewirkt (Abb. 41).

Abb. 41. *Macrosporites* REN. (al. *Rotatisporites* R. POT. & KREMP), Karbon, 50 \times Corona aus Speichen und Felge als Rest der Mazeration.



7.3. Permanente Cava

Die ersten monosaccaten dispersen Sporen finden sich im Ems des Unteren Devons. Der äquatoriale Monosaccus ist systematisch weit verbreitet. Er erscheint schon bei den in-situ-Sporen der Gattung der Aneurophytopsida *Tetra-*

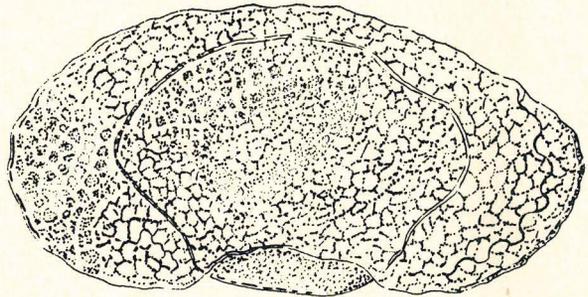
xylopterus (Tetraxylopteridaceae), Cave Mountain, East Ashland, Green County, N. Y., Frasnian (U. Oberdevon); dem entspricht \pm die disperse *Rhabdosporites* RICHARDSON 1960 aus dem Mitteldevon (Syn. IV, 113, Fig. 113). LECLERCQ & BONAMO Dez. 1971, Taf. 36, zeigen Sporen vom gleichen Habitus bei der ebenfalls zu den Aneurophytales gehörenden *Milleria* (al. *Protopteridium*) *thomsonii* LANG aus dem Mitteldevon Belgiens.

Es wurde gesagt, der Saccus sei eine recht alte Eigenschaft mancher Sporen. *Milleria* (al. *Protopteridium*) *thomsonii* LANG mit seiner mitteldevonischen Lebenszeit würde dies wiederum zeigen. Nun nennen allerdings mehrere Autoren mit RICHARDSON den Saccus jener alten Sporen einen *Pseudosaccus*, so auch LECLERCQ & BONAMO Dez. 1971. Das soll wohl heißen, die gegenüber dem Saccus der Coniferales bestehenden Unterschiede verpflichteten dazu, das cavate Gebilde dieser älteren Sporen nicht für einen Saccus zu halten. Dennoch kann man annehmen, dieser Saccus sei vielleicht mit dem späteren phylogenetisch verbunden, sei größtenteils dem späteren homolog. Denn die spätere Bildung der Wand des Saccus der Cordaitaceae, Lebachiaceae, Voltziaceae, Pinaceae ist noch immer ein erstarrter Schaum, S. 24, und nicht, wie irrtümlich angenommen, eine Stäbchenschicht.

Man hat also den Protosaccus der älteren Pflanzen nicht gut als *Pseudosaccus* bezeichnet oder gar als *Zona*. Man sagte, er sei mit dem späteren, ein Infrareticulum besitzenden Saccus der Coniferopsida nicht gleich zu setzen. Dennoch steht z. B. auch der lycopside Saccus dem coniferopsiden näher als einer aus dem cavaten Zustand hervorgegangenen *Zona*, die als ein *Zonovelum* bezeichnet werden könnte (R. Pot., 1971, S. 1375).

Den Saccus mit deutlichem Cavum zeigen manche palaeozoischen Lycopsida, nämlich *Endosporites* und *Spencerisporites* (Namur) bzw. *Spencerites* (Abb. 34) sowie *Polysporia*. Nicht minder aber die Cycadofilicales (Pteridospermae s. r.), wie *Dictyothalamus* (Perm), *Pachytesta* (Allegheny), *Paracalathiops* (Namur A), *Simpliotheca* (Namur A), *Thuringia* (U. Rotliegendes). Bei *Schuetzia* jedoch handelt es sich um eine Sejugata. Weiter finden wir den äquatorialen Monosaccus bei den karbonischen Cordaitaceae (Abb. 42) und den permischen Lebachiaceae. Die späteren Coniferen besitzen den Monosaccus nur noch als Abweichung von der dann typischen disaccaten Form oder als *Velum* (*Tsuga*). Im Velum hat sich das Cavum stark verringert, die Wände des Saccus liegen \pm aufeinander.

Abb. 42. *Florinites* aus einem Kohlengeröll von Osterwald, mazeriert, ca. 75 μ , wohl zu *Cordaitanthus* gehörend, in Meridianprojektion abgeflacht, unten den bereits entblößten Colpusboden zeigend (ähnlich Abb. 93). Die Lumina des Reticulums des Saccus sind die Vakuolen eines erstarrten Schaums (Structura bullarum, S. 24).



Daß Sporen Habitu *Endosporites* zu den Lycopsida gehören, zeigte CHALONER 1953, der sie in oberkarbonischen Zapfen von *Polysporia mirabilis* NEWB. (Syn. Sp. i. situ 1962, 71, 72, Fig. 141, 142) fand. SH. D. BRACK & TH. N. TAYLOR Jan. 1972 untersuchten die „Ultrastruktur“ solcher Sporen aus einem lycopsiden Sporangium des Pennsylvan von O-Kentucky; es wurden dabei Beobachtungen von R. POTONIÉ 1952, bestätigt.

Die monosaccaten (sacozonaten) Lycopsida haben keinen distalen Colpus wie die saccaten Coniferopsida. Auch besitzt ihr Infrareticulum engere Maschen. Daher ist die Innenwand des Saccus von *Spencerites quasilevigat* (Abb. 34). Aber auch die Innenwand des Saccus der Coniferopsida ist wenigstens ursprünglich quasilevigat (vgl. z. B. *Pinus*). Bei beiden zeigt das Infrareticulum der Saccuswand eine *Structura bullarum*, einen erstarrten Schaum (S. 24), und nicht, wie wir dachten, eine Stäbchenschicht, ein *Columellarum stratum*.

Der Saccus von *Spencerites* ist gegen den Zentralkörper nicht nur durch die verbleibende Intexine abgeschlossen, sondern außerdem durch eine basale Lage der Exoexine, so daß die äußere Saccuswand nicht die volle Dicke der Exoexine besitzt.

Die Aufspaltung der Sporenwand zur Bildung des Saccus erfolgt also bei dieser Lycopside nicht zwischen Exo- und Intexine, sondern in einer inneren Lage der Exoexine (vgl. FB. 1970, 37, wo aber statt Intexine einmal fälschlich „Intine“ steht). Dies könnte der Bemerkung von SIEVERS & BUCHEN 1970 entsprechen, nach der bei der rezenten *Selaginella helvetica* der von FITTING 1900 beschriebene Raum ebenfalls in der „inneren Sexinepartie“ entstanden ist. SIEVERS & BUCHEN möchten jedoch dieses Cavum für ein Artefakt halten.

Die disaccaten Sporen dürften, wie uns Untersuchungen der Sporen von *Cordaianthus* zeigen werden, aus monosaccaten hervorgegangen sein.

Abseits vom Wege aber stehen große monolete Sporen der Medullosaceae. So wurde von *Dolerotherca formosa* SCHOPF 1948 in meiner Synopsis 1962, S. 139, Fig. 398, gesagt:

„Die Intexine kann sich von der dickeren Exoexine loslösen. Bei Fig. 398 (Syn. 1962) ist diese Loslösung beiderseits des distalen Umbo erfolgt.“ Unsere Fig. 43.

Doch eine Loslösung kann sich auch circumäquatorial einfinden, worauf schon SCHOPF hinwies.

Die Cava beiderseits des Umbo aber sind seitdem öfter beobachtet worden (unsere Abb. 43). Sie bestehen aus zwei sich manchmal subäquatorial zu einem

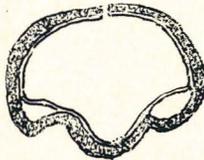


Abb. 43. *Dolerotherca* sp., ca. 330 μ , Oberkarbon; eine Whittleseyoidee. Die Cava zwischen Intexine und Exoexine beiderseits des Umbo sind vielleicht Natatoren. Das Monoletum ist offen, ohne daß sich ein Δ zeigte; Keimung der Mikrosporen der sogenannten Samenfarne durch das Monoletum und nicht durch den gegenüberliegenden Höcker oder Umbo, der für einen Colpus gehalten wurde, jedoch nicht geöffnet gefunden wird und keine Tenuitas zeigt.

ovalen Ring zusammenschließenden Schläuchen, die Homologa der Luftsäcke disaccater Sporen sind. Ihre Funktion mag eine andere gewesen sein als die der Luftsäcke, doch morphologisch haben sie etwa den gleichen Platz zwischen Exo- und Intexine sowie beiderseits der distalen Area. (Vielleicht sind die Schläuche als Natatoren aufzufassen.)

Die disaccate Eigenschaft erscheint zuerst bei den Cordaitales. Dies jedoch normal nur in der Ontogenese, als Vorstufe des Monosaccus der reifen

Spore (Abb. 44), seltener bei reifen Stücken (Abb. 45). Der disaccate Zustand als Reifestadium findet sich erst bei manchen Coniferales, so bei den *Corystospermaceae* (*Pteruchus*, Trias, Abb. 90), bei den *Caytoniaceae* (Jura) und *Voltziaceae* (Zechstein).

Im weiteren Verlauf der Entwicklung kehren die Coniferales zu asaccaten Formen zurück (Abb. 117, 118). Inzwischen aber produzieren die jurassischen *Cheirolepidaceae* den *Kryptosaccus*. *Hirmeriella* oder *Cheirolepis* (Habitu *Clasopollis*) besitzt zwar kein circumäquatoriales Cavum, jedoch einen Äquatorgürtel, in dem das „Porenvolumen“ der Exine durch Verlängerung der Stäbchen vergrößert ist (Abb. 46). Derartige Lockerungsbereiche stehen auch sonst im Zusammenhang mit den Sacci, so als sogenannter proximaler Kamm bei den *Abietoideae* etc.

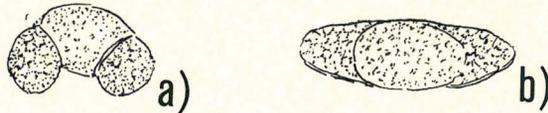


Abb. 44. *Cordiaianthus*-Sporen, mineralisiert, Stephan, Frankreich. Disaccate Zustände, die zumeist bei unreifen Sporen anzutreffen. Präp. Roch 20/70, Paris.

Abb. 45. *Cordiaianthus* sp., Lanarkian Series, Stirlingshire, England, inkohlt, reiferer Zustand einer disaccaten Spore.

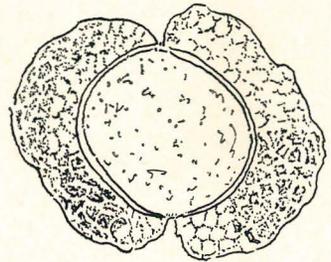
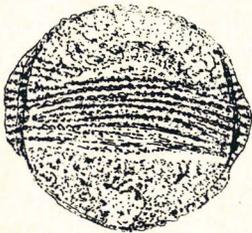


Abb. 46. *Hirmeriella* HÖRHAMMER (al. *Cheirolepis*), Sussex, Rhät/Lias, ca. 20 μ , Coniferales, den *Kryptosaccus* zeigend und die distale Canalula.

Der *Saccus* von *Cordiaianthus* sei näher betrachtet. Das Cavum des *Saccus* weitet sich bei den unreifen Sporen zwischen *Exo-* und *Intexine* zunächst nur an zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Äquators der *Pars centralis*. Es entsteht ein anfangs nur disaccoider Zustand (unsere Abb. 44) und erst später löst sich die äquatoriale *Exoexine* allseitig, jedoch so, daß das Cavum des nunmehrigen *Monosaccus* an den beiden sich später lösenden und weitenden Seiten der *Pars centralis* oft geringer bleibt (Abb. 89). Hierdurch entsteht der meist ovale Äquatorumriß des *Saccus* der reifen *Cordiaianthus*-Sporen (Abb. 93).

Auch über der Proximalen (nicht über der Distalen) kann sich das Cavum fortsetzen (Abb. 42), jedoch nicht immer. Das ist schon früher beobachtet worden (Forschungsber. 1967, Fig. 304). Bei silifizierten Stücken findet man mindestens dann keine völlige Ablösung der proximalen *Exoexine*, wenn sie ein *Triletum* trägt. Aber auch sonst ist das proximale Cavum keine primäre Eigenschaft. Bei mazerierten *Cordiaianthus*-Sporen findet man zwar recht oft ein proximales Cavum, aber es sei daran erinnert, daß auch bei anderen, an sich proximal acavaten fossilen *Saccus*-Sporen, durch die Mazeration herbeigeführte Erhaltungs-

zustände mit proximalem Cavum vorkommen (*Lueckisporites*, Abb. 113), und auch tertiäre Saccussporen, z. B. Forschungsber. 1967, Fig. 315).

TAYLOR & EGGERT Sept. 1969 S. 382, Taf. 72 finden, wie schon frühere Autoren, in der Pollenkammer von *Pachytesta*, und zwar bei ihrer neuen Spezies *P. berryvillensis* aus dem Oberen Pennsylvan von S. O. Illinois, Sporen (von 72—81 μ) vom Habitus *Florinites*. Die Autoren zählen die Arten von *Pachytesta* auf, in denen einerseits Sporen vom Habitus *Florinites* (3 Arten) andererseits solche vom Habitus *Zonalosporites* I b r. (= *Monoletes* SCHOPF) gefunden worden sind (3—4 Arten).

Idanothekion MILLAY & EGGERT 1970, S. 51, kann als ein weiteres Beispiel für die Unzuverlässigkeit mancher diagnostischen Eigenschaft bezeichnet werden. *Idanothekion* fand sich in Coal balls des mittleren Pennsylvan von Illinois. Die Autoren vermuten Beziehung zu den Lyginopteridaceae (*Telangium*). Die Sporen jedoch würden andere und recht verschiedene Wege weisen. Die Autoren vergleichen sie mit den Sporengattungen *Ruehleostachys* ROSELT 1956 (unsere Abb. 91), *Alisporites* DAUGH., *Jugasporites* LESCHIK, *Vesicaspora* (Schem.) WILS. & VENK. 1963; es können jedoch noch andere Sporengattungen genannt werden. Weiter wird mit den Sporen in situ der *Corystospermaceae* und *Caytoniaceae* verglichen. Man sollte auch an die Beschreibung eines Sporangiums „unbekannter systematischer Stellung“ bei FLORIN 1940, Taf. 163, denken, das bisaccate Sporen enthält und aus dem Mittleren Stephan von Saint-Etienne, Dep. Loire, stammt; man vgl. hierzu meine Bemerkungen und Abbildungen in FB. 1970, S. 79, 80, Fig. 129—131. Dort scheinen jedoch die Sporangien basal nicht oder nur wenig miteinander verwachsen zu sein, während von *Idanothekion* gesagt wird „Pollen sacs fused basally, free distally“.

KUPRIANOVA Aug. 1969, S. 334, meint, man könne nicht entscheiden, ob die disaccaten Sporen der Caytoniales und der Pinaceae „parallele oder convergente“ Entwicklung bedeuten. Nach unserer Definition handelt es sich um convergente Entwicklung s. l.

B. M. STIDD & J. W. HALL Apr. 1970, 394, 397, zeigen Sporen aus Sporangien von *Callandrium callistophytoides* ST. & HALL und sagen, die Sporangien säßen auf einem farnähnlichen Blatt, das vielleicht zu der Pteridosperme *Callistophyton* gehöre. Gefunden wurde *Callandrium* in Coal balls aus Illinois, bei Berryville, Oberes Pennsylvan. Besonders abgebildet und beschrieben werden Sporen mit schmalem Colpusmund, die gewissen Zuständen von *Cordaianthus*-Sporen entsprechen, jedoch nur mit der allzuweiten Sporengattung *Vesicaspora* verglichen werden. Als Eigentümlichkeit wird noch angegeben: „surface has a fine granulose texture with no tetrad mark“; Größe 45 μ . Aber nach den Fotos sind noch weitere cordaitoide Erhaltungszustände der Sporen gegeben.

Bemerkenswert ist die enge morphologische Beziehung zu *Cordaianthus*, aber auch zu *Pteruchus*, womit auch hier, da man die bisherigen Anschauungen der Palaeobotaniker gelten lassen möchte, der Zusammenhang ähnlicher Sporengestalten phylogenetisch nicht oder nur durch schwierige Umwege zu erklären ist. Weiter kennen wir bei den Cycadofilicales (= Pteridospermae s. r.) keinen fertigen Monocolpus.

Man sollte *Callandrium* ST. & HALL auch mit FLORIN 1940, Taf. 163, 164, Fig. 13, vergleichen. Meine Äußerung hierzu Forschber. 1970, 79, 80.

8. Einige Differenzierungen der Tetradenmarke und das Hilum

Je nach der Herkunft aus einer Tetraeder- oder Rhomboedertetrade erscheint das Triletum (Abb. 47), die trilete Marke, oder das Monoletum, die monolete Marke (Abb. 65, 80, 81, 103)

Damit ist bei den meisten Moosen und Pteridophyten die Keimstelle gegeben; jede Spore hat hier nur eine einzige proximale Stelle, die zur Keimung geeignet ist. Davon gibt es jedoch Ausnahmen. Bei den Hepaticae z. B. kann die Keimung nicht nur durch eine Tetradenmarke, sondern als primitiverer Vorgang auch durch ein proximales oder distales Hilum erfolgen (Abb. 48), d. h. durch unregelmäßigen Zerfall der Sporenwand an einer Stelle, die vorher nicht dazu gekennzeichnet schien.

KUPRIANOVA 1965, 1966, betont, bei der Pteridophyte *Osmunda* gebe es Sporen, die auf beiden Polen Aperturen trügen. WOODHOUSE 1935, Fig. 89, zeigt eine Spore von *Osmunda regalis* und meint, hier sei die Distale ähnlich eingefaltet wie ein Monocolpus. Es ist das wohl ein ähnlich belangloser Fall wie bei *Potoniaea*.

Abb. 47. Spore von *Foerstia furcata* DAWSON, Algomycetopsida, 200 \times , Oberdevon, Ohio. Mit Δ -Triletum, Contactareen und Curvaturae.

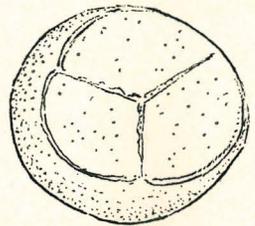
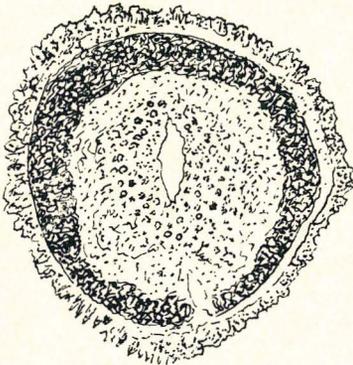


Abb. 48. *Naiadita lanceolata* BUCKM, Hepaticae, 500 \times , Oberhät, Somerset; zentral ein „Hilum“, wo die Keimung durch \pm unregelmäßigen Zerfall der Exine erfolgt.

Bei den fossilen, im Gegensatz zu den rezenten Pflanzen, ist die Tetradenmarke nicht nur bei den Bryophyten und Pteridophyten, sondern auch bei den ihnen folgenden fossilen Pteridospermopsida (Abb. 62, 67), manchen Cycadopsida s. r. (Abb. 76) und manchen Coniferopsida (Abb. 97) als spezifisches Merkmal vorhanden, und zwar ebenfalls teils als Triletum, teils als Monoletum.

Blickt man auf die Hepaticae, dann möchte man vermuten, die Tetradenmarke — obgleich bei diesen häufig anwesend (Abb. 49—51) — sei doch nicht von Anbeginn eine spezielle Keimstelle gewesen. Vorher habe sich der wachsende Gametophyt aus der Sporenhaut durch deren unregelmäßige Zerstörung befreit (Abb. 48), — ein Weg, der selbst noch manchen Angiospermen (z. B. einigen Araceae) geblieben ist. Ein fossiles Beispiel der Hepaticae aus dem Oberhät ist *Naiadita lanceolata* BUCKM. 1850 (unsere Abb. 48), bei der die Spore proximal hilat ist (DETMANN Dez. 1963); siehe Forschungsber. 1967, 30, Taf. I, Fig. 1, einschließlich den dort erwähnten Spora dispersae.

Der Terminus Hilum (bzw. hilat) ist oft nur ein Wort für diejenige Stelle der Exine, an der Keimung erfolgt, obgleich die Stelle vorher nicht besonders dafür ausgerüstet schien. Sie kann auch distal liegen.

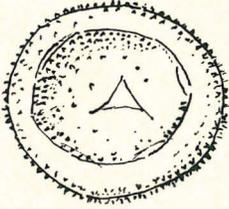


Abb. 49. *Radula complanata* (L), DUM., rezent, Ostthüringen, 30 μ , brevaxon, Proximale eingesunken, Tetraedertrace schwach.

Abb. 50. *Anthoceras punctatus* L., Hepaticae, Vogtland, rezent, 55 μ , proximal mit geradstrahligem Δ -Longitripletum (vergl. Abb. 14).

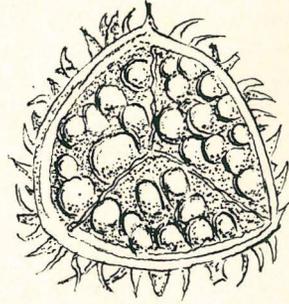
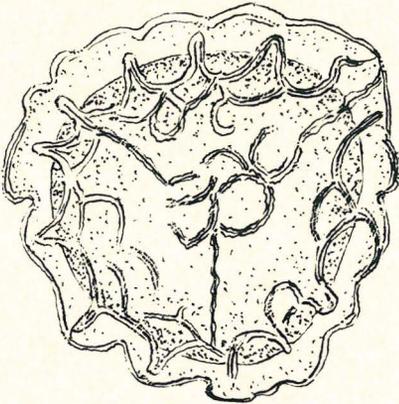


Abb. 51. *Mannia fragans* (BALBIS) FRYE & CLARK, rezent, Steiermark, 60 μ , Muri dünnwandig z. T. mit Lücken, proximal weniger entwickelt, Triletum nur durch die zerknitterten Muri des Reticulums angedeutet, keine zusammenhängende Δ -Marke (vgl. Abb. 16).

H. INOUE Dez. 1960, sagt von *Riccia* spp.: „Germ cell emerges from the distal pole, where no special structure for germination is observed . . .“ „The distal dehiscence . . . has a great relation to the tenaciously adherent tetrad. Permanently united tetrad is considered as a primitive type of the spores, and then the distal dehiscence pattern is the most primitive.“

Das mag in dieser Form für die von INOUE besprochenen Marchantiales gelten. Letzten Endes erfolgt die Keimung anfangs wohl da, wo zufällig der geringste Widerstand besteht.

„The spore coat ruptures in various patterns by the enlargement of the germ cell (INOUE).“

Aber bei vielen Hepaticae erfolgt auch schon die bekannte geordnete Art der Keimung durch die Tetradenmarke. Damit ist ein Weg gefunden, auf dem die Exine dem wachsenden Gametophyten noch möglichst lange Schutz gewährt (Abb. 15).

Die Tetradenmarke kann zunächst als bloße Trace durch nichts erkennbar sein als durch eine zarte Linie, die sich ergibt, weil die Ebenen der proximalen Kontaktflächen der Spore einen Winkel bilden.

Diese unauffällige Kante kann etwas auffälliger werden, wenn sie, wie bei manchen Hepaticae, vielleicht oft nur unregelmäßig mit besonderen Zier-elementen besetzt ist (Abb. 51).

Doch bei vielen Hepaticae und stets bei den Psilophyten findet sich schon das Lambda-Profil. Die Kante wird prominent, weil sich die Exine zu einem Wall von oft \pm Δ -ähnlichem Querschnitt ausbuchtet (Abb. 52).

Bei den reifen fossilen Sporen pflegt man das Δ -Tectum oft als eine im Querschnitt \wedge -förmige oder \cap -förmige Ausbuchtung der Exine vorzufinden. Unsere Abb. 53 zeigt die disperse Megaspore *Verrutritetes* sp., ca. 400 μ , aus dem Rhät/Lias von Franken. Das Δ -Tectum bildet ein im Querschnitt gerundetes Dach, das bei dem vorliegenden Exemplar im proximalen Bereich abgebrochen. Es stehen dort im Gegensatz zum subäquatorialen Teil der Radien nur noch die Basen der Labra. Man blickt infolgedessen durch den offenen Spalt des Intratectums und Subtectums bis auf die Innenwand der distalen Exine. *Verrutritetes* ist mit den Isoetaceae verglichen worden.

Abb. 52. Δ -Profil des Triletums der Mikosporen von „*Lepidodendron lageniastrum*“, Stephan, Frankreich, Präp. ROCHE 12/70.

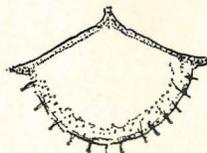
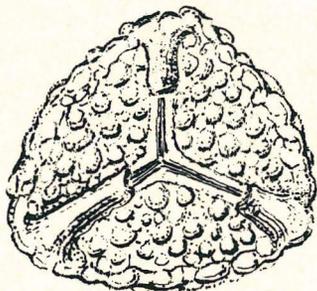


Abb. 53. *Verrutritetes* sp., Großbellhofen, Franken, Rhät-Lias, nach Präparat a 24 von W. JUNG, ca. 400 μ ; das gewölbte Δ -Tectum des Triletums ist im Bereich des Apex abgebrochen, so daß man dort nur die Grundmauer des Δ -Tectums sieht und dazwischen (dunkel) in das Intratectum blickt.

Nachdem das Lambda-Profil der Tetradenmarke entstanden ist, öffnet sich die Spore zur Keimung längs einer Suture unter dem Vertex der Marke zu einer Laesur, was bei den Marchantiaceae nicht oder nicht so genau gerichtet eintritt (Fissur). Bei den Sporen der Psilophyten sind jedoch bereits die durch das Y vorbestimmten Laesuren (= sauberen Öffnungen) und nicht unregelmäßige Fissuren wie noch oft bei den Marchantiaceae.

Wird die Ausbuchtung der Marke, namentlich im polaren Bereich, sehr ausgeprägt, so entsteht u. U. eine Gula wie bei den Lepidodendraceae (Abb. 54). Sie ist nicht mit dem noch zu besprechenden *Pyrobolus* der Hydropterides zu verwechseln, weil sie dieser späteren Bildung nicht homolog ist. Sie dient aber ebenfalls als Fangorgan für die Mikrosporen. Die drei Lappen der Gula öffnen sich bei der Keimung blumenartig (Abb. 1, 63) und vermögen die Mikrosporen aufzufangen ähnlich wie bei manchen späteren Vorläufern des Samens.

Bei Abb. 54 ist die reife Gula noch geschlossen und dient beim freien Fall der Spore als Stabilisator. Abb. 55 aber zeigt eine Jugendform solcher Gula, die röhrenförmig schlank ist, noch keine Suturae erkennen läßt und auf dem Präparat von ROCHE (Mus. Paris) *Lageniastrum* genannt wird.

SEIERS & BUCHEN 1970, Fig. 9, zeigen ein mit dem Transmissions-E-Mikroskop gewonnenes Foto eines Querschnitts durch das Δ -Tectum des Triletums der rezenten *Selaginella helvetica* SPRING (unsere Abb. 56). Sie bezeichnen die Schichten von innen nach außen als Nexine, massive Schicht (Nexine oder Sexine), und am stärksten entwickelt die Sexine, die das Δ -Tectum bildet. Im zentrifugalen Teil des Infratectums ist nur die Suture sichtbar; sie weitet sich nach innen zur Laesur und bildet im Innersten der „Sexine“ das im Schnitt tropfenförmige Subtectum, dessen Boden sich (nach dem Foto) des weiteren auflöst, aber noch nicht die „massive Schicht“ und die innerste Nexine erreicht hat, so daß das Subtectum noch nicht mit dem noch unreifen Inhalt des von der Sporenexine



Abb. 54. *Lepidostrobus allontonensis* CHALONER, Schottland, Dinant, ca. 350 μ , Megaspore mit durch Überhöhung des Δ -Triletums entstandener Gula, die in diesem Zustand Stabilisator beim Fall der Spore und Schwimmorgan.

Abb. 55. Jugendform des Apex einer Megaspore von „*Lepidodendron*“, ca. 50 \times , zapfenförmig, noch ohne Suturæ; als „*Lageniastrum*“ bezeichnet. Präp. Roche, 12/76, Esnest, Stephan.

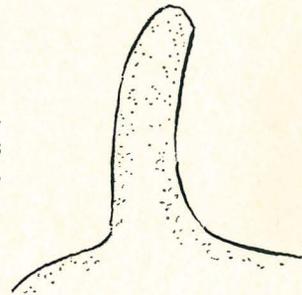
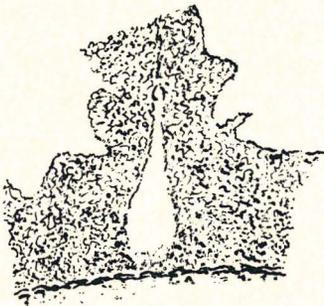


Abb. 56. *Selaginella helvetica* SPRING, Sagittalschnitt durch die proximale „Kammer“ im Sporoderm; ca. 1000 \times ; nach SIEVERS & BUCHEN, 1970, vergl. unsere S. 43.

umschlossenen Raums in Verbindung steht. Die allmähliche Öffnung der Suture beginnt hier also nicht in ihrem distalen oder proximalen Bereich, sondern dazwischen.

Man vgl. zum Bau des apicalen Teils des Triletums von *Selaginella* auch die E-Fotos bei PETTIT 1971.

Die Exoexine kann sich auf dem Δ -Rücken zu \pm umfangreichen Lappen ausweiten und z. B. ein aus drei Segeln zusammengesetztes Trifolium bilden (Abb. 57).

Auch vermag sich das Triletum mit perforierten Rüschen oder mit Trichomen zu bekleiden, wie bei *Lycostrobus* (Abb. 58).

Solche Einrichtungen werden bei den Megasporen von den Autoren (NATHORST u. a.) als Fangorgane für die Mikrosporen betrachtet. Damit wäre neben

Abb. 57. *Minerisporites* R. Pot., Montana, Alttertiär?, 534 μ , mit einem wohl durch exoexinösen Hautlappen überhöhten Triletum (Trifolium).

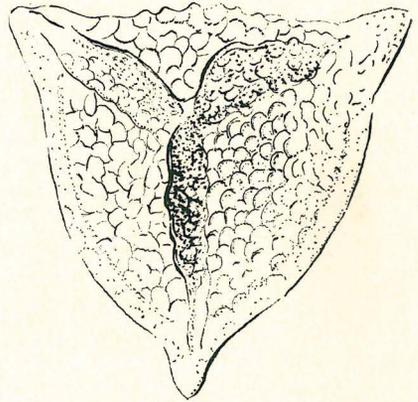
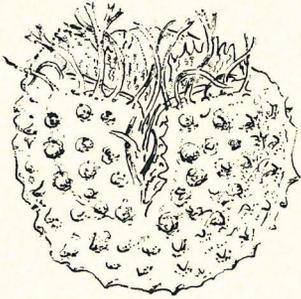


Abb. 58. *Lycostrobus scotti* NATH., Megaspore, Schonen, „Rhät“ oder basaler Lias, ca. 600 μ , Triletum barbatum mit z. T. gegabelten Trichomoiden, die nach NATHORST zum Auffangen der Mikrosporen dienen.

dem Werden der Megaspore überhaupt, eine Tendenz zu erblicken, die sich auch der spätere Samen zu eigen gemacht hat.

Andererseits kann das Λ -Profil wieder sehr flach werden (Abb. 80), so bei manchen monoleten Sporen der Filices (G. O. W. KREMP 1967, S. 311).

Bei den monoleten Mikrosporen der Whittleseyoideae reduziert sich das ehemalige Lambdaprofil der Tetradenmarke auf eine Ausbuchtung nur der Intexine und hebt die Exoexine nicht mehr mit empork (Abb. 73, 77). Die Oberfläche der Spore bildet kein Relief mehr. Es ist ein Endolambda entstanden (hierüber Kap. 15).

Bei den Medullosaceae ist die Tetradenmarke als Monoletum (Whittleseyoideae) oder Triletum (Potonieoideae) schon deshalb noch vorhanden, weil die Medullosaceae im Gegensatz zu den echten Gymnospermen kein distales Germinalium besitzen.

Doch gehen wir zu den fossilen Calamitales und Equisetales zurück. Hier beginnt schon bald eine Reduktion des Triletums. Die Strahlen verlieren \pm an Länge und Höhe und bei manchen Arten sind sie bald recht kurz und schmal. Es gibt sogar fossile Arten, bei denen die Tetradenmarke kaum oder nicht mehr erkennbar ist, so bei *Equisetum laterale* PHILL. aus dem Unteren bis Mittleren Jura. Ob die fossilen Equisetaceae schließlich, wie die rezenten nur noch ein kurzes Monoletum haben, ist mangels hinreichender fertiler Reste unbekannt.

LUGARDON Dez. 1969, S. 469, hat den Bau des Monoletums des rezenten *Equisetum maximum* beschrieben (Abb. 59). Es verbleibt vom Monoletum nur eine Delle von 3—4 μ Länge und etwa 2 μ Breite. Neben beiden Längsenden der Delle setzen die Elateren an. Von einer Tenuitas ist kaum zu sprechen, weil die Intexine innen unter der Delle ein Kissen bildet, den Obturator LUGARDON'S. Es wäre das eine weitere Art der Umformung der Tetradenmarke und dies schon im Bereich der Pteridophyten.

Mit dem Obturator LUGARDON'S ist vielleicht die „Massive Schicht“ von SIEVERS und BUCHEN 1970 zu vergleichen, die bei der rezenten *Selaginella helvetica* beobachtet worden ist (Abb. 56). Die Autoren schreiben zu *Selaginella*:

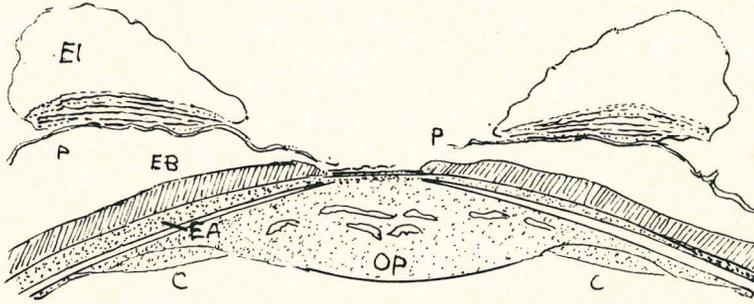


Abb. 59. *Equisetum maximum*, rezent; Apertur nach LUGARDON, Dez. 1969, 469; EI Elateren, P Perispor, EB (Exoexine), EA (Intexine), OP Obturator mit Vakuolen, C Corona.

„Im proximalen Sporodermbereich geht die Nexine nach außen in eine massive Sporopollenin-Schicht über, die ihrerseits nach außen mit einer mächtigen, schwammartig struierten Schicht (= Sexine) in Verbindung steht.“

„Im Zentrum der proximalen Scheitelleisten ist die Sexine durch einen nach innen abgerundeten Spalt durchbrochen.“

Einen wohl ebenfalls der Keimung dienenden Apparat bilden die Dilatatoren vieler Calamitales (Abb. 9, 60). Ein Analogon ist der Dilatatorring (Abb. 10). Über beides s. S. 30, 63.

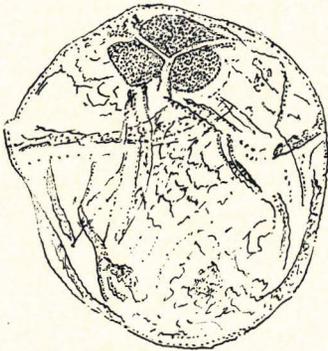


Abb. 60. *Macrostachia pendulata* KOSANKE, N. Illinois, Pennsylvan, 60 μ , mineralisiert, mit dunklen Exincken zwischen den Y-Strahlen, die als die Reste zelluloider Schwellkörper (Dilatatoren) aufgefaßt werden können, daher die dunkle Färbung, die auch bei mazerierten Sporen manchmal noch \pm deutlich verbleibt.

Andere Vorkehrungen sind die unterhalb der Tetradenmarke liegenden Evaginationscava, welche dem flachen Triletum von *Williamsonianthus* (Cycadeoideales) zur Keimung dienen (s. S. 72, Abb. 74, 75).

Endlich kann die Tetradenmarke ganz verschwinden. An ihrem Platz bleibt dann keine Spur, zunächst auch keine Apertur neuen Bauplans.

Es ist abzulehnen, die nach der Dreizahl gebauten Sonderbildungen der äußeren Sporenwand mancher Hydropterides für Homologa der Tetradenmarke zu halten. Bei *Salvinia* z. B. ist in der äußeren Sporenwand, als „Ergänzung“ des darunter befindlichen vollständigen Triletums, eine von drei Lappen der äußeren Sporenwand umschlossene Kammer vorhanden, in die von unten ein überhöhtes, im Querschnitt dreistrahliges Triletoid emporragt (Abb. 69). Es handelt sich um einen perisporen Aufbau, wie er dem Perispor der meisten Pteridophyten fehlt. Nur die darunter von der Exine gebildete Marke kann bei morphologischen Untersuchungen als echtes Homologon der meisten pteridophytischen Tetradenmarken betrachtet werden.

Das Äußere der Sporenwand von *Salvinia* hat, wie schon bisher, als ein Perispor zu gelten, weil mehrere Dinge dafür sprechen, die zwar jedes für sich allein keinen unbedingten Ausschlag gäben:

1. Die einschichtige Wand des Sporangiums liegt unmittelbar auf der Wand der Megaspore.
2. Das triradiate Gebilde der proximalen Außenwand der Spore ist nicht gebaut wie das einfache Δ -Triletum der meisten Pteridophyten. Es handelt sich nicht um eine exinöse Gula, sondern um einen perisporen Pyrobolus wie bei *Arcellites* (al. *Pyrobolospora* HUGHES) *vectis* HUGHES aus dem Wealden, wo man ebenfalls vom Perispor sprechen muß. *Arcellites* ist mit den Hydropterides verglichen worden.
3. Die Außenschicht der Wand der Megaspore von *Salvinia* nähert sich in ihrer Struktur dem filzigen bis schwammigen Zustand, was allerdings im Pflanzenreich nicht auf das Perispor beschränkt bleibt.

Die perinöse Natur der Außenwand der Megaspore von *Salvinia* wird, wie schon von früheren Autoren, auch von KEMPF 1970 betont. Doch wir dürfen die Eigenschaften der Sporenwand der Hydropterides nicht in der Weise mit den Verhältnissen anderer Pteridophyten, z. B. bei *Selaginella* (unsere S. 43) gleichsetzen, wie KEMPF es tut.

Nach der Fig. 11 von *Azolla tegeliensis* bei KEMPF Dez. 69, besitzen die Strahlen des Triletums der inneren Sporenwand keinen die Exine überragenden Δ -Querschnitt. Die Strahlen öffnen sich vielmehr durch ein Endo- Δ .

Wenn es, wie früher gesagt, richtig ist, als Perispor seien diejenigen Schichten der Sporenwand anzusprechen, die über der eigentlichen triletalen Marke liegen, so hätte auch die Arbeit von KEMPF Dez. 1969, Fig. 4, erbracht, bei *A. tegeliensis* sei als Exine nur der Anteil zu betrachten, der sich im Innern des Sporkarps gern von den Außenschichten löst, die zwei äußeren Schichten jedoch gehörten beide wie schon FLORSCHÜTZ meinte zum Perispor. Dann aber wäre der vom „Perispor“ über dem Triletum gebildete Kegel nicht als Gula zu bezeichnen (an deren Bildung sich vornehmlich das Triletum beteiligt), sondern als Pyrobolus (R. Por. FB. 1967, 98). Am Pyrobolus, der \pm pyramidenförmig ist, haften die Schwimmkörper. Er ist für die Hydropterides bezeichnend.

In Syn. IV, 1966, 203 wird TIMOFEJEV 1960, 182, erwähnt. Er beschreibt Gattungen von Mikrofossilien aus dem Proterozoikum und frühen Paläozoikum, die jetzt zu den Acritarchs gestellt werden. Dabei sind Formen, u. a. aus dem Oberen Praekambrium, welche ein Brevitriletoid tragen. Diese Y-Marken sind sehr zart, undifferenziert und kurzstrahlig. Es war mein Fehler, anzunehmen, man könne die Gattungen TIMOFEJEV's vielleicht mit schon vorhandenen Sporengattungen vereinen. Wenn die kryptotriletoiden Gattungen dieses Autors jetzt der Gruppe der Acritarchs angehören, ist dies eine um so bessere Mahnung, nicht jedes Triletoid als einen Hinweis auf eine Festlandflora zu deuten. Triletoide Gebilde kommen nicht nur den Sporen fossiler Landpflanzen zu.

Weitere Differenzierungen der Tetradenmarke behandelt der nächste Abschnitt.

9. Das Triletum und Monoletum als aktive Germinalia, Δ -Profil, Evagination, Dilatatoren, Kontaktpunkte

Wir sprechen vom aktiven Triletum und Monoletum, weil wir außerdem Tetradenmarken kennen, die nicht mehr als Keimstellen dienen. Ein aktives Triletum zeigt sich wohl schon bei den fossilen Algomycetopsida (Foerstiales) und vielen Hepaticae, besonders aber bei den fossilen Pteridophyta, bei denen

gelegentlich schon im Palaeophyticum das Monoletum besteht. Sodann aber ist das aktive Triletum sogar noch bei den Gymnospermophyta oft vorhanden, so bei den Lepidocarpaceae, Calamocarpaceae, Cycadofilicales (Potonieoideae der Medullosaceae), wenigen Cycadeoideales.

Die trilete Spore des zu den Cycadeoideales gestellten *Cycadocephalus* (Abb. 61) ist im Prinzip ähnlich *Potonia*. Bei dem dort ebenfalls eingereihten *Williamsonianthus* hingegen zeigt das Triletum Besonderheiten (Forschungsber. 1970, S. 70—72, Fig. 79—88), die später besprochen seien (Kap. 12).

Die Whittleseyoideae (der Medullosaceae) besitzen ein aktives Endomonoletum (Abb. 62). Das inaktive Endotriletum findet sich bei den Cordaitaceae

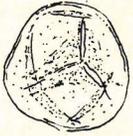


Abb. 61. *Cycadocephalus minor* NATH., ca. 55 μ , Schonen, Rhät, besitzt im Gegensatz zu anderen Cycadeoideales (Bennettitales) keinen Monocolpus sondern noch immer das Triletum. Die distalen Sehnenfalten rahmen keine Keimarea ein.

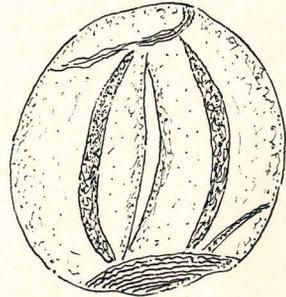


Abb. 62. *Whittleseya elegans* NEWB., 250 μ , Tallmadge, Oberes Potsville; das Monoletum hat sich als Hinweis auf die Keimung geöffnet, Umbo geschlossen (eingerahmt von den dunklen Sichel der Cava der „Natatoren“ (Abb. 43).

(Abb. 110) und *Hirmeriellaceae* al. *Cheirolepidaceae* (Abb. 112). Ein Triletum oder Monoletum bei manchen sonstigen Coniferales wie den *Lebachiaceae*, *Voltziaceae* (Abb. 97) etc. Einiges hierzu sei später ausführlicher behandelt.

Das Triletum erscheint vor dem Monoletum. Aber präsilurische Trileta sind unsicher (R. POR. FB. 1970, 24).

HUFNAGEL zeigt „Sporen“ aus dem Kambrium Spaniens. Trileta sind auch hier wohl nicht vorhanden, jedoch fand sich eine Tetrade (siehe Tafel 7, Fig. 13). TIMOFEJEV 1960 beschreibt triletoide Gebilde aus dem Proterozoikum, die er zu den Arccritarchs stellt (siehe unsere S. 60).

Disperse trilete Sporen des Silur zeigten S. N. NAUMOVA 1953, W. S. HOFFMEISTER 1959 und C. DOWNIE 1963. — *Ambitisporites* HOFFM. stammt aus dem Untersilur von Libyen. — In situ findet man die ersten Sporen mit deutlichem Δ -Triletum bei den Psilophytales des Devons.

Von den bisher in situ gefundenen Sporen fossiler Pflanzen, die systematisch tiefer stehen als die Psilophytales, besitzt die oberdevonische *Foerstia* (Abb. 47) schon das Δ -Profil, die *Protosalvinia* aber wohl noch kein erhabenes Triletum, sondern eine trilete Trace ohne Relief.

Die meisten fossilen triletten Pteridophyten tragen demgegenüber eine prominente Tetradenmarke, bei der die ganze Exine (wenn vorhanden Intexine + Exoexine) von innen her rinnenförmig ausgeprägt ist. Bei den z. T. anfangs noch die Tetradenmarke aufweisenden Gymnospermophyta bleibt diese Eigenschaft nicht überall bestehen. Bei den fossilen Pteridophyten jedoch gibt es Beispiele sogar extremer Herauswölbung des Triletums und manchmal auch des Monoletums, was mit damaligen oekologischen Verhältnissen zusammenhängen dürfte. Die Monoleta der Filices haben z. T. ein schwächeres Relief.

Wenn wir bei den *Lepidodendren* das Triletum sogar zur Gula erhöht (Abb. 1, 54, 63) und bei *Lycoctrobus* (Abb. 58) die Tetradenmarke der Megaspore mit einem Bart aus Trichomoiden besetzt finden, so kann beides sowohl eine Schwimmvorrichtung als auch ein Fangapparat für die Mikrosporen sein. Die durch die Gula geschaffene Tropfenform ebenso wie die proximalen Haare lassen außerdem die Megaspore mit dem Proximalium nach oben gerichtet auf den Boden gelangen. Bei der Keimung entfalten sich dann die drei Lappen der Gula trichterförmig (Abb. 1, 63) und vergrößern die Chance, eine Mikrospore aufzufangen. Diese Chance wird durch einen Bart aus Trichomoiden noch vermehrt, worauf schon NATHORST und SEWARD hinwiesen. Daß die Nischen der Gula und die Trichomoide Luftblasen festhalten und daher als Schwimmorgan wirken könnten, wurde bereits gesagt (R. POTONIÉ März 1955, S. 28). So vermag die Spore bei Überflutung in das Seichte zu driften, wo sie keimen kann.

Die Psilophyten-Sporen haben entgegen früherer Äußerung noch keine Gula. Manche fossilen Selaginellaceae erhöhen ihre Tetradenmarke durch segelförmige Hautlappen, die ein „Trifolium“ bilden (Abb. 57). Dies eignet sich nicht nur zum Schwimmen im Wasser, sondern auch zum Schweben in der Luft. Vor allem aber lassen solche Eigenschaften die Spore bei ihrem Fall zu Boden mit ihrem distalen Pol auftreten, also mit dem keimfähigen Triletum nach oben. Deshalb auch weist bei meinen Zeichnungen die Tetradenmarke nach oben und nicht, wie bei ERDTMAN, nach unten. Er kam zu dieser Art der Darstellung, weil bei den saccaten Sporen der rezenten Coniferen (so bei *Pinus*) die Sacci durch die Art ihrer Anheftung die Spore beim Transport durch Luftbewegung mit dem Proximalium nach unten halten sollen. Die Sacci sind \pm subäquatorial-distal gestellt und bedecken vor ihrer Entfaltung den distalen Colpus wie zu dessen Schutz.

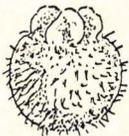


Abb. 63. Megaspore von *Lepidostrobus*, nach SCOTT 1909, 15 \times , mit erblühter Gula.

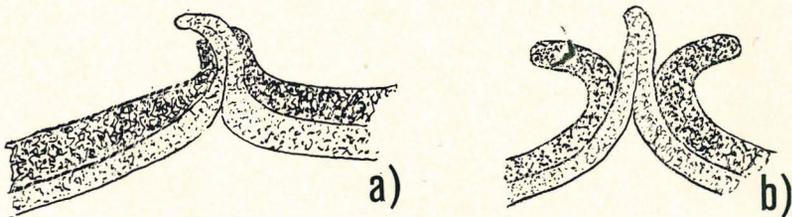


Abb. 64 a) b). Schnitte parallel zum Meridian bei Megasporen von *Lepidodendrales*, Moskauer Becken, Unterkarbon, 100 \times ; bei der Keimung durch die Exoexine vorstoßende Intexine.

Bei der Keimung der Megasporen von *Lepidodendrales* der Moskauer Braunkohle des Unterkarbons öffnet sich zunächst nur die Sutura der Exoexine, und die Intexine kann sich mit noch geschlossenem Lambda durch die offene Laesura der Exoexine drängen (Abb. 64 a b). Das sind Vorgänge, die an späteres Verhalten mancher Pollenkörner erinnern.

Bei Abb. 64 a b ist Intexine und Exoexine bei Lumineszenz nicht nur in der Farbe und Helligkeit verschieden, sondern auch durch eine dunkel erscheinende Grenze getrennt. Am Triletum schiebt sich bei Abb. 64 a die hellere Substanz der Intexine durch den Vertex der Exoexine. Die Substanz beider Exinenschicht-

ten ist aus Mikulen aufgebaut. Die Labra der Exoexine liegen dem Δ der evagierten Intexine dicht an. Zwischen beiden ist Grenze und Farbunterschied deutlich.

Bei Abb. 64 b sehen wir ein Exemplar, bei dem sich die Labra der Exoexine, hier relativ dicker, zurückgebogen haben, während das Δ der Intexine auch hier noch geschlossen ist.

Der Keimung dienen wohl auch die Dilatatoren der fossilen Calamitaceae (Abb. 60). Man sieht sie besonders an mineralisierten Sporen. In den Winkeln des Triletums, unter den Kontaktareen, sind der Exine dunkle subtrianguläre bis rundliche Kissen eingelagert. Auch bei nicht zu stark mazerierten Sporen kann man im Bereich der Kontaktareen noch manchmal eine \pm dunklere Tönung sehen, was schon seit langem bemerkt worden ist (vgl. R. POT. & G. KREMP 1955 (1), 46, 49, 50 und andere Autoren). Wenn die Substanz hier von dunklerer Farbe ist als die gewöhnliche Sporenexine, so weist das auf ursprünglich chemisch labilere Substanz, die im Lauf der Fossilisation eher aromatisiert werden konnte (POT. & REHNELT 1969). In unserem Fall dürfte es sich um zelluloide Substanz handeln, durch die das Germinalium der Calamiten-Spore wohl über ein zur Quellung geeignetes Material verfügte (*Calamostachys binneyana* CARR., Lower Coal Measures; *Calamospora mutabilis* (Loose), Ruhr, Oberes Westfal B).

Am Keimapparat einer Angiospermen-Spore aus Sarawak, Obere Kreide, die mir freundlichst J. MULLER, Leiden, zeigte, nämlich bei *Triorites tenuexinus* MULL. Jan. 1968, S. 15, fand sich innerhalb des Porus ein der Intexine aufgesetzter Ring (unsere Abb. 10). Dieser Ring besteht aus dunklerer, also chemisch einst weniger widerstandsfähiger Substanz als die Exine und kann deshalb als Quellring, Dilatator-Ring, aufgefaßt werden, analog den Dilatator-Kissen der Kontaktareen von Calamitaceae.

10. Das Monoletum im besonderen

Das Monoletum mag schon verhältnismäßig früh aufgetreten sein, doch nicht vor dem Triletum. In den Sedimenten werden die monoleten Sporae dispersae zahlenmäßig erst im Verlauf des Oberkarbons auffälliger. Gemeldet werden monolete Sporae dispersae seit dem Mitteldevon. Die Tetraedertetrade tritt uns also, sofern wir die Landpflanzen betrachten, zeitlich zuerst entgegen. Erst später erscheint die Rhomboedertetrade.

Von den monoleten Sporae in situ seien folgende erwähnt:

Lycopsida: Bei *Lepidostrobus* werden neben den zumeist trileteten Mikrosporen auch wenige monolete angetroffen, so bei *Lepidostrobus imbricatus* Hosk. & Cross, Pennsylvan.

Bei den Pleuromeiaceae besitzt *Pleuromeia sternbergi* (MUNST.) CORDA & GERM., aus dem Buntsandstein, monolete Mikrosporen (Syn. 1962, S. 70, Fig. 136).

Auch bei *Lycostrobus scotti* NATH. aus dem Rhät/Lias sind nur die Mikrosporen monolet (Syn. 1962, S. 71, Fig. 137, 138). Ebenso besitzt *Cyclostrobus sydneyensis* (WALK.) HELB. & MART., aus der unteren Trias, monolete Mikrosporen (FB. 1970, S. 35, Fig. 21).

Nur bei *Spencerites majusculus* SCOTT aus dem Westfal A findet man als spezifisches Merkmal (Abb. 65) monolete Isosporen. Die anderen Arten von *Spencerites* sind trilet.

Die gelegentlich spezifische Produktion monoletter Sporen betrifft also bei den Lycopsida zumeist die Mikrosporen und trifft kaum die Isosporen. Die Mega-sporen aber sind hier stets trilet.

Sphenopsida: Monolete Isosporen besitzen:
Bowmanites bifurcatus ANDR. & MAM., aus dem Oberen Pennsylvan.
Bowmanites nindeli R. REMY, aus dem Westfal D
Bowmanites simoni R. REMY, Autunien
Sphenophyllum fertile SCOTT, Low. Coal Measures
Sphenophyllum myriophyllum CREP., Westfal C.
Tristachya crockensis R. & W. REMY, Autunien
Peltastrobis reedae BAXTER, Mittleres Pennsylvan

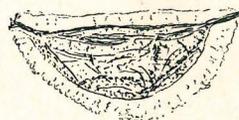


Abb. 65. *Spencerites* cf. *majusculus*, Cherokee, Mittleres Pennsylvan, etwa 220 μ , monolet und mit Saccus.

Erst bei den hier genannten jüngeren Sphenopsida beginnt das Monoletum als stehendes Merkmal der Isosporen von Sphenopsida aufzutreten.

STORCH März 1966, zeigt u. a. monolete, des Perisporis beraubte Sporen von Sphenophyllaceen aus dem Westfal D von Zwickau, nämlich *Bowmanites nindeli* REMY, Abb. 36, und *Sphenophyllum zwickaviense* STORCH, Taf. 25.

Somit kommt die eigentliche Blüte der monoleten Sporen erst im späten Karbon, jedenfalls nach der Blütezeit der trileten Sporen.

Filices: Unter diesen sind es die fossilen Marattiales, die als erste Isosporen mit Monoletum hervorbringen:

Asterotheca meriani (BRONGN.) STUR, Trias
Asterotheca oreopteridia (SCHLOTH.), Farrington-Gruppe.
Cyathotrachus altissimus MAM., Pennsylvan, Des Moines Series.
Marattiopsis anglica THOM., Mittlerer Jura.
Marattiopsis crenulata LUNDBL., Rhät/Lias.
Marattiopsis hoerensis (SCHIMP.) THOM., Rhät/Lias.
Ptychocarpus unitus (BRONGN.), Stephan.
Scolecopteris oliveri SCOTT, Autun.
Taeniopteris muensteri GOEPP., Rhät/Lias.

Damit haben die Marattiales, als älteste Reihe der Eusporangiaten Filices, von allen bisher untersuchten fossilen Farnen am häufigsten monolete Sporen. Sie beginnen im Oberkarbon. Spezies unsicherer Stellung wurden hier nicht genannt. Neuerdings hat sich J. P. LAVEINE mit den monoleten Sporen in situ von Marattiales beschäftigt.

Eine monolete Spezies der fossilen *Osmundaceae* ist *Cladotrocha undans* (L. & H.) HALLE, Jura.

Die *Polypodiaceae* haben bisher aus fossilen Fruktifikationen nur sehr wenig Sporen geliefert, monolet ist *Woodwardia muensteriana* (PRESL. & STERNB.) KRÄUS., Tertiär (Abb. 80).

Pteridospermopsida, *Cycadofilicales*: Hier besitzen die *Whittleseyoideae* monolete Mikrosporen besonderer Bauart, worüber im Kap. 12, 13 zu berichten sein wird. Denn die Entwicklung geht bei den Mikrosporen der *Whittleseyoideae* über das pteridophytische Monoletum hinaus. So bei den Gattungen: *Aulacotheca* (Abb. 73), *Boulaya* (Abb. 66, 67), *Codonotheca*, *Dolethrotheca* (Abb. 43), *Goldenbergia*, *Rhetinotheca*, *Whittleseyo* (Abb. 62).

Coniferopsida: Soweit Monoleta bei *Cordaianthus*, *Lebachia*, *Voltzia* usw. vorkommen, sind sie wohl zumeist inaktiv. Sie werden in anderen Kapiteln behandelt (z. B. in Kap. 17).

Abb. 66. *Boulaya fertilis* (Kidst.), Whittleseyoideae, ca. 220 μ , Coseley bei Dudley, Westfal; mit dicker Exoexine.

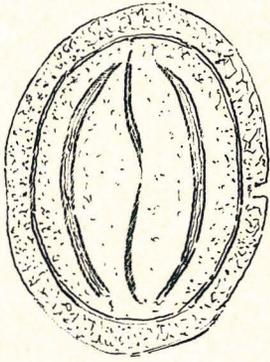
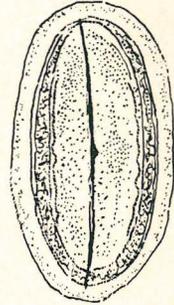


Abb. 67. *Boulaya fertilis* (Kidst.), ca. 210 μ , Coseley, Westfal. Monoletum mit Genuculum; Umbo durch das dem Meridianumriß parallel verlaufende dunklere Oval des Cavums der Exine („Natator“) abgeschlossen (Abb. 43).



Monolete Spora dispersae enthalten u. a. die folgenden Formgruppen incertae sedis.

- Cornispora* STAPLIN & JANS., Oberdevon, W. Canada
- Renisporites* WINSLOW, Pennsylvan, Tradewater, Illinois
- Laevigatosporites* IBR., Westfal B/C, Ruhr
- Punctatosporites* IBR., Westfal B/C, Ruhr
- Torispora* BALME, Westfal C, Somerset
- Latosporites* R. POT. & KR., Stephan, Illinois
- Spinosporites* ALPERN, Autunien, Auvergne
- Tuberculatosporites* IMGR., Unterperm, Kaiping
- Crassimonoletes* SINGH & al., Ob. Gondwan, Indien
- Leschikisporis* R. POT., Keuper, Neuwelt bei Basel
- Aratrisporites* LESCH., Keuper, Neuwelt bei Basel
- Undulatosporites* LESCH., Keuper, Neuwelt bei Basel
- Echinosporites* SCHULZ & KRUTZSCH, Keuper, Niederlausitz
- Marattisporites* COUP., Bajocien, Yorkshire
- Ingentosporites* BURN. & TAUG., Alb, Spanien
- Polypodiidites* ROSS, Senon, S. Schweden
- Cicatricosporites* KRUTZSCH, Eozän, Helmstedt
- Microfoveolatosporis* KRUTZSCH, Eozän, Geiseltal.

11. Der Weg der Megaspore zum Embryosack des Samens

Die Megaspore ist das Glied, welches am frühesten die beginnende Wendung zum Samen zeigt. Nach MARTENS wäre die völlige Verwachsung der Exine der Megaspore mit der Innenwand des Sporangiums für die Definition des Samens entscheidend.

Nach den palaeontologischen Tatsachen ist das nur einer der Entstehung der Megaspore folgenden Schritte, nicht der definitive. Ein anderer Schritt zum Samen, wenn auch ebenfalls nicht der Abschluß, ist die Umformung von Struktur und Aufbau der Megasporen-Exine und die Reduktion dreier Sporen der

Abb. 68. *Cystosporites Schopf*, disperse Megaspore, ca. 1100 μ , Tetrade bestehend aus einer fertilen und 3 abortiven Sporen, Illinois, Westfal D. — Wohl zu *Lepidocarpon* gehörend.

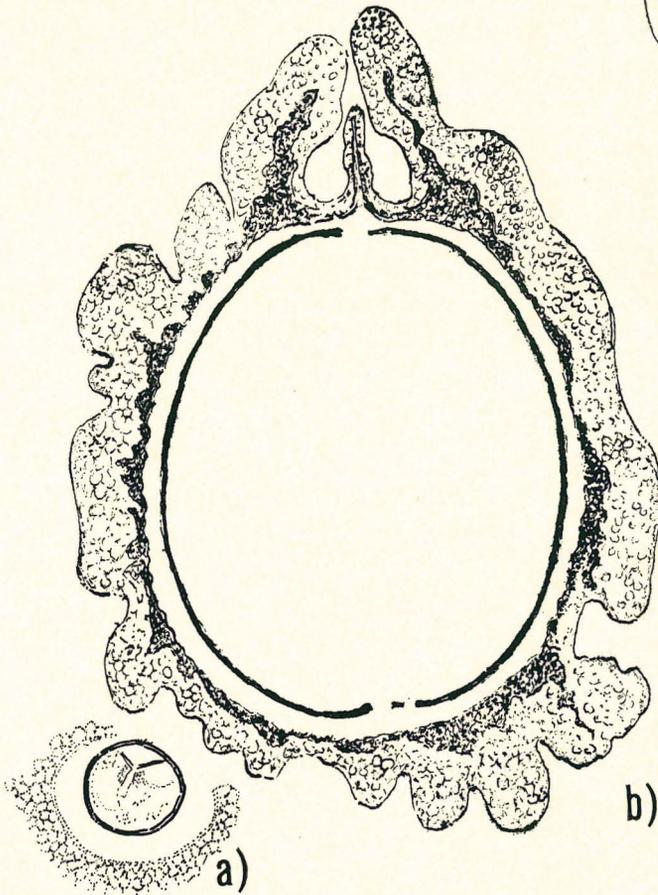
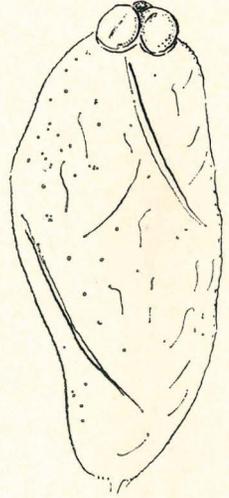


Abb. 69. a) *Salvinia* sp. (nach KIRCHHEIMER), Giessen, O. Miozän, 912 \times , Mikrospore in einem Hohlraum der „schaumigen Zwischensubstanz“, die mit dem Metaspor gewisser Sphenophylales (s. Abb. 27) vergleichbar. b) *Salvinia cerebrata* DOROFEEV, nach KEMPF Nov. 71, Braunkohle Ville, Längsschnitt durch das Sporokarp mit proximaler Kammer im Perispor, ca. 500 μ .

Tetrade (Abb. 7, 68). Die Wand der fertilen Megaspore verliert dabei die Textur eines Gebildes, welches sich bisher selbständig im freien Raum bewähren mußte (Abb. 68) und die Gestalt der Spore wird oft extrem longaxon.

Bei den Vorgängern der Lepidocarpaceles, den Lepidodendrales, besteht die dicke Sporenwand noch aus eng aufeinander lagernden Miculae. Bei den Lepidocarpaceles wandelt sich die Sporenwand in einen aus Fäden geformten Filz (Abb. 7), dessen Lücken, wie C. WICHER 1934, 87, meint, von einem dünnen Häutchen überzogen sind. Während so die Megaspore den Weg zur Samenpflanze bereits andeutet, gilt dies nicht für die Mikrosporen, die des weiteren ihr eigenes Leben führen.

Das Germinalium der Mikrosporen der Pteridospermopsida einschließlich der Lepidocarpaceles bleibt wie bei den Pteridophyta die trilete oder monolete Marke und ist noch nicht der Monocolpus, wenn auch die monolete Endolambda-marke der Whittleseyoideae bereits eine leichte Tendenz zum Monocolpus zeigt (Kap. 12).

Auf der Suche nach den ältesten Samenpflanzen betrachten nun die Autoren ihre Belegstücke oft nicht — wie es interessanter wäre — als Vorstadien zum Samen, als Entwicklungszustände ähnlich denen der Hydropterides (Abb. 69, 71, 72), die vielleicht einmal zum Samen führen könnten. In Anpassung an die Funde erweitern sie den Begriff des Samens, um so die erste Samenpflanze mit einem Schlage in der Entwicklungsreihe erscheinen zu lassen. Aber könnte nicht schon das Megasporangium von fossilen Pteridophyten eine kelchartige Hülle gehabt haben, wie bei den heutigen Hydropterides?

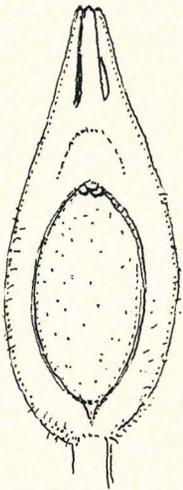


Abb. 70. *Archaeosperma arnoldi* PETTIT & BECK, Megaspore, ca. 3 mm, mit drei abortiven Sporen innerhalb des Sporangiums, Pennsylvan, Oberdevon.

Man kann sehr wohl davon sprechen, der Weg zum Samen sei schon früh im Palaeophytikum eingeschlagen worden. Ob man jedoch, wie viele Autoren, die Anfänge schon perfekte Samen nennen darf, ist eine andere Frage (Abb. 70). Bei solcher Einstellung würde man wahrscheinlich auch manche der Hydropterides für Samenpflanzen halten, wenn sie lediglich als palaeophytische Fossilien bekannt wären.

Das differenzierte Sporangium von *Salvinia* und *Azolla* nennen wir einschließlich dem Indusium Sporokarp und noch nicht einen Samen. Man sollte bei dem vielen, was man jetzt zu den Pteridospermopsida (= Pteridospermen s. l.) stellt,

überlegen, ob nicht doch manches davon dem Sporokarp näher steht als dem Samen, vielleicht dazwischen.

Das Indusium umhüllt die Megasporangien der Hydropterides und enthält im Grenzfall nur ein Sporangium mit nur einer Megaspore, wobei es distal eine kleine Öffnung besitzt. Dann vor allem erinnert das Sporokarp an einen Samen.

Manche fossilen Objekte werden zu den Samen gestellt, obgleich sie dem Sporokarp näher stehen als den meisten rezenten Gymnospermen-Samen. KEMPF Nov. 1971, 47, zeigt mittels Elektronenmikroskopie gewonnene Bilder des Sporokarps von *Salvinia*; so u. a. der oligozänen bis miozänen (Burdigal) *Salvinia cerebrata* DOROFFEV 1935 (= ? *Salvinia hassiaca* KIRCHHEIMER 1930), unsere Abb. 69 b. Der Exine folgt nach außen ein Perispor von beträchtlicher Dicke, dessen Oberfläche „unregelmäßig gewundene Wülste“ bildet. „Stellenweise haften . . . außen noch Reste der Sporangienwand an, welche aus einer Lage von Zellen aufgebaut ist.“

Proximal bildet das Perispor einen besonderen Keimapparat. Drei perisporoide Lappen umschließen einen trichotomen Eingang. Das ist gleichsam eine Konvergenz der Mikropyle eines Samens. Der Eingang führt in einen vom Perispor umschlossenen Vorraum, der wohl durch die Auflösung leichter zerfallender Anteile des Perisporos entsteht und etwa vergleichbar mit der allerdings im Gewebe des Nucellus liegenden Pollenkammer ist (vgl. *Lagenostoma*). Auf dem Boden des einer Pollenkammer ähnelnden Cavums, da wo die Zentralsäule der Pollenkammer stehen würde, befindet sich eine aufstrebende perisporoide Säule mit Y-Querschnitt, deren Strahlen brettförmig sind. Die Suture der Säule führt hinunter zur Y-Marke der Sporenexine, deren Δ -Vertikalschnitt nur einen Bruchteil der Höhe des darüberliegenden Dreistrahls des Perisporos besitzt.

Das Sporokarp von *Salvinia* zeigt bereits folgende Eigenschaften eines Samens (Abb. 69 b nach KEMPF):

Im Megasporangium befindet sich nur eine Megaspore. Rudimentäre Sporen der einzigen Tetrade wie bei *Lepidocarpon* bzw. *Cystosporites* (Abb. 68) sind nicht verblieben. Sie würden etwa den Platz der drei proximalen Perisporlappen der *Salvinia* einnehmen. Die Exine der reifen Megaspore, d. h. der spätere Embryosack des Samens, liegt nicht locker im Sporangium. Der Raum zwischen Sporangiumwand (diese bei Abb. 69 b verlorengegangen) und Sporenexine ist ausgefüllt; allerdings nur vom Perispor und noch nicht vom Gewebe des Nucellus. Aber mag auch der Raum innerhalb der drei proximalen Lappen des Perisporos nur ein Analogon der Pollenkammer sein, so ist doch die darüber im Indusium befindliche und in der einschichtigen Sporangienwand entstehende Öffnung homolog der Micropyle eines Samens. Das proximale Cavum aber des Perisporos von *Salvinia* wird später, beim Samen am gleichen Platz verbleibend, von der ihm ähnelnden Pollenkammer des Nucellus verdrängt. Endlich beginnt der Gametophyt von *Salvinia* wie beim Samen schon im Sporangium zu entstehen.

Die Kammer der Megaspore von *Salvinia* entspricht derjenigen von *Arcellites* E. & T. al., *Pyrobolospora* HUGHES, von der Syn. I, 1956, 52, Fig. 58, gesagt wurde, der die Kammer umschließende Hals sei nicht der Gula der Lepidodendraceae homolog.

Denn eine Kammer ist bei den Megasporen der Lepidodendraceae noch nicht vorhanden, mag auch schon die sich dreilappig öffnende Gula die Mikrosporen gefangen haben (Abb. 1, 63).

Der Raum zwischen Megaspore und Sporangiumwand wird bei den Hydropterides von einem Perispor ausgefüllt, das die reife Spore auch nach dem Zer-

fall des Sporangiums (mindestens größtenteils) noch weiter als Perine umkleidet und dann oberflächlich ornamentiert sein kann. Dieses Perispor wölbt oder legt sich proximal über die Y-Marke, wobei sich bei *Azolla* in Form der sogenannten Schwimmkörper morphologisch bemerkenswerte Anordnungen ergeben (Abb. 71, 72).

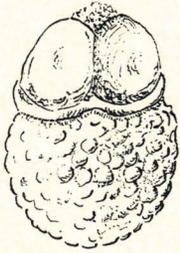


Abb. 71. *Azolla* sp., ca. 400 μ , mit 3 dichteren Komplexen inmitten der „Schwimmkörper“, zum Vergleich mit Abb. 68.

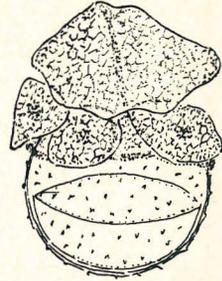


Abb. 72. *Azolla tegeliensis* FLORSCH., wie Abb. 71 Sporocarp zu nennen, da oft noch Reste der Sporangien-Wand anhängen, ca. 70 \times , Niederlande, Pleistozän; mehr als 3 Schwimmkörper, die unteren mit dunklen Zentralverdichtungen.

Die ursprünglich in Dreizahl vorhandenen Schwimmkörper von *Azolla* sind von mir mit den drei Abortivsporen der Tetrade von *Lepidocarpum* bzw. *Cystosporites* (Abb. 68) verglichen worden (R. Pot. 1956, 84; 1958, 33). Man kann einwenden, die Schwimmkörper bestünden nur aus perisporider Substanz, es fehlten die Reste der ehemaligen Sporenexinen der drei infertilen Sporen, die bei *Lepidocarpum* noch vorhanden seien. Immerhin würde bei *Azolla* zu jeder der fehlenden Sporen ein Perispor gehören, in dessen Mitte die Reste der drei unfruchtbaren Sporen zu suchen wären. — Da fragt sich zunächst, ob man diese Reste zur Begründung der Homologie unbedingt finden muß. Wahrscheinlich haben die Schwimmkörper auch ohne dies als Homologa der drei fehlenden Sporen zu gelten. Jeder Schwimmkörper enthält denn auch, wie schon von früheren Autoren bemerkt, in seinem Innern eine oder mehrere kleine Schaumgruppen, die ein geringeres Porenvolumen aufweisen als die Umgebung. Das könnte eine Erinnerung an die fehlenden Sporen sein (Abb. 71, 72).

P. MARTENS 1948, 938, bezeichnet als grundlegende Eigenschaft eines noch keinen Samen enthaltenden Sporangiums: „La spore ici est libre dans la cavité sporangiale“. Das aber ist auch bei *Azolla* und *Salvinia* nicht mehr der Fall. Wenn es nur darauf ankäme, die Megaspore ungeeignet zu machen, das Megasporangium zu verlassen, dann hätten die Lepidocarpaceae mit ihrer großen relativ dünnhäutigen Megaspore schon seit langem als gute Samenpflanzen angesehen werden müssen. Man findet diese Sporen bei der Mazeration von Kohlenproben nur deshalb einzeln vor, weil das Sporangium durch die präparative Oxydation zerstört wird. Bis dahin ist die Distale der Megaspore mit der Sporangienwand verbunden. Bei den Lepidocarpaceae gehen vom Fuß des Sporophylls, an ein Integument erinnernde seitliche Flügel aus. Sie umhüllen das Megasporangium und lassen als Homologon der Mikropyle am Gipfel nur einen Spalt.

Um von einem Samen zu sprechen genügt es manchem Palaeobotaniker, ein Sporangium zu finden, das von einem „Integument“, also von einem entwickelten „Kelch“ umhüllt ist. In dem Sporangium soll nur eine Megaspore sein; aber bei den Lepidocarpaceae wird diese Megaspore durch drei rudimentäre Sporen

zur Tetrade ergänzt. Es wäre dann die Hülle des Sporangiums, die entscheiden würde. Ein Pollenschlauch, ein Embryo oder eine völlige Verwachsung der Sporenexine mit der Sporangienwand (P. MARTENS 1948) wird nicht verlangt.

Aber auch die Entwicklung des Integuments kann man nicht als den allein maßgebenden Schritt zum Samen betrachten. Vorbereitend ist noch manches andere. So bei den Lepidocarpaceae die bedeutende Vergrößerung einer Megaspore zu einem dem Embryosack freilich nur ähnlichen Gebilde, die Verfilzung der Wand der Megaspore (Abb. 7), die Verkümmern der drei anderen Sporen der einzigen noch im Sporangium verbliebenen Tetrade (Abb. 68, 70). Hiermit wird das Sporangium nun fast ganz von einer dünnhäutigen, nicht mehr zum Verlassen des Sporangiums geeigneten Megaspore erfüllt, die aber nur mit ihrer Distalen mit der Wand des Sporangiums verbunden ist und nicht als echter Embryosack zu gelten hat. Das reife Praesemen enthält noch keinen Embryo.

Fast all diese Eigenschaften sind im Prinzip auch bei den rezenten Hydropteriden vorhanden. Die Wasserfarne aber sind nicht die Vorfahren der Cycadofilicales, Lepidocarpaceae und Calamocarpaceae. Und da diese drei Reihen des Pflanzensystems unabhängig voneinander samenähnliche Gebilde hervorgebracht haben, nämlich jede Reihe für sich als ihre letzte Differenzierung, wird es bedenklich, nur eine dieser Reihen auszuwählen, um mit ihr alles beginnen zu lassen, was späterhin Samen trägt. Es bewahrheitet sich hier doch: Selbst manche differenzierten Entwicklungstendenzen durchlaufen unabhängig voneinander und „orthogenetisch“ ähnliche Entwicklungsstadien bis hin zu einem ähnlichen Ende. Es ist, als ob da, wo erst einmal durch gewisse Vorbedingungen eine bestimmte organische Konstellation geschaffen worden ist (ein „Gefälle“ in beschrittener Richtung), dann auch ohne verwandtschaftliche Beziehung gleiche Wege der Entwicklung angetreten und für einige Zeit fortgesetzt werden können. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung sagt nicht, ein differenzierteres Organ könne nur ein einziges Mal entstehen. Ebensowenig wie das Verhalten der Mutationen dahin weist, unter gleichen Bedingungen müsse stets der gleiche Weg der weiteren Entwicklung eingeschlagen werden.

Recht wichtig ist bei der Suche nach den Vorfahren auch die palaeontologische Erkenntnis der Stabilität mancher Organe. Diese Organe unterbrechen auf einer bestimmten Stufe ihrer Entwicklung, im Gegensatz zu anderen Organen der gleichen Pflanze, die Fortsetzung dieser Entwicklung. Es zieht nicht ein sich entwickelndes Organ die anderen unbedingt nach sich. So konnten manche Ansätze zum Samen im Stadium des Praesemen bis heute bewahrt bleiben. So blieb die Tetradenmarke bis zu den Cycadofilicales und fossilen Coniferen als aktives Organ erhalten usw.

LEISMAN & BUCHER Mai 1971 untersuchten nochmals *Calamocarpon insigne* BAXTER aus coal balls des Mittleren Pennsylvan von Kansas und Illinois:

„Each megasporangium with a single megaspore surrounded by sterile tissue and a uniseriate sporangium wall. Megaspore retained in megasporangium and shed as a unit. Microsporangia with numerous microspores of *Calamospora* type, frequently found in tetrads. Cone axis with calamitan anatomy“. (S. 499 r.).

„The retention of the sterile intrasporangial tissue, distorted but still intact, would seem to indicate that it did not serve as tapetal tissue“. (S. 499 l.).

Zu bedenken bleibt für manche solche Fälle die Möglichkeit der Umwandlung des Tapetenschleims in ein „zelluläres“ Metaspor, so wie bei manchen Sphenophyllales (Abb. 27).

Jedenfalls liegt die Megaspore von *Calamocarpon insigne* nicht, wie man das bei den Pteridophyten zumeist findet, locker im Sporangium. Den Raum zwischen der äußeren Sporenwand und der inneren Sporangienwand füllt wie bei einem

Samen ein „steriles Gewebe“. Der Raum innerhalb der Exine aber ist bei dem von LEISMAN & BUCHER 1971, Taf. 60, Fig. 4, abgebildeten Megasporangium von *Calamocarpon* von einem Gametophyten ausgefüllt, also noch nicht von einem Embryo. Die Exine verdient daher noch nicht, wie bei den späteren Samen, die Bezeichnung Embryosack. Wir haben ein Praesemen vor uns. Wie auch LEISMAN & BUCHER betonen, wird die den Gametophyten bergende, von sterilem Gewebe und dem Sporangium umhüllte Megaspore sich von der Mutterpflanze gelöst haben, ehe die Befruchtung erfolgte und ehe der Embryo entstand. (R. Pot. 1962, 128, 129). Die Befruchtung vollzog sich wie bei den Whittleseyineae erst auf dem Erdboden (R. Pot. 1962, 135).

Auch bei den von einem Integument umhüllten Megasporangien der Cycadofilicales (den Pteridospermae sensu restricto) spricht man besser nur von Vorstadien des Samens (R. Pot. Mai 1961, S. 72, Syn. 1962, S. 22, 33, 128, 129).

Die Pteridospermopsida oder Pteridospermae s. l. sind gerade wegen der Überschätzung der Praesemines eine heterogene Klasse, die man nicht zu den Gymnospermae stellen sollte. Die Heterogenität und der unsichere Standort im System sind der verfehlten Einschätzung des „Samens“ als diagnostischem Merkmal zuzuschreiben, jedenfalls des Samens der gängigen Definition der Paläobotaniker. Samen dieses unscharfen Sinnes erscheinen unabhängig voneinander am Ende recht verschiedener Klassen (wie der Lycopsida, Articulatae, Filices) und sind damit als Hinweis auf engere Verwandtschaft nicht geeignet. Es handelt sich in ihnen um homologe Konvergenzen.

Weil nicht feststeht, wo man anfangen soll, von einem Samen zu sprechen, wird der Raum der Gymnospermae auf Kosten der Pteridophyten erweitert. Schüfe man jedoch, dies zu vermeiden, eine Gruppe Praephanerogamae (EMBERGER), so würde die Heterogenität hiermit nicht verschwinden. Eine natürliche Lösung wäre es, den Lycopsida, Sphenopsida (Articulatae) und Pteropsida (Filices) ihre differenzierten Äste zu belassen, statt sie abzuschneiden und auf einen neuen Stamm zu pflanzen. Somit wäre es nötig, dem paläobotanischen Begriff des Samens die alleinige Entscheidung zu nehmen. Der Samen wurde den Neobotanikern wohl deshalb zum Fundament, weil sie bei Schaffung des Systems die Verhältnisse der Vorzeit noch nicht kannten.

Die Änderung der diagnostischen Bedeutung des Samens mit der Zunahme paläobotanischer Kenntnisse reiht sich an andere solche Fälle. Es wird unter dem Druck der neuen phytopalaeontologischen Tatsachen doch wohl dahin kommen, erst diejenigen, sich von der Mutterpflanze lösenden Megasporangien als Samen zu bezeichnen, bei denen sich der Embryo vor dem Abfall von der Mutterpflanze bereits entwickelt hat, ohne dabei den Embryosack zu sprengen. Man sollte in Zukunft nicht einfach von Samen im weitesten Sinn sprechen, wie das z. B. in dem Begriff Pteridospermae enthalten ist. Einer besseren Systematik zuliebe wären die verschiedenen Stufen, welche zum modernen Samen führen, aber noch nicht dorthin gelangen, besser zu unterscheiden. Auch einige rezente „Gymnospermen“ sind keine echten Samenträger (R. Pot. 1962, S. 128, 129) wie z. B. die Cycadales und Ginkgoales.

12. Die Umformung der Tetradenmarke zur Endolambdamarke der Mikropore der Whittleseyoideae und zum Evaginationsapparat von *Williamsonianthus*

Das erhabene Lambda-Profil der Tetradenmarke (Abb. 52), das den Pteridophyten zumeist erhalten blieb, sehen wir an einigen Wendepunkten des Systems der Pflanzenfamilien schwinden. Die Exoexine hebt sich nicht mehr mit Lambda-Profil über das Niveau der umgebenden Exine. Schon bei einigen meist jüngeren Pteridophyten wird die Λ -Marke niedrig (Abb. 80). Fast oder ganz verschwunden ist das erhabene Lambda bei den Cordaitaceae und Cheirolepidaceae (jetzt Hirmeriaceae). Bei den Whittleseyoideae der Medullosaceae wurde es völlig in die darüber ebene Exine versenkt (Abb. 73). Bei *Williamsonianthus* der Cycadoideales hat sich mit dem Einsinken des Lambda ein Keimapparat besonderer Art gebildet (Abb. 74, 75), dies in einer Reihe des Systems der Pflanzenfamilien, in der vornehmlich distal monocolpate Sporen vorkommen. Damit stehen dort proximale und distale Keimung nebeneinander wie bei den Magnoliales.

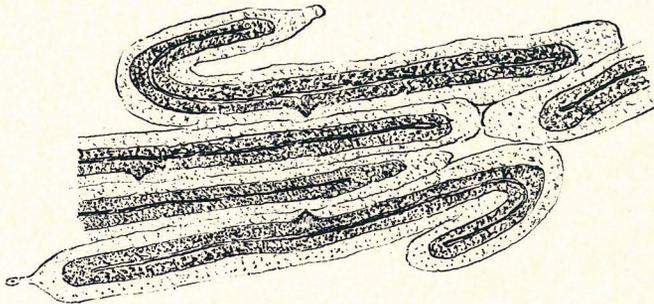


Abb. 73. Sporen (ca. 400 \times) im Sporangium von *Aulacotheca elongata* KIDST., Westfal, Schnitte senkrecht zum Endolambda, das Λ ist in die Exoexine eingebettet; auch reife disperse Spore gleicher Bauart besitzen kein erhabenes Λ ; s. Abb. 62, 101.

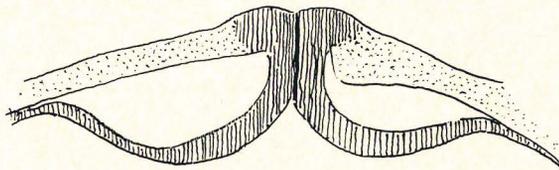
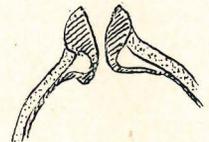


Abb. 74. *Williamsonianthus keuperianus* KRÄUSEL & SCHAARSCHMIDT. Querschnitt durch einen Arm des Triletums. Zwischen Intexine und Exoexine Cava als Keimapparat.

Abb. 75. *Williamsonianthus keuperianus*, „keimend“, die Intexine schiebt sich zur Keimung wohl durch Verkleinerung der Cava heraus, wobei die Sutura zur offenen Laesur wird



Die geschlossene fossile pteridophytische Λ -Marke ist nicht nur \pm erhaben. Der Λ -Querschnitt zeigt zudem eine Exine von meist etwa gleicher Dicke wie seine Umgebung (Abb. 53). Dies gilt \pm auch für die Scheitellinie mit der Sutura. Wenn Intexine und Exoexine zu unterscheiden sind, bewahren meist beide an der Sutura \pm gleiche Dicke wie neben der Sutura. Dies aber gilt nicht mehr bei

der Endomärke der Whittleseyoideae. Hier schiebt sich die Intexine in die Suture der Exoexine, d. h. die Intexine verdrängt die Exoexine auf der Linie der Suture fast oder ganz (Abb. 73), ohne jedoch zunächst über das Niveau der ebenen Oberfläche der Exoexine hinauszugelangen. Damit wäre ein Schritt zur Tenuitas eines Colpus getan, was namentlich dann sichtbar wird, wenn sich die Exoexine von der Suture zurückzieht (unsere Abb. 77, 101, 102); so begänne mit den Whittleseyoideae eine Vorahnung des proximalen Colpus. Der Verlauf dieser Wege ist unbekannt. Nach den endomonoleten Whittleseyoideae könnten Stadien erreicht worden sein wie bei dem wohl cycadopsiden *Chasmatosporites*, um von dort zu Formen wie den proximocolpaten Anonaceae der Magnoliales zu gelangen.

Anfangs also ist die Sporenoberfläche bei den Medulloseae, Cordaitaceae, Hirmeriellaceae (al. Cheirolepidaceae) und bei *Williamsonianthus* über der Suture eben. Danach öffnet sich bei den Medulloseae zunächst zur Bildung einer Laesur nur die wenig tiefe Suture der Exoexine (Abb. 77). Die Exoexine zieht sich zurück, die noch geschlossene Suture der bloßgelegten Intexine hinterlassend. Das Endomonoletum (Syn. V, 84) bzw. Endotriletum liegt nun frei. Es scheint bei den Cordaitaceae (Abb. 111) und Hirmeriellaceae infertil zu sein und pflegt sich daher im Gegensatz zu den Medulloseae und *Williamsonianthus* später nicht zu öffnen. (In Forsch. Ber. 1970, 65, wurde bei der Schilderung dieser Verhältnisse bei *Aulacotheca* einmal fälschlich Intine statt Intexine und Exine statt Exoexine gesagt.)

Bei *Williamsonianthus* der Cycadopsida drängt sich nun die Intexine mit zunächst geschlossener Suture aktiv in die entstehende Laesur der Exoexine, was durch eine weitere Wandlung der Tetradenmarke unterstützt wird (Abb. 74, 75).

Der Typus von *Williamsonianthus keuperianus* KRÄUSEL & SCHAARSCHM. 1966 stammt aus dem Keuper von Neue Welt bei Basel. Der Keimapparat ist ein Homologon der proximalen Tetradenmarke. Es handelt sich um ein aktives Triletum, bei dem sich die Y-Marke in Begleitung besonderer Vorgänge öffnet. Die Sporen messen 42–50 μ (im Mittel 47.1 μ). Die kleine nicht prominente Y-Marke liegt in einem Dreieck, dessen Winkel von den Y-Strahlen halbiert werden. Die Seiten des Dreiecks sind gerade oder konkav (Abb. 76). Seine Spitzen sind abgerundet. Dieses Dreieck ist eine durch den Rückzug der Exoexine entblößte Area, wie bei *Hirmeriella* (al. *Cheirolepis*) und *Cordaianthus*. Die Y-Marke sitzt infolgedessen nur noch (als Endotriletum) in der Intexine. Die Exoexine beginnt erst am äußeren Rande der subtriangulären Area. Wahrscheinlich ist die Exoexine des Germinaldreiecks schon bald von der Y-Marke zurückgewichen. Den Rückzug der Exoexine vom Y kennzeichnen die oft konkaven Seiten des Germinaldreiecks (unsere Abb. 76) sowie der am Umriß des Dreiecks oft etwas wulstig verdickte Rand der Exoexine.

Auch bei denjenigen Sporen von *Cordaianthus*, die die flache Y-Marke noch aufweisen, kann sich die Exoexine in gleicher Weise vom Triletum zurückziehen (unsere Abb. 111).

Nach dem Rückzug der Exoexine des Proximaliums von *Williamsonianthus* liegt die verbliebene Y-Marke auf einer sich nicht oder kaum über die Exoexine hinauswölbenden Intexinenfläche oder flachen Pyramide (unsere Abb. 74). Um diese Fläche verläuft der Rand der Exoexine, wie er auch die proximale Exinentenuitas von *Hirmeriella* (al. *Cheirolepis*, Abb. 112, 127) und den allerdings distalen Keimapparat vieler Taxodiaceensporen umzieht (s. Forschungsber. 1967, Taf. 17, Fig. 335, 336, 344, unsere Abb. 100).

Abb. 76. *Williamsonianthus keuperianus* KRÄUSEL & SCHAAR-SCHM., ϕ 42—50 μ , Neue Welt bei Basel, Keuper; Cycadeoideales; Tetrade, eine der Sporen mit Triletum in einem Dreieck mit konkaven Seiten auf der dem Beschauer abgewandten Seite der Spore.

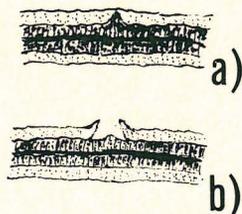
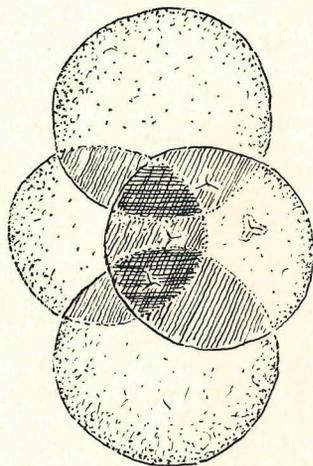


Abb. 77 a) Schnitt durch das Endolambda von *Aulacotheca* (wie Abb. 73); b) sich durch Rückzug der Exoexine colpoid öffnendes Endolambda; damit Bildung einer Furche, deren Boden wohl die Intexine.

Bei *Williamsonianthus* entstehen dann, im Zusammenhang mit der bevorstehenden Keimung, an der inneren Wand der Spore drei Cava oder Exinenbeutel (Abb. 74, 75). Die Beutel befinden sich im Inneren der Spore zwischen den Y-Strahlen, in deren Winkeln. Die Cava bilden sich durch Ablösung der Intexine von der Exoexine.

Bei unseren Figuren (Abb. 74, 75) ist der optische Schnitt durch das Germinallium der Spore absichtlich kein genauer Scheitelschnitt; er verläuft ein wenig seitlich vom Apex. Dieses Tricavum begünstigt den Keim-Mechanismus. Es wird dadurch die Exine bereitgestellt, die eine Evagination der das Triletum bergenden Intexine ermöglicht. Man findet Exemplare von *Williamsonianthus*-Sporen, bei denen sich die Intexine mit dem schon klaffenden Triletum durch die Öffnung der Exoexine hinausschiebt (unsere Abb. 75).

Schon bei manchen fossilen Pteridophyten-Sporen kommt solche Evagination vor. Jedoch ohne vorherige Anlage von Cava. Aber auch dort kann sich die Intexine von der Exoexine lösen und die Intexine kann sich durch die aufklaffende Laesur der Exoexine drängen (unsere Abb. 64 a b). Dies ist ein morphologisch homologer Vorgang. — Nur ein Analogon aber ist es, wenn bei den Taxodiaceen die distale Intexine als Mamilla und schließlich als Ligula durch die Exoexine evaginiert (Forschungsber. 1967, 196, Taf. 17, Fig. 335, 336, 344, unsere Abb. 118).

Abb. 74 zeigt das Endo-Triletum von *Williamsonianthus* noch etwa im Niveau der sonstigen Oberfläche der Spore. Später hebt sich die Intexine uhrglasförmig über die Kugelfläche. Abb. 75 zeigt die weitere Evagination in Verbindung mit dem allmählichen Wandel der geschlossenen Suture des Triletums in die offene Laesur. Das geschlossene Triletum bildet kein prominentes Exoexinen- Δ wie die Pteridophyten-Sporen. Seine Strahlen sind noch im Beginn der Evagination nur Suturen, die auf den Kanten einer sehr flachen, \pm deutlichen Pyramide liegen. Die zunächst noch geschlossene Suture ist eine Fuge, die bis ins Innere

der Sporen führt (unsere Abb. 74). Wenige der *Williamsonianthus*-Sporen tragen ein Monoletum, das auch einmal terminal gegabelt ist (Präp. SMB 10 107, 3).

Das Triletum von *Williamsonianthus* ist dem Triletum von *Cordaianthus* und *Cheirolepis* sowie dem Monoletum der Whittleseyoideae insofern ähnlich, als bei all diesen keine prominente Tetradenmarke mehr vorhanden ist. Weiter vermag sich bei *Williamsonianthus* die Exoexine ebenso wie bei *Cordaianthus* und *Hirmeriella* (al. *Cheirolepis*) vom Triletum so zurückzuziehen, daß dieses in einer Tenuitas der Exine verbleibt. Schon mit diesen Zügen geht das Germinallium von *Williamsonianthus* über das der Pteridophyten hinaus. Noch mehr gilt das von dem der Evagination dienenden Apparat.

Da sich ein Triletoid in Form eines proximalen Syncolpus auch bei den Illiciaceae der Magnoliales findet, wäre es interessant, die beiden Germinalien in ihren Einzelheiten miteinander zu vergleichen.

ERDTMAN 1952, 257, sagt über das Triletoid der rezenten *Schisandra chinensis* der Schisandraceae (Ostasien): „The face with the ‚convergent pole‘ is more probably a distal face.“ — Die distale Lage des Triletoids steht somit hier noch nicht fest. Sodann zeigt E. durch seine Fig. 148 A d einen Zustand, der als Abweichung auch bei trileten und monoleten Sporen vorkommt (Forsch. Ber. 1970, Fig. 88, SI 1962, Fig. 332 b), nämlich den \pm kurzen geraden Balken, der sich an beiden Enden gabelt und in \pm lange Arme ausläuft. EERDTMAN betont dennoch „From the furrow configuration in these deviating grains it is evident that the three colpoid streaks meeting at one of the poles cannot be homologous with the aperture in trilete fern spores (as suggested by WODEHOUSE when speaking of . . . *Illicium floridanum*)“. Doch diese Art ist proximodistal syncolpoid.

Zu den „deviating grains“ der *Schisandra chinensis* aber ist zu sagen: Bei trileten Pteridophyten kann man dieselben Abweichungen vom Triletum finden wie bei der Appertur von *Schisandra*. Dennoch müßten wir noch unmittelbar wissen, ob die Appertur von *Schisandra* proximal oder distal liegt und ob sie nach FISCHER oder GARSIDE gestellt ist.

Das Triletoid des proximalen Pols der tricolpaten *Trapa* aber ist ein steriles Homologon oder vielleicht nur eine Konvergenz zur Tetradenmarke. Man vergl. *Sporotrapoidites* KLAUS 1954 aus dem Jungtertiär Oberösterreichs (Syn. 1960, S. 128, Fig. 176, 177).

13. Die verschiedenen Wege zum Colpus

Zum spontanen Monocolpus der Distalen und seinen Abkömmlingen führen andere Wege als zum proximalen Monocolpus und Trichotomocolpus (Trichotomocolpoid) etc., die ihre Bahn je nachdem mit der Navicula (Abb. 80, 81) oder dem Endomonoletum (Abb. 77) etc. beginnen könnten.

Die distal monocolpaten Sporen sehen wir zuerst im Palaeozoikum bei den Cordaitales (Coniferopsida). Sie finden sich im Rotliegenden bei *Callipteris* bzw. *Thuringia*, im Mesozoikum bei den Cycadopsida, wie den Caytoniales, Nilssoniales, Cycadeoideales (Bennettitales), Pentoxylales, Ginkgoales. Danach erscheinen sie in der Kreide bei den Angiospermen mit den Magnoliales.

Die monosaccoiden bis bisaccoiden Sporen von *Callipteris conferta* aus dem Rotliegenden von Thüringen, die unter dem Namen *Thuringia callipteroides* REMY 1954 beschrieben wurden und deren Untersuchung der Autor auch mir erlaubte (Synopsis 1962, S. 149, Fig. 429, 430), zeigen, wie *Cordaianthus* ein Colpostoma (Abb. 78 a b), einen schmalen bis weit offenen Colpusmund, der den dünnwandigeren Colpusboden mehr und mehr freilegt.

Abb. 78. Sporen von *Cordaitanthus*, silifiziert, ca. 400—500 \times , vor der Ablösung und Ausbreitung des Saccus. Nach Präparaten von RENAULT; a) Spore im optischen Meridionalschnitt, der Colpusmund beginnt sich zu öffnen, b) der Colpusmund öffnet sich mit Infundibola wie bei dem Monocolpus vieler Cycadeoideales.

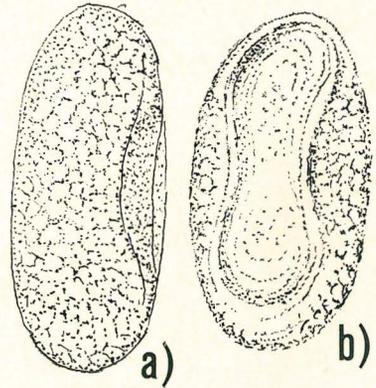
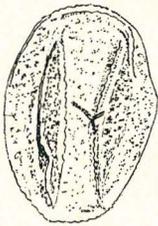


Abb. 79. *Marsupipollenites* BALME & HENN., ca. 50 μ , Australien, Perm.; disperse Spore; wurde mit *Potonia* verglichen; jedoch dürften bei *Potonia* die distalen Falten keine Keimarea einrahmen (s. R. Pot. 1967, 110—111).

Mit der Verbreiterung des Colpusmundes wird auch der zunächst mehr zirkuläre Äquator, infolge der Loslösung und des Aufklappens der beiden Sacci, nach und nach ovaler.

Es ist anzumerken, welche bedeutende Ähnlichkeit hier zwischen Sporen von Pteridospermopsida (Cycadofilicales) und Coniferopsida (Cordaitales) besteht.

Abb. 80. *Woodwardia muensteriana* (PRESL. & STERNBERG), Schlesien, Tertiär, 30—50 μ , Polyodiaceae, mit proximaler Navicula, in die das Monoletum wie in einen Colpus hinabgeht.

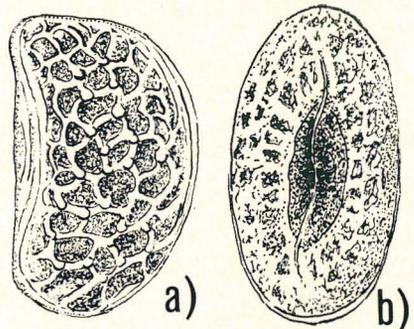
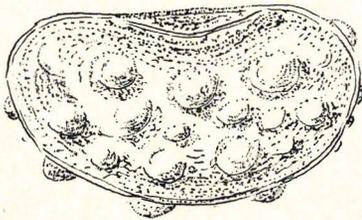


Abb. 81. *Polypodiidites* (al. *Verrucatosporites*), Vile, Miozän, 40 μ ; disperse Spore mit Navicula.

Monocolpoide Einbuchtungen wie bei den Sporen der karbonischen Medullosacee *Potonia* (Abb. 79) oder nach WODEHOUSE 1935 bei der rezenten *Osmunda* stehen zwar morphologisch auf demselben Platz wie der Monocolpus, sind aber sogenannte Sekundärfalten und nicht Keimstellen; keine phylogenetische Reihe führt von hier zum Monocolpus; dieser besteht schon vorher. *Archaeoperisaccus* NAUM. (Syn. 1958, Fig. 45) besitzt keinen Colpus, sondern ein Monoletum (McGREGOR 1969, 100).

Man hätte erwartet, die ersten der nachweisbaren Colpi würden Homologa des Monoletums sein; indessen erscheint zuerst (bei den Cordaitaceae) der

distale Colpus (Abb. 78) und erst im Lias haben sich disperse Sporen vermutlicher Cycadopsida gefunden (*Chasmatosporites* NILSSON), die einen dem Monoletum morphologisch entsprechenden Proximesulcus besitzen (Abb. 84, 105). Eine schwache monocolpoide Tendenz vermuteten wir jedoch auch bei dem proximalen Monoletum der Whittleseyoideae (S. 74, Abb. 77 a b) und in der proximalen Navicula mancher monoleten Farnsporen (S. 76, Abb. 80 a b, 81). Damit beständen für den Colpus zunächst zwei verschiedene Gruppen von Entwicklungswegen, von denen die eine ohne Einleitung zum distalen Monocolpus, die andere durch Umformung des Monoletums zu einem proximalen Monocolpus führen würde. Der Verlauf der Wege wäre getrennt zu betrachten. Ihre Stationen würden einander morphologisch nicht entsprechen, sondern sich zu einander wie analoge Konvergenzen verhalten.

Darf man aber einen distalen Colpus (Sulcus), der dem Orte des Monoletums \pm parallel verläuft, dem distalen Colpus von *Cordiaianthus* (Abb. 96) und anderer Coniferopsida für homolog erachten? Bei den Coniferopsida ist nämlich der Colpus gegenüber dem Orte des Monoletums um 90° gedreht, so daß sich Colpus und Monoletum kreuzen (Kreuzcolpus).

Ein weiteres kommt hinzu. Das Studium mancher Keimapparate der Bryophyta bestärkt uns, einander fremde Entwicklungen der Germinalien manchmal auch da zu vermuten, wo sie morphologisch homolog sind und gleiches erreichen.

Bei einigen Hepaticae ist das Proximalium, noch wenn sich die Spore aus der Rhomboedertetrade löst, ganz so eingefaltet wie ein proximaler Colpus (s. S. 92).

Dies gilt z. B. von *Pleurozia gigantea* (WEB.) LINDB. und *Schistochila aligera* (NEES) JACK & STEPH. (unsere Abb. 82 a b, 83 a b c). Damit ist gesagt, die colpoide

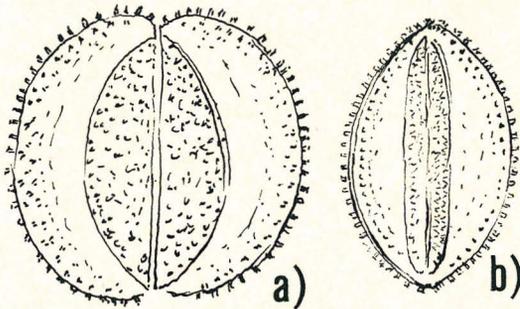


Abb. 82. *Schistochila aligera* (NEES) JACK. & STEPH., Marchantiaceae rezent, NO-Neuguinea, 20 μ ; a) zwei Sporen meridional in Tetradenstellung, Exine wie auch bei *Pleurozia* längs des Monoletums als Falte eingeschlagen, das zeigt auch Abb. b), die uns die Tetradenmarke mit Einfaltung zukehrt

Eigenschaft erscheine wohl auf verschiedenen, phylogenetisch voneinander unabhängigen Linien. Das Colpoid der genannten Hepaticae steht stellvertretend für das Monoletum.

Trotz solcher Schwierigkeiten werden wir gewisse Linien, auf denen der Monocolpus eigentümlichen Wandlungen des Monoletums zeitlich folgt, mit Interesse betrachten. Ebenso auch die Wandlungen des Triletums zu sich dem Trichotomocolpus und der trisyncolpaten Apertur nähernden Zuständen.

Bei den genannten Hepaticae handelt es sich zwar um „homologe Konvergenz“ zu ähnlichen Verhältnissen gewisser höherer Pflanzen; man denke an die proximal monocolpaten Sporen der wohl zu den Cycadopsida gehörenden Sporen-

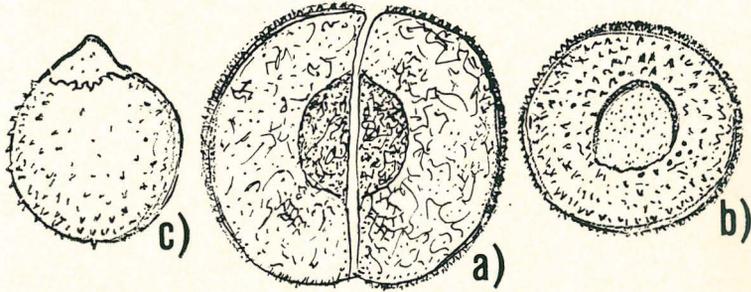


Abb. 83. *Pleurozia gigantea* (WEB.) LINDB., Marchantiaceae, rezent, NO-Neuguinea, 45 μ ; a) zwei Sporen in Tetradenstellung, Monoletum bzw. Hilum eingefaltet; b) Spore entfaltet, proximal mit freiem Hilum; c) in Meridianprojektion, Hilum ausgestülpt mit fein punktiertem Boden

Abb. 84. *Chasmatosporites* NILSSON; 77 μ , Schonen, Lias, „Olschiefer“, *Thaumatopteris*-Zone; Colpustmund fest geschlossen, ähnlich einem Monoletum.

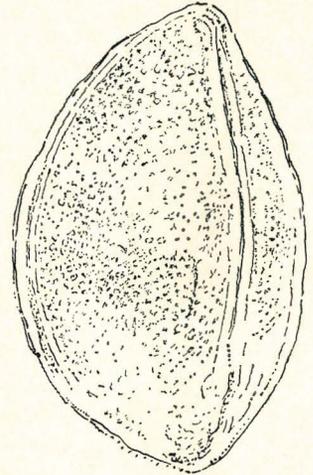
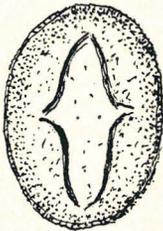


Abb. 85. *Chasmatosporites* NILSSON, Schweden, Schonen, Lias, 77 μ , mit proximalem Monosulcus, der anfangs monoletoid geschlossen (s. Abb. 84). Der Monosulcus (allgemeiner Monocolpus) öffnet sich, beginnend in seiner Mitte meist rhombisch, wodurch der Colpusboden ausgespannt wird.

gattung *Chasmatosporites* NILSSON, deren Typus aus dem Lias von Schonen stammt (Abb. 84); aber das bedeutet nicht Zusammenhang. An morphologisch gleichen Stellen beginnt unabhängig voneinander derselbe Bauplan. Hier bedeutet das morphologische Homologon für der Verwandtschaft geltende Studien ebensowenig wie die nur analoge Beziehung des distalen Colpus von *Cordaianthus* zum proximalen Colpus von *Chasmatosporites*.

Wie bei den genannten Hepaticae ist der Colpus von *Chasmatosporites* (unsere Abb. 84) zunächst so fest und fast geradlinig geschlossen wie ein Monoletum und hat in der Tetrade auch diese Lage. Wenn sich der Colpus von *Chasmatosporites* oder das Colpoid gewisser Hepaticae öffnet und mehr und mehr erweitert, bleibt der Rand des Colpus bis zuletzt als Wulst sichtbar und umgibt zum Schluß in beiden Fällen eine \pm circuläre Tenuitas, die groß inmitten des ebenfalls circulär gewordenen Äquatorumrisses der Spore liegt (Abb. 85, 86).

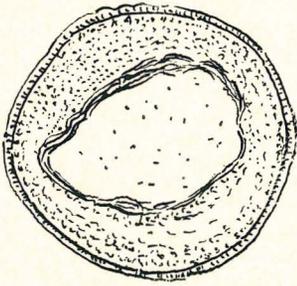


Abb. 86. *Chasmatosporites* NILSSON, Schonen, Lias, mit allmählich circular ausgespanntem Colpusboden, der dünner ist als die umgebende Exine und von der sich zurückziehenden Exoexine wallartig umzogen wird. Wie auch die anderen Zeichnungen von *Chasmatosporites* nach den Cotypen von NILSSON.

Chasmatosporites könnte zu den Bennettitales (Cycadeoideales) gehören, bei denen nebeneinander mehrere Baupläne des Colpus vorkommen. Mehrere damit vergleichbare Baupläne des Colpus finden sich auch bei den Magnoliales. Diese Beziehung war 1921 noch nicht bekannt; damals schrieb ich:

„Wenn auch in den Bennettiteen eine Art Vorahnung der Angiospermen gefunden werden mag . . . , so sind wir doch weit entfernt davon, die verbindenden Mittelglieder zu kennen“ . . . „so ist es von Interesse, daß sich unter den ältesten Angiospermen gerade die Magnolien befinden“ (R. PORONIÉ 1921).

Der Beginn der Magnoliales fällt wohl in die Lebenszeit der Cycadeoideales. Nicht nur deshalb möchte man die proximale Hälfte des dreistrahligen „Syncolpoids“ einer recht eigentümlichen Illiciacee (nämlich des *Illicium floridanum*, s. ö. USA, Swamps) mit dem reliefarmen „Triletum“ von *Williamsonianthus* vergleichen. WODEHOUSE sprach sogar von einer möglichen Beziehung des 3-Syncolpoids von *Illicium* zum Triletum der Pteridophyten. ERDTMAN 1952, 255, war skeptisch. Wir wollen nun nicht mit den Pteridophyten vergleichen, sondern mit gewissen triletten Cycadeoideales und stellen die Frage, ob deren Triletum dem 3-Syncolpoid von *Illicium* homolog ist.

Bei der Suche eines Weges über die Cycadopsida zu den Magnoliales ist auch daran zu denken, daß der proximale Sulcus der rezenten Anonaceae dem pteridospermischen Monoletum und dem Proximecolpus von *Chasmatosporites* homolog ist. Doch kann, wie wir bisher sahen, recht oft eine fremde Homologie, eine homologe Konvergenz nicht näher verwandter Pflanzen bestehen.

Bei den Cycadopsida kennen wir bisher folgende Baupläne:

1. den distalen Monocolpus der meisten Cycadeoideales (Abb. 99).
2. den proximalen Monocolpus von *Chasmatosporites* (Abb. 84, 85).
3. a) das niedrigere Triletum von *Cycadocephalus* (Abb. 61).
- b) das evaginierende Endotriletum von *Williamsonianthus* (Abb. 74—76).

Dem stehen bei den Magnoliales parallel gegenüber:

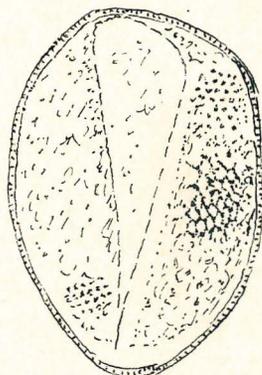
1. der distale Monocolpus der Magnoliaceae
2. der proximale Monocolpus der Anonaceae
3. das proximodistale 3-Syncolpoid von *Illicium* (Illiciaceae).

NAIR 1968, 16, wiederholt die Meinung, die Magnoliaceae seien „phylogenetisch verwandt“ mit den Bennettitales und Cycadales und sagt:

„The occurrence of one-colpate pollen in both has been advanced as an evidence to substantiate such a contention.“ Er denkt nur an den distal-colpaten Pollen.

Angeregt wurden solche Überlegungen durch *Monosulcites magnolioides* ERDTMAN 1948, S. 269. Das ist eine Spore aus dem Unteren Jura von Pålssjö in NW Scania (unsere Abb. 87), die dort zusammen mit *Eucommiidites* vorkommt. Der Colpus der Abbildung ERDTMAN's öffnet sich nicht durch Infundibula sondern mehr Δ -rhombisch, wie im Anfangsstadium die Öffnung von *Chasmatosporites*

Abb. 87. *Monosulcites magnolioides* ERDTMAN, Schweden, Pålsjö, NW Scania, Alterer Jura, 50—60 μ ; disperse monocolpate Spore, von ERDTMAN mit *Magnolia*, aber auch mit den Cycadopsida verglichen, also kein Entscheid.



NILSSON 1958. Zu dieser Sporengattung wird denn auch *M. magnolioides* von NILSSON gestellt. ERDTMAN vergleicht seine Spezies schon 1948 mit Sporen der Bennettitales, und zwar mit *Wonnacottia* HARRIS 1942 (unsere Abb. 99). Das ist ein Vergleich, der wegen der Begleitflora der dispersen Spore einleuchtet, wenn auch die Spore von *Wonnacottia* auf einer der Zeichnungen von HARRIS Infundibula aufweist (unsere Abb. 99 b). Daneben erwähnt ERDTMAN unverbindlich die ähnliche Gestalt von *Magnolia splendens* URB. und *M. cubensis* URB.

Diese von ERDTMAN aufgezeigte Zwischenstellung muß davon abhalten, jurassische Sporen, die auf keine sonstigen magnolioiden Pflanzenreste ihres Zeitabschnitts bezogen werden können, vielleicht aber auf die Cycadopsida, für sichere Magnoliaceae zu halten. Magnoliaceen-Sporen aus fossilen Fruktifikationen sind noch nicht beschrieben worden und stehen daher nicht zum Vergleich zur Verfügung.

Wie uns zudem die weitere Entwicklung vermuten läßt, würde der Colpus nicht immer Verwandtschaft bedeuten, sondern auch fremde Convergenz. Ein aus dem Monoletum hervorgegangener Colpus wäre dem ältesten Distalcolpus nicht homolog usw.

Durch welche Wandlungen das Monoletum zum proximalen Colpus mancher Cycadopsida geworden sein könnte, zeigen vielleicht die monoleten Whittleseyoideae. Es ist jedenfalls eine eigentümliche Umformung, wenn bei den Whittleseyoideae die einst erhabene Δ -Marke sich in ein in die Exoexine versenktes, nur von der Intexine gebildetes Endomonoletum verwandelt hat (unsere Abb. 73, 77 a b). Auch bei den Cycadeoideales (*Williamsonianthus*) tritt uns eine versenkte Marke entgegen, dort in Form eines Endotriletums mit noch weiteren Eigentümlichkeiten. Dieses und das Endomonoletum der Whittleseyoideae bergen somit über die Pteridophyten hinausgehende Merkmale.

Es ist daran zu erinnern, daß viel paläozoische Pteridospermopsida außer der Tetradenmarke keine weitere Apertur besitzen. Man darf z. B. bei den Medullosaceae noch nicht wie B. RENAULT und R. FLORIN von einer voll entwickelten distalen Keimstelle sprechen. Wir mußten dies für den Umbo schon in dem Abschnitt zur Tetradenmarke (S. 51) verneinen, überlegten jedoch, ob das Monoletum der Whittleseyoideae eine Tendenz zum Proxime-Monocolpus aufweise (Abb. 73, 77). Vom distalen Umbo aber wäre zu sagen, er sei zwar ein topographisches Homologon eines Distalsulcus, nicht aber ein Germinalium (Abb. 43). Der der Tetradenmarke distal gegenüberliegende Umbo der Whittleseyoideae, ebenso wie die unregelmäßigen distalen Falten der Potonieoideae, können nicht als Keimapparate betrachtet werden, mögen sie auch topographisch den Platz spä-

terer Keimapparate einnehmen. Diese Stellen weisen keine Tenuitas auf und sind fast niemals offen gefunden worden, jedenfalls nicht so, daß man an eine regelmäßige Keimung denken könnte (Forschungsber. 1970, Abb. 69, 71, 78). Die Sporen der Potonieoideae der Medullosaceae s. l. sind von trileten quasilevigaten Farnsporen nicht zu unterscheiden, und keine echte Vorahnung eines Colpus befindet sich auf ihrer Distalen.

Von den distalen Falten der Potonieoideae gilt, was THANIKAIMONI 1969, 24, vom sterilen Pollen rezenter Araceae ausführt:

„The sterile pollen grains are commonly found to have a long fold which looks like germinal furrow. One may distinguish a fold from a genuine aperture by the lack of any reduction in the thickness of exine at the region of the fold.“

Damit wäre der stratigraphisch erste voll entwickelte Colpus distal und bei den Cordaitales gegeben, ein Beginn, der zu den Coniferales führt und bemerkenswerterweise ein distaler Keimapparat ist (Fig. 88, 89).

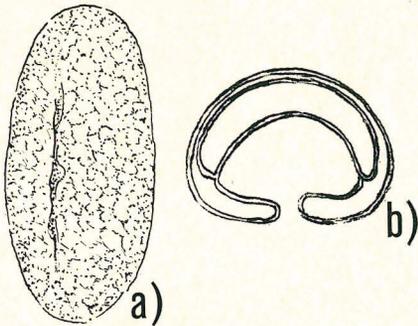
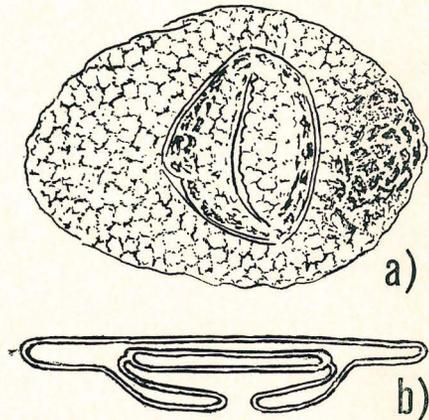


Abb. 88. *Cordaianthus* sp., Sporen mineralisiert, daher körperlich, Frankreich, Stephan, 400—500 \times ; a) Colpusmund (Colpostoma) zunächst geschlossen, daher Spore bohnenförmig; b) dann Colpusmund sich etwas öffnend, ähnlich den Nilssoniales, während der Öffnung bildet sich der Monosaccus, siehe den Querschnitt. Bei rezenten disaccaten Sporen sind die Sacci als teratologische Erscheinung am Colpusmund manchmal verwachsen (WILSON).

Abb. 89. *Cordaianthus* sp., Sporen aus inkohltem Zapfen, daher flach gedrückt, Stirlingshire, Karbon, 700—800 \times ; a) Colpusboden (Colpedaphon) bedeckt von der Basis des Saccus, dieser etwas geöffnet als Eingang zum Colpusboden (Colpostoma); b) Querschnitt dazu, meist noch flacher gedrückt, als es die Zeichnung zeigt.



Wie bei den saccaten Coniferales ist dieser Colpus gegenüber einem manchmal vorhandenen Monoletum um 90° gedreht (Fig. 96).

VAN CAMPO Apr. 1966, S. 77, betont, bei den Dicotyledonen (wie bei den Angiospermen überhaupt) sei im allgemeinen die primitivste Lage der Apertur die polare und die primitivste Form der Colpus.

Falls das Wort primitiv besagen soll, der polare Colpus habe das höhere Alter, wäre dieser Äußerung auch für die Coniferopsida zuzustimmen. Gehen wir von den Angiospermen in die Vergangenheit hinab, so wäre der distalpolare Colpus der älteste, während sich der dem Monoletum homologe proximipolare

Colpus erst später vorbereitet hat. Man erinnere sich an die Whittleseyoideae, an *Chasmatosporites* (unsere Abb. 84—86) und die Anonaceae der Magnoliales.

14. Der distale Monocolpus

Ältestes Beispiel eines an einer Spore in situ beobachteten Monocolpus bleibt *Cordaianthus* aus dem Karbon (Abb. 88 a b, 89 a b). Sein Bauplan entspricht bereits den Cycadopsida und späteren Coniferopsida. Sporen aus Sporangien devonischer Cordaitales sind noch nicht beschrieben worden. Eben- sowenig wurden bisher disperse Sporen des Oberdevon in die \pm cordaitische Gattung *Florinites* (Abb. 42) gestellt. *Florinites* aus dem Namur wurde jedoch angegeben.

Die Entstehung eines der Tetradenmarke gegenüberliegenden polaren Colpus (im engeren Sinne eines Sulcus), schon bei palaeozoischen Coniferopsida, den Cordaitales, bleibt der deutlichste der ersten Schritte, mit denen der Hauptbauplan der Pteridophytenspore verlassen wird. Bis dahin ist dort die meist mit Δ -Profil ausgestattete Tetradenmarke die Keimstelle.

Es sind vielleicht verschiedene und einander fremde Entwicklungswege, auf denen sich der distale Monocolpus bis hin zu den Dicotyledonen und Monocotyledonen und weit in diese hinein begibt. Er erscheint schon früh in recht verschiedenen und nicht immer näher miteinander verwandten Sektionen des Pflanzenreiches. Jedenfalls aber ist sein Bauplan als Keimapparat nach der Tetradenmarke der älteste der Gymnospermen.

Er ist aber bei *Cordaianthus* keine der monoleten Marke (oder falls diese fehlt, ihrem Orte) *parallele* Falte. Soll man deshalb diesen altertümlichen Monosulcus den meisten späteren Monosulci für nicht homolog erachten?

Bei *Cordaianthus* und *Ullmannia* kann nämlich das Triletum in ein ebenmäßiges Monoletum verwandelt sein (FB 1970, Taf. 11, Fig. 124, 125), jedoch so, daß der distale Sulcus nicht in der Scheitelebene wie die monolete Marke liegt, also parallel zum Monoletum, sondern so, daß Sulcus und Monoletum in Ebenen liegen, die einander unter rechtem Winkel schneiden (Sulcus decussatus) (Abb. 96, 97).

Bei den karbonischen Cordaitaceae liegt dem distalen Colpus meist keine trilete Marke gegenüber. Wenn ausnahmsweise ein Triletum vorhanden ist (Abb. 110), bleibt es normalerweise geschlossen.

Der Colpus ist rings vom Ansatz des Monosaccus umgeben, und es sind Fälle bekannt, wo sich Saccusfalten so über die Keimarea legen (R. Pot. 1965, 58, Abb. 57), daß ein Bild des Colpasmundes entsteht, gleich dem bei den Nilssoniales, Bennettiales und Ginkgoales (Abb. 78, 88). Die *Cordaianthus*-Spore ist dann zunächst spindelförmig; die Saccusfalten berühren sich anfangs über der Keimarea auf einer longitudinalen Linie. An den beiden Enden dieser Linie können sich Infundibula, Öffnungstrichter, bilden (Abb. 78). Diese Form besteht auch bei den distal colpaten Cycadales, Nilssoniales, Cycadeoideales (mit Ausnahmen) und Ginkgoales, nur daß dort die Lappen über dem Eingang des Colpus nicht zu einem Saccus gehören.

Von ähnlichem Bauplan wie *Cordaianthus* erwiesen sich die monosaccaten, monocolpaten Sporen der Fruktifikation von *Callipteris* aus dem Rotliegenden. Es handelt sich um *Thuringia callipteroides* REMY aus dem Unteren Rotliegenden von Thüringen. Hier besteht nach meiner Untersuchung derselbe Bau des Colpusbodens und Colpostomas wie bei *Cordaianthus*. Weniger deutlich zeigen das die

ebenfalls zu *Callipteris* gehörenden Sporen von *Callipterianthus* ROSELT 1962, aus dem Rotliegenden. Sodann sei auch hier *Paracalathiops* genannt, wie *Callipteris* wohl eine Pteridospermopside.

Wie bei *Cordaianthus*, so ist es auch bei dem bisaccaten *Pteruchus* (Corytospermaceae) aus der Trias (Abb. 90). Man vergleiche die Abbildung bei TOWNROW 1962, 314, Taf. 26, Fig. 1—4. Auch hier bedecken die distalen Basalfalten des Saccus den breiten Colpusboden anfangs so weit, daß außen nur ein schmaler Colpusmund zu sehen ist. Das ist auf dem Foto bei TOWNROW 1962 und der danach gefertigten Zeichnung in Forschungsber. 1967, Fig. 250, gut erkennbar (unsere Abb. 90).

Ruehleostachys ROSELT (Thüringen, Letten-Kohlensandstein) zeigt ebenfalls instruktiv den cordaitoiden Colpusmund, das Colpostoma, welches durch zwei Basalfalten des Saccus eingeeengt wird (Abb. 91). Desgleichen *Inflatosaccus* MÄDLER (Abb. 92) aus dem Oberen Buntsandstein Thüringens.

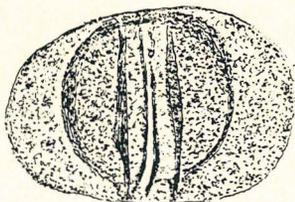


Abb. 90. *Pteruchus africanus* THOMAS, ca. 75 μ , S. Afrika, Natal, Mittl. Trias, mit schmalen Colpusmund (s. Abb. 88b) und breiten, ihn einengenden Saccusbasen, die aber durch Parallelfalten aufweisen.

Abb. 91. *Ruehleostachys pseudoarticulatus* ROSELT, 500 \times , Thüringen, Lettenkohlsandstein, vergl. mit Abb. 89 a (*Coriaianthus*); in beiden Fällen sieht man den schmalen Colpusmund eingeeengt durch die Basislappen des Saccus.

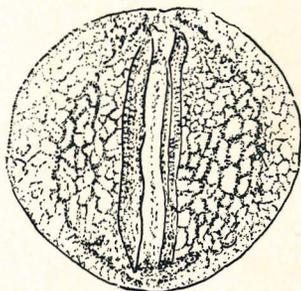


Abb. 92. *Inflatosaccus* MÄDLER, 76 μ , Thüringen, O. Buntsandstein; vergl. mit Abb. 95 (*Cordaianthus*); hier wie dort hat sich der Colpusmund bereits etwas geöffnet und läßt inmitten der noch bedeckenden Saccusbasen den Colpusboden sehen.

SEGROVES 1969, 216, Taf. 7, Fig. C, bringt einen saccaten Pollen aus dem U. Perm, U. Artinskian des Irvin River in W. Australien, bei dem sich der Colpusmund wie bei *Ruehleostachys* in beginnender Öffnung befindet. So entsteht ein Bild ähnlich unserer Zeichnung Abb. 89 a aus Forschungsber. 1970, Fig. 109.

Durch die Bildung eines distalen Colpus eilen also die Cordaitales allen anderen Reihen des Pflanzenreiches sporologisch voraus. Vielleicht schon seit dem Oberdevon, mindestens seit dem Namur ist bei den Cordaitales der distale, verschließbare Monocolpus in Form eines polaren Sulcus vorhanden, dessen Aufblühen in anderen Reihen erst später erfolgt. So bei den Ginkgoales im \pm Perm (Rotliegenden), bei den Lebachiaceen im Obersten Karbon, bei den Voltziaceae im Oberperm, bei den Nilssoniales und Bennettitales in Trias und Jura.

KALIBOVA 1970, Taf. 29, Abb. 20 zeigt eine als *Florinites junior* BHAR. bestimmte Spore aus dem oberen Karbon von Zentral-Böhmen, bei der der Colpusmund in ähnlicher Weise erscheint, wie bei meinen Abbildungen von *Cordaites*-Sporen

in F. B. 1970, Abb. 112, 125. Dieser Colpusmund, das sei noch einmal gesagt, ist nicht, wie manche Autoren meinen, der ganze Colpus. Es ist nur der Eingang zum Colpus. Der breite Colpusboden befindet sich vor der Abflachung der Spore in einem Hohlraum und ist bei *Cordaites* breit rundlich und vom Ansatz des Saccus umgeben; bei *Alisporites* liegt der Colpusboden ebenfalls breit zwischen den beiden distalen Basen der zwei Sacci. Diese Verhältnisse gehen gut aus den neuen Fotos hervor, die JANSONIUS August 1971, S. 353, veröffentlicht hat. Es zeigt sich bei seinen Figuren 1—4 ein schmales *Colpostoma* (*Colpusmund*) zu einem breiten *Colpedaphon* (*Colpusboden*). Bisher wurde die Keimarea (das *Colpedaphon*) von *Cordaianthus* und *Florinites* als offen liegende, quasilevigate, \pm circuläre, distale Area beschrieben, die fast die ganze Distalhälfte der Pars centralis einnimmt und an deren Umriß der Monosaccus ansetzt. Dies ist jedoch ein Endzustand der Spore (Abb. 93), nachdem sich auch das Reticulum von der Keimarea zurückgezogen, der Colpus durch Aufblähung und Ausbreitung des Saccus völlig geöffnet und die Spore sich im Sediment vielleicht auch noch abgeflacht hat. Diesem Zustand gehen andere voraus. Auch Sporen mit noch völlig geschlossenem Colpusmund (Abb. 88 a) und offene aber doch noch mit reticulärer Keimarea (Abb. 94) lassen sich öfter finden.

Abb. 93. *Cordaianthus saportianus* REN., ca. 90 μ , Stephan, St. Etienne, Frankreich; nach Präp. Stockholm. Der Colpusmund hat sich bis zum Rand des Colpusbodens geöffnet und auch die Exoexine hat sich zurückgezogen, ihre Reste umgeben den Colpusboden wallartig.

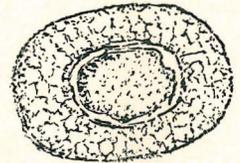
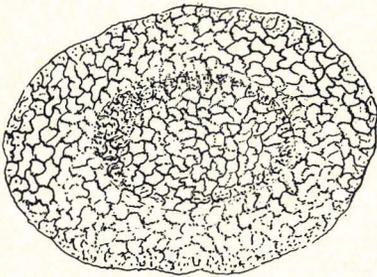


Abb. 94. *Cordaianthus* sp., distal, Frankreich, Stephan, 117,5 μ mineralisiert, Colpusboden zwar nicht mehr vom Saccus, doch von der Exoexine mit Reticulum bedeckt, die bei Abb. 93 am Rand des Colpusbodens zusammengezogen worden ist; in dieser Form findet man die meisten dispersen *Florinites*.

Unter den Sporen von *Cordaianthus* sind nämlich auch völlig ausgebreitete ellipsoide Zustände, deren Reticulum noch allseitig gleichartig ausgebildet, also auch auf dem Colpusboden von gleicher Maschenweite ist. Dann läßt sich nicht sagen, wo sich die Keimarea befindet, es sei denn, es zeige sich eine schwache Depression (unsere Abb. 94) oder man bemerke ein dieser gegenüberliegendes schwaches Triletum. Anfangs also schmückt das die Spore allseitig umschließende Infrareticulum aus stärker aufgeblähten Bläschen auch die Keimarea, den Colpusboden. Dabei ist hier das Reticulum nicht immer feinmaschiger. Erst bei älteren Sporen zerfällt das Reticulum der Keimarea. Zunächst kann die Exine, auch noch, nachdem die Sacci und die Pars centralis völlig aufgebläht worden sind, durch die Structura bullarum allseitig \pm gleichmäßig reticulat erscheinen.

Abb. 93 nach Präp. Riksmuseet Stockholm „S. 5104, Frankrike: Grand Croix, Stephanien, Coll. R. FLORIN *Cord. saportianus* REN. . . .“ zeigt eine Spore, bei der sich die Exoexine vom distalen Colpusboden zurückgezogen hat, so daß sie nun seine bloßgelegte Intexine wie ein niedriger Kraterrand umgibt. Ähnliches zeigt Abb. 42, *Florinites* aus dem Ruhrkarbon.

Auf der anderen Seite gibt es Zustände, bei denen sich die Exoexine noch gar nicht zur Bildung des Saccus von der Intexine losgelöst hat. Das kann man an unreifen silifizierten Stücken beobachten. Hier ist zunächst ganz der Zustand gegeben wie bei asaccaten monocolpaten Sporen mit geschlossenem Colpusmund (Abb. 78, 88). Aber bald löst sich, bei beginnender Öffnung des Colpostomas, die Exoexine mehr und mehr zur Bildung des Saccus von der Intexine (Querschnitt Abb. 88 b). Auch bei Sporen aus inkohlten Zapfen, so eines aus Stirlingshire (Abb. 89 a) ist zu sehen, wie die Loslösung der Exoexine von der Intexine mit der Öffnung des Colpusmundes zusammenhängt. Zwei einander gegenüberliegende Teile des Saccus bedecken anfangs völlig die Keimarea (den Colpusboden, das Colpedaphon) und berühren sich auf einem Durchmesser der Pars centralis als etwa geradliniges Colpostoma (Abb. 89 a, Querschnitt dazu Abb. 89 b). Dieser Colpusmund ist nicht immer so lang wie der Durchmesser der Pars centralis, wenn die Bildung des Monosaccus noch nicht ganz vollendet ist.

Im Hinblick auf den anfangs durch den Saccus vollständig geschlossenen Colpus der Sporen von *Cordaianthus* besitzt eine Beobachtung L. R. WILSON's 1965, 107, 108, Interesse. WILSON fand bei der amerikanischen *Pinus flexilis* teratologische Sporen, bei denen der Colpus, durch Verwachsung der ihn abdeckenden Sacci, vollkommen geschlossen war. Dies hat wegen der Verhältnisse bei *Cordaianthus* phylogenetische Bedeutung. Es gilt nicht minder, wenn WILSON 1963 bei der rezenten *Picea glauca* die Sacci zwar nicht verwachsen aber doch den Colpus eng bedeckend fand.

Von diesem völlig geschlossenen Colpus bis zum völlig geöffneten findet man Übergänge (Abb. 95, 96). Während der Saccus sich bei *Cordaianthus* zentri-

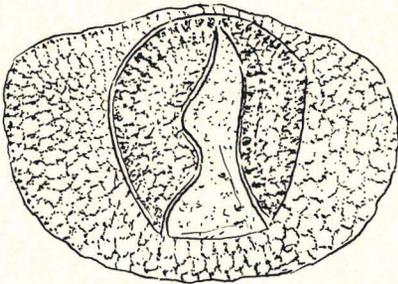
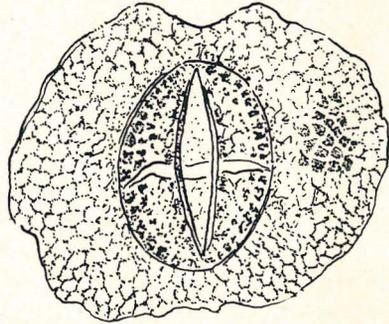


Abb. 96. *Cordaianthus* sp., ca. 800 \times , Stirlingshire, Lanarkian Series, das Colpostoma beginnt sich zu öffnen, aber auch die hier als Monoletum entwickelte Tetradenmarke, die den Monocolpus kreuzt und nicht ihm parallel verläuft (*Colpus decussatus*).

Abb. 95. *Cordaianthus* sp., ca. 700 \times , inkohlter Zapfen aus Stirlingshire, Namur/Westf. A. Zu vergl. mit Abb. 92.



fugal löst, ausbreitet und glättet, weitet sich der Colpuseingang so lange, bis die Keimarea ganz frei liegt und die Colpusfalten nicht mehr erkennbar sind oder schmal auf dem Umriß der Pars centralis verlaufen (Fig. 95). Dabei gelangt der äquatoriale Umriß des Saccus durch den Fortfall der Falten des Saccus von zunächst oft mehr circularer zu mehr länglich ellipsoider Form (Abb. 93).

Die mineralisierten Sporen machen einen anderen Eindruck als mazerierte Exemplare aus kohligen Fruktifikationen, denn die silifizierten Stücke sind nicht flachgedrückt, sondern plastisch erhalten. Solche Exemplare zeigen unsere Abb. 88 a b. Ein Querschnitt dieses Zustandes wird durch unsere Abb. 88 b wiedergegeben.

Die Keimarea wird hier anfangs von dem aufgebogenen, oft noch asaccaten Sporenrand in ähnlicher Weise bedeckt, wie das Colpedaphon der Cycadales und Cycadeoideales (später sehen wir weite Infundibula, Abb. 95). Damit verrät die Spore wenn nicht ihre Verwandtschaft, so doch ziemliche Übereinstimmung mit dem späteren Colpus s. l., genauer mit dem distalen Sulcus. Man betrachte Abb. 78 a b nach Präp. Riksmuseet Stockholm „S 3422, Grand Croix, Coll. FLORIN“. Gelegentlich wird der Colpus auch von drei Lappen des Sporen- bzw. Saccusrandes überdacht. Vergleiche Abb. 123 nach Präp. Riksmuseet Stockholm „S 3472, Frankrike: Grand Croix, Stephanien, *Cord. saportianus* REN., Orig. zu FLORIN...“ und auch manche Podocarpaceen (Abb. 124, 125).

Mit alledem zeigen schon die Sporen von *Cordaianthus* Vorkehrungen distaler Keimung. Die manchmal vorhandene Tetradenmarke ist wohl zumeist untätig geworden (unsere Abb. 110, 111), mag aber gelegentlich doch noch wirken; z. B. könnte ihr leichtes Aufklaffen bei Abb. 96 davon sprechen. Ebenso wie bei *Cordaianthus* steht auch bei *Ullmannia frumentaria* (Zechstein) der Colpus erst bei den zur Keimung \pm bereiten Sporen weiter offen (Abb. 97). Die Tetraden-

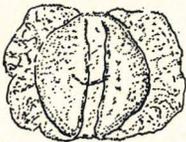


Abb. 97. *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.), ca. 50 μ , Rossenray, Kupferschiefer; zeigt ähnliches wie Abb. 96, ein Kreuz-Monoletum.

marke aber wird hier sogar noch ziemlich oft im aufklaffenden Zustand gefunden. Der distale Colpus erscheint also anfangs nur bei saccaten Sporen. Erst später finden wir ihn bei Sporen ohne Saccus. Dispers zeigen sich asaccate, wohl distal monocolpate Sporen im Unteren Perm als *Ginkgocycadophytus* SAM. und etwa seit dem Stephan als *Cheileidonites* DOUB. Die Verwandtschaft dieser ist unsicher.

Hat vielleicht der Saccus die Notwendigkeit geschaffen, die Keimung auf die Distale zu verlegen? Bei reifen *Cordaianthus*sporen jedenfalls bläht sich der Saccus oft auch auf der Proximalen aus.

Schon vor Ende des Palaeozoikums sind aber auch die \pm gestreckten, distal monocolpaten asaccaten Sporen vorhanden. Im Jura fand man bei manchen von ihnen die Exine deutlicher differenziert. Man sah eine clavate Schicht, wie dann auch im Wealden bei der Sporengattung *Clavatipollenites* COUPER.

Es ist gesagt worden, hiermit kündigten sich bereits angiospermoide Züge an. Man vergesse jedoch nicht, ähnliche Differenzierungen sind schon bei manchen Coniferopsida vorhanden, wo bei *Hirmeriella*, schon in Trias und Jura, der äquatoriale Gürtel der Spore von langen Baculoiden getragen wird (Abb. 46).

Die sogenannte „angiospermoid“ gebaute Exine ist für sich allein noch kein Hinweis auf die Angiospermen. Statt vorausschauend auf diese zu blicken, kann man auch rückschauend an die Gymnospermophyta denken.

Eb. SCHULZ 1967, Taf. 19, Fig. 11—13, zeigt *Clavatipollenites* schon aus dem Lias des Zentralteils des Germanischen Beckens. Weiteres Material bespricht E. M. KEMP Juni 1968, 421, Taf. 79, 80 aus dem Oberen Barrême von Kingsclere bzw. Mittleren Alb von Wortham. Es handelt sich um *Clavatipollenites hughesii* COUP. und *Cl. rotundus* KEMP, monocolpate Sporen mit Isolierschicht und Exolamellae. Da dies allein noch nicht auf die Angiospermen weist, erinnert auch E. M. KEMP an den Pollen der Cycadales.

Der Zustand heutiger distalpolarer Colpen ist bei den Nilssoniaceae mit Formen wie *Androstrobos manis* aus dem Jura erreicht (Abb. 98). Es sei auch die Cycadeoideacee *Wonnacottia crispa* aus dem Bajocien (Abb. 99) abgebildet.

Schließlich sei noch ein Zustand der Mikrospore von *Metasequoia* (rezent) abgebildet (Abb. 100), bei dem sich aus einem anfangs geradlinigen Colpoid die Intexine drängt, die Mamilla.

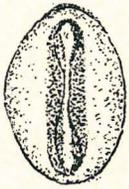


Abb. 98. *Androstrobus manis* HARRIS, Yorkshire, Jura, ca. 38 μ , Monocolpus mit Infundibula und eingefalteter Exine (dunkel).

Abb. 99. *Wonnacottia crista* HARRIS, Yorkshire, Bajocien; a) Monocolpus; b) Beginn der Öffnung durch Infundibula.

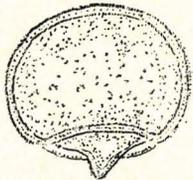
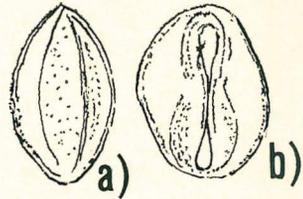


Abb. 100. *Metasequoia*, rezent, Colpoid mit Mamilla.

15. Vom Monoletum und Endomonoletum zum Proximemonocolpus

Monoletete Sporen in situ erscheinen später als trilete, nämlich u. a. bei einigen Sphenophyllaceae (Lower Coal Measures), bei manchen karbonischen *Spencerites* (Abb. 65, Lycopsida), bei mehreren der zu den eusporangiaten Farnen gehörenden Marattiales (seit dem Oberkarbon); sodann bei den Mikrosporen mancher triassischen Pleuromeiaceae, wo die Megasporen trilet bleiben.

Besonders zu erwähnen sind die großen monoleteten Mikrosporen der Whittleseyoideae.

KALIBOVA-KAISEROVA sagte in einer Diskussionsbemerkung (C. R. 6. Congr. Strat. Carb. 1967), DABER habe in Lepidostroben einige monoletete Sporen gefunden. Dasselbe berichteten bereits HOSKINS & CROSS 1940, 425, über die Mikrosporen ihrer Spezies *Lepidostrobus imbricatus*.

Disperse monoletete Sporen gibt es spärlich schon im Mitteldevon.

Nach G. O. W. KREMP, Aug. 1967, verdrängt das Monoletum bei den Farnen das Triletum bei einer im Laufe der Zeit zunehmenden Zahl von Arten. Während hier anfangs nur trilete Sporen existierten, seien bei den von ihm untersuchten 277 Genera rezenter Farne 29 % trilet, 49 % monolet, 22 % gemischt.

Auch das Monoletum zeugt nicht immer von näherer Verwandtschaft. Es handelt sich um einander fremde convergente Entwicklungen, wenn wir es sowohl bei den Lycopsida als auch bei den Sphenopsida und Filices erst bei deren späteren Vertretern antreffen.

Meist haben diese monoleteten Sporen die pteridophytische, wenn auch z. T. abgeschwächte Reliefmarke.

Die monoleteten Whittleseyoideae aber kennen nicht mehr die erhabene Lambdamarke. Sie zeigen ein Endomonoletum (Abb. 73). Der Vertex der Marke erhebt sich nicht über die umgebende Exine. Der Wall wird nur noch von der Intexine

gebildet und wird als Endomonoletum von der Exoexine flankiert (Abb. 77). Das bedeutet keine Rückkehr zur Tetracentrace, die als bloße Berührungslinie der Kontaktflächen definiert wurde.

An Querschnitten der Exine von Sporen der Whittleseyoideae zeigt in der Tat nur die Intexine das lambdaförmige Dachprofil ausgebuchtet. Dieses Dach wird von der Exoexine so umlagert, daß nur der Scheitel des Lambda \pm die Oberfläche der Exine erreicht (unsere Abb. 73). Es besteht nicht mehr die für viele Pteridophyten bezeichnende prominente, sondern eine als Endolambda ausgebildete Marke. Nicht mehr bildet die Tetradenmarke auf der Oberfläche der Spore einen Wall oder Rücken.

Das Endomonoletum der Whittleseyoideae ist zunächst geschlossen (Abb. 73, 77a). Eine Furche wie sie von R. POTONIÉ (in R. POT. & KREMP 1954, S. 150, Fig. 90, 91) gezeichnet und später (1965, S. 49) noch einmal beschrieben wurde, entsteht erst bei der beginnenden Öffnung (Abb. 101). Diese Furche wird jetzt auch von TAYLOR & EGGERT 1969, S. 106 abgebildet (Abb. 102). Die Autoren sagen zu einem SEM-Bild des Monoletums von *Aulacotheca* (S. 105, Fig. 23):

„The external surface shows the lips of the suture as a distinct ridge on either side of the furrow. In contrast to the appearance with SEM, this structure appears as a slit-like feature with the light microscope.“



Abb. 101. Schliff quer zum Monoletum bei einer weiteren Spore der Whittleseyoideae; Monoletum als Rinne statt als erhabenes Λ von R. Pot. 1954 für die Arbeit von R. Pot. & KREMP, Fig. 91, gezeichnet.

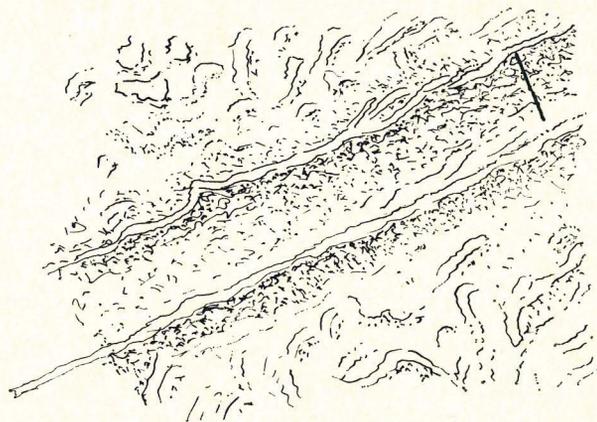


Abb. 102. Die durch Öffnung des Endolambdas von *Aulacotheca* entstandene Furche des Monoletums, Breite ca. 1μ , siehe Querstrich. Nach TAYLOR & EGGERT 1969.

Das SEM-Bild Fig. 23 der Autoren zeigt die seichte Rinne, mit der sich die vorher glatte Exoexine bis zu einer Breite von $1,2-1,3 \mu$ ein wenig öffnet (unsere Abb. 102). An den Rändern der Rinne hat sich die Exoexine sehr wenig (vielleicht um $0,1-0,3 \mu$) und etwas unregelmäßig hochgebogen, was die Autoren als „a distinct ridge“ bezeichnen (unsere Abb. 77b).

TAYLOR & EGGERT 1969, S. 442, sagen denn auch: „The SEM illustrates that . . . these ridges have relatively little relief, and are not an exceptionally prominent feature of the external surface.“

Ein Δ -Monoletum ist jedenfalls nicht nachgewiesen. Die Autoren geben weiter eine SEM-Aufnahme des Monoletums von innen gesehen.

Hiervon sagen sie, „the suture area appears as a shallow furrow, which does not have an abrupt contact with the surrounding walls“.

Die schon früher erkannte und nun auch von TAYLOR & EGGERT durch SEM-Photo nachgewiesene, monolete Rinne der Spore von *Aulacotheca* bezeichnet die beginnende Öffnung des vorher geschlossenen Endomonoletums. Mikrotomschnitte von *Aulacotheca elongata* der Stockholmer Sammlung zeigen auf der Oberfläche der Spore über dem Endomonoletum eine glatte Ebene (Abb. 73) oder Rinne. Dasselbe haben mir schon früher Schliffe mineralisierter Sporen sowie aus Kohle herauspräparierte Exemplare von *Zonalosporites* IBR. (al. *Monoletes* S. W. & B. oder *Schopfiipollenites* (R. POT. & KREMP) gezeigt (Abb. 101).

Unsere Abb. 73 wurde gezeichnet nach Präp. Riksmuseet Stockholm „*Aulacotheca elongata* (KIDST.) HALLE, KIDSTON Coll. 169 (type specimen), Transv. sect.“, Calderbank bei Airdrie, Scotland. Der Querschnitt zeigt, daß die Sporenexinen ausnahmsweise eine im durchfallenden Licht dunkle innere und eine helle äußere Schicht besitzen. Die innere Schicht trägt das Δ -Profil des Monoletums. Dieses ist vollkommen eingebettet in die äußere Schicht, erhebt sich also nicht über diese. Doch dringt das Δ -Profil bis zur Oberfläche der äußeren Schicht vor, so daß diese das Δ -Profil nicht bedeckt wie eine Perine, sondern vom Δ -Profil durchbrochen wird und so an dessen Bau teilnimmt. Es handelt sich demnach um Intexine und Exoexine. Eine Perine würde, ohne vom Monoletum ganz durchdrungen zu werden, über dieses hinweggehen. — Die Exoexine ist bernsteingelb und \pm dicht. Einige Sporen lösen sich — von ihr umgeben — aus der Sporenmasse. Die Intexine ist rotbraun, die Sporangiumwand fast schwarz. Im Sporangium befindet sich zwischen den Exinen der Sporen keine weitere Substanz. Die Sporen berühren einander mit ihren Exoexinen und mit diesen auch die Wand des Sporangiums. Zwischen Intexine und Exoexine befindet sich bei den untersuchten Mikrotomschnitten kein Cavum. Indessen kann sich bei mazeriertem Material die Intexine teilweise lösen und in Falten legen. (Bei der Darstellung in FB. 1970, 65, war versehentlich statt Intexine das Wort Intine, statt Exoexine aber Exine genannt worden.)

EGGERT & KRYDER Sept. 1969, 414, beschreiben die Sporen der neuen Spezies *Aulacotheca iowensis*. Sie sagen: „Grains . . . have a prominent suture . . . and have lengths that range from 88 to 165 μ .“ „The walls . . . are relatively thick (approx. 8–9 μ).“

Während die Whittleseyoideae und gerade der Typus der Gattung *Aulacotheca* kein prominentes Monoletum zeigt, wird von EGGERT & KRYDER für die neue Spezies eine prominente Marke erwähnt. Es dürfte dies nicht anders aufzufassen sein als die soeben erwähnten Angaben von TAYLOR & EGGERT 1969, 442.

Nach wiederholter eigener Untersuchung von Querschnitt-Präparaten der Sporen von Whittleseyoideae (Forsch.-Ber. 1970, 65) waren denn auch die Bemerkungen zu revidieren, die ich in Syn. 1962, 136, unter *Aulacotheca elongata* gebracht habe. Die damalige Fig. 387 zeigt nur die Intexine und daher ein erhabenes Δ . Jedoch wurde bereits früher betont, daß die Whittleseyoideae s. r. auf der Exoexine keine erhabene Marke besitzen (vgl. meine Zeichnung in Pot. & Kr. Febr. 1954, 150, Fig. 91, 92 und Forsch.-Ber. 1965, 49, Abb. 40, 41, 44).

Vielleicht ist das Endomonoletum ein Schritt zum Proximecolpus einiger späteren Pflanzengruppen. Denn, wenn sich bei den Whittleseyoideae zur Keimung zunächst nur die Sutura der Exoexine spaltet, dann bleibt die sich ausdehnende Intexine kurzfristig noch geschlossen und wirkt wie der Boden eines schmalen Colpus (Abb. 77 b, 102).

KREMP Aug. 1967, 321, bezeichnet denn auch die zu den Whittleseyoideae gehörende disperse Spore *Schopfiipollenites* (richtiger *Zonalosporites* IBR.) als praesulcat.

Die hier erfolgende Keimung verrät sich anfangs nur durch eine Rinne und später durch ein gänzlich zur Laesur gewordenen, also offenes Monoletum (Abb.

43, 62). Verschluss bleibt die gegenüberliegende Distale der Spore. Dort befindet sich in vielen Fällen ein Umbo. Das ist eine longitudinal verlaufende, also dem Monoletum parallele Ausbuchtung der Exine, die jedoch die sonstige Dicke der Exine beibehält. B. RENAULT hat gedacht, dieser Umbo sei ein keimfähiger Colpus. Zwar ist der dem Endomonoletum gegenüberliegende Umbo einem Colpus homolog, nicht aber keimfähig.

Den Vorgängen bei der Keimung z. B. von *Aulacotheca* entspricht nicht die Keimung bei Sporen mit prominentem Δ -Profil, an dessen Aufbau Intexine und Exoexine in gleicher Weise beteiligt sind (vgl. unsere Abb. 64 a b).

Wo sich, wie bei *Chasmatosporites*, aus einem Monoletum ein proximaler Colpus entwickelt hat (Abb. 84—85), könnte das Endomonoletum (Abb. 73) oder auch nur eine colpoide Navicula (Abb. 103, 104) der erste Schritt dazu gewesen sein.

Prinzipiell unterscheidet sich der Colpus von der typischen, direkt zur Keimung schreitenden Tetrademärke dadurch, daß bei der Keimung zunächst nur seine Keimarea in Form einer \pm bandförmigen Tenuitas der Exine an oder über die Oberfläche der Spore kommt. Bis dahin liegt die Tenuitas der Keimstelle in einer geschlossenen Falte. Da wir dies als das Prinzip des neuen Bauplans bezeichnen können, haben wir auf Änderungen der Tetradenmarke zu achten, die dieses Prinzip vorbereiten. Wir betrachteten zunächst das Endo- Δ , der Whittleseyoideae. Es entstand durch ein Versinken der Keimlinie (Abb. 77 a b).

Doch schon bei monoleten Farnsporen findet man eine ähnliche Tendenz. Das ist die gestreckte proximale Delle oder Navicula, als deren Kiel die Keimlinie (die Linea germinationis) verläuft (Abb. 103).

Ein älteres Beispiel hierzu ist *Pectosporites qualiformis* IMGRUND 1952 aus dem oberen Unter-Rotliegenden bis Stephan des Kaipingbeckens in China (unsere Abb. 104). Das ist nur ein extremer Fall einer häufigeren Erscheinung. „Die

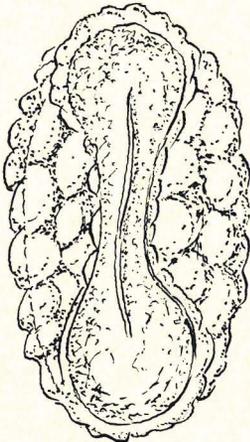


Abb. 103. *Polypodium vulgare*, rezent, im Ruhezustand mit deutlich colpoider Navicula.

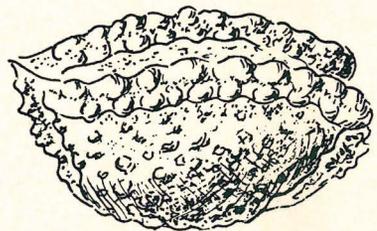


Abb. 104. *Pectosporites* IMGRUND, China, Kaipingbecken, Stephan, ca 40 μ , meridional, mit ausgeprägter einem Colpus vergleichbarer Navicula.

Proximale ist" hier wie „von einem . . . Zaun umrahmt, welcher . . . wie die Bordwand eines Schiffes um die Proximalarea herumzieht.“ (R. Por. & Kr. 1956, 148, Fig. 68). Es entsteht dadurch der Eindruck eines offenen Colpus.

Auch von der Polypodiacee *Woodwardia muensteriana* (PRESL. & STERNB.), einer phylogenetisch jüngeren Farnspore aus dem Tertiär von Hennersdorf (Abb. 80 a b) wurde im Forschungsber. vom Januar 1967, 94, 95, gesagt: „Die von der Tetradenmarke durchquerte Apexarea aber bildet eine kahnförmige Delle.“ — Abb. 80 b läßt als Mittellinie der Navicula die Tetradenmarke erkennen, die in die Navicula hinunterläuft und an deren Gegenspitze wieder hinaufgeht.

Von den rezenten monoleten Farn sei einer näher betrachtet. *Polypodium vulgare* (Abb. 103) hat ein Δ -Monoletum. Die dem Scheitel des Monoletums folgende Sutur kann sich bald, nachdem sich die Spore aus dem Tetraden-Verband gelöst hat, als schmale Fissur ein wenig öffnen, ohne noch die Exine ganz zu durchschneiden. Nach der Befreiung aus der Tetrade hat die Spore zunächst ein ziemlich geradliniges Proximalprofil. Zur Ruhezeit jedoch wird das Proximalium konkav. Die Spore wird bohnenförmig, anfangs nur im näheren Bereich des Monoletums, wodurch dieses, wie zum Schutz in einer Navicula versinkt, deren Kiel nun das Monoletum bildet. Manchmal entsteht bei *Polypodium vulgare* eine extreme Navicula, die dann ähnlich, wie der Monocolpus gewisser *Pollenkörner* Infundibula zeigt (Abb. 103). Nicht alle monoleten Farnsporen neigen in gleicher Weise zur Bildung einer Navicula.

Das Monoletum selbst ist im Prinzip das gleiche wie bei anderen Polypodiaceae, so bei *Woodwardia radicans*, *Blechnum brasiliense*, *Asplenium ruta muraria*.

Bei manchen Entwicklungsstadien vieler Sporen monoletter Filicales ist nur der zentrale Teil des Monoletums in dieser Weise wie zum Schutz der Keimstelle eingesunken. — Hierzu macht auch G. O. W. KREMP, August 1967, 316, eine Bemerkung. Er schreibt:

„The spores are bean-shaped and the aperture is embedded in a microscopical trough in the central part of the dorsal side.“

Auf die hypothetische Auslegung KREMPs sei nicht eingegangen, jedoch hat er gesehen, wie der Δ -Querschnitt der monoleten Marke durch die Einschmiegung am Boden der Navicula \pm reduziert wird (Forschungsber. 1967, Fig. 179). Man kann aber nicht sagen, das Δ -Profil gehe bei allen monoleten Farnsporen schon völlig verloren. Im Auslaufen der Entwicklung auch des Triletums verschwindet dessen Δ -Profil in manchen Fällen. Das Δ -Monoletum aber ist sogar bei bisaccaten Sporen manchmal noch vorhanden, so bei *Lueckisporites*.

Ein weiterer Weg zum Colpoid, ausgehend vom langlebigen Bauplan der Lambdamarke, endet bei den rezenten Equisetaceae (Abb. 59). Hier ist ein Monoletum entstanden, welches des Δ -Reliefs entbehrt (R. POT., FB. 1967, 52, 53). LUGARDON Dez. 1969 schildert es bei *Equisetum maximum* als eine kleine ovale, durch Reduktion der Exoexine (= Exospor B, bei LUGARDON) entstandene Senke (die aber bei früheren ontogenetischen Stadien geschlossen war. R. POT.). Den Boden der Grube bildet nur noch eine dünne Schicht der Exoexine und die Intexine (Exospor A, bei LUGARDON). Des weiteren hat die Intexine an der Innenwand der Exine unter der Grube ein linsenförmiges Kissen produziert, den *Obturator* LUGARDON's (unsere Abb. 59). Dieses Kissen ist bezeichnenderweise nur unter der Grube mit der Intexine verwachsen und dehnt sich dann weiterhin ohne Zusammenhang mit der Wand, wie eine Colpusfalte (Ruga), unter der Exine aus (nur ist kein hohler Innenraum in dem Kissen, abgesehen von einigen bezeichnenden Vakuolen, die LUGARDON's Mikrobilder zeigen). Auch ohne diese Eigentümlichkeiten ist der Obturator oder Innendeckel ein Homologon desjenigen Teils eines normalen Proximecolpus, der, solange der Colpus verschlossen,

die eingefaltete Ruga bildet. Die Funktion mag eine andere sein. LUGARDON deutet an, hier sei u. a. ein Stützpunkt für die darüber befestigten Ansätze der Elateren. Die ovale Senke oder Grube in der Oberfläche der Exoexine ist jedenfalls ein Homologen des sich über dem Colpusboden langsam öffnenden Colpusmundes (des Colpostomas, der Rimula).

Dieser Weg des *Equisetum*-Colpoids, wie auch der folgende, ist nicht zum ausgereiften Colpus gelangt.

Im Monoletum der rezenten Equisetaceae ist aber damit, unabhängig von anderen Wegen, nur etwas an den Monocolpus erinnerndes entstanden, eine homologe und doch fremde Konvergenz.

Nicht auf dem Wege zum phanerogamen Monocolpus liegend und ebenfalls nur als Konvergenzerscheinung zu werten, ist auch der Bau des Monoletums einiger Hepaticae (Abb. 82, 83). Dr. R. GROLLE, Jena, danke ich diesbezügliches, zumeist von ihm selbst bestimmtes Material, so Sporenpräparate von *Nardia geoscyphus* (de Not) LINDB. (Elbsandsteingebirge), *Pleurozia gigantea* (WEB.) LINDB. (NO-Neuguinea), *Schistochila aligera* (NEES) JACK & STEPH. (NO-Neuguinea). Die Sporen dieser Lebermoose sind monolet und besitzen ebenfalls keine prominente Marke. Es handelt sich aber auch nicht um ein Endomonoletum mit Δ -Querschnitt der Intexine, sondern vorgreifend um ein Colpoid, bei dem die Exine längs des proximalen Monoletums, und mindestens solange die Spore sich im Tetradenverband befindet, colpusartig eingefaltet und dabei manchmal nicht so dick wie die übrige Exine ist. Somit kann ein Monoletum durch ein colpoides Gebilde vertreten werden. Solche Konvergenzen sind in der Pflanzengeschichte nicht nur einmal zu finden.

Es sei hier nochmals des liassischen *Chasmatosporites* NILSSON gedacht (Abb. 84, 85), der einen echten proximalen Colpus besitzt und zunächst als disperse monoletete Spore bezeichnet wurde (Abb. 86, 105—108).

Bei *Chasmatosporites* wie bei den erwähnten Lebermoosen ist die proximale Spalte im Tetradenverband der Spore fast geschlossen (Abb. 84), und bei dem Lebermoos *Pleurozia gigantea* (Abb. 83) wird, wie bei *Chasmatosporites* (Abb.

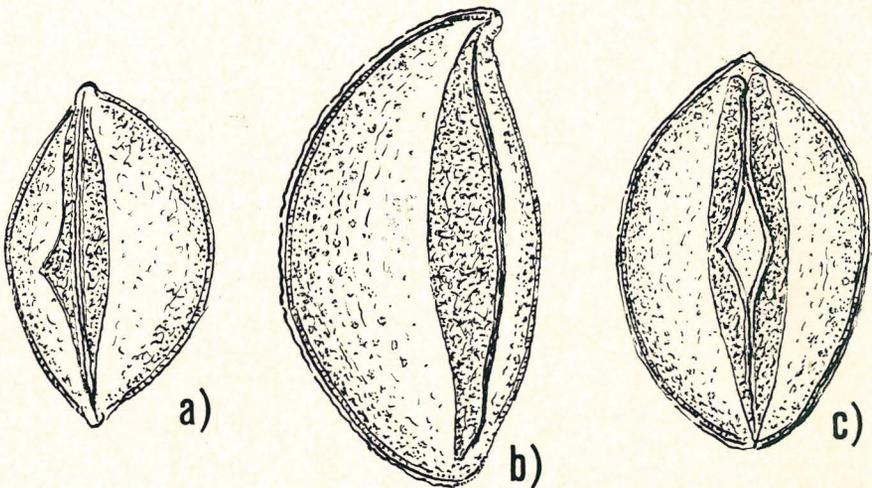


Abb. 105 a b c. *Chasmatosporites* NILSSON, Proximecolpus geschlossen (a, b), dunkel der Colpusboden (das Colpedaphon), Colpus sich am Apex rhombisch öffnend (c).

108), nach der Entfaltung des Colpoids dieses inmitten eines etwa circulären Äquatorumrisses ebenfalls \pm circular.

Einen ähnlichen Colpus wie der jurassische *Chasmatosporites* besitzt die Palme *Parascheelia anchistrophylla* (Cocoideae). Jedoch liegt hier der Colpus distal, und Palmen sind im Jura nicht vorhanden. Auch bei *Parascheelia* kann der geschlossene Colpus einem wallartigen Δ -Monoletum gleichen. Auch hier bildet sich bei der Öffnung des Colpus eine \pm circularäe dünnwandigere Fläche. Vor der Öffnung des Colpustandes (des Colpostomas) ragt diese nun ausgespannte Haut (das Colpedaphon) zusammengefaltet in das Innere der Spore (THANIKAI-MONI 1970, Taf. 13, Fig. 243—248; dort keine diesbezügliche Beschreibung).

16. Der proximale Monocolpus

Als Beispiel unter den Fossilien kann *Chasmatosporites* NILSSON 1958, eine disperse Spore aus dem Lias von Schonen, dienen (Abb. 105).

Entgegenkommend lieh T. NILSSON mir die Präparate.

Chasmatosporites ist nicht, wie zuerst angenommen wurde, monolet, sondern monocolpat, und dies in spezifischer Weise. Es besteht, bevor der Colpus sich öffnet, ein besonders fester, glatter Verschluß seines Mundes, des Colpostomas, früher Rimula. Das ergibt eine Ähnlichkeit mit dem Monoletum der Medullo-saceae, welche kein Lambda-Relief, sondern ein Endolambda (Endotectum) besitzen und damit vielleicht eine Tendenz zum Colpus aufweisen.

Ein Vergleich von *Chasmatosporites* mit fossilen Cycadaceen ist nicht möglich, weil deren Sporen bisher in situ nicht hinreichend erhalten gefunden worden sind.

TH. N. TAYLOR Apr. 1969, S. 294, erinnert an die frühe Gegenwart der Cycadales durch Fotos einiger Schiffe von Coalballs aus dem Oberen Pennsylvan (Mattoon Formation). Indessen zeigt sein Mikrofoto D nicht Genügendes zum Bau der Apertur der Pollenkörner. Im Text wird gesagt „radially symmetrical... typically compressed... polar view... circular... 26 μ in diameter... wall thick... ornamented by projections that extend out from a tectate exine“.

„The strobili most closely resemble those of *Stangeria* among living cycads“.

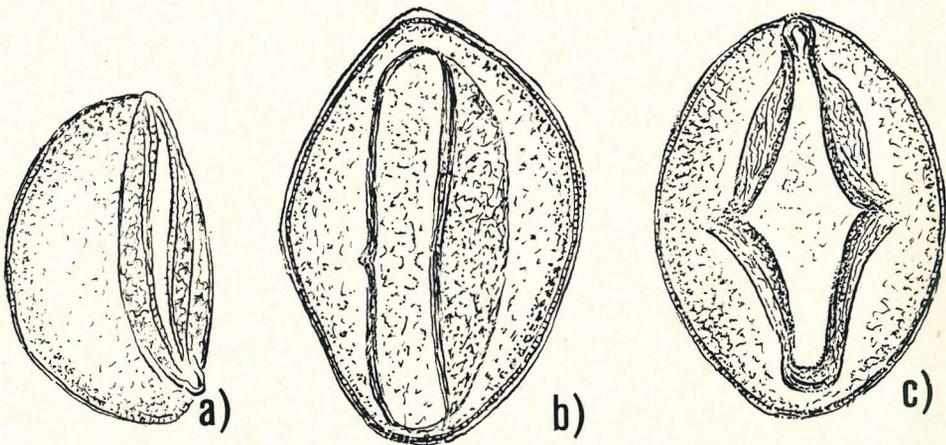


Abb. 106 a b c. *Chasmatosporites*; Colpus sich in ganzer Länge schrittweise öffnend, wobei allmählich ein rhombischer Colpusmund (Colpostoma) entsteht.

Auch von TH. N. TAYLOR & D. A. EGGERT 1969, S. 104, wird auf den Bau der Germinalien nicht näher eingegangen. Die „projections“ erinnern \pm an die von *Hoegisporis* COOKSON.

POCOCK & JANSONIUS 1969, S. 156, Taf. 2, vergleichen nach eigener Untersuchung von Präparaten T. NILSSONS die disperse Spore *Chasmatosporites* NILSSON 1958 aus dem Lias von Schonen mit der rezenten Cycadacee *Encephalartos laevifolius*, deren Sporen sich \pm weit, rhombisch öffnen können.

Abb. 105—109 sind Zeichnungen nach Präparaten NILSSONS. Der zunächst eingefaltete Colpus von *Chasmatosporites* (unsere Abb. 105 a b) erinnert an den Zustand von Sporen der Peltaspermaceae, solange diese noch innerhalb des Sporangiums lagern. Die Gestalt ist kahnförmig und am Bug und Heck \pm leicht geschnäbelt.

Abweichend von den Sporen der Peltaspermaceae (*Antevsia*) und auch vieler Bennettitales beginnt die Entfaltung von *Chasmatosporites* nicht an den beiden Enden des Colpus durch Infundibula, sondern im mittleren Bereich des Colpus in rhomboider Form (unsere Abb. 105 c, 106 c, 107, 108 a). Dieses Rhomboid er-

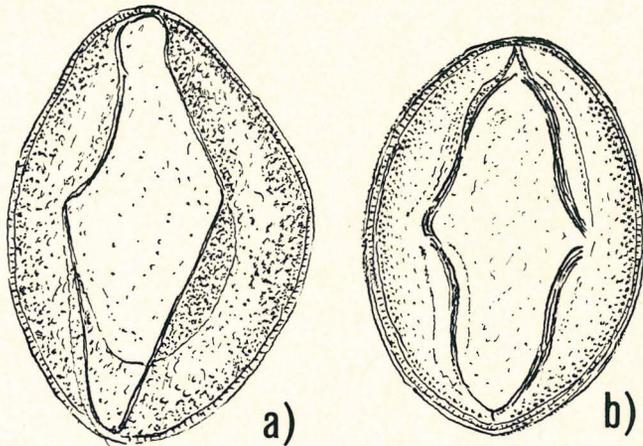


Abb. 107 a b. *Chasmatosporites*. Der rhombische Colpusmund weitet sich, so daß das Colpedaphon (der Colpusboden) sich ausdehnt.

weitert sich und wird schließlich, wie auch der Gesamtumriß des Kornes, \pm circular (unsere Abb. 108 b, 109). Die sehr circularen Linien (Abb. 108 b) sind bei den bisher untersuchten fossilen und rezenten Cycadopsida noch nicht gesehen worden. Vor Erreichung der circularen Colpusumgrenzung können auch dreieckige Umrisse durchschritten werden (unsere Abb. 128). Aber Rhomboid und Zirkel sind typisch. Das Dreieck erinnert an trichotome, das Rhomboid an tetrachotome Aperturen.

Der schmale, aus Falten der Exine gebildete Wall, welcher zum Schluß die circularen Keimarea, das Colpedaphon umgibt, ist wohlgeformt. Er kann aus zwei bis drei Abschnitten bestehen (unsere Abb. 109), was dann an manche Sporen von *Androstrobos* (Nilssoniaceae) (Abb. 122) und *Stenomischus* (Nilssoniaceae incertae sedis) erinnert.

Anfangs ist der Colpusmund von *Chasmatosporites* fest geschlossen (unsere Abb. 105 a b). Die Verschlusslinie ist eine gerade Rinne, meist ohne jeden Knick in ihrer Mitte und verläuft auf der nicht oder kaum gewölbten Hemisphäre der

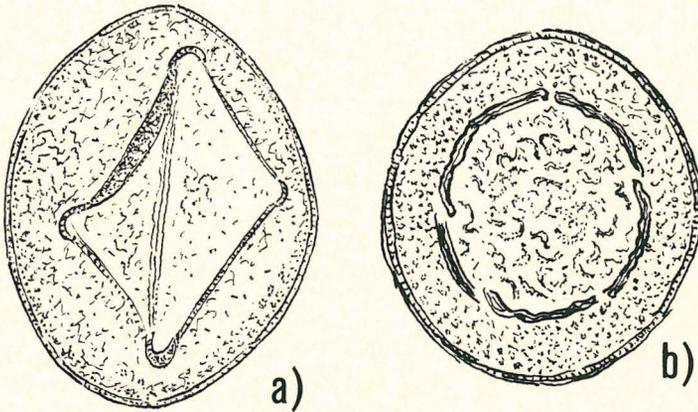


Abb. 108 a b. *Chasmatosporites*. Das rhombische Colpostoma wird kreisförmig. Ein circularer Wall umgibt das nun freiliegende Colpedaphon, den straff ausgespannten dünneren Colpusboden (b). Die longitudinale Faltrace (a) vergl. mit 134 b.

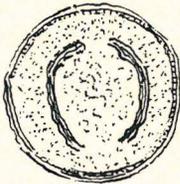


Abb. 109. *Chasmatosporites*; in diesem Fall ist der Wall um den Colpusboden zweiteilig.

Spore parallel zu deren Hauptachse bis hinein in den Bug- und Heckvorsprung. Der eingefaltete Colpusboden ist dann, wenn das Korn sich \pm in Äquatorprojektion zeigt, beiderseits der Linie des Colpusmundes zu sehen (unsere Abb. 105 a c); falls das Korn mehr den Meridianumriß präsientiert, findet man den Colpusboden nur an einer Seite des Colpusmundes als dunkleren Streifen (unsere Abb. 105 b).

Die Öffnung des Mundes beginnt oft in dessen Mitte durch Bildung eines langgestreckten Rhombus (unsere Abb. 105 c, 106 c), der sich verlängert (unsere Abb. 107 a b), wobei auf der Bug- oder Heckspitze kleine offene Ösen entstehen können (Abb. 106 c). Gleichzeitig verbreitert sich die Mundöffnung in ihrer Mitte wobei zunächst ein deutlicher Rhombus gewahrt bleiben kann (Abb. 107 b), weil sich in der Mitte des Mundes zentrifugal wirkende Zugwinkel zu bilden vermögen (Abb. 106 c).

In den Präparaten NILSSONS befinden sich auch wenige Sporen, bei denen die Öffnung des Colpusmundes an dessen beiden Enden durch Infundibula erfolgt. Diese Sporen gehören einer anderen Spezies an.

Das rhombische Colpostoma von *Chasmatosporites* weitet sich aus, bis ein großer kreisförmiger Umriß erreicht ist. Hierbei wird der Colpusboden wie ein Trommelfell gespannt (Abb. 108 b, 109). Er bleibt von wallartigen schmalen Zugfalten umringt und \pm in einem etwas tieferen Niveau als die umgebende Exine. Die im Colpusboden, wie in der ganzen Exine vorhandene Stäbchenschicht, wird bei der Ausspannung und folglich Dehnung des Colpusbodens verändert. Der Colpusboden wird dünner, und sein vorher mehr gedrungenes, microreticulates Muster wird zu vermiculaten Formen auseinandergezogen (unsere Abb. 108 b).

Ich konnte in den mir von T. NILSSON geliehenen Präparaten keine Exemplare finden, die durch Tetradenlage verraten hätten, welches ihre Proximale sei. T. NILSSON 1958, 52, aber versichert, daß bei *Chasmatosporites* die „Sulci sich ursprünglich längs einer Linie, die die Achse der Muttertetrade darstellt, direkt berührt haben“. Zur Bestätigung dessen bildet NILSSON 1958, Taf. 3, Fig. 11, zwei Sporen ab, die wenigstens mit einem Ende ihres Colpus einander berühren, wobei die Colpusseiten einander zugewendet sind.

Die Beobachtung T. NILSSONS wird richtig sein, denn die Spore von *Chasmatosporites* zeigt die Gestalt eines Kugelsektors, bei dem der Colpus auf der geraden Schneide des Sektors liegt. Das spricht für die proximale Lage des Colpus. Die gerade Schneide eines Kugelsektors kann nur proximal liegen.

Auch bei den rezenten Anonaceae der Magnoliales liegt der Colpus als Proximecolpus auf der geraden Schneide des Kugelsektors, so bei *Asimina reticulata*, während der Colpus z. B. bei der rezenten *Magnolia acuminata* L. (N. Amerika) auf der am stärksten gewölbten Längsseite des Korns zu finden ist. Das erkennt man am besten, solange das Colpostoma (der Colpusmund) des Colpus noch dicht geschlossen ist. Er folgt dann bei *Magnolia acuminata* der convexen Biegung der rundlich aufgeblähten Distalen der Exine. Manchmal findet sich in seiner Mitte ein Geniculus. Bei *Chasmatosporites* dagegen ist die Achse des Colpusmundes gerade bis fast gerade. Öffnet sich der Colpusmund von *Magnolia acuminata*, dann gleichmäßig auf ganzer Länge oder etwas betonter an beiden Enden des Colpusmundes durch schwache Infundibula. Bei *Chasmatosporites* indessen beginnt die Öffnung des Colpusmundes meist rhomboid in der Mitte des Colpostomas. Das Reticulum ist bei *Magnolia* feiner. Lumina $< 1 \mu$.

Die Magnoliales scheinen seit der älteren Kreide vorzukommen.

17. Das funktionslose (inaktive) Triletum und Monoletum

Bei den Cordaitaceae der Coniferopsida ist die nur manchmal noch vorhandene, meist als Triletum ausgebildete Tetramadenmarke wohl meist nicht mehr keimfähig (Abb. 110, 111). Sie eignet nur noch manchen Exemplaren, vielleicht

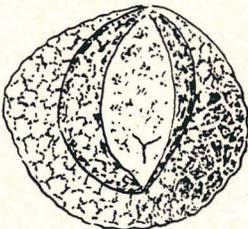


Abb. 110. *Cordaianthus*; Sporen ca. 800 \times , aus inkohltem Zapfen von Stirlingshire mit Triletum.

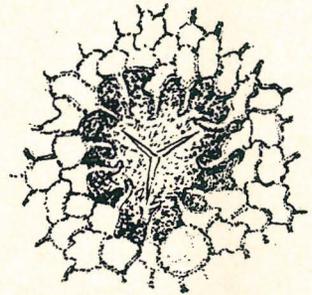


Abb. 111. *Cordaianthus* sp., mineralisiert, Frankreich, Stephan; Triletum, von dem sich das Reticulum zurückgezogen hat, so daß das Triletum jetzt in einer Delle vornehmlich auf der Intexine ruht und auch vorher die Exoexine nicht als Relief überragte.

auch Arten, und man findet das Triletum wohl deshalb nicht offen, weil der distale Colpus (d. h. Sulcus) dessen Funktion übernommen hat (s. S. 82).

Soweit die Cordaitaceae das Triletum überhaupt noch besitzen, zeigt es nicht mehr das erhabene Lambda-Profil. Die Exoexine und ihr Infrareticulum gehen in Höhe des Scheitels des Triletums an dieses heran, so daß die Oberfläche der Exoexine nicht mehr vom Triletum überragt wird. Bei manchen Exemplaren zieht sich die Exoexine nachträglich mit Reticulum und Exolamelle vom Triletum ein wenig zurück. Dann liegt das Triletum inmitten einer kleinen Area (Abb. 111), in der die Exine dünner ist. Die meisten der Sporen von *Cordaianthus* besitzen kein Triletum oder Monoletum, doch öfter als man bisher dachte, ist bei silifizierten Stücken der Pariser Sammlung RENAULTS ein deutliches, scharf und geradlinig begrenztes Triletum anzutreffen.

Auch bei den Stockholmer Präparaten wurde wiederholt aber nicht häufig ein gut ausgebildetes feines geradliniges Triletum gefunden, das nicht als Λ -Triletum ausgebildet ist, welches das Niveau der Exoexine überragt, wie auch das Endomonoletum der Medulloseae sich nicht über die Oberfläche der Exine erhebt.

Das Triletum ist sowohl der infrareticulaten Exoexine als auch der Intexine eingefügt. Manchmal ist, wie gesagt, die Exoexine in der unmittelbaren Umgebung der triletalen Marke aufgerissen (nicht so die Intexine). Das Reticulum weicht dann von den Y-Strahlen zurück. Man sieht den Rißbrand der Exoexine. Aber die glatte Intexine mit dem noch ungeöffneten Triletum wird darunter unlädiert erkennbar, von den Fetzen der reticulaten Exoexine umgeben (Abb. 111).

Außer diesen bei *Cordaianthus* stets nur seltenen Trileta, kommen dort auch *Monoleta* vor (unsere Abb. 96). Hier ist das Monoletum ausnahmsweise ein wenig offen. Damit entsprechen diese Sporen dem Habitus *Potonieisporites*.

Die Cordaitaceae haben also eine alte Eigenschaft der Tetradenmarke abgelegt — das die Exoexine überragende Λ -Profil. Dies geschah hier in Relation zur Entstehung eines distalen Colpus.

Ein entsprechendes, manchmal nicht mehr nachweisbares Triletum haben auch die rhäto-jurassischen Hirmeriellaceae (al. Cheirolepidaceae). Dem Triletum gegenüber liegt dort eine distale Pore, die wahrscheinlich die Keimfunktion übernommen hat (Abb. 112). Das Triletum von *Hirmeriella* (al. *Cheirolepis*) *muensteri* (SCHENK) (Präp. zu HARRIS 1957, 300, Abb. 5 A—C, Taf. 8, Fig. 7—9, Süd-Wales, Rhaet-Lias) ist ebenfalls nicht mehr das Λ -Triletum der Pteridophyta. Es ähnelt im Bauplan demjenigen der Cordaitaceae. Unsere Abb. 112 zeigt das Triletum als sehr kleinen Rest auf dem proximalen Pol. Ihm gegenüber liegt die distale Pore, die durch eine Tenuitas der Exine infolge Reduktion der Exoexine gekennzeichnet ist. Das Triletum indessen liegt inmitten einer proximalen Tenuitas von meist dreieckigem Umriß (Abb. 112) —, also wie nach dem Rückzug der Exoexine bei den Cordaitaceae in einer flachen Grube, die auch hier entstand, weil sich die Exoexine vom Triletum ablöste und zurückzog. Auch bei *Hirmeriella* al. *Cheirolepis* bestand die Tenuitas nicht von Anfang an. Die dreieckige Tenuitas ist erst dann entstanden, als sich die Exoexine wie bei *Cordaianthus* vom Triletum entfernte. Bei manchen Exemplaren der *Hirmeriella* al. *Cheirolepis*-Sporen sind daher die Seiten des das Triletum umgebenden Dreiecks in ihrer Mitte noch nach innen geknickt, da sie vorher in den Winkeln der Y-Marke lagen (Abb. 112).

Bei den weiteren Coniferopsida zeigen einige der älteren Gattungen außer dem distalen Colpus noch stets die Tetradenmarke, so *Ullmannia* (meist monolet, Abb. 97), *Lebachia* (monolet), *Voltzia* (meist monolet). Da die Tetradenmarke

hier — anders als bei den Cordaitaceae — manchmal offensteht, ist gelegentlich gesagt worden, sie sei neben dem Colpus vielleicht noch funktionsfähig; so bei *Ullmannia* bzw. der Sporengattung *Lueckisporites* (Abb. 113), die \pm zu *Ullmannia* gehört und deren Δ -Monoletum gelegentlich eine weite Laesur aufweist.



Abb. 112. Das Triletum von *Hirmeriella* liegt in der durch Rückzug der Exoexine entstandenen Δ -Tenuitas; distal die Pore.

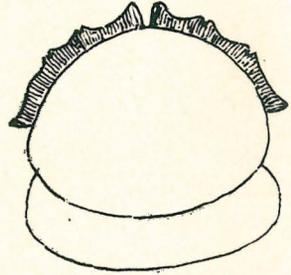


Abb. 113. *Lueckisporites* R. Pot. & KLAUS, 60 μ , der Querschnitt zeigt oben das rinnenförmig geöffnete Monoletum.

Die Tetradenmarke fehlt den Caytoniaceae (bisher), Corytospermaceae (Abb. 90), Cycadales und Nilssoniales. Letzteres sei betont, weil bei den meist rein monocolpaten Cycadeoideales (Bennettitales) Formen eingereicht worden sind, die ein Triletum und keinen Colpus aufweisen, so der rhätische *Cycadoccephalus* (Abb. 61) und *Williamsonianthus* (Abb. 76) aus dem Keuper. Bei den Caytoniaceae wäre noch die teils dazu gehörende Sporengattung *Vitreisporites* zu nennen, die ein kaum bemerkbares Triletum haben kann.

Bei heutigen Coniferen sehen wir die Tetradenmarke nur noch vereinzelt an einigen Exemplaren von sonst davon freien Spezies (z. B. bei *Pinus*).

Man erkennt, daß die Tetradenmarke als Triletum oder Monoletum weit über die Pteridophyten hinaus gegeben ist, und zwar sowohl als funktionsfähiges Organ als auch als Rudiment.

Auch das waren Beispiele für „die Inkongruenz der Entwicklung der Organe“: Das heißt, die Entwicklung eines Organs braucht nicht die aller Organe nach sich zu ziehen.

Somit gelangt die Tetradenmarke auf einer ihrer Entwicklungslinien, sei es als Triletum, sei es als Monoletum, zu den älteren der Coniferenfamilien, dort als schließlich funktionslose Erinnerung an Vergangenes neben dem distalen Colpus oder Porus noch einige Zeit bestehend, um endlich bei den dann folgenden und den modernen Coniferen gar nicht mehr oder nur noch selten bei einzelnen Exemplaren von Sporen aufzutauchen. Dafür bildete sich auf der Distalen ein funktionsfähiges Germinalium (der Colpus oder die Pore). So gut wie überall verschwand dabei die proximale Tetradenmarke schließlich gänzlich, ohne bis zuletzt der Keimung zu dienen. Ihr morphologisches Homologon bleibt jetzt nichts als der leere Platz auf der proximalen Exine, den die Marke einst eingenommen hat.

Dieses völlige Erlöschen ist nicht auf allen Entwicklungswegen das Schicksal der Tetradenmarke gewesen. Es gibt Wege der schrittweisen Umformung der Tetradenmarke in anders gestaltete proximale Aperturen? Einer dieser Wege könnte bei den monoleten Whittleseyoideae, ein anderer bei den triletten Cycadeoideales (Bennettitales) beginnen.

18. Der Monoporus, seine Anfänge

Bei unserer Betrachtungsweise haben wir den Porus als eine räumlich beschränkte, \pm kreisförmige Exinentenunitas oder Durchbrechung der Exine aufzufassen. Er ist nicht immer von einer \pm ringförmigen, \pm breiten Crassitude der Exine in Form eines Anulus umgeben.

Ohne laufenden Zusammenhang, jedoch als Homologa distal polarer Aperturen, finden wir bei manchen fossilen Selaginellaceae (Abb. 114), so bei der Mikrospore von *Selaginellites crassicinctus* Hosk. & Abb. aus dem Mittl. Pennsylvan (Syn. Sp. in situ 1962, Fig. 38), sowie bei der Sporengattung *Cirratrirdites*, distal polare Foveae, nämlich ein bis mehrere circuläre Gruben, deren Boden eine geschwächte Exine aufweist. Es sei auch an das distale Hilum der Marchantiaceae erinnert (Abb. 48, 140).

Das distale Hilum der Hepaticae können wir nicht unbedingt in diese Reihe aufnehmen, Es ist kein vorgebildeter Keimapparat, sondern lediglich die Stelle, wo sich die Exine bei der Keimung unter unregelmäßigem Zerfall öffnet. Der Japaner H. INOUE (Dez. 1960) meinte jedoch, die distale Keimung sei bei den Hepaticae die ursprünglichste, denn es sei ebenso als ursprüngliches Verhalten zu bezeichnen, wenn die Sporentetrade vor der Keimung nicht zerfalle; daher gebe es zunächst keine andere Möglichkeit als die distale Keimung.

Beispiele für frühe Existenz einer distal-polaren Pore bei trileten Sporen sind *Distalanulisporites* KLAUS 1960 (Syn. IV 54), aus der Trias von Kärnten und *Annulispora* DE JERSEY 1959 (Syn. V 33), deren Typus aus dem Lias Oberschlesiens stammt. Diese Sporen besitzen eine distale, umringte Pore und dazu das Triletum (man sollte die beiden Gattungen zusammenziehen).

Instruktiv ist *Annulispora microan(n)ulata* DE JERSEY 1959, 1971, Taf. 3, Fig. 2, aus der Trias von Queensland. Hier kann gewiß von einem die distale Pore umgebenden Anulus gesprochen werden.

In den erstgenannten Fällen gehören die Mutterpflanzen der Sporen noch zu den Pteridophyten. Bald jedoch erscheinen die spätriassischen bis altjurassischen Formen, die trotz des verbleibenden Triletums die distal-polare Pore wahrscheinlich schon als Keimapparat benutzen. Die bekannteste dieser Formen ist *Classopollis*, vergleichbar mit dem Pollen von *Cheirolepis* (jetzt *Hirmeriella*), wo wie bei manchen älteren Coniferen, das Triletum verkümmert ist.

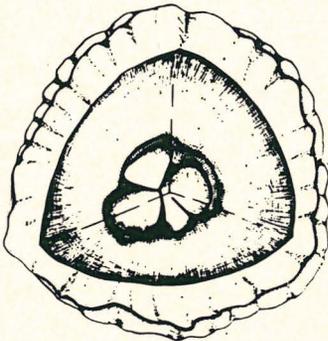


Abb. 114. *Selaginellites crassicinctus* Hosk & Abb., Mikrospore 82 μ , distal einen bis mehrere Foveae zeigend, O. Kansas, Mittel Pennsylvan (vgl. Abb. 140).

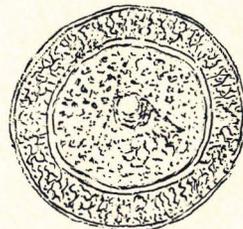


Abb. 115. *Hirmeriella* mit distalem Porus und proximaler Δ -Tenuitas, das ist die Fläche, in der manchmal noch das rudimentäre Triletum sichtbar ist.

Dieser Weg des Monoporus von den Pteridophyten zu den Coniferen scheint kontinuierlich zu sein. Keine plausible Verbindung jedoch findet sich zu den Monoporen der Angiospermen.

So wie der erste Colpus des Palaeophyticums sich auf der Gegenwand der Tetradenmarke bildet, so entsteht auch der vielleicht erste Porus in der Oberen Trias auf dem Distalium, u. a. bei *Hirmeriella* al. *Cheirolepis*. — *Hirmeriella* besitzt die als *Classopollis* bezeichnete Sporengestalt, die auch bei *Masculostrobos* im Jura von Iran angegeben wird (J. LINNEAU Soc. [Bot.] 61, 384).

Es ist, als ob bei den *Coniferopsida* zur Bildung von Colpus und Porus der Tetradenmarke ausgewichen werde, die nicht umgeformt, sondern zunächst \pm funktionslos wird und dann meist völlig verschwindet. Ihr proximaler Platz wird auf diesem Entwicklungsweg nie wieder von einer Apertur eingenommen.

Damit ist nicht gesagt, es gebe nicht noch andere Richtungen, bei denen sich die Tetradenmarke unmittelbar in andersartige Keimapparate verwandelte. So denke man an ihre beginnenden Spezialisierungen bei den Whittleseyoideae und den Bennettitales (*Williamsonianthus*).

Bei der in der Obertrias erscheinenden und im Verlauf des Mesozoikums aussterbenden Coniferengattung *Hirmeriella* al. *Cheirolepis* zeigen sich monoporate Sporen in situ (Abb. 46, 115). Diese Sporen besitzen gegenüber der nicht mehr immer vorhandenen Tetradenmarke eine oft sehr kreisrunde, scharf begrenzte Pore ohne randliche Verdickung (sowie eine subäquatoriale Canalula, einen Zonocolpus?). Aus der Pore kann sich bei *Hirmeriella* gelegentlich eine Mamilla erheben, ähnlich der bei den heutigen und fossilen Taxodiaceae (Abb. 118 a, 120).

Mag auch der hirmerielle Monoporus einer der ersten der Pflanzengeschichte sein, er kann nicht als Vorfahre desjenigen mancher Angiospermen gelten. Der Porus der Angiospermen ist eine fremde Convergenz gegenüber dem der Coniferen.

Man betrachtet die colpoiden Sporen der Angiospermen als ursprünglicher denn die poroiden (Abb. 119). Bei den *Coniferopsida* sind die colpoiden Sporen ebenfalls die entwicklungsgeschichtlich älteren. Die Reihenfolge der Konvergenzen würde somit bei den Angiospermen dem von den Gymnospermen vorgezeichneten Verhalten unabhängig folgen.

Nicht sicher sind die Poren der jurassischen Gattungen *Brachyphyllum* und *Pagiophyllum*.

Die monoporaten Sporen aus Fruktifikationen der Glossopteridaceae des Perm sind zweifelhaft (R. Pot. 1962, 154).

Schon bei den *Hirmeriellaceae* al. *Cheirolepidaceae* ist das Rudiment der Tetradenmarke, ein Triletum, nicht mehr stets zu erkennen. Es ist daher verständlich, wenn in der Oberen Trias und im Jura disperse Sporen gefunden werden, die das Triletum gar nicht mehr zeigen, aber — obwohl nur porat — doch wohl ebenfalls zu den Gymnospermophyta gehören (Abb. 116).

Auch diese dispersen monoporaten Sporen finden sich zuerst in der jüngeren Trias und weiter im Jura.

Der Typus von *Exesipollenites* BALME, Dez. 1957, Taf. 12, Fig. 123—125, stammt aus dem Unteren Jura West-Australiens (Abb. 116 a). Es ist auch hier zu vermuten, daß es sich um die Spore einer Conifere handelt. Sie wurde zusammen mit der dispersen Spore *Classopollis* gefunden, die meist den *Hirmeriellaceae* al. *Cheirolepidaceae* angehören dürfte und ebenfalls gegenüber dem manchmal noch vorhandene Triletum, eine Pore zeigt (Abb. 116 a). Neben dem typischen *Classopollis* gibt es außer *Exesipollenites* noch andere disperse monoporate

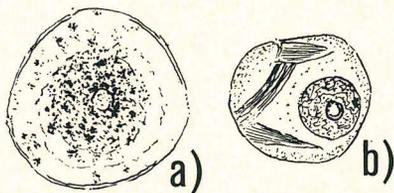


Abb. 116 a) *Exesipollenites* BALME, ca. 30 μ , Australien, U. Jura, mit „Porus“, wohl ebenfalls zu den Coniferales gehörend. b) von MÄDLER 1964 hier eingereiht, Börsum, Mittelrhät, 37 μ .

Abb. 117. *Sciadopityspollenites* RAATZ, 34,3 μ , Ville, Miozän, vgl. die Apertur mit den vorigen.

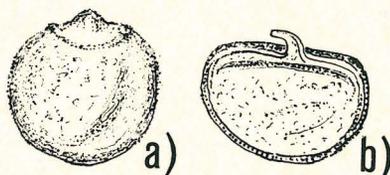
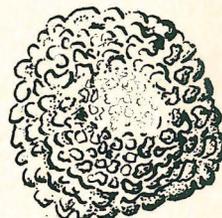


Abb. 118 a) *Metasequoia* MIKI, rezent $\pm 25 \mu$, mit distal als Mamilla austretender Intexine, vgl. mit Abb. 100.

Abb. 119. Habitu Graminearum, dispers, ca. 40 μ , Nigeria, Mitteltertiär.

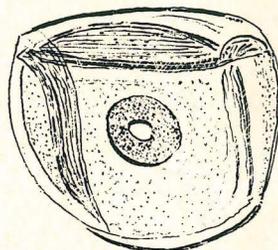
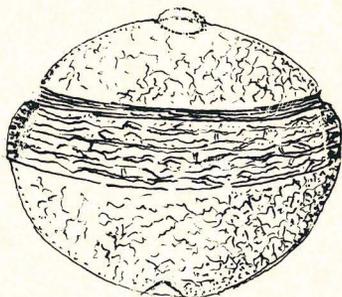


Abb. 120. *Hirmeriella* (al. *Cheirolepis*) mit distalem Zonocolpus, distaler Mamilla, äquatorialem Kryptosaccus und proximaler, oft kein Triletum mehr enthaltender Δ -Tenuitas.

Sporen. Sie haben keinen äquatorial gestreiften Gürtel wie *Hirmeriella* al. *Cheirolepis* und *Classopollis*, können anders verziert sein und das Triletum kann fehlen.

Eine von MÄDLER, Dez. 1964, 181, Taf. 2, Fig. 12, 15, im Mittelrhät von Börsum, gefundene, zu *Exesipollenites* gestellte Spore (Abb. 116 b), hat einen breiteren, die Pore umgebenden Anulus als die Gramineen und kein Triletum.

In der Reihe der fossilen Gymnospermophyta zeigt sich die monoporate Spore jedenfalls nach der monocolpaten und vor der trichotomocolpaten.

Der distale Monoporus ist hier wohl der auf eine Pore reduzierte Colpus früherer Coniferen. Zwischen Colpus und Porus steht in etwa die Apertur von *Sciadopityspollenites* (Fig. 117).

Diese distal polare Pore wäre dem distalen Colpus von *Cordaianthus* und dem Colpus der heutigen Coniferen homolog und ebenso den distalen Germin-

nalien der Taxodiaceae (einschließlich der Sciadopityaceae). Die Taxodiaceae haben rundliche Keimstellen (Abb. 118), die schon eher an die der Hirmeriaceae oder Cheirolepidaceae erinnern, zumal auch die Keimstelle der Hirmeriaceae als Mamilla (Abb. 120) ausgebildet sein kann (Forsch.-Ber. 1970, Fig. 135). Der Zonocolpus jedoch und so gut wie stets die inaktive Tetradenmarke wären den tertiären und rezenten Coniferen verlorengegangen.

Im Jugendstadium ist das Colpostoma von *Metasequoia* geradlinig gestreckt und wird erst dann zur poroiden Rundung. Das entspräche dem vermuteten phylogenetischen Verlauf.

Nach J. MULLER 1970, 421, ist erwiesen („established“), daß die distal monoporate Sporen sowohl der Dicotyledonen als auch der Monocotyledonen, aus den monosulcaten Sporen hervorgegangen sind. Es würde damit, ohne verwandtschaftlichen Zusammenhang, derselbe Weg noch zweimal beschritten werden, den zuvor die Coniferopsida gegangen sind.

Die Entstehung der \pm circulären, von einem „Wall“ umgebenen Fläche aus dünnerer Exine bei Öffnung des linearen Colpustandes, des Colpostomas der Sporen mancher Palmen, spricht von einem der Wege vom Colpus zur Pore. Nur ist z. B. bei der Palme *Parascheelea* die circuläre Tenuitas zunächst größer als das, was wir Pore zu nennen pflegen. (Man vergl. auch *Chasmatosporites*.)

Vom proximalen Monoporus der Dicotyledonen vermutet J. MULLER („hypothetical“), dieser sei aus einer aperturlosen Spore hervorgegangen, welche ihrerseits aus der monosulcaten entstanden wäre.

Vieles davon läßt sich palaeontologisch nicht oder noch nicht begründen.

Immerhin treffen wir wiederum auf den der Sporologie mehrfach eignenden Fall der homologen Konvergenz: Gleiche Entwicklungen beginnen an voneinander unabhängigen Ästen des Pflanzensystems.

Unter den Sporae dispersae werden als rein monoporate Gattungen die folgenden angeführt, von denen man nur die stratigraphisch jüngeren den Angiospermen zurechnet:

Graminoides GOUBIN 1965, Madagaskar, Obere Trias (Syn. V, Fig. 237)

Exesipollenites BALME 1957, W. Australien, Unterer Jura (Syn. III, Fig. 135), unsere Abb. 116 a

Perinopollenites COUPER 1958, Yorkshire, Mittlerer Jura (Syn. III, Fig. 137)

Monoporisporites Van d. HAMM. 1954, Columbien, Maastricht (Syn. III, Fig. 136)

Aglaoreidia ERDTMAN 1960, Bershire, Oligozän (Eozän?) (Syn. IV, Fig. 173)

Sparganiaceapollenites THIERGART 1937, Niederlausitz, Miozän (Syn. III, Fig. 134)

Jacobipollenites RAMANUJAM 1966, Madras, Indien Miozän (Syn. IV, Fig. 238)

Monoporopollenites MEYER 1956, Oberbayern, Jungtertiär (Syn. III, Fig. 132)

Restionapollen THIERGART et al. 1963, S. Afrika, Tertiär

Graminidites COOKSON 1947, Kerguelen Archipel, Tertiär (Syn. III, Fig. 133)

19. Der Zonocolpus und das Operculum

Das Wort Zonocolpus wird hier als allgemeiner Begriff geführt. Es umfaßt auch den Zonosulcus, Zonosulculus etc.

Bei den Sporen der mesozoischen Hirmeriaceae (al. Cheirolepidaceae) erscheinen — wie schon erwähnt — Sporen vom Habitus *Classopollis*. (Auch bei *Masculostrobilus* sollen solche Sporen auftreten; J. Lin. Soc. [Bot.] 1968, 61, 384.) Diese Sporen besitzen außer der distalen Pore eine distal subäquatoriale Canallula (Abb. 120); das ist eine umgürtende schmale Furche, die durch Schwächung

der Exine entsteht. Man darf das als einen Zonocolpus bezeichnen. Dann hätten diese Coniferen-Sporen eine eigenartige Kombination der Aperturen. Außer dem subäquatorialen Zonocolpus besäßen sie eine distal polare Pore und dieser gegenüber oft noch das wahrscheinlich inaktiv gewordene Triletum.

Der Zonocolpus von *Hirmeriella* kann nicht gut von einer proximalen oder distalen, später äquatorwärts gewanderten Apertur (z. B. einem Operculum) abgeleitet werden, wie J. MULLER es für die Dicotyledonen vermutet. Bei *Hirmeriella* bestehen die polaren Aperturen nach wie vor neben der subäquatorialen.

Der Beginn eines Zonocolpus und sein baldiges Verschwinden in einer Pflanzengruppe, die dann nicht mehr mit denen in Verbindung tritt, welche späterhin den Zonocolpus aufweisen, ist morphologisch beachtlich. Auch der Zonocolpus kann also bei Pflanzentaxa entstehen und vergehen, die nicht miteinander verwandt sind. Er bedeutet dann nur homologe Konvergenz oder auch Analogie, nicht aber engere Verwandtschaft.

Ein anderer Fall des Zonocolpus wäre der von HUGHES bei *Eucommiidites* vermutete (siehe dort u. unsere Abb. 135 a). Der Autor stellt auch diese Sporengattung zu den Gymnospermen. Hier aber ist der Zonocolpus nicht sicher nachgewiesen (vergl. Forsch.-Ber. 1970, 73 ff.).

Weitere Fälle des Zonocolpus bei fossilen Sporae in situ sind nicht bekannt geworden.

Wir sprechen vom subäquatorialen Zonocolpus der Hirmeriellaceae des Lias und Rhät und haben bisher nichts gefunden, woraus dieser Zonocolpus hervorgegangen sein könnte.

Den äquatorialen Zonocolpus der Dicotyledonen indessen möchte J. MULLER 1970, 421, „hypothetisch“ mit distal oder proximal operculaten Dicotyledonen in Verbindung bringen.

J. MULLER läßt hier den Zonocolpus durch eine zum Äquator gerichtete Wanderung der das Operculum umrandenden Rinne hervorgehen.

Operculoide Bildungen kennen wir bereits aus dem Palaeophyticum. MAMAY beschrieb sie bei der Sphenophyllale incertae sedis *Litostrobis iowensis* aus dem Mittleren Pennsylvan (unsere Abb. 30 a b). Ähnliches fand sich bei echten Sphenophyllales (*Bowmanites jablokowitzii*, Abb. 31). Immer aber handelt es sich um eine dem Perispor angehörende Eigentümlichkeit, die weder dem Zonocolpus von *Hirmeriella* noch dem Typus des Operculums rezenter Angiospermen homolog ist.

Ein angiospermoides Operculum hat sich in situ fossil noch nicht gefunden.

Von einem echten Operculum, einer dispersen Spore s. l., kann wohl seit der Mittleren Kreide, dem Alb, gesprochen werden. Man vergl. *Discoperculina* PHILLIPS in PADEN PHILLIPS & FELIX Dez. 1971, Taf. 16, Fig. 18—21, aus Louisiana.

Unter den Gattungen der Sporae dispersae wird folgende als operculoid bezeichnet:

Vestispora WILSON & HOFFMEISTER, Typus Oklahoma, Croweburg coal. Westfal (Abb. 121).

Zu *Vestispora* sind mehrere synonyme Gattungen gestellt worden. Die Gattung wurde mit den Sphenophyllales verglichen. Der als Operculum bezeichnete Deckel befindet sich nämlich proximal über der Y-Marke und wäre damit als ein Bestandteil des Perisporis zu betrachten. Er ist nicht den Bildungen homolog, die bei den Angiospermen als Operculum bezeichnet werden, ebensowenig besteht Homologie mit der distalen Canalula von *Hirmeriella*.

Abb. 121. *Vestispora magna* BUTT. & WILL., Brit. Oberkarbon, 500 ×, disperse Spore durch Mazeration isoliert, so daß für die Umhüllung der Ausdruck Perine eher am Platze wäre. Auch hier zeigt sich ein Operculoid über dem inneren Triletum.



Den meridionalen Zonocolpus der Monocotyledonen leitet J. MULLER 1970 „hypothetisch“ von den monosulcaten Monocotyledonen ab.

Als ein Homologon der monoleten Marke kann man aber die proximale Hälfte des meridionalen Zonosulcus mancher Palmen betrachten. Der Zonosulcus kann dort zwei Exinenhälften ganz voneinander trennen. Nur insoweit würde sich der alte Ort des Monoletums hier noch geltend machen.

Von den Sporae dispersae mit äquatorialem oder meridionalem Zonocolpus seien folgende genannt:

? *Brachysaccus* MÄDLER 1964, Typus Thüringen, Ob. Buntsandstein (Syn. V, Fig. 158)

Classopollis PFLUG 1953, Typus Holstein, Lias (Syn. III, 144; IV, Fig. 125—129; V, 90)

Proxapertites v. d. HAMM. 1956, Typus Columbia SA, Paleozän (Syn. III, Fig. 191)

Spinizonocolpites MULL., Typus Borneo, Sarawak, Eozän (Forsch.-Ber. 1967, Fig. 416)

Ovoidites R. POT. 1951, Typus Niederrhein. Bucht, Miozän (Syn. IV, Fig. 219).

Davon gehören *Brachysaccus* vielleicht, *Classopollis* sicher zu den Coniferen; *Proxapertites* wahrscheinlich, *Spinizonocolpites* sicherer zu den Principes; *Ovoidites* nach manchen Autoren zu den Iridaceae.

20. Der Trichotomocolpus (Trichotomosulcus)

Der Begriff Trichotomocolpus wird als Oberbegriff betrachtet, der den des Trichotomosulcus enthält.

Bei den fossilen Gymnospermen erscheint der Trichotomocolpus s. l. zuerst als Ausnahmezustand neben dem distalen Monocolpus. Bei monocolpaten Arten sind hier vereinzelt Stücke mit ± deutlichem Trichotomocolpus zu finden.

STRAKA 1963, 358, stellte bei den Angiospermen die *Trichotomocolpates* aus theoretischen Gründen hinter die Anacolpates und Monocolpates und vor die Tricolpates.

NAIR 1968, 18, sagt: „The ‚Magnolian‘ and the ‚Ranalain‘ stocks have perhaps diverged from an extinct... stock with trichotomously divided aperture.“ Bei *Schizandra* (Magnoliales) erscheinen u. a. trichotomocolpate gemischt mit 3-zonocolpaten oder 3-colpaten Sporen.

So ist es auch bei der jurassischen Gattung der Nilssonaceae *Androstrobus* (Abb. 122). Dies sei gesagt, weil von verschiedenen Autoren an eine Beziehung der Cycadopsida zu den Magnoliales gedacht worden ist (R. POTONIE 1921).

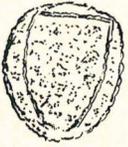


Abb. 122. *Androstrobus prisma* THOMAS & HARRIS, ca. 350 x, Yorkshire, Jura; \pm trichotomocolpoid (sulcoid), jedoch meist monocolpat.

Bei *Androstrobus prisma* THOMAS & HARRIS 1960 und *Androstrobus manis* HARRIS 1941, aus dem Mittleren Jura von Yorkshire, finden wir in den gleichen Sporangien neben distal monocolpaten auch einige distal trichotomosulcoide Sporen (Abb. 122). Diesbezüglich sagte ich in Forschungsber. 1965, 56, die Spore öffne sich manchmal „pseudotrichotomosulcat“.

Nach J. MULLER 1970, 421, gehen sowohl bei den Monocotyledonen als auch bei den Dicotyledonen die distal trichotomosulcaten aus den distal monosulcaten Sporen hervor. J. MULLER denkt hier nur an Trichotomosulci, die bei den Angiospermen auf diesem Wege zweimal neu entstünden. Dann aber hätten die angiospermoiden Trichotomosulci weder eine descendente Linie zueinander, noch bestünde solche vom gymnospermoiden zum angiospermoiden Trichotomosulcus. Der gymnospermoide, allerdings niemals spezifische Trichotomosulcus wäre ohne Nachfolge erloschen, und wir hätten ein neues Beispiel für mehrmalige Entstehung eines dennoch homologen Merkmals.

Bei dem distalen Colpus des karbonischen *Cordaianthus*, der im frühen Jugendstadium, wenn der Saccus noch nicht aufgebläht, durch zwei einander gegenüber liegende Lappen des Sporenäquators und später, wenn sich der Saccus aufgebläht hat, durch zwei Basisfalten des Monosaccus völlig verschlossen ist, kann dieser Verschluss gelegentlich auch durch drei radial gestellte Lappen vollzogen sein (Forsch.-Ber. 1970, Fig. 118), was ein trichotomoides Bild ergibt (unsere Abb. 123, vgl. auch Abb. 124, 125).

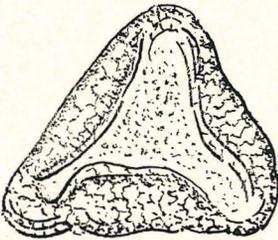


Abb. 123. *Cordaianthus saportianus* REN., mineralisiert, Frankreich, Stephan; drei Lappen des Saccus bedecken den Boden des Colpus zum Teil, der Colpusmund ähnelt nun dem mancher Podocarpaceae (Fig. 124, 125) oder erinnert an einen Trichotomocolpus.

Abb. 124. *Masculostrobus sahnii* VISHNU-MITRE, 32–40 μ , Bihar, O. Jura, Podocarpaceae (vgl. mit Abb. 123); Trichotomocolpoid.

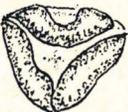
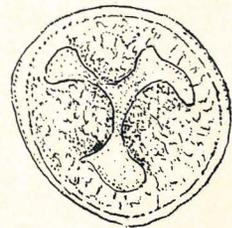


Abb. 125. *Trisaccocladus tigrensis* ARCH., nach GAMERRO, Argentinien, Santa Cruz, U. Kreide, 600 \times ; Podocarpaceae (zum Vergleich mit Abb. 123).

Mit diesem trichotomoiden *Cordaianthus* seien fossile Podocarpaceen verglichen, deren drei Sacci distal trichotomoid \pm zusammenschließen und im Jugendstadium mit dreistrahligem Colpusmund den Colpusboden vollständig verschlossen haben. Genannt seien *Masculostrobus sahnii* VISHNU-MITRE, O. Jura (Abb. 124) und *Trisaccocladus tigrensis* ARCH., U. Kreide (Abb. 125).

Dieser Hinweis gewinnt an Interesse durch eine teratologische Beobachtung L. R. WILSONS 1965, 107, 108 an rezenten bisaccaten Coniferensporen, bei denen die Ränder der Sacci über dem Colpus miteinander verwachsen sind (s. unsere S. 81).

In der (Unteren?) Kreide erscheint für echt trichotomocolpate disperse Sporen die Gattung *Trichotomosulcites* COUP. 1953 (unsere Abb. 126), deren Typus aus Neuseeland stammt (Syn. II, 100, Fig. 142).

In Blüte steht der Trichotomocolpus erst seit dem Alttertiär.

Erwähnt sei die trichotomocolpate Spore aus dem Tertiär von Colombia, cf. *Palmae*, KUYL et al. März 1955, 70, Taf. 5, Fig. 6.

Weiter *Longitrichotomocolpites* GUZMAN 1967, 48, Taf. 15, Colombia, Tibú Area, Eozän. Colpi zur anderen Hemisphäre hinübergreifend.

Sowie ZEVAN 1964, 121, Fig. 1, Nigeria, Miozän.

Dem Trichotomocolpus ähnliche Gebilde finden sich bei den fossilen Gymnospermophyta auch proximal.

Zunächst ist wiederum an *Cordaianthus* zu erinnern, wo sich die Exoexine vom rudimentären Triletem so zurückziehen kann, daß eine trichotomocolpoide Tenuitas entsteht (Abb. 111).

Ähnlichkeit mit einem Trichotomocolpus hat auch die proximale dreistrahlige Exinentenuitas von *Hirmeriella* al. *Cheirolepis* (Abb. 127). Nur manchmal, und dann schwach, ist hier noch inmitten dieser Tenuitas eine Y-Marke erkennbar. Von den Strahlen dieser Marke hat sich die Exoexine zur Bildung der Tenuitas zurückgezogen.

Bei *Chasmatosporites* NILSSON aus dem Unteren Jura von Päljö wird der proximale Monocolpus bei seiner Ausweitung manchmal zu einem Trichotomoid (Abb. 128).

Abb. 126. *Trichotomosulcites* ERDTM. ex COUP., ca. 30 μ , Neuseeland, Kreide.

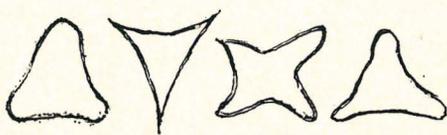
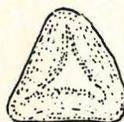


Abb. 127. *Hirmeriella*, einem Trichotomocolpus ähnliche Formen der proximalen Exinentenuitas, in deren Mitte sich manchmal noch eine schwache Y-Marke befindet.

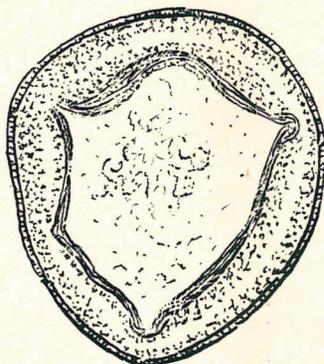


Abb. 128. *Chasmatosporites* NILSSON, Schonen, Jura; vorübergehendes, proximal trichotomoides Stadium der allmählichen Ausweitung des später circulären dünnen Colpusbodens.

Hier wird die Beziehung zum Trichotomocolpus um so deutlicher, als bei *Chasmatosporites* die Ränder des Colpusmundes sich anfangs nicht nur berühren, so daß der Boden des Colpus vor der Öffnung des Mundes ganz bedeckt ist, die Ränder des Colpusmundes scheinen, ehe sich der Colpus öffnet, sogar miteinander verwachsen zu sein.

21. Der Weg zur äquatorial triaperturaten Spore. Kontaktpunkte, Contactumamillae, Pyramidenkanten

Sporen mit drei symmetrisch angeordneten, \pm äquatorialen Aperturen sind bei den höheren Pflanzen häufig. Da die Pteridophytenspore infolge der triletten Marke vorzugsweise nach der Dreizahl gebaut ist, versucht man, einen Teil der weiteren Entwicklung hierdurch zu verstehen.

Maßgebend für solche vergleichend morphologischen Überlegungen bleibt die Position der Merkmale in der Sporenmutterzelle bzw. in der Sporentetrade.

Der Weg der direkten Umbildung des Triletums nach GARSIDES Regel (1946), den man für den nächstliegenden halten könnte, ist jedoch nicht vorzugsweise beschritten worden, vielmehr der Weg nach H. FISCHERS Regel (1890), nämlich die Umformung der zum Äquator wandernden Kontaktpunkte.

Nach GARSIDES Regel (1946) verlief der Weg zum äquatorial triaperturaten Zustand, bei einer so isolierten Gruppe, wie es die Proteaceen sind. Moderne äquatoriale Aperturen erscheinen dort auf den Meridianen der Pyramidenkanten, dem einstigen Orte des Triletums. Solche Aperturen, obgleich den nach FISCHERS Regel gebildeten ähnlich, sind ihnen dennoch morphologisch fremd. Hier handelt es sich um nur analoge Konvergenz, nie um Verwandtschaft.

Es zeigt sich die von uns schon betonte Neigung zu Seitenwegen, die *Inclinatio diverticulorum*: Ein vom bisherigen \pm abweichender Bau, z. B. der Apertur, wird öfter nicht durch Umformung des bisher einer ähnlichen Funktion dienenden Merkmals gewonnen, sondern durch spontane Entstehung an einem neuen, dem alten nicht homologen Platz (distaler Colpus statt Tetradenmarke, drei interradiale äquatoriale Aperturen statt der Radien der Tetradenmarke).

Neue Formen des Keimapparates entstehen hier spontan an bisher bei der Keimung nicht geöffneten Stellen der Exine; alte Keimapparate werden oft nicht umgeformt, ihr Platz bleibt ungenutzt.

Zum Verständnis des Werdegangs des tricolpaten, tricolporaten und triporaten Pollen nach FISCHERS Regel (1890) sei von der Tetraedertetrade der Ericaceen ausgegangen (Abb. 129, 130), die mit der Tetraedertetrade der palaeozoischen Pteridophyten verglichen sei (R. POT. & G. ERDTMAN 1954).

Vom im Zentrum der Tetrade liegenden Punkt jeder der vier Sporen, dem proximalen Apex (Abb. 130 A) gehen die drei Kanten der zunächst pyramidenförmigen Proximalhemisphäre einer jeden der vier Sporen aus. Auf diesen drei Kanten entwickelt sich bei den triletten Sporen der Pteridophyten der dreistrahlige Keimapparat, das Triletum von λ -förmigem Querschnitt. Bei der Ericaceen-Tetrade jedoch läßt sich zwar der Ort zeigen, welcher der triletten Keimstelle morphologisch entspricht, ein Germinalium wie bei den dreizähligen Proteaceae wird hier jedoch nicht geschaffen. Vielmehr entstehen die Keimapparate auf den Halbierungslinien der drei von den Pyramidenkanten gebildeten Winkel, nämlich \pm inmitten der Kontaktareen (K) mit ihrer schon bei den Pteridophyten oft dünneren Exine und wandern von dort zum Äquator.

Abb. 129. Tetrade einer Ericacee, dazu Schema eines Einzelkorns (Abb. 130).

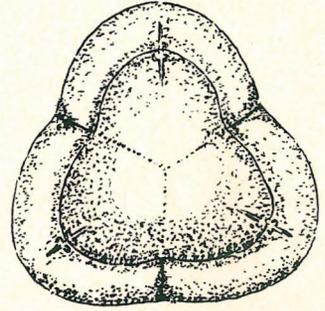
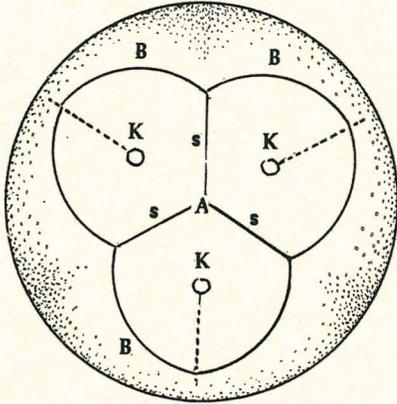


Abb. 130. Einzelkorn einer Ericacee, schematisch; K die Kontaktpunkte (vgl. Abb. 132), sie liegen inmitten der Kontaktareen, die eingeraht sind von den Radien des Triletums (s) und den Curvaturae (B). Durch zentrifugale Wanderung der Kontaktpunkte gelangen diese zum Ort der Colpen und Poren (gestrichelte Linie).

Bereits im Palaeophyticum erscheinen auf diesen drei Halbierungslinien bei den Pteridophyten, ohne zunächst zu weiterer Entwicklung zu gelangen, Homologa der drei nach HUGO FISCHERS Regel gestellten Aperturen der Pollenkörner. Gemeint sind die drei Contactutenuitates (Abb. 131—133), die z. T. auch als hügelartige Contactumamillae (Kontakt dome), nämlich als kleine, dünnwandige Ausbeulungen der Sporenwand, ausgebildet sind. Sie stehen auf den Kontaktpunkten der Sporenwand.

Auch auf den Kontaktflächen mancher Megasporen finden sich ähnliche durch den Kontakt beeinflusste Bildungen, die sogar Weiterungen erfahren (Abb. 133).

Uns interessieren im Augenblick nur die Bildungen auf den Kontaktpunkten der Mikrosporen. Vergl. *Kuylisporites* und *Cornutisporites*.

Abb. 131. *Bentzisporites tricolinus* (ZERNDT), Westfal B—D, ca. 380 μ , auf den Kontaktareen je eine den Kontaktpunkt besetzende Contactumamilla.

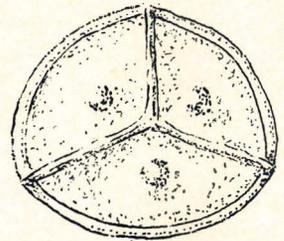


Abb. 132. *Selaginella helvetica* SPRING, Täsch bei Zermatt, rezent, ca. 30 μ , Kontaktpunkte, Exinentenuitates oder -ausbeulungen bei unreifen Sporen.

Abb. 133. *Selaginallites elongatus* (GOLD), Saar, Westfal, ca. 350 μ , Megaspore mit Kontaktpunkten (nach SEN.).



Die Kontaktpunkte liegen im Mittelbereich der Kontaktareen an den Stellen, wo sich die vier Sporen der Tetraëdertetrade vor ihrer Trennung am längsten berührten, ehe sie sich ganz voneinander lösten (Abb. 131—133).

Auf diesen Stellen bleiben bei manchen Pteridophyten teils flache Contactutenuitates, teils erhabene Contactumamillae zurück, kleine \pm deutliche Ausbeulungen der Exine.

Die Exine der Contactumamillae ist geschwächt, weil sie durch die Ausbeulung geweitet wurde und wohl auch, weil der Tapetenschleim, durch die hier verspätete Auseinanderlösung der vier Sporen, am längsten einen geringeren Zugang hatte; letzteres gilt auch für die flachen Contactutenuitates.

Germinalien, welche auf den Contactumamillae entstünden, würden also dem Weg des geringsten Widerstandes folgen.

Die Contactumamillae sind auch bei manchen rezenten Sporen im Jugendstadium noch sichtbar (*Selaginella*, Abb. 132). Fossil hat man sie bei Mikro- und Megasporen der Selaginellaceae, bei Mikrosporen der Porodendraceae, bei Mikrosporen der Sigillariaceae, kurz bisher wohl nur bei den Lycopsida beobachtet. Genannt seien: *Selaginellites elongatus*, Westfal (Abb. 133); *S. polaris*, Trias; *Porostrobos zeileri*, Devon/Kulm; *Sigillariostrobus rhombibracteatus*, Oberkarbon; *Polysporia mirabilis*; Westfal; *Selaginella helvetica*, rezent; etc.

Die Mamillae etc. liegen nicht stets inmitten der Kontaktareen. Sie können sich infolge Dehnung und Wachstums der Exine während der Ontogenese äquatorwärts verschieben, dahin, wo dann die späteren Aperturen zu suchen sind.

Hierzu ist auf diejenigen der triaperturaten, späteren Pollenkörner zu weisen, bei denen die Aperturen subäquatorial noch auf der proximalen Hemisphäre stehen, also den Äquator nicht oder noch nicht erreicht haben. Im Kapitel 24 (Triaporines) werden einige von diesen Pollenformen genannt.

Dies alles betrifft also anfangs nur die Proximalhemisphäre mit den dem Triletum und den Kontaktpunkten homologen Orten, wobei aber verschiedene Punkte schon wegen des Wachstums der Spore einander homolog sein können, auch wenn sie — bezogen auf die Gestalt der reifen Spore — in anderen relativen Abständen zu Äquator und Polen liegen als bei der unreifen Spore. Selbst ein Hinübergreifen von einer Hemisphäre zur anderen schließt Homologie nicht unbedingt aus. So denke man an die merkwürdige Tatsache der oft \pm spiegelbildlichen Ausbildung der Distalen nach der Proximalen. Aber das birgt die Gefahr, in der Vermutung von Homologien einerseits zu weit zu gehen, andererseits manche Möglichkeit der Deutung zu verpassen. Die größte Schwierigkeit besteht in der bei fossilen Sporen oft nicht hinreichend erkennbaren Lage der Sporen in der Tetrade.

Wie wir in Kap. 24 erfahren werden, denkt man sich die Entstehung der triaperturaten Spore auch auf dem Wege über den distalen Trichotomocolpus, über dessen ersten Weg im Kapitel 20 gesprochen wurde.

22. Tricolpate (*Eucommiidites*) und stephanocolpate Sporen

STRAKA 1963 leitet die „zonotricolpaten“ Sporen der Angiospermen von den trichotomocolpaten ab. Die Anfänge des distalen Trichotomocolpus finden wir schon im Palaeophyticum und Mesophyticum bei den Coniferopsida und Cycadopsida.

VAN CAMPO Apr. 1966, 77, äußert, Abwesenheit von äquatorialen Aperturen sei eine primitive Eigenschaft.

In der Tat stehen die palaeophytischen Aperturen polar, auch die colpoiden. Dies gilt noch für das ältere Mesophyticum.

J. MULLER 1970, 421, sagt, der tricolpate Pollen der Dicotyledoneae sei aus dem tricolporaten Pollen hervorgegangen, doch manchmal auch umgekehrt der tricolporate aus dem tricolpaten. Der zweite Weg scheint palaeontologisch verständlicher. Nur „hypothetical“ ist nach J. MULLER die trichotomosulcate Form als Vorgänger der tricolpaten Spore zu betrachten, wobei z. B. der distal tricolpate Zustand ein Zwischenglied sein könnte.

A. REISSINGER 1953, Fig. 1, 2 beschreibt „Dreifaltenpollen“ aus dem Stefan C des Saarbrückener Kohlenreviers, der jedoch kein tricolpater Pollen ist, sondern ± mit dem monocolpaten *Cheileidonites* DOUB. aus dem Stefan von Decazeville zu vergleichen.

Wenn wir zunächst auch von *Eucommiidites* absehen, erscheinen die äquatorial tricolpaten Sporen zu Beginn der Kreidezeit. Schrittweise Zwischenglieder müssen nicht vorhanden sein, mögen uns auch manche Sporologen sagen, wie sie ausgesehen haben könnten.

Die altkretazischen symmetrisch tricolpaten Sporen sind klein, dünnwandig, mit wenig differenzierter Exine. Sie setzen ein in der tieferen Unteren Kreide und werden häufig im Alb. Reticulat verzierte Formen erscheinen bald neben ihnen.

Im folgenden seien einige sonstige tricolpate Sporae dispersae genannt, unter denen *Eucommiidites* die älteste bleiben würde.

Eucommiidites ERDTM. 1948,

Triptyches; HELMUT MÜLLER 1966,
S. 123

Tricolpates; G. I. BRENNER März 1967,
219

Tricolpites albiensis E. M. KEMP
Juni 1968, 430, Taf. 81

Tricolpites sp. sp., D. BURGER 1970, 6,
Psilatricolpites sp. sp.

Scolardia Sriv.

Tricolpates

U. Jura Pålssjö, N. W. Schweden,

Apt (vielleicht Barrême) N. O. Brasilien

Albien, (Patapsco-Horizont) Delaware,
USA, (keine Tricolporates)

Mittleres und Oberes Alb, S. England,
Dorset, dort zu 15% der Sporenflora

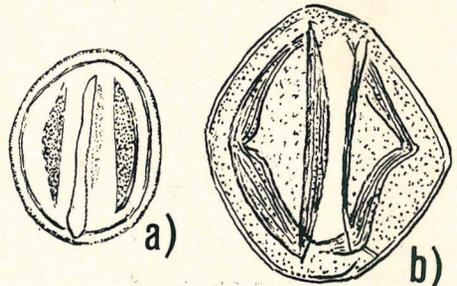
Alb/Cenoman, Queensland

Maastricht, Alberta, Syn. V, Fig. 184

Ob. Senon, Gabun, BELSKY et al.

Nach dem Monocolpus und Trichotomocolpus der Cycadopsida findet sich im Unteren Jura die merkwürdige tricolpoide Spore *Eucommiidites* ERDTMAN (Abb. 134, 135), bei der die morphologische Lage der Colpi nicht recht bekannt, und die vielleicht zeigt, daß auch die tricolpoide Eigenschaft nicht eindeutig für die Angiospermen spricht, sondern wohl auch manchen Gymnospermophyta angehörte.

Abb. 134. *Eucommiidites troedssonii* ERDTMAN, Schweden, Pålssjö, Alterer Jura, a) Typus ca. 34 μ , tricolpat aber damit nicht beweisend für die Angiospermen; wohl gymnospermisch (HUGHES). b) Colpen mit Geniculum; gez. nach den von G. ERDTMAN mir freundlichst geliehenen Präparaten, 35 μ . Vergl. Abb. 108 a.



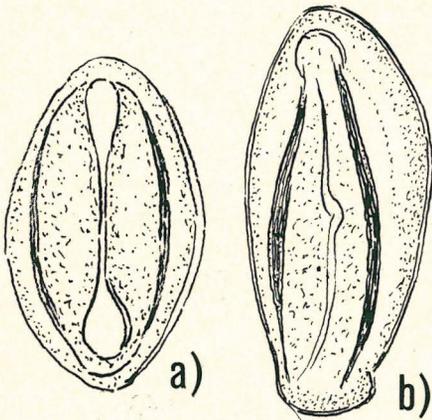


Abb. 135. *Eucommiidites* nach den Cotypen ERDTMANS gezeichnet. a) zeigt einen Pseudozonocolpus, der, wie b) verrät, wohl 2 Colpi durch „sekundäre“ Falten zusammenfaßt.

Man weiß nicht, ob mit diesem Tricolpus eine Entwicklungsreihe ausläuft, so daß der Dreifaltpollen bei den Angiospermen von neuem entsteht und dies nicht nur in einer Entwicklungsreihe. Auch die Entstehung des Monoletums und das „Streben“ über die Megaspore hinaus zum Samen erfolgte, wie wir sahen, in mehreren, voneinander unabhängigen, jedoch einander parallelen Linien.

Es ist N. F. HUGHES 1961, der die Gattung *Eucommiidites* nach sorgfältiger Prüfung zu den Gymnospermen stellt. Er hat entsprechende Sporen in der Pollenkammer eines gymnospermoiden Samens der Unteren Kreide von Hastings (Cliff End) gefunden.

ERDTMAN hält *Eucommiidites* für tricolpat (Abb. 134) und manchmal sogar für tricolporat. Doch N. F. HUGHES glaubt nicht drei Colpi, sondern nur einen kurzen Colpus oder Sulcus und dazu einen Zonisulcus zu erkennen (Abb. 135 a). Aber er meint ergänzend, der Zonisulcus könne ein- oder auch zweimal unterbrochen sein. — Im letzten Fall besäße *Eucommiidites* dann doch wieder im ganzen drei Colpusabschnitte.

Nachdenklich macht auch die von ERDTMAN betonte verschiedene Länge der drei Colpi von *Eucommiidites* (2 Isocolpi und 1 Allocolpus). Am Anfang der Tricolpates stünden hiermit die Heterotricolpates. Wo sind sie hergekommen? Entspricht das einem Verhalten, das sich bei den älteren Gymnospermen öfter zeigt, nämlich dem Schwanken zwischen Tetraeder- und Rhomboeder-Tetrade innerhalb ein- und derselben Gattung oder gar Spezies? Es sei nur an *Cordaitus* und *Ullmannia* erinnert, wo nebeneinander monolete und trilete Sporen vorkommen, sowie auch Übergänge zwischen beiden.

Wie könnte die Bahn verlaufen sein von den alten monocolpaten Formen zu den triheterocolpaten, geniculoiden des Gestaltenbereichs *Eucommiidites*? Bei beiden sind Infundibula vorhanden, und wir verbleiben wohl im Bereich der Gymnospermen.

Wer dabei bleiben möchte, sich den Bau dieser Spore ähnlich vorzustellen wie bei den Angiospermen, kann sich darauf berufen, daß noch manche anderen Eigenschaften (und Eigenschaftskomplexe = „Organe“), denen man für die rezente Pflanzenwelt eine bestimmte systematische Bedeutung zumißt, bei den fossilen Pflanzen mit ganz anderen sonstigen Eigenschaften ein Mosaik bilden (April 1956, S. 88). Ich nannte das die stratigraphische Inkongruität der Organe.

ERDTMAN betont 1948, *Eucommiidites* besitze drei Colpi, die einander nicht völlig gleich seien. Ich bleibe vorläufig bei dieser Auffassung (R. Por. 1970, 73 ff).

Alle Sporen der Originalpräparate zu *Eucommiidites* sind frei von Poren. Auch an dem Exemplar zu ERDTMANS Fig. 9 sind zwei Genucula und nicht drei Poren zu sehen (neue Zeichnung unsere Abb. 134 b). Allerdings wird das Genuculum von manchen Autoren schon als Pore bezeichnet, obgleich es sich nur um einen Knick oder Winkel des Colpus handelt, der aber zur späteren Entstehung der Pore gedient haben kann.

Bei unserer Abb. 135 öffnet sich der mittlere Colpus terminal durch Infundibula (ähnlich der Fig. 1 bei HUGHES 1961). Das ist eine auch bei den Cycadales, Nilssoniales, Cycadeoideales etc. vorhandene Eigenschaft.

Meine nochmalige Untersuchung hat also die Auffassung ERDTMANS bestätigt, daß *Eucommiidites* angiospermoid gestaltet ist. Die Beobachtung von HUGHES aber ergibt, daß diese Gestalt nicht allein zu den Angiospermen weist.

Abb. 136. *Retinonacolpites* MATHUR; 31 μ , Indien, Paleozän

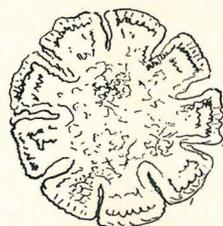
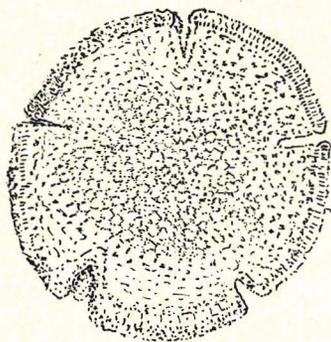


Abb. 137. *Retistephanocolpites* LEIDELMEYER, ca. 45 μ , Guyana, Alttertiär.

An die Tricolpates seien die Stephanocolpates angeschlossen. Auch hier sind bisher nur Sporae dispersae bekannt, von denen einige Gattungen genannt seien: *Polycolpites* COUPER 1953, Typus Neuseeland, Obere Kreide (Syn. III, Fig. 103, 104)

Stenolophonidites v. HOEK.-KL. 1966, Typus Nigeria, Maastricht (Syn. V, Fig. 189)

Stephanocolpis v. d. HAMM. 1954, Typus Columbien, Maastricht (Syn. III, Fig. 105)

Betpakdalina SAKLINSKAJA 1966, Typus Kasachstan, Obersenon, (Syn. V, Fig. 186)

Retinonacolpites MATHUR 1966, Typus W Kutch, Paleozän (Syn. V, Fig. 195, unsere Abb. 136)

Nothofagidites (ERDTM.) R. POT. 1960, Typus Neuseeland, Alttertiär (Syn. III, Fig. 196)

Retistephanocolpites LEIDELM. 1966, Typus Guyana, Alttertiär (Syn. V, Fig. 196, unsere Abb. 137)

Bacustephanocolpites GUZMÁN 1967, Typus Columbien, Eozän (Syn. V, Fig. 185)

Clavastephanocolpites v. d. HAMM. & WIJMSTRA 1964, Typus Brit.-Guyana, Eozän (Syn. V, Fig. 187)

Hexacolpites RAMANUJAM 1966, Typus Madras, Miozän (Syn. V, Fig. 191)

23. Tricolporate Sporen und ihr Gefolge, wie die Tricolpolyporates und Ptychopolyporines

Da wir von den differenzierteren, den fossilen Angiospermen angehörenden Sporen nur disperse Exemplare kennen, ist es gewagt, sich hier über phylogenetische Reihen zu äußern. Selbst wenn wir schon besser über die Reihenfolge des Auftretens unterrichtet wären, bliebe es schwer, mehr als sehr vorsichtige Vermutungen zu hegen. Wir sind im Verlauf unserer Untersuchung auch deshalb vorsichtiger geworden, weil zu oft mit parallelen Entwicklungen gerechnet werden mußte; Entwicklungen, die sich an nicht näher miteinander verwandten Zweigen des Stammbaums vollzogen haben. Hätte man jedoch den Vorteil, diese Dinge an einem Zweige des Pflanzenreichs zu untersuchen, dessen Verhältnisse auch noch durch andere Organe als nur die Sporen ermittelt werden können, so wäre viel gewonnen. Dazu aber brauchte man die Sporae in situ, und zwar fossile Sporae in situ, denn die Vergleiche, die den rezenten gelten, sind zu oft unsicher. Zudem sollen gerade erst die Resultate dieser Vergleiche durch unsere Arbeitsweise gefestigt und nicht schon vorher für endgültig gehalten werden.

Wer andererseits sich über den phylogenetischen Wert der Eigenschaften von Sporen ausläßt und dabei lediglich die heut lebende Pflanzenwelt betrachtet, hat sichere Erfolge nur dann zu erwarten, wenn er seine Untersuchungen auf kleinere Gebiete des Pflanzensystems beschränkt.

Kein volles Homologon des Colpoporus tricolpater Sporen ist die im Beginn rhombische Öffnung des Monocolpus bei dem liassischen *Chasmatosporites* (Abb. 106 c). Wir finden von hier keinen Weg zu den tricolporaten Formen. Die einen entstammen der Rhomboeder- die anderen der Tetraedertetraden.

VAN CAMPO Apr. 1966, 77, betont, die colpoiden Sporen seien primitiver (ursprünglicher) als die colporoiden.

Dem entspricht wohl die erdgeschichtliche Reihenfolge.

Nach J. MÜLLER 1970, 421, sind die Tricolporates die Nachkommen oder die Vorfahren der Tricolpates oder auch der äquatorial triporaten Sporen.

REISSINGER 1952, 6, Fig. 22—27, glaubt, im fränkischen Lias tricolporaten Pollen gefunden zu haben. Es handelt sich um eine in jüngeren Sedimenten anzutreffende Gestalt, wie sie dann seit 1952 nie wieder im Jura angetroffen worden ist (Verunreinigung).

BURGER 1966, S. 286, Taf. 37, Fig. 2, zeigt tricolporate Sporen aus dem Oberen Wealden und Valendis der O.Niederlande; Größe nur 18—25 μ , „*Castanea*-typus“, „tricolporate, pores indistinct“. Der Habitus entspricht nach dem Foto den Angiospermen.

Im Forschungsbericht 1967, S. 23, wurden tricolporate Angiospermen-Sporen aus dem Oberen Apt der Unteren Kreide erwähnt.

Im Beginn des Cenoman sind deutlich tricolporate Sporen vorhanden, während die Ausbildung der Poren vorher manchmal weniger klar ist.

Im Cenoman von Delaware, USA (Basic Lower Raritan), finden sich viele Tricolpate und einige Tricolporate, und zwar sowohl prolate als auch oblate; aber keine Triporaten. (Nach G. J. BRENNER März 1967, S. 219, erscheinen diese erst höher in der Raritan Formation).

Die „Ptychotriporines“ finden sich nach HELMUT MÜLLER 1966 in N. O. Brasilien seit dem Turon.

Von den tricolporaten Gattungen der Sporae dispersae seien nur einige der mesozoischen genannt:

Syncolporites v. d. HAMM. ex. HOEK.-KL. 1966, Typus Columbien Maastricht (Syn. III, Fig. 129)

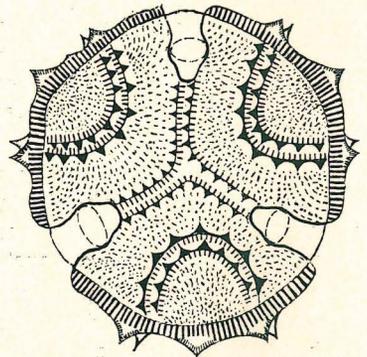
Expressipollis CHLON. 1961, Typus Westsibirien, Ob. Kreide (Syn. IV, Fig. 169)

Psittacopollis v. AM. 1965, Typus Spanien, Ob. Kreide (Syn. V, Fig. 222)

Bulbopollis R. POT. 1968, Typus Gabun, Senon (Syn. V, Fig. 204, unsere Abb. 5), vielleicht vergleichbar mit gewissen Lepidaceae oder Acanthaceae.

Eine Sporengattung *Hexaporotricolpites* BOLTENHAGEN 1967 erscheint im Turon von Gabun (Abb. 138), eine weitere *Nagyipollis* KEDVES 1962 im Unteren Eozän von Ungarn. Beide Gattungen gehören zu den Tricolpolyporates, d. h., jeder der drei Colpen trägt mehr als einen Porus (Syn. V, 123, Fig. 225, 226).

Abb. 138. *Hexaporotricolpites* BOLTENHAGEN, 52 μ , Äquatoriales Afrika, Gabun, U. Senon, mit je zwei Poren in jedem der drei Colpi.



Zwar gibt es schon im Karbon monocolpate Formen, bei denen sich der Colpus durch Infundibula, also durch je einen an den Colpusenden entstehenden Trichter öffnet, aber wieder besteht zwischen ähnlichen Organen bei Tetraeder- und Rhomboeder-Tetrade gewiß Analogie, jedoch nur bedingte (relative) Homologie. Daher sind die beiden Infundibula, mit denen der Colpus sich bei Sporen der Rhomboedertetrade zu öffnen beginnt, keine absoluten Homologa der Poren derjenigen Tricolpolyporates, bei denen sich je ein Porus an beiden Enden der drei Colpen befindet.

Sodann sind die Ptychopolyporines zu nennen, die mehr als drei den Meridianen folgende Porocolpen besitzen. Hier wurden mehrere tertiäre Sporengattungen geschaffen. Doch der Bauplan besteht wohl mindestens seit der Oberen Kreide.

24. Triporine (Triporate) und porotrichotomocolpoide Sporen

Im Laufe des Tertiär werden die Sporen mancher Familien der Angiospermen einander ähnlich. Diese Wandlung bleibt ohne Einfluß auf große Unterschiede der Sporophyten. Einer der Wege führt die Sporen zur \pm linsenförmigen Gestalt von \pm subtriangulärem Äquator mit drei \pm poroiden Aperturen und quasi-levigater Exine. Das zeigt sich unabhängig von den Unterschieden der Mutterpflanzen. Nur deren Sporen leben unter \pm gleichen Verhältnissen. Sie sind vornehmlich vom Windtransport abhängig.

Die äquatorial triporaten Sporen der Dicotyledonen können nach J. MULLER 1970, 421, ebensogut Vorfahren wie Nachkommen der Tricolporates sein. Jedenfalls stammen diese Gruppen nach dem Autor voneinander ab. Als nur hypothe-

tisch wird die eventuelle Abstammung der Triporates von den äquatorial tricolpaten oder gar von den inaperturaten Pollenkörnern bezeichnet.

VAN CAMPO Apr. 1966, 77, sagt, die colporoiden Sporen der Angiospermen seien „primitiver“ als die poroiden, das entspricht der zeitlichen Reihenfolge. Diese aber hat die Autorin nicht zu ihrem Schluß veranlaßt.

Man sollte gerade bei den Dicotyledonen das französische Wort „primitif“ mit ursprünglich, uranfänglich übersetzen und nicht mit „einfach“ oder „primitiv“ deutschen Sinnes. Denn manche der späteren Poren sind einfacher gebaut als schon vorher vorhandene Porocolpen.

Im Kapitel 21 wurde überlegt, welche Beziehungen die spätere triaperturate Spore zum Triletem sowie zu den drei Contactumamillae, oder den drei Contactuuitates der Kontaktpunkte der Pteridophyten haben könnte. Das wäre ein Beginn der triaperturaten Eigenschaft auf der proximalen Hemisphäre mit späterer Wanderung zum Äquator.

Nummehr ist zu untersuchen, inwieweit vielleicht auch der distale Trichotomosulcus, dessen Anfänge ebenfalls ins Palaeophyticum reichen, Anreger der triaperturaten Spore gewesen sein könnte.

Als ein Schritt zur triporaten Spore wird nämlich auch der Porotrichotomocolpus betrachtet.

ERDTMAN & SINGH Juni 1957, 217, besprechen die Spore der rezenten Palme *Sclerosperma mannii* MANN. & WENDL. Sie besitzt drei distale, subäquatoriale Poren, die in den Winkeln des Äquatordreiecks der Spore liegen, dicht vor den Enden der drei Arme eines Krypto-Trichotomosulcus. ERDTMAN & SINGH bezeichnen das als „a transition from a sulcate to a porate apertural status with several pores“.

G. THANIKAIMONI 1970, 192, Fig. 147—152, sagt von den Sporen der Palme *Sclerosperma mannii*: „Un type trichotomosulqué par suite d'une coalescence de la partie centrale de l'aperture pourrait donner un type triulqué comme chez *Sclerosperma*“. Bei seinen Fotos liegen die drei poroiden Aperturen \pm äquatorial.

Fossil finden wir ähnliches bei dispersen Sporen des Unteren Senon von Gabun: *Constantinispuris* BELSKY, BOLT. & POT. 1965 und *Victorisporis* BELSKY, BOLT. & POT. 1965 (unsere Abb. 139 a b). Wenden wir hier die Auffassung von

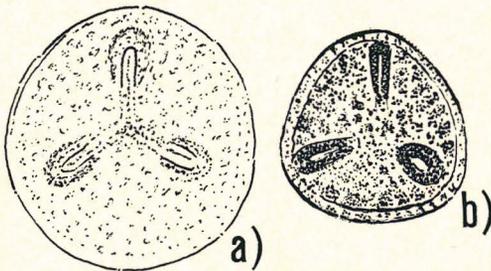


Abb. 139 a) *Constantinispuris* BELSKY & al. 30 μ ; b) *Victorisporis* BELSKY et al. ca. 36 μ , beide Gabun, Senon, als Beispiel wie sich aus trichotomosulcaten triporate Sporen bilden könnten.

ERDTMAN & SINGH an, so wären etwa im Senon triporate Sporen aus trichotomosulcaten entstanden, nachdem sich bereits vorher, wohl vor dem Turon, triporate Sporen auf anderem Wege, vielleicht angeregt durch die Contactumamillae und weiter in einer der von J. MULLER vermuteten Richtungen gebildet hatten.

Wie schon mehrmals würden sich zur Erreichung desselben Ziels mehrere Wege zeigen. Der Autor, der dies für die Sporen sehr betont, jedoch kaum begründet hat, ist J. MULLER. Auch meine Überlegungen sind z. T. nur richtung-

weisend. Jedenfalls bemerkt man wieder einmal, wie kritisch es oft ist, in der Sporengestalt weiterreichende verwandtschaftliche Zusammenhänge zu erblicken.

J. MULLER 1970, 421, folgt der Vermutung von ERDTMAN & SINGH nur „hypothetical“ und meint, bei den Monocotyledonen könnten vielleicht distal subäquatoriale triporoide Formen aus trichotomosulcaten hervorgehen.

Es ist denn auch noch eine weitere Eigenschaft zu beachten, soweit diese bei den Mikrosporen der fossilen Selaginellales vorkommt, und auch bei gewissen dispersen Miosporen, die wohl als Mikrosporen der Selaginellales zu deuten sind. Hier finden sich (Abb. 140) ein bis mehrere, oft drei, subdistale Foveae; so z. B. bei der dispersen Gattung *Cirratriradites*. Diese Eigenschaft wurde soweit einteilig bereits bei der Entstehung des distal monoporen Keimapparates für vielleicht auslösend gehalten, zumal sie eine Stelle geringeren Widerstandes ist. Nunmehr sei der Wert auf die häufige Dreiteiligkeit des distalen Fovea-Schmuckes gelegt, und es sei an eine äquatorwärts gerichtete Wanderung der drei Foveae gedacht, wobei die drei Gruben zu Keimstellen würden.

Abb. 140. *Cirratriradites* WILS. & COE, Ruhrgebiet, Westfal B/C, ca. 70 μ , ein bis mehrere Foveae (hier drei) am distalen Pol (vgl. Abb. 114).

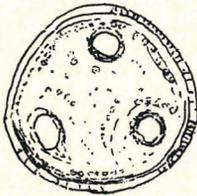
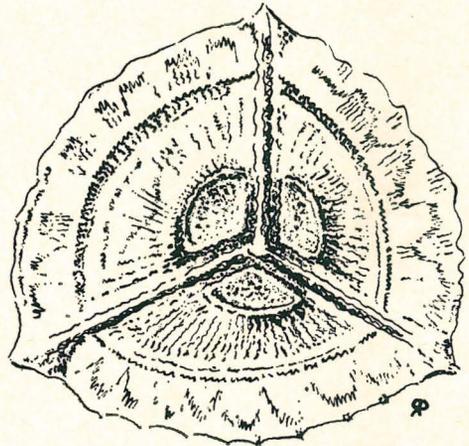


Abb. 141. *Trilatiporites* RAMANUJAM, 39 μ , Indien, Miozän; die drei subäquatorialen Poren könnten einen Übergang darstellen vom vorigen Zustand (Abb. 140) zur modernen äquatorialen Stellung der drei Poren.

Unter den Sporae dispersae, bei denen die auf einer Hemisphäre in Dreizahl vorhandenen Poren den Äquator noch meiden, seinen (zunächst ohne Rücksicht auf FISCHER oder GARSIDE) folgende genannt:

Andreisporis BELSKY et al. 1965, Unteres Senon, Gabun

Constantinisporis BELSKY et al. 1965, Unteres Senon, Gabun Abb. 139 a

Victorisporis BELSKY et al. 1965, Unteres Senon, Gabun, Abb. 139 b

Trilatiporites RAMAN. 1966, Typus Miozän, S. Indien, Abb. 141

Subtriporopollenites TH. & PFL. 1953 (al. *Caryapollenites* RAATZ), Typus Miozän, Ville, aber wohl schon Alttertiär.

Äquatorial-triporate Sporen beginnen im Cenoman regelmäßig. Nach HELMUT MÜLLER sind sie in NO Brasilien schon im Alb und Apt, jedoch dort nur selten zu finden.

A. REISSINGER 1953, Fig. 3, 4, glaubt im Oberkarbon von Waldenburg in Oberschlesien triporaten Pollen gefunden zu haben, von dem er den einen mit *Betula* vergleicht. Es wird sich um ein Contaminat handeln.

Von den mesozoischen triporaten Sporengattungen seien folgende genannt:
Complexipollis KRUTZSCH 1959, Typus Pirna, Unterturon
Interporopollenites WEYL. & KRIEG. 1953, Typus Aachen, Mittelsenon
Papillopollis PFLUG 1953, Typus Aachen, Mittelsenon
Conclavipollis PFLUG 1953, Typus Aachen, Mittelsenon
Triporisporites v. d. HAMM. 1954, Typus Südamerika, Columbien, Maastricht
Circumflexipollis CHLON. 1961, Typus Westsibirien, Ob. Kreide.

Die Normapolles finden sich mindestens seit dem Cenoman bis zum Unteren Eozän.

E. D. ZAKLINSKAJA gibt 1963, 71, für sie einen sehr unverbindlichen Stammbaum. Er beginnt mit *Duplosporites* und geht von dort (?) zu den Normapolles. An deren Wurzel zweigt *Oculopollis* ab und gelangt zu den Onagraceae. Die Normapolles aber bringen die Gattung *Nudopollis* hervor, um später die Myricaceae abzuzweigen.

Wenn auch bei den rezenten Angiospermen die Anordnung dreier Aperturen nach FISCHERS Regel dominiert, gilt dies vielleicht noch nicht so sehr für die obere Kreide. Es wird dort von manchen Gattungen der Sporae dispersae vermutet, sie gehörten zu den Proteaceen. Ihr Bau stehe den nach GARDIDES Regel gebauten Sporen der Proteaceen wenigstens nahe.

Solche Sporengattungen sind u. a.:

Aquilapollenites ROUSE 1957 (syn. *Taurocephalus* SIMPSON), Typus Obere Kreide, Alberta (namentlich Senon)

Translucentipollis CHLON. 1961 (syn. *Accuratipollis* CHLON., *Pemphixipollenites* STOV., *Tricerapollis* CHLON.), Typus Obere Kreide, Westsibirien, auch Mittlere Kreide.

Proteaceidites COOKS. 1950, ± Alttertiär, Victoria; auch Obere Kreide, Neuseeland

25. Polyporine Sporen

25.1 Stephanoporine Sporen

VAN CAMPO Apr. 1966, 77, sagt: Zunahme der Furchen- und Porenzahl sei fortschrittlich. — Zeitlich läßt sich das nicht recht belegen.

Nach HELMUT MÜLLER 1966, 123 ff, setzen die Polyporines in NO Brasilien am Schluß der Unteren Kreide allmählich ein und finden sich regelmäßig seit dem Alb.

Ungeeignet den Beginn der Stephanoporines zu finden, ist die Sporengattung *Tetraporina* NAUM. 1950. Sie hat einen problematischen Typ aus dem Unterkarbon des Moskauer Beckens (Syn. III, 130, Fig. 181).

Von sonstigen stephanoporoiden Gattungen der Sporae dispersae seien folgende genannt:

Longaevipollis CHLONOVA 1961, 70, Taf. 12, Obere Kreide, Westsibirien

Ulmoideipites ANDERSON 1960, 20, Taf. 6, Oberste Kreide, Neu Mexico

Echistephanoporites LEIDELMEYER 1966, 55, Taf. 5, Alttertiär, Guyana

Stephanoporopollenites PFLUG 1953, 96, Paleozän, Hannover.

25.2 Periporine Sporen

J. MULLER 1970, 421, hält bei den Dicotyledonen die Abstammung der periporaten Sporen von den äquatorial triporaten zwar für erwiesen („established“), meint aber außerdem, es könne auch („hypothetical“) an die Entstehung von periporaten Aperturen aus bis dahin aperturlosen Pollenkörnern gedacht werden. „Established“ sei auch die Verwandtschaft zwischen den pericollpaten und periporaten Pollenkörnern der Dicotyledonen.

Auch nach NAIR 1968, 17, gehen die periporaten Pollenkörner bei den Dicotyledonen vornehmlich aus den triporoiden hervor.

Bei den Monocotyledonen bilden sich nach MÜLLER die periporaten Pollenkörner vielleicht („hypothetical“) aus inaperturaten.

Periporate Formen erscheinen im Oberen Alb (W. Africa, JARDINE & MAGLOIRE 1965; Peru, BRENNER 1968), vielleicht etwas später als die stephanoporoiden Formen.

Ungeeignet den stratigraphischen Beginn der Periporines zu ermitteln, ist die Sporengattung *Sporojuglandoidites* VISHNU-MITRE 1955. Der Typus dieser Gattung stammt aus dem Oberen Jura Bihars in Indien und ist vielleicht ein Epidermisfetzen (Syn. III, 135, Fig. 189).

Die Pflanzengattung *Liquidambar* wird aus dem Cenoman N. Amerikas gemeldet, so daß der periporate *Liquidambar*-Pollen seitdem vorkommen könnte. Im Alttertiär sind Sporen Habitu *Liquidambar* bekannt (Oligozän).

COUPER begründet 1960 eine periporate Sporengattung *Caryophyllidites*, deren Typus aus dem Maastricht Neuseelands stammt (Syn. IV, Fig. 193).

Eine Spore Habitu Haloragaceae erscheint im Eozän von Burma (Forsch.-Ber. 2, Fig. 413).

Den Weg zu den Periporines beleuchtet vielleicht eine so eigentümliche Gruppe von Sporen wie die um die Sporengattung *Anacolosidites* (Abb. 142), deren Typus aus dem Eozän von Victoria stammt. Sie gehört wohl zu den *Anacolosiae*, der *Olacaceae*, ist von mir auch im Eozän des Geiseltals gefunden worden, und trägt auf jeder der Hemisphären je drei Poren, die zwischen den Polen und dem triangulären Äquator in den Winkeln des Äquatordreiecks liegen (Abb. 142).

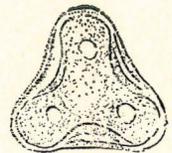


Abb. 142. Habitu *Anacolosiae*, 18 μ , dispers, Geiseltal, Eozän, mit je drei subäquatorialen Poren auf jeder Hemisphäre.

Hier zeigt sich eine manchmal wiederkehrende Entwicklungstendenz. Aperturen einer der Hemisphären werden spiegelbildlich auf der anderen Hemisphäre wiederholt.

Das ist eine Regel, die man bei morphologischen Schlüssen nicht vergessen darf und die Überlegungen zur Homologie und Analogie in eigentümlicher Weise erschwert.

Literatur

Die im folgenden wegen Platzmangels nicht aufgeführte Literatur wurde bereits in folgenden Schriften genannt:

- R. POTONIÉ, Synopsis Teil I—VI, Beih. Geol. Jahrb. **23**, **31**, **39**, **72**, **87**, **94**; Hannover 1956—1970.
 — Sporae in situ, Beih. Geol. Jahrb. **52**, Hannover 1962
 — Fossile Sporen, Forschungsbericht **1483**, **1761**, **2108**, Köln 1965, 1967, 1970.
- ALVIN, K. & CHALONER, W. G.: Parallel Evolution in Leaf Venation: An Alternative View of Angiosperm Origins. — Nature **226**, (5246) 662—663, 1 Fig., London, Mai 1970.
- ASSÉMIEN, P.: Pollen fossile de *Rhizophora* à Bogue (Basse Vallé du Sénégal) — Poll. & Spores **11** (1), 73—78, 2 Taf., Paris, Apr. 1969
- BATTEN, D. J.: Probable dispersed spores of Cretaceous *Equisetites*. — Palaeont. **11** (4), 633—642, Taf. 123, London, Nov. 1968
- BLASCO, F.: Montagnes du Sud de l'Inde. Forêts, Savanes, Ecologie. — Inst. Franc. Pondichéry, Trav. Sect. Sient. Techn. **10** (1), 436 S., viele Taf., Madras 1971
- BHARADWAJ, D. C. & TIWARI, R. S.: Lower Gondwana Megaspores. A Monograph. — Palaeont. **129** B, 1—70, Taf. 1—15, 41 Abb., Stuttgart, März 1970
- BHARADWAJ, D. C. & VENKATACHALA, B. S., Suggestions for a Morphological Classification of Sporae dispersae. — Rev. Palaeobot. & Palyn. **6**, 41—59, Amsterdam 1968
- BOLTENHAGEN, E.: *Hexaporotricolpites potonieii*, espèce nouvelle d'un pollen hexaporotricolpé du Crétacé supérieur du Gabon. — Grana pal. **9**, 169—173, 1 Abb., 1 Taf., Uppsala 1969
- BOULTER, M. C. & CHALONER, W. G.: Neogene fossil plants from Derbyshire (England). — Rev. Palaeobot. & Palyn. **10**, 61—78, 3 Taf., Utrecht 1970
- BRACK, SH. D.: On a new structurally preserved arborescent Lycopside Fructification from the Lower Pennsylvanian of North America. — Amer. J. Bot. **57** (3), 317—330, USA, März 1970
- BRACK, SHEILA D. & TAYLOR, TH. N.: The ultrastructure and organisation of *Endosporites*. — Micropal. **18** (1), 101—109, Taf. 1—3, USA, Jan. 1972
- BRENNER, G. J.: Early Angiosperm pollen differentiation in the Albian to Cenomanian deposits of Delaware (USA). — Rev. Palaeobot. & Palyn. **1**, 219—227, 3 Taf., Amsterdam, März 1967
- BURGER, D.: Early Cretaceous Angiospermous Pollen Grains from Queensland. — Bureau Min. Res., Geol., Geophys., 10 S., Taf. 1—3, Canberra 1970
- CHALONER, W. G.: Spores & Land-plant Evolution. — Rev. Palaeobot. & Palyn. **1**, 83—93, Amsterdam 1967
 — The rise of the first land plants. — Biol. Rev. **45**, 353—377, 3 Taf., 1970
- CHANDA, S.: A contribution to the Palynotaxonomy of Casuarinaceae. — SEN Mem. Vol., Bot. Soc. Bengal, 191—208, 5 Taf., Calcutta 1969.
- DEVI, S. & NAYAR, B. K.: Spore morphology of Indian ferns. IX Ophioglossaceae, Marattiaceae, Osmundaceae and Schizaeaceae. — SEN Mem. Vol., Bot. Soc. Bengal, 209—222, 2 Taf., Calcutta 1969
- DIBNER, A. F.: Cordaitales pollen of Angaraland. — Research Inst. Geol. Arctic, Palaeont. & Biostrat. **32**, 5—66, 10 Taf., Leningrad 1971
- DOUBINGER, J. & GRAUVOGEL-STAMM, L.: Présence de spores du genre *Thymospora* chez *Pecopteris hemitelioides* du Mont-Pelé (Stephanien Moyen du Bassin d'Autun). Poll. & Spores **13** (4), 597—607, 2 Taf., Paris 1971
- DURAND, S. & OLLIVIER-PIERRE, M.-FR.: Observations nouvelles sur la présence du pollen de palmier *Nypa* dans l'Eocène de l'ouest de la France et du sud de l'Angleterre. — Soc. Géol. Min. Bretagne. Ser. C I (1), 49—57, 4 Taf., Rennes, Nov. 1969
- EGGERT, D. A. & KRYDER, R. W.: A new species of *Aulacotheca* (Pteridospermales) from the Middle Pennsylvanian of Iowa. — Palaeont. **12** (3), 414—419, Pl. 76, 77, London, Sept. 1969
- EGGERT, D. A. & TAYLOR, TH. N.: *Teleangiopsis* gen. nov., an Upper Mississippian pollen Organ from Arkansas. — Bot. Gaz. **132** (1), 30—37, 2 Taf., Chicago, März 1971

- ELSIK, W. C. & THANIKAIMONI, G.: *Bomarea lyncina* HERB. (Amaryllidaceae) and *Auriculii-dites* ELSIK. — Poll. & Spores **12** (2), 177—180, 1 Taf., Paris, Aug. 1970
- ERDTMAN, G.: Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic times? — Geol. Fören. Stockholm Förhandl. **70**, 265—271, Stockholm, Apr. 1948
- On the „*Tricolporites protrudens* proplem“. — Sv. bot. Tidskr. **45**, 355—361, Stockholm 1951. (Vergleicht mit den Rubiaceae).
- Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. — 539 S., 261 Abb., Stockholm 1952
(Vgl. hierzu Synopsis III, 127, Fig. 195, — ERDTMAN in ROSS 1949, 37)
- ERDTMAN, G. & DUNBAR, A.: On the fine structure of the exine in *Macrozamia* Reidlei (GAUD.) C. A. GARDN. — Sen Mem. Vol. 179—182, 2 Taf., Calcutta 1969
- ERDTMAN, G. & SORSA, P.: Pollen & Spore Morphology/Plant Taxonomy. Pteridophyta (Text and additional Illustrations). An Introduction to Palynology IV. — 302 S., 52 — 1 Taf., Stockholm 1971
- FISCHER, H.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — Dissertation, Breslau 1890
- GARSDIE, S.: The developmental morphology of the pollen of Proteaceae. — J. S. Afr. Bot. **12**, S. Afr. 1946
- GRAHAM, A. & JARZEN, D. M.: Studies in Neotropical Palaeobotany. I. The Oligocene Communities of Puerto Rico. — Ann. Miss. Bot. Gard. **56**, 308—357, 4 Taf., Missouri 1969
- GRAUVOGEL-STAMM, L.: Nouveaux types d'Organes reproducteurs mâles de Conifères du Grès à Voltzia (Trias Inférieur) des Vosges. — Bull. Serv. Carte géol. Als. Lorr. **22** (2), 93—120, 3 Taf., Straßburg 1969
- HALL, J. W.: A Reappraisal of the Megaspores of two eocene species of *Azolla*. — J. Paleont. **43** (2), 528—531, 1 Taf., USA, März 1969
- Studies on fossil *Azolla*: Primitive types of megaspores and massulae from the Cretaceous. — Amer. J. Bot. **56** (10), 1173—1180, 2 Taf., USA, Nov./Dez. 1969
- Notes on fossil Salviniaceae. — Taxon **18** (6), 735, Utrecht, Dez. 1969
- HARRIS, TH. M.: *Wonnacottia* a new Bennettitalean microsporophyll. — Ann. Botany, n. s., **6**, 577—592, Oxford, Okt. 1942
- HENNIPMAN, E.: Electron and light microscopical observations on the perine of the spores of some *Bolbitis* species (Filices). — Acta Bot. Neerl. **19** (5), 671—680, 4 Abb., Niederlande, Okt. 1970
- HUFNAGEL, H.: Palaeobotanische Untersuchungen im Kambrium von Spanien. — Inaug. Diss. Würzburg, 147 S., 8 Taf., Würzburg 1969.
- INOUE, HIROSHI, Studies in spore germination and the earlier stages of gametophyte development in the Marchantiales. — J. Hattori Bot. Lab. **23**, 148—191, Japan, Dez. 1960
- JAIN, R. K. & HALL, J. W.: A contribution to the Early Tertiary fossil record of the Salviniaceae. — Amer. J. Bot. **56** (5), 527—539, 4 Taf., USA 1969
- JANSONIUS, J.: Emended diagnosis of *Alisporites* DAUGHERTY 1941. — Poll. & Spores **13** (2), 349—357, 1 Taf., Paris, Aug. 1971
- JUNG, W. W.: *Hirmeriella münsteri* (SCHENK) JUNG nov. comb., eine bedeutsame Konifere des Mesozoikums. — Palaeontographica B **122**, 56—93, Taf. 15—19, Stuttgart, Apr. 1968
- KAISER, H.: Die photographische Darstellung eines durchsichtigen Mikroobjektes sowohl im Durchlicht als auch im Raster-Elektronenmikroskop am Beispiel von fossilen Sporen. — Palaeontogr. B **123**, 121—123, 6 Abb., Stuttgart, Aug. 1968
- KAR, R. K.: Palynology of the Barren Measures Sequence from Jharia Coalfield, Bihar, India. — 1. Summary and Discussion. — Symposium Flor. Strat. Gondw. 121—127, Pl. 1, 2, Lucknow 1966
- Palynology of the Barren Measures Sequence from Jharia Coalfield, Bihar, India. — 2. General Palynology. — Palaeobotanist **16** (2), 115—140, pl. 1—4, Lucknow, Sept. 1968
- KEMP, E. M.: Probable Angiosperm pollen from the British Barremian to Albian strata. — Palaeont. **11** (3), 421—434, Taf. 79—81, London 1968

- KEMPF, E. K.: Elektronenmikroskopie der Megasporen von *Azolla tegeliensis* aus dem Altpleistozän der Niederlande. — *Palaeontogr. B.* **128**, 167—179, Taf. 43—50, Stuttgart, Dez. 1969
- Elektronenmikroskopie der Sporodermis von Megasporen der Gattung *Selaginella* (Pteridophyta). — *Rev. Palaeobot. Palyn.* **10**, 99—116, Taf. 1—3, Amsterdam 1970
- Electron microscopy of the Megaspore *Horstisporites semireticulatus* from Liassic strata of Germany. — *Grana* **11**, 18—22, 1 Taf., Stockholm 1971
- Elektronenmikroskopie der Sporodermis von Mega- und Mikrosporen der Pteridophyten-Gattung *Salvinia* aus dem Tertiär und Quartär Deutschlands. — *Palaeontogr. B.* **136** (1—4), 47—70, Taf. 16—28, Stuttgart, Nov. 1971
- KONZALOVÁ, M.: *Acerales* (Palmae) in the North-Bohemian Tertiary. — *Sbornik Geol. Véd., paleontologie, řada P. sv.* **13**, 143—158, Taf. 1—4, Prag 1971.
- KREMP, G. O. W.: Tetrad markings of pteridophytic spores and their evolutionary significance. — *Rev. Palaeob. & Palyn.* **3**, 311—323, 1 Taf., Amsterdam, Aug. 1967
- KUPRIANOVA, L. A.: Apertures of the pollen grains of Angiosperms and their evolution. — In NEUSTADT, M. J. (The importance of palynological analysis). *Akad. Nauk SSSR. Inst. Geogr., Geol.*, 7—14, Taf., Moskau 1966
- On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. — *Poll. & Sp.* **11** (2), 333—351, Paris, Aug. 1969
- LAVEINE, J.-P.: Quelques Pécoptéridinées houillières à la lumière de la Palynologie. — *Poll. & Spores* **11** (3), 619—668, **12** (2), 235—297, Paris 1969, 1970
- Sporomorphes in situ de quelques Parispermées (Neuropteridées) du Carbonifère. — *Ann. Soc. Géol. Nord* **91** (2), 155—173, Taf. 10—24, Lille, März 1971
- LECLERCQ, S. & BONAMO, P. M.: A study of the fructification of *Milleria* (*Protopteridium*) *thomsonii* LANG from the Middle Devonian of Belgium. — *Palaeontogr.* **136 B**, 83—114, Taf. 31—40, Stuttgart, Dez. 1971
- LEFFINGWELL, H. A.: Palynology of Lance (Late Cretaceous) and Fort Union (Paleocene) Formations of the Type Lance Area, Wyoming. — *Geol. Soc. Am., Spec. Pap.* **127**, 1—64, 10 Taf., USA 1970
- LEFFINGWELL, H. A., LARSON, D. A. & VALENCIA, M. J.: A study of the fossil pollen *Wodehauseia spinata*. — *Bull. Can. Petr. Geol.* **18**, (2), 238—262, Taf., 1—7, Canada, Juni 1970
- LEISMAN, G. A.: A petrified Sporangiostrabus and its spores from the Middle Pennsylvanian of Kansas. *Palaeontogr. B* **129**, 166—177, Taf. 36—39, Stuttgart, Apr. 1970
- LEISMAN, G. A. & BUCHER, J. L.: Variability in *Calamocarpon insignis* from the American Carboniferous. — *J. Palaeont.* **45** (3), 494—501, Taf. 57—60, USA, Mai 1971
- On *Palaeostachya decacnema* from the Middle Pennsylvanian of Kansas. — *Bull. Torrey Bot. Club* **98** (3), 140—144, 1 Taf., USA, Mai/Juni 1971
- LEISMAN, G. A. & PETERS, J. S.: A new Pteridosperm male fructification from the Middle Pennsylvanian of Illinois. — *Amer. J. Bot.* **57** (7), 867—873, 2 Taf., Burlington, Vermont 1970
- LINGELSHEIM, A.: Über die Braunkohlen von Saarau. — *Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cultur*, 1907, 12 S., Breslau 1907
- LUGARDON, B. Sur la structure fine des parois sporales d'*Equisetum maximum* LAMK. — *Poll. & Sp.* **11** (3), 449—474, 8 Taf., Paris, Dez. 1969
- MCGREGOR, D. C.: Devonian plant fossils of the genera *Krystofovichia*, *Nikitinsporites*, and *Archaeoperisaccus*. — *Contr. Can. Paleont., Geol. Surv. Canada, Bull.* **182**, 91—106, Pl. 11, 12, Ottawa 1969
- MILLAY, M. A. & EGGERT, D. A.: *Idanothekion* gen. n., a synangiate pollen organ with saccate pollen from the Middle Pennsylvanian of Illinois. — *Amer. J. Bot.* **57** (1), S. 50—61, 3 Taf., USA 1970
- MILLAY, M. A. & THOMAS, TH. N.: Studies of living and fossil saccate pollen grains. — *Micropaleont.* **16**, (4) 463—470, Taf. 1—3, New York, Okt. 1970
- MILLER, CH. N.: Evolution of the Fern family Osmundaceae based on anatomical studies. — *Contr. Mus. Pal., Univ. Michigan*, **23** (8), 105—169, 2 Taf., 10 Abb., Ann Arbor, Febr. 1971

- MÜLLER, HELMUT: Palynological investigations of Cretaceous sediments in Northeastern Brazil. — Proc. 2nd W. Afr. Micropal. Coll. (Ibadan 1965), 123—136, Leiden 1966
- MÜLLER, KARL: Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs u. d. Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas. — Dr. L. RABENHORST's Kryptogamen-Flora, 2. Aufl., 6. Bd. Die Lebermoose, 870 S., Leipzig 1906—1911
- MULLER, J.: Palynological evidence on early differentiation of Angiosperms. — Biol. Rev. **45**, 417—450, 1970
- NAIR, P. K. K.: A Concept on pollen evolution in the primitive Angiosperms. — J. Palyn. **4**, 15—20, Indien 1968
- NEAVEL, R. C. & GUENNEL, G. K.: Indiana paper coal: Composition and deposition. — J. Sedim. Petr. **30** (2), 241—248, Taf. 1, USA, Juni 1960
- NILSSON, T.: Über das Vorkommen eines mesozoischen Sapropelgesteins in Schonen. — Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2, **54** (10), 1—111, 8 Taf., Lund 1958
- PETTITT, J. M.: Some Ultrastructural Aspects of Sporoderm formation in Pteridophytes. — In ERDTMAN & SPORSA, „Pollen and Spore Morphology etc.“ S. 227—251, Taf, Frontispiece und 1—17, Stockholm 1971
- PHILLIPS, T. L. & ROSSO, S. W.: Spores of *Botryopteris globosa* and *Botryopteris americana* from the Pennsylvanian. — Amer. J. Bot. **57** (5), 543—551, 2 Taf., USA, Mai/Juni 1970
- POCOCK, ST. A. J. & JANSONIUS, J.: Redescription of some fossil gymnospermous pollen (*Chasmatosporites*, *Marsupipollenites*, *Ovalipollis*). — Canad. J. Bot. **47** (1), 155—165, 2 Taf., Canada 1969
- POTONIÉ, R.: Der Erde Pflanzenkleid im Wandel der Zeit. — Naturwiss. Umschau, Chemiker-Zeitung, Cöthen 1921
- Die Tendenz zur Stabilität im Lichte der Palaeontologie. — S.-Ber. preuss. geol. L.-A. **3**, 152—157, Berlin 1928
- Gesichtspunkte zu einer paläobotanischen Gesellschaftsgeschichte (Soziogenese). — Beih. Geol. Jahrbuch **5**, 116 S., 8 Abb., Hannover, Mai 1952
- Sociogénese des plantes et évolution. — Ann. Biol. **28**, Fasc. 7—8, C 228—241, Paris 1952
- 1954, Gibt es angiosperme Eigenschaften an palaeozoischen Sporen. — Svensk Bot. Tidskr. **48** (2), 328—336, 7 figs., Uppsala
- 1962, Synopsis der Sporae in situ. — Beih. Geol. Jahrb. **52**, 1—204, 19 Plates, Hannover
- POTONIÉ, R.: Regeln, nach denen sich die Sekundärfalten der Sporen bilden. — Paläont. Z. **36**, 46—54, 1 Taf., Stuttgart April 1962
- 1965, Fossile Sporae in situ. — Forschungsber. Nordrh.-Westfalen, **1483**, 1—74, 70 figs. Köln
- 1967 (Jan.), Versuch der Einordnung der fossilen Sporae dispersae in das phylogenetische System der Pflanzenfamilien. — Forschungsber. Nordrh.-Westfalen, **1761**, 1—310, 20 plates, Köln
- 1967 (March), New Phylogenetic facts on fossil spores. — Rev. Palaeobot. & Palyn. **1**, 75—82, 1 pl., Amsterdam
- Eine bibulbata Angiospermen-Spore aus dem Senon von Gabun (Äquatoriales W-Afrika). Paläont. Z. **42**, 120—125, Taf. 14, Abb. 1—5, Stuttgart, April 1968
- Die Hauptlinien der Entwicklung der Sporen. — VI Congr. Int. Strat. Geol. Carb., Sheffield 1967, IV, 1373—1376, Sept. 1971
- POTONIÉ, R. & ERDTMAN, G.: Gibt es angiosperme Eigenschaften an palaeozoischen Sporen? — Sv. Bot. Tidskr. **48** (2), 328—336, Abb. 1—7, Uppsala 1954
- PRAGLOWSKI, J. & ERDTMAN, G.: On the morphology of the pollen grains in „*Armeria sibirica*“ in specimens from between longitude 30° W and 60° E. — Grana Pal. **9** (1—3), 72—89, 11 Taf., Uppsala 1969
- REISSINGER, A.: Über den Ursprung der Angiospermen. — Nat. Ges. Bayreuth, 24 S., 4 Taf., Bayreuth 1952
- Angiospermenforschung I. — Nat. Ges. Bayreuth, 10 S., 1 Taf., Bayreuth 1953
- ROLAND, FRANCOISE: Etude de l'ultrastructure des apertures III. — Poll. & Spores **11** (3), 475—498, Taf. 1—10, Paris, Dez. 1969

- ROTHWELL, G. W.: Additional observations on *Conostoma anglo-germanicum* and *C. oblongum* from the Lower Pennsylvanian of North America. — *Palaeontogr. B* **131**, 167—178, Taf. 37—39, Stuttgart, Jan. 1971
- ROWLEY, J. R.: Nonhomogeneous Sporopollenin in Microspores of *Poa annua* L. — *Grana Pal.* **3**, 1—19, Taf. 1—10, Stockholm 1962
- SCHÄFER, W.: Biozönose und Biofazies . . . — Aufs. & Reden Senck. Nat. Ges. **11**, 1—36, Frankfurt/M., März 1963
- SCHLANKER, CH. M. & LEISMAN, G. A.: The herbaceous carboniferous Lycopod *Selaginella Fraiponti* comb. nov. — *Bot. Gaz.* **130** (1), 35—41, 1 Taf., Chicago, März 1969
- SCHMIDT, H. & al.: Morphographische oder morphogenetische Beschreibungen. — *Paläont. Z.* **33**, 11—21, Stuttgart, Febr. 1959
- SCHULZ, E.: Sporenpaläontologische Untersuchungen rätoliassischer Schichten im Zentralteil des Germanischen Beckens. — *Paläont. Abh. B. Paläobot.* **2** (3), 427—633, Taf. 1—26, 75 Abb., Berlin, Sept. 1967
- SEGroves, K. L.: The sequence of Palynological Assemblages in the Permian of the Perth Basin, Western Australia. — Second Gondwana Symposium South Africa, 1970. *Proc. & Papers*, p. 511—529, 7 Taf., Council for scient. Indust. Res., Scientia, Pretoria 1970
- SEN, J.: On some fructifications borne on *Glossopteris* leaves. — *Bot. Not.* **108** (2), 241—252, 2 Taf., Lund 1955
- A new type of male fructification referable to *Glossopteris*. — *Nature* **177**, 377—378, London, Febr. 1956
- SIEVERS, A. & BUCHEN, BR.: Über den Feinbau der wachsenden Megaspore von *Selaginella*. — *Protoplasma* **71**, 267—279, Springer-Verlag 1970
- SRIVASTAVA, S. K.: Upper Cretaceous protaceous pollen from the Edmonton Formation, Alberta (Canada) and their paleoecologic significance. — *Can. J. Bot.* **47** (10), 1571—1578, Taf. 1, Canada 1969
- STAPLIN, F. L., POCOCK, S. J. & JANSONIUS, J.: Relationships among Gymnospermous pollen. — *Rev. Palaeobot. Palyn.* **3**, 297—310, 1 Taf., Amsterdam 1967
- STIDD, B. M. & HALL, J. W.: *Callandrium callistophytoides*, gen. et sp. nov., the probable pollen-bearing organ of the seed fern, *Callistophyton*. — *Amer. J. Bot.* **57** (4), 394—403, 2 Taf., USA, Apr. 1970
- STORCH, D.: Die Arten der Gattung *Sphenophyllum* BRONGNIART im Zwickau-Lugau-Oelsnitzer Steinkohlenrevier. — *Paläont. Abh. B Paläobot. II* (2), 193—426, Taf. 1—27, 36 Abb., Berlin, März 1966
- STRAKA, H.: Über die mögliche phylogenetische Bedeutung der Pollenmorphologie der madagassischen *Bubbia perriera* R. CAP. (Winteraceae). — *Grana Pal.* **4**, 355—360, 2 Abb., Stockholm 1963
- TAYLOR, TH. N.: Cycads: Evidence from the Upper Pennsylvanian. — *Science* **164**, 294—295, 4 Fig., USA, Apr. 1969
- The morphology of *Bowmanites dawsoni* spores. *Micropal.* **16** (2), 243—248, Taf. 1—2, New York, Apr. 1970
- *Lasiostrobus* gen. n., a staminate strobilus of gymnospermous affinity from the Pennsylvanian of North America. — *Amer. J. Bot.* **57** (6), 67—690, 8 Taf., USA, Jul. 1970
- *Halletheca reticularis* gen. et sp. n., a synangiate Pennsylvanian Pteridosperm pollen organ. — *J. Bot.* **58** (4), 300—308, 16 Fig., USA Apr. 1971
- TAYLOR, TH. N. & EGGERT, D. A.: Preliminary study of spores from carboniferous fructifications utilizing the scanning electron microscope. — *Proc. Engis Ster. Coll.*, N. Austin, Morton Grove, Ill. 1969
- Studies of spores from carboniferous fructifications. 1. Introduction and preliminary survey utilizing the scanning electron microscope. — *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **88** (3), 431—444, 4 Taf., USA 1969
- On the structure and relationships of a new Pennsylvanian species of the seed *Pachytesta*. — *Palaeontol.* **12** (3), 382—387, Taf. 71, 72, London, Sept. 1969
- THANIKAIMONI, G.: Esquisse palynologique des Aracees. — *Inst. Franc. Pondichery, Trav. Sect. Sc. & Techn.*, **5**, Pollen, Fasc. **5**, 31 S., 20 Taf., Pondichery 1969
- Les palmiers: Palynologie et Systématique. — *Inst. Franc. Pondichery. Trav. Sect. Scient Techn.* **11**, 285 S., 22 Taf., Pondichery 1970

- THOMAS, B. A.: A new specimen of *Lepidostrobis binneyanus* from the Westphalian B of Yorkshire. — Poll. & Spores **12** (2), 217—234, Taf. 1—3, Paris, Aug. 1970
- TRALAU, H.: The morphology of microspores of *Pilularia globifera*. — Grana pal. **9** (1—3), 118—123, 2 Taf., Uppsala 1969
- TSCHUDY, R. H.: Two new pollen genera (Late Cretaceous and Paleocene) with possible affinity to the Illiciaceae. — Geol. Surv. Prof. P. 643 — F, 1—13, Taf. 1—9, Washington 1970
- TSCHUDY, R. H. & SCOTT, R. A.: Aspects of Palynology. — 510 S., New York 1969
- VAN CAMPO, M.: Pollen et phylogénie. Les Breviaxes. — Poll. & Spores **8** (1), 57—73. 3 Taf., Paris, Apr. 1966
- Variations polliniques intraflorales. — Adansonia **6** (1), 55—64, Taf. 1—3, Paris 1966
- VENKATACHALA, B. S.: Mesozoic operculate pollen and their morphology. — Palaeobotanist **15**, 98—101, Lucknow, Sept. 1966
- VISSCHER, W.: The Permian and Triassic of the Kingscourt Outlier, Ireland. A palynological Investigation . . . — Geol. Surv. Ireland, Spec. Paper 1, 114 S., 42 Taf., Dublin, Apr. 1971
- WELMAN, W. G.: The South African Fern Spores. — In „South African pollen grains and spores“ von E. M. VAN ZINDEREN BAKKER Sr., VI, 110 S., davon 12 Taf., Cape Town 1970
- WODEHOUSE, R. P.: Pollen grains, 574 S., USA 1935 (Neudruck Noble Offset Printers, JNC, New York 1959)
- ZAKLINSKAJA, E. D.: Der Pollen der Angiospermen in seiner Bedeutung für die Stratigraphie von Oberkreide und Paläogen. — Akad. Nauk. SSSR, Trudy Geol. Inst., **74**, 1—256, 44 Taf., Moskau 1963
- ZIMMERMANN, W.: Der phylogenetische Weg zu den Blütenpflanzen als methodisches Kriterium der „Höher“-Entwicklung und der Stammesverzweigung. — Meth. Phylogenetik. Symposium 1970, Erlanger Forsch. B, Naturwiss. **4**, 42—57, Erlangen 1970

Nachtrag zur Literatur

- ERDTMAN, G. & SINGH, G.: On the pollen morphology in *Sclerosperma mannii*. — Bull. Jardin Bot. Brux. **27**, 217—220, 1 Taf., Brüssel Juni 1957

Register einiger Termini nebst Erklärung

Die kursiv gesetzten Zahlen beziehen sich auf Textabbildungen

(s. . . . gilt nur innerhalb folgender Liste; = bedeutet Synonym)

Allocolpus s. Isocolpus	111
Amplifikation: Auffüllung der vorweltlichen Pflanzengesellschaften durch Kleinmutationen; damit Vergrößerung der Individuenzahl und so der Biomasse in der Raumeinheit	8, 21
Bioananke: Sie bedingt unter anderem durch Überfüllung des Raums mit Biomasse das Aussterben von zumeist superorganisierten (s. dort) und von in labilen Nischen lebenden Formen	21
Bläschenstruktur — Bullarum Structura (s. dort)	26
Brevitriletoid: Kurzstrahlige trilete Marke	60
Bullarum Structura: Struktur aus \pm geschlossenen Bläschen eines erstarrten Schaums, welcher die Exine oder Schichten der Exine aufbaut. — Das „Reticulum“ der Sacci vieler Coniferopsida besteht aus größeren Bläschen als die sonstigen Schichten der Exine	84
Canalula: Bildungen wie die subäquatoriale, zonocolpoide Rinne von <i>Hirmeriella</i> (al. <i>Cheirolepis</i>)	19, 52, 100, 101, 102
Cancellorum Structura: Eine der Gitterstrukturen (Structura Cratis, s. dort), entstanden aus der Structura Bullarum, indem sich die Bläschen durch Öffnungen verbanden	26
Colpedaphon s. Colpostoma	92, 94, 95; Abb. 105, 106
Colpospatium s. Colpostoma	83, 85; Abb. 92, 96
Colpostoma: Das Colpostoma zeigt sich als Trace, Rinne oder Spalte (Laesur, s. dort) zwischen den Colpuslippen (Labra, s. dort), die zunächst geschlossen sind. Durch ihre Öffnung wird mehr und mehr die Innenwand des Colpusraums (des Colpospatiums) sichtbar, das Colpedaphon	75, 78, 81, 83, 85, 92, 93, 94, 95; Abb. 84, 88—92
Colpus s. l.: Oberbegriff für Sulcus und Colpus s. r.	82, 83, 85
Colpusboden s. Colpostoma	50, 78, 79, 81, 84; Abb. 42, 85, 86, 93
Colpus (bzw. Sulcus) decussatus: Der Monocolpus kreuzt das Monoletum bei vielen Coniferopsida rechtwinklig. Dagegen steht der Monocolpus bei vielen Cycadopsida und Angiospermen \pm parallel zum ehemaligen Ort des Monoletums und ist damit ein Parallelocolpus	85; Abb. 96
Colpusmund — Colpostoma (s. dort)	75 etc.
Columellarum Stratum: Stäbchenschicht, Isolierschicht (s. dort)	36, 37, 51; Abb. 25, 26

- Contactum amillae*, Kontakt dome: Oft etwas dünnhäutigere Ausbeulungen auf den *Puncta contactu*, Kontaktpunkten (s. dort) 107, 108, 109; Abb. 131
- Contactu tenuitates*: Schwächungen der Exine auf den *Puncta Contactu*, Kontaktpunkten (s. dort) 108, 109
- Cratis Structura*: Anordnung der Elemente einer Exine oder Exinenschicht in einer beliebigen Form des Raungitters 27
- Crépissage*: Skulptur der Exine gleich einem „Mauerbewurf“, etwa wie aus abgeflachten Mörtelbällchen zusammengesetzt; letztere entsprechen den Pailletten, das sind *Miculae* der Sporenoberfläche 11, 25, 32
- Crotonoides Muster*: *Croton*, Gattung der *Euphorbiaceae* 15
- decussatus*, *Colpus* — *Colpus decussatus* (s. dort) 85
- Dilatatoren*: Der Exine eingelagerte Kissen (*Pulvini*), Bänder oder Flächen (Schwellkörper), aus quellbarer Substanz, die der Keimung dient und deshalb am *Germinalium* angeordnet ist; so bei *Calamostachys* . 30, 59, 63; Abb. 9, 10, 60
- Dilatator kissen*: *Dilatatoris Pulvinus*, s. *Dilatatoren* 63
- Distalium*: Die distale Hemisphäre der Spore, besonders ihre distale Calotte 14, 16; Abb. 4 b
- Endolambda (marke)*: Tetradenmarke, welche die Exine nicht wallartig überragt. Den Δ -Querschnitt der Marke zeigt nur die Intexine. Die Exoexine ist so angelegt, daß ihre Oberfläche glatt erscheint 72, 74; Abb. 73, 77
- Endo marke* = *Endolambda* (s. dort) 72 etc.
- endomonolet*: *Monoletes Endolambda* (s. dort) 73
- Endotectum*: Entspricht dem *Endolambda* (s. dort) 93
- Endotriletum*: Ein triletes *Endolambda* (s. dort) 73, 74
- Evaginationsapparate*: Vorrichtungen wie z. B. die *Dilatator kissen* (s. dort) und die *Evaginationscava* (s. dort), um innere Schichten der Exine durch die *Germinationis Linea* (s. dort) zu schieben . . . 30, 59, 62, 72, 74; Abb. 64
- Evaginationscava*: Hohlräume des *Germinaliums*, durch deren Verkleinerung das innere *Triletum* durch die „*Exoexine*“ geschoben wird; so beim *Tricavum* (s. dort) 59, 72
- Exina Sejugata*: \pm vollständige Trennung der inneren von den äußeren Exinenschichten. Der innere Teil wird oft als *Mesosporoid* bezeichnet (s. dort) 28, 44, 45, 46, 48, 50
- Filzstruktur s. Cratis Structura* und *Gitterstruktur* 27; Abb. 7
- Fissur*: Die noch geschlossene Tetradenmarke zeigt eine Sutura, öffnet sich diese, so kann entweder eine *Laesur* entstehen, ein \pm glatter Spalt oder aber eine *Fissur*, ein unregelmäßigerer Riß 56
- Geniculum*: Ein knieartiger Knick des *Colpostomas* längerer *Colpi* . 65, 110; Abb. 66
- Germinationis Linea*: Die Linie über der Sutura der Tetradenmarke oder des *Colpusmundes* (*Colpostoma*) 90
- Gitterornament*: Skulptur aus einander \pm parallelen Wällen wie bei *Schizaeae* und *Ephedra* 34; Abb. 19
- Gitterstruktur*: Oberbegriff ist *Cratis Structura* = *Gitterstruktur*. Zu ihr gehören die *Cancellorum Structura*, die *Filzstruktur* etc. 26
- Gula*: Einem Flaschenhals ähnelnder Aufbau, der durch Überhöhung der triletalen Marke entstanden ist, d. h. nicht aus dem *Perispor* wie der ähnliche *Pyrobolus* (s. dort) 12, 17, 57, 60, 62; Abb. 1, 55, 63

- Heterohomologie:** Echte Homologie bei dennoch nicht miteinander verwandten Arten 4
- Inclinatio diverticulorum:** Die Neigung, eine bestimmte Funktion nicht durch die ganze Entwicklungsreihe am gleichen morphologischen Ort zu belassen, sondern sprunghaft an eine andere Stelle zu verlegen 13, 107
- Infundibula:** Trichterförmige Weitungen, mit denen sich z. B. ein Colpus in vielen Fällen vor gänzlicher Öffnung zunächst an seinen Enden auftut
76, 82, 86, 87, 90, 91, 111, 114; Abb. 78 b
- Inkongruität (Inkongruenz) der Organe:** Manche „Organe“ bleiben in der Entwicklung gegenüber anderen „Organen“ auf einfacherer bzw. früherer Stufe stehen, so daß dann bei der gleichen Spezies „primitive“ aktive, neben differenzierten Organen zu finden sind 1, 2, 4, 9, 11, 98, 111
- Interpolation:** Auftreten neuer Großbaupläne in der Pflanzengesellschaft nach der Bioanlage (s. dort) 8
- Intratectum:** Die Spalte, die entsteht, wenn sich die Sutura (s. dort) ohne den Vertex unterhalb von diesem spaltenförmig öffnet. Die basale Ausweitung dieser Spalte heißt Subtectum (vgl. Abb. 56, S. 57, proximale „Kammer“) 56, 96; Abb. 53
- Isocolpus:** Die Isocolpi sind Colpi gleicher Ausbildung, z. B. gleicher Länge, der Alcolpus derselben Spore ist anders gestaltet, z. B. kürzer als die Isocolpi 111
- Isolierschicht:** Meist in der äußeren Exoexine und gekennzeichnet durch größeres „Porenvolumen“, z. B. in Form einer Stäbchenschicht — Columellarum Stratum oder einer Bullarum Structura (s. dort) aus größeren Bläschen
19, 36, 37; Abb. 5
- Kontaktpunkte:** Mit den *Puncta Contactu* inmitten der Kontaktflächen berühren sich die Sporen einer Tetrade vor ihrer Auseinanderlösung am längsten 107, 108, 109
- Kreuzcolpus bzw. Kreuzsulcus = Colpus decussatus (s. dort)** . . . 77, 85, 86; Abb. 96, 97
- Kreuzmonoletum — Colpus decussatus (s. dort)** 85, 86; Abb. 96, 97
- Kreuzsulcus = Colpus decussatus (s. dort)** 85 etc.
- Kryptosaccus:** Geringe Aufblähung der Isolierschicht (s. dort) ohne die Entstehung größerer Cava 52, 101; Abb. 46, 120
- Labra:** Die Wände der Δ -Marke trileter und monoleter Sporen besonders nach der Öffnung der Sutura zur Laesur. Ebenso die Ränder des sich öffnenden Colpostomas 56; Abb. 53
- Laesur:** Sie entsteht durch die Aufspaltung der Sutura als \pm glatte offene Spalte, während die Fissur unregelmäßiger begrenzt ist . . . 56, 57, 61, 72, 73, 74; Abb. 62
- Lageniastrum:** ROCHE nennt so ein Jugendstadium der Gula 57; Abb. 55
- Lambda-Profil:** Der \pm Δ -förmige Querschnitt der Tetradenmarke 55, 56, 72; Abb. 52
- Lambda-Tectum:** Das Dach der Δ -förmig gebildeten Tetradenmarke 56; Abb. 53
- Limbus:** Umrandung eines Saccus durch das Aufeinanderliegen von randlicher Ober- und Unterhaut des Saccus. Manchmal ist der Limbus als Homologon der *Curvaturae* aufzufassen 49
- Linea Germinationis = Germinationis Linea (s. dort)** 90
- Mesosporoid:** Bei \pm gänzlicher Ablösung innerer von äußeren Schichten der Exine wurde die im Innern der Spore verbleibende Haut Mesosporoid genannt. Vgl. *Exina Sejuncta* 45

- Metaspor:** Auch „outer perine“; diejenigen Teile des äußeren Perispor, die sich leichter von der reifen Spore ablösen und beim fossilen Material einst auch nicht denselben Grad der Polymerisation erreicht hatten wie die Exine sowie die innere Perine. Daher ist das fossile Metaspor im Gegensatz zur Exine manchmal im durchfallenden Licht dunkler und von Oxydationsmitteln leichter anzugreifen. Vgl. Perine und Perispor . . . 31, **38**, 39, 40, 42, 43, 66, 70; Abb. 27
- Miculae:** Sporing-Bällchen bis -Schuppen, aus denen sich eine Exine ganz oder teils zusammensetzen kann, was sich an der Oberfläche der Exine durch die als Crépissage (s. dort) oder als paillettiert bezeichnete Mikuloskulptur zu zeigen vermag 24—26, 31
- Miculoskulptur = Crépissage,** s. dort 11, 25, **32**
- Miculostruktur:** Die ganze Exine oder gewisse Exinenschichten sind aus Miculae (s. dort) zusammengesetzt 24
- Monocolpus s. l.:** Oberbegriff von Monocolpus s. r. und Monosulcus 13, 75, 77, 82, 87, 92, 93
- Monoletum:** Die monolette Tetradenmarke, d. h. die einlinige Marke . . . 13, 63, 64, 87
- Natatoren:** Schwimmvorrichtungen der Sporen, z. B. als kleinere Cava der Exine wie bei den Whittleseyoideae 51, 61, 65; Abb. 43, 62
- Navicula:** Colpoide Einbuchtung, z. B. im Keimbereich monoletter Sporen 76, 77, 90, 91; Abb. 80, 81, 103
- Obturator:** Exinenkissen der inneren Sporenwand unter dem Germinalium 58, 59, 91; Abb. 59
- Orbiculae:** Kleine, z. T. abfällige Korpuskeln, z. B. auf der Exine von Taxodiaceae. Siehe Waltonkörper 26
- „Outer perine“: Siehe Metaspor 40
- paillettierte Exine = Crépissage (s. dort); Pailletten = Miculae (s. dort)** der Sporenoberfläche 24
- Parallelocolpus s. Colpus decussatus** 78
- Pars centralis:** Nach REINSCH 1884 der Zentralkörper einer Spore 45, 46, 85
- Perine:** Derjenige Teil des Perispor s. l., der sich bei der Reife der Spore nicht sogleich von ihr ablöst und beim fossilen Material aus Oxydationsmitteln besser widerstehendem Sporing (s. dort) besteht 37, **38**, 43, 89
- Perispor s. l.:** Umfaßt Perine + Perispor s. r. + Metaspor (s. dort) . . . 37, **38**, 40, 60
- Perispor s. r.:** Löst sich bei der Reife der Spore von dieser ab und besteht aus dem gegen Oxydationsmittel noch \pm widerstandsfähigen Sporing **38**
- Pila, ae, f.:** Zierelemente, deren Basis mehr stabförmig und deren Gipfel mehr köpfchenförmig ist 35; Abb. 20 b, 22 c
- Pilum, i, n.:** Keulenförmige Zierelemente, die sich von der Basis zum Gipfel allmählich verstärken 35
- protocolpoid:** Zustände, z. B. der Tetradenmarke, die eine Entwicklung zum Colpus ahnen lassen, sowie colpusähnliche Zustände bei sonstigen Kryptogamen etc. 2
- Protosaccus:** Vor den Gymnospermen auftretende Formen des Saccus, die nicht mit einem Colpus in Verbindung stehen. Man sprach nicht gut vom Pseudosaccus 46, 50; Abb. 34
- Proximalium:** Die proximale Hemisphäre der Spore; im engeren Sinn die proximale Calotte 16, 73; Abb. 4 a
- Pseudosaccus s. Protosaccus** 50
- Puncta Contactu = Kontaktpunkte (s. dort)** 107, 108, 109

- Pyramidentrace: Auf den Pyramidenkanten der proximalen Hemisphäre der Spore steht hier kein Δ -Tectum; es zeigen sich nur die Linien, mit denen die Pyramidenflächen einander berühren 55, 88
- Pyrobolus: Aufbau über der triletten Marke aus perisporer Substanz; dagegen hat sich die Gula aus der exinösen Substanz der triletten Marke gebildet 38, 60
- Raumgitter: Gitterstruktur, s. Cratis Structura und Cancellarum Structura 27
- Rimula = Colpostoma (s. dort) 93; Abb. 106
- Schwellkörper = Dilatoren (s. dort) 2, 30, 59; Abb. 9, 10, 60
- Sejugata: Erhaltungszustand fossiler Sporen, bei dem sich die Innenschichten der Exine \pm als Ganzes von den äußeren Schichten abgelöst haben. Vgl. Mesosporoid 28, 44, 45, 46, 48, 50; Abb. 8, 32, 33
- Soziogenese: Herausbildung der Pflanzengesellschaften im Verlauf der Erdgeschichte. Umstände, welche die Entstehung neuer Pflanzengesellschaften bedingen; ihr Zusammenhang mit der Entstehung der Arten 3, 8, 13, 21
- Sporin: Bezeichnung des fossilen Sporopollenins. Sporin ist stärker aromatisiert; es ist stabiler als das ebenfalls aromatisierte Cutin gleicher Gesteinsproben und besitzt ein aliphatisch-aromatisches Skelett 10, 24, 38, 39
- Stäbchenschicht: Eine der Isolierschichten (s. dort) 19, 36, 50, 51, 95; Abb. 5
- Structura Bullarum = Bullarum Structura (s. dort) 26, 50, 51, 84
- Structura Cancellorum = Cancellorum Structura (s. dort) 26
- Structura Cratis = Cratis Structura (s. dort) 27
- Subtectum s. Intratectum 56, 57
- Sulcus decussatus = Colpus decussatus (s. dort) 82
- Sulcus s. Colpus s. l. 77, 82
- Superorganisation, Superevolution: Vom Aussterben (der Bioananke) bedrohte Spezialisierungen, die oft besonders labilen Bedingungen angepaßt waren 1, 16, 17, 20, 21
- Sutur: Bei geschlossener Keimlinie, der Germinationis linea (s. dort), durchdringt die Sutur als geschlossene Naht und in zum Zentrum der Spore weisender Richtung die Exine. Die Laesur (s. dort) entsteht durch die Öffnung der Sutur 56, 67, 72—74
- Trace, Tetracentrace s. Pyramidentrace 55, 88
- Tricavum s. Evaginationscava. Ein Tricavum besteht bei *Williamsonianthus keuperianus* KRÄUSEL & SCHAARSCHMIDT 72, 74; Abb. 74, 75
- Trichomoid: Haarähnliches Schmuckelement 12, 34, 35; Abb. 2, 21, 23, 58
- Trifolioid, „Trifolium“: Das Triletum (s. dort) erhöht sich durch hautartige Exine, so daß ein dreilappiges Gebilde entsteht 57, 58, 62; Abb. 57
- Triletum: Die trilete, also dreistrahlige Tetradenmarke 13, 54, 58, 60, 61, 96
- Ubischkörper: Ähnlich den Waltonkörpern (s. dort), jedoch hohl 25, 26, 38
- Vitrinit: Im auffallenden Licht \pm stärker reflektierende kohlige Substanz 39, 40
- Waltongranula = Walton'sche Körperchen (s. dort) 25, 26, 38, 39
- Walton'sche Körperchen, Waltonkörper: Kleine, leicht abfällige granoide Korpuskeln zwischen den noch im Sporangium lagernden Sporen, und z. T. nach Befreiung der Sporen an diesen noch locker haftend 25, 38
- Zentralkörper, Central body = Pars centralis REINSCH 45, 46; Abb. 36
- Zwischensubstanz: Entspricht etwa dem Metaspor (s. dort) 40, 66; Abb. 69 a

Autorenregister

- Afzelius, B. M. 24
 Alpern, B. 3
 Alvin, K. 16, 119
 Anderson, R. Y. 117
 Assémien, P. 119
- Balme, B. E.** 76, 100, 101
 Barbro, M. G. 24
 Batten, D. J. 119
 Baxter, R. W. 19, 30, 42, 70
 Belsky, C. Y. 115
 Bharadwaj, D. C. 6, 45, 119
 Blasco, F. 119
 Boltenhagen, E. 3, 17, 114, 115, 119
 Bonamo, P. M. 50, 121
 Boulter, M. C. 119
 Brack, Sh. D. 50, 119
 Brelie, G. v. d. 3
 Brenner, G. J. 113, 118, 119
 Buchen, Br. 27, 29, 43, 45, 51, 56—58, 123
 Bucher, J. L. 70, 71
 Burbridge s. Parks Burbridge, P. 41
 Burger, D. 113, 119
 Butterworth, M. A. 104
- Chaloner, W. G.** 3, 9, 16, 23, 35, 38, 50, 119
 Chanda, S. 119
 Chlonova, A. F. 117
 Coe, E. A. 116
 Cookson, J. C. 117
 Couper, R. A. 86, 106, 118
 Cross, A. T. 87
- Daber, R.** 87
 Dettmann, M. E. 54
 Devi, S. 119
 Diebner, A. F. 46, 119
 Dijkstra, S. J. 17, 19
 Doubinger, J. 119
 Downie, C. 61
 Dunbard, 120
 Durand, S. 119
- Eggert, D. A.** 6, 41, 53, 88, 89, 94, 119, 121, 123
 Ehrlich 24
 Elsik, W. C. 120
 Emberger, L. 71
 Erdtman, G. 3, 12, 15, 20, 24, 43, 62, 75, 79, 80, 107, 110—112, 115, 116, 120, 122, 124
- Faegri K.** 36
 Felix, Ch. J. 41, 103
 Fischer, Hugo 8, 75, 107, 108, 120
 Fitting, H. 29, 45, 51
- Florin, R. 1, 46, 53, 80, 84, 86
 Florschütz, F. 60
- Garside, S.** 75, 107, 120
 Gausson, H. 16
 Goczan, F. 20
 Goubin, N. 102
 Graham, A. 120
 Grauvogel-Stamm, L. 119, 120
 Grebe, H. 3
 Grolle, R. 92
 Guennel, G. K. 122
 Gullvag, B. M. 24, 25
- Hall, J. W.** 53, 120, 123
 Harris, T. M. 80, 97, 105, 120
 Hartung, W. 39
 Hennelly, J. P. F. 76
 Hennipman, E. 40, 120
 Heslop-Harrison, J. 29
 Hibbert, F. A. 40
 Hoeg, O. A. 45
 Hoffmeister, W. S. 61, 103
 Hoskins, J. H. 87
 Hufnagel, H. 61, 120
 Hughes, N. F. 3, 60, 68, 103, 110, 111, 112
- Imgrund, R.** 90
 Inoue, H. 55, 99, 120
 Iversen, J. 36
- Jacob, H.** 29
 Jain, R. 120
 Jansonius, J. 4, 84, 94, 120, 123
 Janzen, P. 32
 Jardiné, S. 118
 Jarzen, D. M. 120
 Jung, W. 3, 56, 120
- Kaiser, H.** 120, 121
 Kalibova, M. 83
 Kalibova-Kaiserova, M. 87
 Kar, R. K. 120
 Karrenberg, H. IV, 3
 Kemp, E. M. 86, 120
 Kempf, E. K. 43, 60, 66, 68, 121
 Kirchheimer, Fr. 66
 Klaus, W. 75, 98
 Konzalová, M. 121
 Kosanke, R. 59
 Kräusel, R. 72
 Kremp, G. 24, 63, 88
 Kremp, G. O. W. 58, 87, 89, 91, 121
 Krieger, W. 117
 Krutzsch, W. 34, 37, 117

- Kryder, R. W. 89, 119
 Kuprianova, L. A. 5, 15, 53, 54, 121
 Larson, D. A. 24, 121
 Laveine, J.-P. 5, 10, 11, 32, 64, 121
 Leclercq, S. 3, 50, 121
 Leffingwell, H. A. 121
 Leidelmeyer, P. 112, 117
 Leisman, G. A. 19, 30, 70, 71, 121, 123
 Lewis, D. M. 24
 Lingelsmann, A. 121
 Linneau, J. 100
 Lugardon, B. 31, 38, 43, 58, 59, 91, 92, 121
 Lundblad, Br. 3, 32
 Mädler, K. 3, 83, 101
 Magloire, L. 118
 Mamay, S. H. 42, 103
 Martens, P. 65, 69, 70
 Martini, H. J. 3
 Mathur, Y. K. 112
 McGregor, D. C. 76, 121
 Millay, M. A. 121
 Müller, Ch. N. 121
 Müller, Helmut 113, 116, 117, 122
 Müller, Karl 32, 122
 Muller, J. 13—15, 30, 63, 102—105, 110,
 113—116, 118, 122
 Nair, P. K. K. 14, 79, 104, 118, 122
 Nathorst, A. G. 57, 58, 62
 Naumova, S. N. 61, 117
 Nayar, B. K. 119
 Neavel, R. C. 122
 Neves, R. 3
 Nilsson, Tage 3, 37, 78, 79, 80, 93—96, 122
 Ollivier-Pierre, M.-Fr. 119
 Parks Burbridge, P. 41
 Peters, J. S. 121
 Pettitt, J. M. 57, 122
 Petzoldt, J. 7
 Pflug, H. 17, 20, 117
 Phillips, Paden 103
 Pieniazek, S. A. 29
 Pocock, St. A. J. 4, 33, 94, 122, 123
 Potonié, Olga 3
 Praglowski, J. 12, 122
 Potonié, Henry III
 Ramanujam, C. G. K. 116
 Rao, H. S. 43
 Rehnelt, K. 3, 10, 24, 29, 31, 63
 Rein, U. 3
 Reinsch, P. 17, 23
 Reissinger, A. 110, 113, 117, 122
 Remy, W. 75, 82
 Renault, B. 35, 46, 76, 80, 90, 97
 Reyre, Y. 25, 26, 32
 Richardson, J. B. 50
 Roche, A. 56
 Roland, Fr. 122
 Roselt, G. 53, 83
 Rothwell, G. W. 123
 Rouse, Gl. E. 117
 Rowley, J. R. 24—26, 123
 Schaarschmidt, Fr. 2, 3, 72
 Schäfer, W. 123
 Schlanker, Ch. M. 123
 Schmidt, Hermann 6, 123
 Schopf, J. M. 51
 Schulz, Eb. 86, 123
 Scott, D. H. 62
 Scott, R. A. 124
 Segroves, K. L. 83, 123
 Selling, O. H. 34
 Semon, R. 8
 Sen, J. 123
 Seward, A. C. 62
 Sievers, A. 27, 29, 43, 45, 51, 56—58, 123
 Simpson, J. B. 117
 Singh, G. 115, 116, 124
 Sjöstrand, F. S. 24
 Skvarla, J. J. 24
 Smith, A. H. 48
 Snigirevskaja, S. 41
 Sorsa, P. 120
 Stach, E. 3, 24, 28
 Staplin, Fr. L. 4, 123
 Stidd, B. M. 53, 123
 Storch, D. 64, 123
 Stover, L. E. 17
 Straka, H. 14, 104, 109, 123
 Streel, M. 3
 Sullivan, H. J. 40
 Taylor, Th. N. 6, 10, 26, 30, 41, 42, 50, 53,
 88, 89, 93, 94, 119, 123
 Thanikaimoni, G. 81, 93, 115, 120, 123
 Thiergart, Fr. 17, 102
 Thomas, B. A. 124
 Thomas, H. H. 105
 Thomas, Th. N. 121
 Timofejev, B. V. 60
 Tiwari, R. S. 45, 119
 Townrow, J. A. 83
 Tralau, H. 124
 Tschudy, R. H. 124
 Ueno, J. 24
 Valencia, M. J. 121
 Van Campo, M. 3, 22, 23, 32, 81, 109, 113,
 115, 124
 Van der Hammen, Th. 3, 117

Venkatachala, B. S. 6, 119, 124
Vishnu-Mittre 118
Visscher, W. 124

Walton, D. M. S. 25, 39
Welman, W. G. 124
Weyland, H. 117
Wicher, C. 27, 67

Williamson, W. C. 36
Wilson, L. R. 30, 81, 85, 103, 106, 116
Wodehouse, R. P. 54, 75, 76, 79, 124
Wolf, M. 24

Zaklinskaja, E. D. 117, 124
Zevan, A. C. 106
Zimmermann, W. 3, 4, 124

Fossil- und Sachregister

(Die kursiv gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Seite der Textabbildungen.)

- Abietoideae, Kamm 52
 Abortivsporen 66, 69
 Acanthaceae 114
 Achsenverhältnis 22
 Acritarchs 60
 Äquatorumriß 21
 aequiaxon 22
 Ahnentafeln 14
Alisporites 53
 — *Colpedaphon* 84
 —, *Colpostomo* 84
 —, *Colpusboden* 84
 —, *Colpusmund* 84
Allocolpus 111
Ambitisporites HOFFM. 61
 Amplification 8, 21
Anacolosiae 118
Anacolosidites 118
Anacolpates 104
 analoge Konvergenz 5, 15, 16, 77, 107
Andreisporis 116
Androstrobus 94
 —, *Infundibola* 87
 — *manis* 86, 87, 105
 — *prisma* 104, 105
 Aneurophytopsidea 49
Aneurospora 48, 49
 Angiospermen 11, 14, 109, 110, 113—118
 —, Aufstieg, Blüte 20, 21
 —, Aussterben 20
 angiospermoide Exine 86
Anguisporites 49
Annulispora microannulata 99
 Anonaceae, proximaler Sulcus 79
 —, proximecolpat 73
 —, Proximecolpus 96
 Anpassung 7
Antevsia 94
Anthoceras punctatus 33, 55
 Anulus der Pore 101
 Appendiciferentes 20
Appendicisporites 17, 19
Aquillapollenites 117
 Araceae 54
 —, steriler Pollen 81
Arcellites 38, 60, 68
Archaeoperisaccus, Monoletum 76
Archaeosperma arnoldi 67
Armeria sibirica 12
 Aromatisierung 28, 29, 31
 asaccate Coniferales 52
Asimina reticulata 96
Asterella shimizuana 33
Asterocalamotriteles 49
Aulacotheca elongata 29, 89
 — —, *Endolambda* 72
 — *iowensis* 89
 —, Keimfurche 74, 88
 Aussterben 21
Azolla 1, 69
 — *tegeliensis* 69
 — —, *Endo-1* 60
Bacustephanocolpites 112
 Bennettitales 61, 80
 —, *Chasmatosporites* 79
Bentzisporites tricolinus 108
Betpakdalina 112
 Bioanake, Aussterben 21
 biologische Gattung 5
 Biomasse 21
 Bläschenstruktur 26
Bolbites 40
 Bothrodendraceae 12
Botryopteris dubia, Ornament 35
 — *globosa* 6
Boulaya fertilis 65
Bowmanites dawsoni 40, 41
 — —, *Operculoid* 42
 — *jablokowii*, — 42, 43, 103
 — *pterosporus*, Perisporoid 41
Brachyphyllum 100
Brachysaccus 104
 brevaxon 22
 Brevitriteletoid 60
 Bryophyta 77
Bulaya, Natator 65
Bulbopollis 10, 19, 20, 114
Bulbus 19, 20
Bullarum Structura 84
Calamitaceae 30
 Calamitales 58
 —, *Sejugata* 44
 Calamocarpaceae, Triletum 61
Calamocarpon 71
 — *insigne* 70
Calamospora, *Calamocarpon* 70
Calamostachys 1, 19, 30
 — *binneyana* 30, 63
Callandrium 14
 — *callistophytoides* 53
Callipterianthus, cordaitoide Sporen 83
Callipteris, — — 82, 83
 —, monocolpat 75
Callistophyton 53
Canalula 19, 102

- , *Hirmeriella* (al. *Cheirolepis*) 52
 —, Zonocolpus? 100, 101
 Cancellorum Structura 26
Caryophyllidites 118
Castaneatypus, Wealden 113
Cava, *Dolerotherca* 51
 —, permanente 49
Caytoniaceae 52, 53
Chasmatosporites 73, 77, 78, 92, 93, 94, 95
 —, Colpedaphon 92
 —, Colpoporus 92, 113
 —, Colpusboden 78, 79
 —, Columellae 37
 —, proximaler Colpus 90, 96
 —, proximecolpoid 90, 96
 —, Rhomboid 94, 95
 —, Stäbchenschicht 37
 —, trichotomoid 106, 107
Cheileidonites, monocolpat 86
Cheirolepidaceae 61, 72
 —, kryptosaccate 52
 —, Triletum 97, 98
Cheirolepis 19
 —, Columellae 37
 —, Endotriletum 73
 —, Kryptosaccus 101
 —, *muensteriana* 25
 —, Porus 99, 100, 101
 —, proximal trichotomoid 106
 —, „Stäbchenschicht“ 37
 —, Zonocolpus 101
Cingulum, 3 Arten 47, 48, 49
 —, exoexinöses 46
 —, Psilophytales 47
 circuläres Colpoid 93, 95
Circumflexipollis 117
Cirratiradites 116
 —, distale Foveae 99, 116
Cladotheca undans 64
Classopollis 102
 —, *Cheirolepis* 100
 —, kryptosaccat 52
 —, Pore 99
Clavastephanocolpites 112
Clavatipollenites 86
 Colpedaphon, *Chasmatosporites* 92, 94, 95
 —, Colpusboden 81
 Colpoid, circular 93, 95
 —, Hepaticae 77
 Colpostoma, Colpusmund 81
 —, *Cordaianthus* 85
 „Colpostoma“, *Equisetum* 92
 Colpostoma, *Inflatosaccus* 83
 —, *Metasequoia* 102
 —, *Pteruchus* 83
 —, rhombisch 93, 94, 95
 — = *Rimula* 92, 93
 —, *Ruehleostachys* 83
 —, *Thuringia* 75
 Colpus 75
 — decussatus, *Cordaianthus* 85
 — distalis 77, 83
 —, Eigenschaften 90
 —, proximalis 73
 — s. l. (incl. Sulcus)
 —, *Tenuitas* 73, 90
 — -boden 50, 84
 —, *Chasmatosporites* 78, 79
 —, Colpedaphon 81
 —, Structura bullarum 84
 — -mund, *Chasmatosporites* 78
 —, Colpostoma 81
 —, Colpuseingang 84
 —, *Cordaianthus* 76
 —, dreilappig 86
 —, dreistrahlig 105
 „Colpusmund“, *Equisetum* 92
 Colpusmund, *Inflatosaccus* 83
 —, *Pteruchus* 83
 —, rhombisch 93, 94, 95
 —, *Thuringia* 75
 Columellae nach Mazeration 36
 Columellarum Stratum 51
Complexipollis 117
Conclavipollis 117
 Coniferales, asaccate 52
 Coniferoides Holz, Dauerform 11
 Coniferopsida, Porus 100
 —, saccate 51
Coniopteris 22
Constantinispuris 115, 116
 Contactareen 54
 Contactumamillae 107, 108, 109
 Contactutenuitates 108, 109
 convergente Entwicklung 53
Cordaianthus 50, 51, 52, 53, 83
 —, Colpedaphon 81, 84
 —, Colpostoma 81, 85
 —, Colpus 77
 —, — decussatus 77, 85, 86
 —, Colpusmund 76, 81
 —, Endotriletum 73
 —, Keimarea 84
 —, Kreuzcolpus 77, 85, 86
 —, Monoletum 82, 97
 —, Ontogenese 52
 —, „Prothallium“ 46
 —, Saccus 52
 — *saportianus* 84, 86, 105
 — *saportianus*, Colpusboden 84
 —, trichotomoid 105
 —, Triletum 96, 97
 Cordaitaceae 50, 72
 —, Endotriletum 61

- , Triletum 82
 Cordaitales, Colpus 81
 —, disacat 51, 52
 —, Distalcolpus 83
 —, monocolpat 75
Cordaites, Colpusboden 84
 cordaitoide Erhaltung 53
Cornutisporites 108
 Corona 49
 Corystospermaceae 83
 —, disaccate 52, 53
 Cratis Structura 27
 Crépissage 11, 25, 32
 crotonoides Muster 15
Cryptomeria 26
 Curvaturae 48, 54, 108
Cyanastrum 14
 Cyatheaceae 22, 35
 Cycadaceae, ? *Chasmatosporites* 94
 Cycadales 71
 Cycadeoideaceae 86
 Cycadeoideales 61, 74
 —, *Chasmatosporites* 79
Cycadocephalus minor 25, 61
 — *sewardi* 25
 —, Triletum 61, 98
 Cycadofilicales 22, 53, 71
 —, Triletum 61
 Cycadopsida 73
 —, Baupläne 79
 —, Magnoliales 79
Cyclostrobos, monolette Mikrosporen 63
Cystosporites 44, 66, 69
 — *devonicus* 23
 —, Exine 27
- Dauerformen 4, 11
 Dehizens, primitivste distal 55
Densosporites 48
 —, Exoexinencingulum 46
 Deszendenztheorie 6
 diagnostischer Wert zeitbedingt 9
Diatomozonotriletes 18
 Dicksoniaceae 22, 35
Dictyophyllum 22
Dictyothalamus 50
 Didymelaceae 17
 Dilatatoren 30, 63
 —, Calamitales 59
 —, *Macrostachya* 59
 Dilatatorkissen 63
 — -ring 59, 63
 Dipteridaceae 22
 disacat, Ontogenese 51, 52
Disoperculina, Operculum 103
Distalanulisporites 99
 Distalcolpus 77, 80
 distale Dehizens, primitivste 55
 — Keimung 99
 distalmonocolpat 75
 distalpolarer Colpus, ältester 81
Dolerotheca, Cava 51
 — *formosa* 26, 51
Duospora, Sejugata 44
Duplosporitis 117
- Echistephanoporites* 117
 Elateren 10, 19, 30, 31
 —, *Equisetum* 59
 —, Perispor 43
Elaterites 17, 19, 31
 — *triferens* 30
 Embryo 71
 Embryosack 18, 70, 71
Encephalartos laevifolius 94
 Endolambda 72, 74, 88, 93
 —, *Aulacotheca* 74
 —, Endotectum 93
 —, Whittleseyoideae 58
 Endolambdamarke 72
 Endomärke 73
 endomonolet 73
 Endomonoletum 87
 —, Proximecolpus 89
 —, Whittleseyoideae 72, 74, 87, 88, 89
Endosporites 49, 50
 —, Saccus 47
 Endotectum = Endolambda 93
 Endotriletum 73
 —, *Williamsonianthus* 74
 Engramm 8
 Entwicklungswege gleich, ohne Verwandtschaft 102, 105
Ephedra 25, 34
 Ephedraceae 34
 ephedroid 34
 Equisetaceae 30
 —, „Colpoid“ 59, 91
 —, Monoletum 59, 91
 Equisetales 58
Equisetum, „Colpoid“ 92
 —, Elateren 59
 — *laterale* 58
 — *maximum* 31, 38, 91
 — —, Monoletum 58, 59
 — —, Perispor 43
 Ericaceae, Tetrade 107, 108
Eucommiidites, angiospermoid 112
 —, Pseudozonocolpus 111
 —, tricolpoid 110
 — *troedssonii* 110
 —, Zonocolpus ? 103, 111
 Euphorbiaceae 17
 Evagination, *Williamsonianthus* 72, 74

- -sapparat 72
- -scava 59, 72
- Evolution, Tempo 9
- Exesipollenites*, Porus 100, 101
- Exina sejugata* 28, 44—46, 48, 50
- Exine 39
- Exinenbeutel, *Williamsonianthus* 72, 74
- exinogen 37
- Exoexine 43
- Exolamellae 35
- , *Chasmatosporites* 37
- Exospor 43
- Expressipollis* 114
- Extrareticulum 35

- Facettenfalten 46
- Fäden-Sporin 24
- Faramea* 20
- Farne 21
- , *Navicula* 90, 91
- Filices, Monoleta 61, 64
- , *Navicula* 90, 91
- , ohne Cingulum 47
- , Ornament 34
- Filz-Sporin 24
- -struktur 27
- Fischers Regel 13, 107, 117
- Fissur 56
- Florinites* 50
- , Colpedaphon 84
- , cordaitoid 82
- junior 83
- , Keimarea 84
- Foerstia furcata* 54
- , Δ -Profil 61
- Formgattung 5
- Fossombronia* 32
- *foveolata* 15
- Fovea 116
- , *Cirratriradites* 99, 116
- , Pore ? 99
- Frullania serrata* 33
- funktionslose Tetradenmarke 96
- Fustispollenites* 20

- Galeacornea* 17
- Gametophyt 71
- , falscher 46
- Garside's Regel 13, 107
- Gefälle, orthogenetisches 70
- Geniculum 110
- Germinationis linea 90
- Gestalt, Spore 21
- Ginkgoales 71
- Ginkgocycadophytus*, monocolpat 86
- Gitterornament 34
- Gitterstruktur 26

- Gleicheniaceae, Ornament 34
- Gleichheiten ohne Verwandtschaft 16
- Glomerisporites* 44
- *pupus* 27
- Glossopteridaceae 100
- Größenzunahme 23
- Gula 12, 17, 60
- , erblüht 62
- , Jugendform 56, 57
- , Lepidodendraceae 56, 57
- , Stabilisator 57
- , Tropfenform 62

- Halletheca reticulata* 26
- Haloragaceae 118
- Hamatisporis* 17, 19
- Hepaticae 10, 32, 33, 77
- , Colpoid 92
- , Keimung 54, 55
- , „Monocolpus“ 92
- Heterohomologie 4
- Heterosporie, Aufstieg 23
- Heterotricolpates 111
- Hexacolpites* 112
- hexaporotricolpat 17
- Hexaporotricolpites* 114
- hilat 54
- Hilum 54, 99
- , *Naiadita* 54
- , *Pleurozia* 78
- Hirmeriella* 19, 26
- , baculoid 86
- , Columellae 37
- , Endotriletum 73
- , Kryptosaccus 52, 101
- , Porus 99, 100, 101
- , proximal trichotomoid 106
- , Stäbchenschicht 37
- , Triletum 97, 98
- , Zonocolpus 101, 103
- Hirmeriellaceae 61, 72
- Höherentwicklung 3
- homolog 13
- homolge Fremdentwicklung 113
- Konvergenz 4, 15, 16, 102, 105
- Homologie 13
- , mehrstämmig 105
- Homologen, morphologisches 78
- Horneophytum lignieri* 34, 35
- Hydropterides 27, 35, 38, 43, 59, 60, 70

- Idanothekion* 53
- Illiciaceae 11
- , 3 - Syncolpoid 79
- , Cycadeoideales 79
- Illicium floridanum* 75, 79
- inaktive Tetradenmarke 96

- Inclinatorio diverticulorum 13, **107**
 independent lines 5
Inflatosaccus, Colpostoma 83
 —, Colpusboden 83
 Infundibula 86
 —, *Androstrobus* 87
 —, *Cordaianthus* 76, 82
 —, *Eucommiidites* 111
 —, *Polypodium* 90, 91
 —, poroid 114
 — *Wonnacottia* 87
 Inkongruenz der Organe 11, 98
 Inkongruiät der Organe 1, 2, 4, 9, 11, 111
 Insekten und Sporen 10
 Integument 69, 70, 71
 Interpolation 8
Interporopollenites 117
 Intexine 43
 Intine 39
 Intratectum 56
 Iridaceae 104
 Isocolpus 111
 Isoetaceae 56
 Isolierschicht, *Lepidostrobus* 36

Januasporites 33
Jugasporites 53

Kampf ums Dasein 7, 8
 Keimlinie, ihr Versinken 90
 Keimung 56
 — des Triletums 62
 —, ursprünglichste 99
 Kongruenz der Körperteile 47
 Kontaktareen 107, 109
 — -dome 108
 — -flächen 108
 — -punkte 107, 108, 109
 Konvergenz 15
 Kreuzcolpus 77
 —, *Cordaianthus* **85**
 Kreuzmonoletum, *Ullmannia* 86
 — -sulcus 82
 Kryptosaccus 52
 —, *Cheirolepis* 101
 Krypto-Trichotomosulcus 115
 Kryptotriletoide Gattungen 60
Kuylisporites 108

 Labra 56, 62, 63
 Laesur 56, 57, 72, 73, 74
 —, Whittleseyoideae 89
Laevigatisporites 28
 —, Sejugata 44
 Lageniastrum 57
Lagenicula 17
 Lamarckismus 7, 8
 Lambda-Profil, Tetradenmarke 55, 56, 72

 Laminellae 24, 25
Lebachia, monolet 97
 Lebachiaceae 50
 Lebermoose, Colpoid 92
Lejeunia flava 21, 22
 Lepididae 114
 Lepidocarpaceae 44
 —, Samenpflanzen 69
 Lepidocarpaceae 18, 22
 —, Triletum 61
Lepidocarpon 66, 69
 —, Exine 27
 Lepidodendraceae 11, 56
 Lepidodendrales 18, 28, 48
 —, Megasporen 23
 —, Sejugata 44
Lepidodendron 22, 36, 46, 56
Lepidostrobops missouriensis 47
Lepidostrobus 11, 12, 17
 — *allontonensis*, geschlossene Gula 57
 — —, Trichomoid 35
 —, korrodierte Exine 36
 —, Megaspore 57, 62
 —, monolet 63, 87
Lilium bulbiferum (crotonoid) 15
 Limbus 49
 Limen inferum 37
 Linea germinationis 90
Liquidambar 118
Liriodendron 11
Litostrobus iowensis 42
 — *iowensis*, Operculoid 42, 103
A-Longitriletum 33
A-Marke 72
Longaevipollis 117
 longaxon 22
 Longitrichotomocolpites 106
A-Tectum 56
A-Triletum 34, 54
Lueckisporites 53
 —, *A*-Profil 91
 —, Monoletum 98
 Lumineszenz 28, 29, 31
 Lycopodiaceae 11
 Lycopodiales, Mikrosporen 47
Lycopodites oosensis 46
Lycopodium 24, 32
 Lycopsida 36, 50
 —, Cingulum 47
 —, Ornament 34
 —, saccate 51
 —, Sejugata 45
 —, Sporin 24
 —, Zierelemente 35
Lycospora 11
Lycostrobus 57, 58
 —, monolete Mikrosporen 63

- , Ornament 36
 — *scotti*, Trichomoid 35
 Lyginopteridaceae 53
- Macrosporites* 49
Macrostachia pendulata 59
Macrozamia reidlei 15
Magnolia acuminata 96
 — *cubensis* 80
 — *splendens* 80
 Magnoliaceae 11
 Magnoliales 11, 72, 73, 75, 96, 104
 —, Baupläne 79
 —, Cycadopsida 79
 —, Syncolpoid 79
 —, „Triletum“ 13
 Mamilla, *Cheirolepis* 100, 101, 102
 —, *Hirmeriella* 100, 101, 102
 —, *Metasequoia* 101
Mannia fragans 33, 55
 Marchantiaceae 13, 33, 77, 78
 Marattiales, monolet 64, 87
 Marchantiales, primitivste Keimung 55
 Marattiales, Ornament 34
Marsupipollenites 76
Masculostrobos 100, 102
 — *sahnii* 105
Mastigophora flagellifera 33
 Mattoniaceae 35, 46
 mediobaculat 37
Mediobaculisporis 37
 Medullosaceae 26, 51
 —, Endolambda 72
 —, Endomonoletum 61
 —, monocolpoid 76
 —, Sporen-Größe 22
 —, Umbo 80
 Megasporen, Oekologie 23
 —, superorganisierte 12, 17
 —, übergroße 17
 Mesosporoid 45
Metasequoia 101
 —, Colpoid 87
 —, Colpostoma 102
 —, Mamilla 87
 Metaspor 31, 38, 40, 42, 43, 70
 — = outer perine 40
 —, *Salvinia* 66
 —, Sphenopsida 39
 Metasporin 39, 40
 Micropyle 68, 69
Microsporites 18
 Microterigidae 20
 Miculae 24—26, 31
 Miculoskulptur 11, 32
Milleria 50
Minerisporites, „Trifolium“ 58
- Monocolpus 75
 — distalis 13, 82
 —, Infundibula 87
 „Monocolpus“, Hepaticae 92
Monocolpus proximalis 77, 93
 —, Verbreitung 75
 Monolete Formgattungen 65
 — Mikrosporen 63
Monoletes S. W. & B. 53, 89
 Monoletum 13, 63, 64, 87
 —, aktives 60
 —, *Boulaya* 65
 —, funktionsloses 96
 —, monolete Marke 54
 —, Verwandtschaft 87
 —, *Whittleseya* 61
 Monoporus 99
 —, hirmerieller 100, 101
 —, proximal 102
 —, sein Weg 100
 monosacat 51
 Monosaccus 47, 49
Monosulcites magnolioides 79, 80
 Morphogenese 6
 Morphographie 6
 Morphologie 6
 morphologisches Homologon 78
 Moskauer Braunkohle 28
 Mutation 7, 8, 70
 Myricaceae 117
- Nagyipollis* 114
Naiadita lanceolata 54
 Natatoren, *Boulaya* 65
 —, *Dolerotheca* 51
 —, *Whittleseya* 61
Navicula 76, 77
 —, Filices 90, 91
 —, *Woodwardia* 76
 Nexine 43
 Nilssonaceae 86
 „Nische“ 7, 8, 13
 Normapolles 20, 117
Nothofagidites 112
 Nucellus 38
Nudopollis 117
- Obturator, *Equisetum* 58, 59, 91
Oculopollis 117
Odontostomum 14
 Olacaceae 118
 Onagraceae 117
 Operculoid 103
 —, *Bowmanites* 42, 43
 —, *Litostrobos* 42
 —, perispores 103
 —, *Vestispora* 104

- Operculum 102
 —, Cucurbitaceae 42
 —, operculat 103
 Ornament 31
 —, Aufblühen 32
 Ornamente, Gleichheit 15
 —, nachträgliche Umkleidung 36
 —, Verwandtschaft? 16
 Ornamentierung 32
 orthoaequatorialer Saccus 47
 Orthogenese 23
 „orthogenetisch“ 70
 orthogenetisches Gefälle 70
 Osmokinesis 46
 Osmose, Sejugata 45, 46
Osmunda, distal colpoid 76
 —, Monocolpus 54
 Osmundaceae, monolet 64
 Osmundales, Ornament 34
 outer perine = Metaspor 40
Ovoidites 104
- Pachysandra*, crotonoid 15
Pachytesta 50
 —, habitu *Florinites* ? 53
Pagiophyllum 100
 paillettiertes Sporin 24
Papillopollis 117
Paracalathiops 50, 83
 parallele Entwicklung 53
 — Linien 111
 Parallelität, Evolution 1
Parascheelia 102
 —, Colpus 93
 Parkeriaceae 35
 Pars centralis, Zentralkörper 45
 Pecopteridineae 5
Pecopteris 5
Pectosporites qualiformis 90
 Peltaspermaceae 94
 Perine 37, 38, 43, 89
 perinogen 37
 Perinoid 38
 periporat 118
 periporine Sporen 118
 Periporines 118
 Perispor 37, 38, 40, 60
 —, *Salvinia* 60
 perisporae Operculoid 103
 Perisporium 40
 Perisporoid 38
 Permanente Cava 49
 pflanzengeographische Unterschiede 12
 Pflanzengesellschaft, labile 21
Phlebopteris hirsuta 46, 47
Picea glauca, Colpus geschlossen 85
Pila 35
- Pilum* 35
 Pinaceae 26, 50, 53
Pinus 51
 — *flexilis*, verwachsener Colpusmund 85
 —, Tetradenmarke 98
 Piperales 14
 Pleuromeiaceae, monolet Mikrosporen
 63, 87
Pleurozia gigantea 92
 — —, proxime-colpoid 77, 78
 pluriform development 14
 Podocarpaceae, dreilappiger Colpusmund
 86
 —, trichotomocolpoid 105
 Pollenkammer 38
Polycolpites 112
 Polymorphismus 12
 Polypodiaceae 13, 40, 90, 91
 —, monolet 64
 —, Ornament 35
Polypodiidites, Navicula 76
Polypodium vulgare, Navicula 90, 91
 Polyporines 117
Polysporia 47, 50
 —, Contactumamillae 109
 — *mirabilis* 47, 48, 50
pompeckji, *Pollenites* 20
 Porodendraceae, Contactumamillae 109
 poroide Infundibula 114
Poroistrobus 46, 48
 —, Contactumamillae 109
 porotrichotomocolpoid 114
 Porotrichotomocolpus 115
 Porus 99
 —, *Cheirolepis* 100, 101
 —, Coniferales 101
 —, Convergenzen 100
 —, *Exesipollenites* 101
 —, Gramineae 101
 —, *Hirmeriella* 100, 101
 —, proximaler 102
Potonia 10, 11, 32, 54, 61, 76
 —, „monocolpoid“ 76
 —, Pseudocolpus 76
Potonieisporites, hab. *Cordaianthus* 97
 Potonieoideae, „Colpus“ 80, 81
 —, Keimung 22
 —, Triletum 58, 61
 Praephanerogamae 71
 Praesemen 18, 70, 71
 —, Verwandtschaft 70, 71
 praesulcate Whittleseyoideae 89
 „primitif“, ursprünglich 3, 115
 primitiv 3, 115
 Primofilices, Ornament 34
 Principes 104
 Proteaceae 13, 107, 117

- Proteaceidites* 117
Prothallium, falsches 46
 protocolpoid 2
Protopitys scotica 25
Protopteridium 50
Protosaccus 50
Protosalvinia, Trace? 61
protrudens, Tricolporites 20
Proxapertites 104
 proximaler Monocolpus 93
 Proximalium 73
 proximecolpat 73
 Proximecolpus 91
 —, *Chasmatosporites* 92
 —, Endomonoletum 89
 —, Homologien 79
 Proximemonocolpus 80, 87
 Proximesulcus 77
 proximodistales Spiegelbild 109
Pseudosaccus 50
 pseudotrivotomosulcat 105
Pseudozonocolpus 111
Psilatricolpites 110
 Psilophytales, Triletum 61
 Psilophyten 55
 —, Laesur 56
 Psilophytopsida 34
Psittacopollis 114
 Pteridospermae, „Samen“ 71
Pteroretis 41
Pteruchus 14, 52, 53
 — *africanus* 83
 —, Colpusboden 83
 —, Colpusmund 83
Ptychopolyporines 113, 114
 punctoide Struktur 27
 Pyramidenkanten 107
 Pyramidentrace 55, 88
Pyrobolospora 60, 68
Pyrobolus 38
 —, *Azolla* 60
 —, *Salvinia* 60
- Quellring** 30, 63
- Radula complanata* 55
Raistrickia 32
 Ranales 104
 Raumgitter 27
Reinschospora 17, 18
 reticulates Ornament 15
 Reticulum 33
Retinacolpites 112
Retistephanocolpites 112
Retusotriletes 48
Rhabdosporites 50
- Rhomboedertetrade 63
 Rhomboid, *Chasmatosporites* 94
Rhynia major 46
Riccia 32
 —, distale Keimung 55
Rimula = *Colpostoma* 93
Ringcolpus 19
Rostra 19, 47
Rotatisporites 49
 Rubiaceae 20
Ruehleostachys 53
 —, Colpusmund 83
 — *pseudoarticulatus* 83
Ruga, Colpusfalte 91, 92
- Sacozonat** 51
Saccus 44, 50
 —, Bildung 81, 85
 —, Verwandtschaft 16
Salvinia cerebrata 66, 68
 —, Mikrospore 66
 —, Perispor 60
 —, *Pyrobolus* 38
 —, Sporocarp 66
 —, Triletoid 59
 Salviniaceae 39
 Salviniales, Metaspor 40
 Samen 18, 65, 67, 68
 — -farne 22
 Saururaceae 14
 Schaum, erstarrter 24, 26, 50, 51
 —, Perispor 42
 — -Spor 24
Schisandra chinensis, Triletoid 75
 —, trichotomocolpat 104
 —, trizonocolpat 104
 Schisandraceae 75
Schistochila aligera, proximecolpoid 77
Schizaea 34
 Schizaeaceae 13, 19, 34
 —, Ornament 34
Schizaeoisporites eocenicus 34
Schopipollenites 89
Schuetzia 50
 schwammartige Struktur 27
 Schwellkörper 2
 —, *Macrostachia* 59
 Schwimmkörper 1, 69
 —, *Azolla* 69
 Schwimmorgan 62
 —, Gula 57
Sciadopityspollenites 101
Sclerosperma mannii 115
Scollardia 110
Sejugata 44, 45, 48, 50
 —, Cingulum 46
 —, Osmose 45

- , *Sigillaria* 28
 Sekundärfalten 76
Selaginella 43
 — *hallei* 32
 — *helvetica* 27, 29, 51, 108
 — —, -Tectum 56, 57
 — —, Massive Schicht 56, 58, 59
 — —, proximale Kammer 57
 —, Perispor 60
 — *polaris*, Sejugata 44
 —, Sejugata 45
 Selaginellaceae, Contactumamillae 109
 Selaginellales 48, 116
 —, Cingulum 46
 —, Sejugata 44
Selaginellites crassicinctus 99
 — *elongatus* 108
 —, Foveae 99
 — *polaris* 27
 Selektion, schlecht begründet 6—8
 selektionstüchtig 7
Setosporites 12
 —, Ornament 34
 Sexine 43
Sigillaria, Megaspore 28
 —, Sejugata 45
 Sigillariaceae, Contactumamillae 109
 —, Sejugata 44
Sigillariastrobus, Contactumamillae 109
Simpliotheca 50
 Soziogenese 3, 8, 13, 21
Spencerisporites 18, 50
Spencerites 17, 18, 47, 50, 51, 63
 —, Größe 22, 23
 — *insignis* 46
 — Isosporen 47
 — *majusculus*, monolet 63, 64
 —, monolet 87
 —, Saccus 47
 Sphenophyllaceae, monolet 87
 Sphenophyllales 42
 —, Metaspor 38, 39
 —, Sejugata 44
Sphenophyllum hauchecornei 39
 Spenopsida 34
 —, monolete 64
Sphenostrobus thomsonii 42
 spiegelbildliche Wiederholung 118
Spinizonocolpites 104
 Spore, Lebensraum 10
 Sporengröße 22
 — -teilung 21, 22
 Sporin 10, 38, 39
 —, chem. Struktur 24
 Sporocarp 66, 67, 68, 69
Sporojuglandoidites 118
 Sporopollenin 10, 24, 39
Sporotrapoidites 75
 Stabile Formen 4
 Stabilisator, Gula 56, 57
 Stabilität der Organe 70
 Stäbchenschicht 50, 51
 —, *Chasmatosporites* 95
 „Stäbchenschicht“, *Lepidostrobus* 36
 Stammbäume, 14
 Stelzen der Zierelemente 36
Stenolophonidites 112
Stenomischus 94
 Stephanocolpates 109, 112
 Stephanoporines 117
Stephanoporopollenites 117
 Structura bullarum 26, 50, 51
 — —, *Cordaianthus* 84
 — cancellorum 26
 — cratis 27
 struggle for life 7
 Subtectum 56, 57
Subtriporopollenites 116
 Sulcus decussatus 82
 —, polarer Colpus 82
 Superevolution 16
 Superorganisation 1, 16, 17, 20, 21
 Surévolution 16
 Suture 56, 57, 72, 73
 —, *Williamsonianthus* 74
Symphogyna 16
Syncolporites 114

 Tapetal tissue 70
 Tapetenreste 25
Taurocephalus 117
 Taxodiaceae 25, 26, 32
 —, Ligula 74
 —, Mamilla 74
 Tectum 15, 35
 —, *Chasmatosporites* 37
Telangium 53
 Tendenz zur Stabilität 10
 tetrachotom 94
 Tetrade, Ericaceae 108
 Tetradenmarke 54
 —, *Cordaianthus* 86
 —, Verbreitung 54
 Tetradentrace 88
 Tetraedertetrade 63, 107, 108
Tetraporina 117
Tetrapterites 40
Tetraxylopteris 49, 50
 Thecophilaeaceae 14
Thuringia 50
 — *callipteroides*, cordaitoid 82
 —, Colpostoma 75
 —, saccat 75
 Thylakosporites 44

- Tracen der Pyramide 55, 88
Translucentipollis 117
 Trapa, triletoide 75
 triaperturat 107
 Tricavum, *Williamsonianthus* 72, 74
Tricerapollis 117
 Trichomoid 35
 Trichomoide, Verschmelzung 35
 trichotom 94
 trichotomocolpat 109
 Trichotomocolpoid, *Androstrobis* 105
 —, proximal 106
 Trichotomocolpus 13, 104, 105-107
 trichotomoid 106
 trichotomoid, *Cordaianthus* 105
 trichotomosulcat 110
 Trichotomosulci, ohne Verwandtschaft 105
Trichotomosuleites 106
 Trichotomosulcus 104, 105, 115
 tricolpat 109, 110
 —, Gymnospermae 110, 111
Tricolpites 110
 Tricolpolyporates 113, 114
 tricolporat 110, 113, 114
 „Trifolium“ 57, 58, 62
 —, Selaginellaceae 62
Trilatiporites 116
 Trileta, präsilurische 60, 61
 Triletoide 60
 —, Illiciaceae 75
 —, *Salvinia* 59
 Triletum 13
 —, aktives 60, 61
 —, barbatum 58
 —, funktionsloses 96
 —, trilete Marke 54
Triorites tenuixinus 30, 63
Tripartites, Valvae 47
 triporat 114
 Triporates 115
 triporin 114
Triporisporites 117
 Triptyches 110
Triquitrites, Valvae 47
Trisaccocladus tigrensis 105
 Tropfenform, Gula 62
Tsuga 50
- Ubischkörper 25, 26, 38
Ullmannia 82
 — *frumentaria*, Kreuzmonoletum 86
 —, monolet 82, 86, 97, 98
Ulmoideipites 117
 Umbo 51
 —, kein Colpus 90
 —, kein Germinalium 80
 ursprünglichste Keimung 99
- Valvae 46, 47
Valvisporites 48
 —, Valvae 47, 48
 Velum 50
 verfilzte Fäden 27
 vermiculoide Verzierung 35
Verrutriteles 56
 Vertex 56
Vesicaspora 53
Vestispora magna 104
 —, operculoid 103, 104
Victorisporis 115, 116
Vitreisporites, Caytoniaceae 98
 Vitrit, Metasporin 39, 40
 —, Sporangiumwand 40
Voltzia, monolet 97
 Voltziaceae 50, 52
- Waltongranula 25, 26, 38, 39
 Walton'sche Körperchen 25, 38
 Wasserfarne 70
Whittleseyia elegans, Monoletum 61
 Whittleseyoideae 26, 31, 51, 58, 65, 72
 —, Endomärke 73
 —, Endomonoletum 61, 80
 —, monolet 64, 87
 Widerstand, geringster 109
Williamsonianthus 61, 73
 —, Cava 74
 —, Keimapparat 72
 — *keuperianus* 72, 73
 — —, Tetrade 74
 —, Magnoliales 79
 —, Monoletum 75
 Windtransport 114
 Winteraceae 14
Wonnacottia, Bennettitaceae 80
 — *crispa* 86, 87
 —, Infundibula 87
Woodwardia muensteriana 37, 64, 91
 — —, Navicula 76
- Zentralkörper 45
 Zeugloptera 10, 20
 Zona 46—48, 50
Zonalosporites 53, 89
 Zonocolpus 19, 102
 —, Canalula 19, 100
 —, Coniferae 103
 —, *Hirmeriella* 101
 —, meridional 104
 Zonosulculus 102
 Zonosulcus 102
 —, Palmae 104
 zonotricolpat 109
 Zonovelum 50
 Zwischensubstanz 40