



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Beiträge zur Pollenmorphologie ausgewählter rezenter und fossiler Vertreter der Davidiaceae und Nyssaceae

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasser: Wolfgang GÖSCHL

Matrikel-Nummer: 8201826

Studienrichtung/Studienzweig Biologie/Erdwissenschaften (Lehramt)
(lt. Studienblatt):

Betreuerin / Betreuer: Ao. Prof. Dr. Reinhard ZETTER

Wien, am 7. November 2008

Inhaltsverzeichnis

DANKSAGUNG.....	III
KURZFASSUNG.....	V
ABSTRACT.....	VII
1 EINLEITUNG.....	1
1.1 Ziele 1	
1.2 Grundlagen und Systematik.....	1
1.2.1 Davidiaceae LI Taubenbaumgewächse (dove tree family).....	2
1.2.2 Nyssaceae (Tupelobaumgewächse, sourgum family) DUMORT.....	13
1.2.3 Geschichte, Vorkommen und Charakteristika.....	22
2 MATERIAL und METHODEN.....	24
2.1 Materialliste.....	24
2.1.1 Herkunftsbezeichnung der Sammlungen.....	24
2.1.2 Amerikanische <i>Nyssa</i> -Arten.....	24
2.1.3 Südostasiatische <i>Nyssa</i> -Arten.....	24
2.1.4 Fossilfundstellen.....	25
2.2 Materialaufbereitung	25
2.2.1 Lichtmikroskopische Aufbereitung	25
2.2.2 Rasterelektronenmikroskopische Aufbereitung	27
3 ERGEBNISSE.....	29
3.1 Rezente Vertreter der Davidiaceae.....	29
3.1.1 <i>Davidia involucrata</i> var. <i>vilmoriniana</i> BAILL.....	29
3.2 Rezente Vertreter der amerikanischen Nyssaceae.....	31
3.2.1 <i>Nyssa capitata</i> WALT. = synonym für <i>Nyssa oge(e)che</i> BARTR. ex MARSH.....	31
3.2.2 <i>Nyssa aquatica</i> L. – Wassertupelobaum.....	32
3.2.3 <i>Nyssa sylvatica</i> MARSH.....	34
3.3 Rezente Vertreter der südostasiatischen Nyssaceae.....	35
3.3.1 <i>Nyssa sinensis</i> OLIVER – Chinesischer Tupelobaum.....	35
3.3.2 <i>Nyssa sessiliflora</i> (BLUME) WANGERIN = synonym für <i>Nyssa javanica</i> WANGERIN.....	37
3.3.3 <i>Nyssa wenshanensis</i> var. <i>longipedunculata</i> FANG und SOONG.....	38
3.3.4 <i>Nyssa yunnanensis</i> W.C. YIN.....	39
3.3.5 <i>Camptotheca acuminata</i> FANG und SOONG.....	41
3.3.6 REM-Beobachtungen.....	42
3.4 Fossile Vertreter der Nyssaceae.....	42
3.4.1 <i>Nyssa fossil</i> – Princeton, Kanada (M-Eozän).....	42
3.4.2 <i>Nyssa fossil</i> – Bockwitz, Deutschland (O-Oligozän).....	44
3.4.3 <i>Nyssa fossil</i> – Lavanttal, Österreich (M-Miozän).....	45
4 DISKUSSION.....	47
4.1 Derzeitiger Wissensstand.....	47
4.2 Beitrag der vorliegenden Arbeit.....	47
4.2.1 Lichtmikroskopische Bearbeitung.....	47
4.3 Rasterelektronenmikroskopische Bearbeitung.....	48
4.4 Diskussion der Ergebnisse.....	48
4.4.1 Davidiaceae.....	48
4.4.2 Nyssaceae.....	49
4.4.3 Fossile Vertreter der Nyssaceae.....	51

<u>4.4.4 Anmerkungen zu den fossilen Pollenkörnern.....</u>	<u>52</u>
5 LITERATUR.....	53
ANHANG.....	61
LEBENSLAUF.....	122

DANKSAGUNG

Was wäre ein Mensch wert, wenn er nicht Mitmenschen hätte, die ihm hilfreich zur Seite stehen? An dieser Stelle möchte ich allen ein herzliches Dankeschön aussprechen, die für das Gelingen der Diplomarbeit beigetragen haben.

Mein größter Dank gilt meinen Eltern, die mir durch ihr Schaffen und ihren Fleiß überhaupt ein Studium ermöglichen. Leider kann mein Vater meine Freude nicht mehr miterleben, weil er 2007 verstorben ist.

Der beste Dank gilt auch meinen Brüdern, die gerade in letzter Zeit viele Mühen auf sich genommen haben, um mir zur Seite zu stehen.

Der größte Dank gilt auch meinem Betreuer Ao. Prof. Dr. Reinhard ZETTER, der mich aus einer ausweglosen Situation durch das Angebot einer Diplomarbeit zu einem neuen Anfang ermutigte.

Ein aufrichtiges Dankeschön sage ich auch dem Vorstand des Instituts für Paläontologie, O. Prof. Dr. David-Kay FERGUSON, der mich freundlichst am Institut aufgenommen hat und dessen Räumlichkeiten und Einrichtungen ich benutzen durfte.

Herzlichst wurde ich von Ao. Prof. Dipl.-Geol. Christa HOFMANN aufgenommen, die mir das Abstract verbesserte und für meine Probleme ein offenes Ohr hatte, wofür ich ein inniges Dankeschön sage.

Vielen Dank muß ich auch Herrn Ao. Prof. Dr. Helmut WEINKE sagen, der bei Computerproblemen oft in der spätesten Nacht bereit war, Probleme zu lösen und sich dankenswerterweise bereit erklärt hat, meine Arbeit auf Schreibfehler zu prüfen.

Besonders danke ich auch Mag. Vera LEHMWALD, die lange als Kollegin meine Diplomarbeit begleitete und die sich besonders am Schluß der Arbeit durch die Hilfe bei Computerproblemen, beim Korrekturlesen und durch die Mithilfe bei der Bildverarbeitung verdient gemacht hat.

Dipl.-Ing. Alexandra LEHMWALD gebührt der beste Dank für die Bereitschaft zum Korrekturlesen und Formatieren der Arbeit.

Große Hilfestellungen bekam ich von Dr. Christian BAAL, der durch seine hilfreichen Hände Probleme im nu beseitigt hatte. Stets bereit, ist er mir beim Rasterelektronenmikroskop bei Problemen zur Seite gestanden und hat durch seine Praxis am Gerät für die besten technischen Einstellungen gesorgt, die hervorragende Photographien zuließen. Dafür sage ich ein besonderes Dankeschön. Seine Diskussionsbeiträge bei Teepausen sind äußerst wertvoll gewesen und erweiterten die Sichtweise von wissenschaftlichen Fragestellungen.

Ganz besonders bedanke ich mich bei Kai-Uwe HOCHHAUSER, der sich sehr bemüht hat, uns Studenten durch gut funktionierende Computer das Leben zu erleichtern. Ein herzliches Dankeschön gebührt ihm auch für die Bereitschaft, möglichst rasch die Probleme zu lösen.

Für administrative Verdienste muß ich mich bei Frau Klaudia ZETTER bedanken, vor allem für den reibungslosen Ablauf.

Sehr große Hilfestellungen leistete mir Nadja KAVCIK; die mir viele Bilder exakt nachbearbeitete, dass ich sie in die Tafeln nur noch einpassen musste. Sie hat mir auch durch Ihre praxisnahe Methodik gezeigt, wie die Bildbearbeitung rasch vonstatten geht.

MTA Ursula JUCZSAK möchte ich für ihre Dienste ein herzliches Dankeschön aussprechen; sie war mir sehr behilflich bei der Beschaffung von Arbeitsutensilien.

Inhaltliche Unterstützung bekam ich in den vielen Gesprächen in den Pausen von: Dr. Barbara MELLER, Julia DOPPELBAUER, Dr. Karl KUNST; Dr. Florian FLADERER und Norbert FROTZLER, die mich immer wieder zum Weiterarbeiten ermunterten.

DANKE !!!

KURZFASSUNG

Die vorliegende pollennmorphologische Untersuchung bei den Davidiaceae (*Davidia involucrata* var. *vilmoriniana*) und Nyssaceae (Nordamerika: *Nyssa capitata*, *N. aquatica*, *N. sylvatica*; Südostasien: *N. sinensis*, *N. sessiliflora*, *N. wenshanensis* var. *longipedunculata*, *N. yunnanensis* und *Camptotheca acuminata*) zeigt aufgrund der kombinierten Anwendung des Lichtmikroskops und Rasterelektronenmikroskops klare Ergebnisse

Die Davidiaceae sind deutlich von den Nyssaceae zu trennen.

Die Vertreter der amerikanischen Nyssaceae können sicher von den Vertretern Südostasiens unterschieden werden, die im Colporusbereich eine feine rugulare Skulpturierung aufweisen, die den amerikanischen Arten fehlt.

Als Ausnahme kann *N. sinensis* betrachtet werden, die als einzige südostasiatische Art keine feinen Rugulae im Porus- und Colpusbereich aufweist.

Die fossilen *Nyssa* sp. der Fundorte Princeton, Kanada (M-Eozän), Bockwitz, Deutschland (O-Oligozän) und Lavanttal, Österreich (M-Miozän) zeigen starke Ähnlichkeiten mit den rezenten *Nyssa*-Arten.

Eine Einbeziehung der noch fehlenden nicht bearbeiteten *Nyssa*-Arten in zukünftige Arbeiten könnte wahrscheinlich auch Klarheit in die Abstammungsverhältnisse bringen.

ABSTRACT

In this paper, both lightmicroscopic (LM) and scanning electronmicroscopic (SEM) methods were used to study pollen morphology of the families Davidiaceae (*Davidia involucrata* var. *vilmoriniana*) and Nyssaceae (*Nyssa capitata*, *N. aquatica*, *N. sylvatica*, *N. sinensis*, *N. sessiliflora*, *N. wenshanensis* var. *longipedunculata*, *N. yunnanensis*, *Camptotheca acuminata*). The detailed descriptions and images of different taxa allows the separation of individual species of both families.

The following results are the most important: (1) Davidiaceae pollen are clearly distinguishable from Nyssaceae pollen, the latter having a costaporous. (2) The American species (*N. capitata*, *N. aquatica*, *N. sylvatica*) differ from the Southeast Asian ones (*N. sessiliflora*, *N. wenshanensis* var. *longipedunculata*, *N. yunnanensis*) by having no rugulae in the colpus area. The Southeast Asian species have distinctive rugulae, with only one exception in *N. sinensis*.

The comparison of the morphology of living species with fossil Nyssaceae pollen (e.g.: middle Eocene of Princeton, Canada; upper Oligocene of Bockwitz, Germany; and middle Miocene of Lavanttal, Austria) shows similarities, but also a decrease in morphological variability of extant species.

Future studies on Nyssaceae species not investigated here are likely to shed light on the evolutionary history of the family and the relation between American and Asian groups.

1 EINLEITUNG

1.1 Ziele

Das Ziel dieser Diplomarbeit liegt im Vergleich des Pollen rezenter und fossiler Arten aus den Pflanzenfamilien der Nyssaceae (Tupelobaumgewächse) und Davidiaceae (Taubenbaumgewächse). Die Vergleiche wurden anhand lichtmikroskopischer und rasterelektronenmikroskopischer Untersuchungen durchgeführt. Damit sollen Daten für die vergleichende Palynosystematik gewonnen werden. Darüber hinaus sollen die gewonnenen Daten in eine bestehende Pollendatenbank (Paldat) eingegliedert werden.

Die Nyssaceae wurden deshalb ausgewählt, weil es eine gut überschaubare Zahl an Arten (ca. 20 nach IPNI ([International Plant Name Index](#)); ca. 10 Arten nach MAI (1995)) gibt und durch ein rezentes disjunktes Vorkommen im Südosten der USA und in Südostasien gekennzeichnet ist.

Die Davidiaceae sind eine endemische Familie (1 Gattung, 1 Art) in China, mit einer verwandtschaftlichen Beziehung zu den Nyssaceae. Mit dem pollenmorphologischen Vergleich sollen zusätzliche Informationen über die verwandtschaftliche Beziehung gewonnen werden.

Wichtig ist auch das häufige Auftreten der Nyssaceae und Davidiaceae in fossilen Mikro- und Makrofloren im Paläogen und Neogen. Damit wird es möglich, die Verbreitung diverser Vertreter aus diesen Familien im genannten Zeitbereich zu rekonstruieren.

1.2 Grundlagen und Systematik

Die wissenschaftliche Ordnung der Pflanzen beginnt mit der Aufstellung der „binomialen Nomenklatur“ durch Carl von LINNÉ in seiner 1753 herausgegebenen „*Systema naturae*“. Die heutige Bezugnahme der Einordnung von Pflanzen erfolgt auf Basis der 10. Auflage aus dem Jahr 1758.

Seit dieser Zeit gibt es Bemühungen, natürliche Merkmale herauszuarbeiten, die den natürlichen Abstammungsverhältnissen entsprechen. Die verschiedenen Ordnungssysteme (Schemata unten) in ihrer großen

Unterschiedlichkeit zeigen, wie wichtig neue Informationen und Bearbeitungen für eine detailliertere Abgrenzung von Spezies im System der Pflanzen sind.

Das letzte unten angeführte Schema eines Stammbaumes (APG 1998, SITTE et al. 2002) soll beispielhaft zeigen, wie durch die noch stärkere Gliederung eine leichtere Handhabung und ein Überblick des Systems gewährleistet wird.

1.2.1 Davidiaceae LI Taubenbaumgewächse (dove tree family)

1.2.1.1 Systematische Stellung durch vereinfachte Stammbäume

Zur Familie der Davidiaceae gehört nur die Gattung *Davida* mit der einzigen Art *involucrata*, dem Taubenbaum (engl. dove tree), bisweilen Taschentuchbaum (engl. handkerchief tree) oder auch Geistbaum (engl. ghost tree) genannt.

Die verwandtschaftliche Beziehung der Davidiaceae ist bis heute in der Systematik der Pflanzen sehr unsicher und nach wie vor in Diskussion. Relativ gut abgesichert ist die enge verwandtschaftliche Beziehung der Davidiaceae zu den Nyssaceae und in weiterer Folge zu den Cornaceae.

Die im folgenden schematisierten Stammbaumdarstellungen, die auch die Nyssaceae berücksichtigen, sollen einen Überblick geben, wie groß die Vielfalt der systematischen Einordnungsmöglichkeiten durch unterschiedliche Untersuchungsmethoden ist, die von verschiedenen Forschern vertreten werden. Eine sehr umfangreiche Auflistung der gängigen Zuordnungsmöglichkeiten der Davidiaceae und Nyssaceae sind bei HE et al. (2004) zusammengefasst zu finden.

1.2.1.2Klassifikation der Davidiaceae und Nyssaceae nach WANGERIN (1910) und HUTCHINSON (1926, 1959) [Angaben 1959]

Stamm 2: Angiospermae

Unterstamm 1: Dicotyledonae

Abteilung I: Archichlamydeae [Lignosae]

Ordnung: Umbelliflorae [Umbelliferae = Umbellales]

Familien: Cornaceae, Alangiaceae, Araliaceae, Umbelliferae

Familie: Nyssaceae

Sektion: Pedicellatae

Gattungen: *Nyssa*, *Camptotheca*, *Davidia*

Sektion: Capitatae

Gattung: *Nyssa*

Arten: *N. aquatica* L., *N. sylvatica* MARSH., *N. oge(e)che* BARTR. ex MARSH.,
N. javanica WANGERIN; *C. acuminata* FANG und SOONG; *D. involucrata*
BAILL.

1.2.1.3Klassifikation der Davidiaceae und Nyssaceae nach CRONQUIST (1968, 1981) [Angaben 1981]

[Abteilung: Magnoliophyta]

Klasse: Zweikeimblättrige Pflanzen, Magnoliopsida, Magnoliatae,
(Dicotyledoneae, dicots, ↔ Monocotyledoneae (Liliatae, Liliopsida), monocots)

Unterklasse: Rosidae (Rosiflorae)

Ordnung: Cornales, Hartriegelartige

Familien: Rhizophoraceae, Alangiaceae, Cornaceae, Garryaceae,
[Allangiaceae, Nyssaceae, Cornaceae, Garryaceae]

Familie: Nyssaceae

Gattungen: *Nyssa*, *Camptotheca* [*Nyssa*, *Camptotheca*, *Davidia*]

Familie: Davidiaceae, Taubenbaumgewächse

Gattung: *Davidia*

Art: *Davidia involucrata*, Taubenbaum oder Taschentuchbaum

1.2.1.4 Klassifikation der Davidiaceae und Nyssaceae nach THORNE (1976, 2001)

Klasse: Angiospermae (Annonopsida)

Unterklasse: Dicotyledoneae (Annonidae)

Überordnung: Corniflorae

Ordnung: Cornales

Unterordnung: Corninae

Familie: Cornaceae

Familie: Nyssaceae

Subfamilie: Nyssoideae

Gattung: *Nyssa*, *Camptotheca*

Arten: *N. aquatica*, *N. sylvatica*, *N. bifida*, *N. ogeche*, *C. acuminata*

Subfamilie: Davidioideae

Gattung: *Davidia*

Art: *Davidia involucrata*

1.2.1.5Klassifikation der Davidiaceae und Nyssaceae nach EYDE (1988, 1997)

Ordnung: Cornales

Familie: Cornaceae

Subfamilie: Mastixioideae

Subfamilie: Nyssoideae

Gattungen: *Davidia*, *Nyssa*, *Camptotheca*

Art: *Davidia involucrata*

1.2.1.6Klassifikation der Davidiaceae und Nyssaceae nach TAKHTAJAN (1997)

Stamm: Magnoliophyta

Klasse: Magnoliopsida

Unterklasse: Cornidae

Überordnung: Cornanae

Ordnung: Cornales

Familien: Mastixiaceae, Curtisiaceae, Cornaceae, Alangiaceae

Familie: Nyssaceae

Gattung: *Nyssa*, *Camptotheca*

Familie: Davidiaceae

Gattung: *Davidia*

Art: *Davidia involucrata*, Taubenbaum oder Taschentuchbaum

1.2.1.7Klassifikation der Davidiaceae und Nyssaceae nach APG (1998) und SITTE et al. (2002)

Angiosperms

Eudicots

Core eudicots

Asterids

Ordnung: Cornales DUMORT.

Familien: Grubbiaceae, Hydrangeaceae, Hydrostachyaceae, Loasaceae

Familie: Cornaceae (+ Nyssaceae dazugeordnet)

Gattung: *Davidia*, *Nyssa*, *Camptotheca*

Art: *Davidia involucrata*

1.2.1.8 Zur Systematik der Davidiaceae

Neben den erwähnten Bearbeitern, die eine Grobeinteilung durchführten, sollen auch einige Forscher in chronologischer Reihenfolge genannt werden, die durch spezifische Beiträge über *Davida involucrata* BAILL. zur heutigen systematischen Stellung der Davidiaceae beitrugen.

Als erster beschreibt BAILLON (1871) *Davida involucrata* BAILL. als neue Gattung und Art und führt sie somit in das System der Pflanzenordnung ein. Hauptsächlich morphologisch-anatomische Untersuchungen von *Davida* sind bei HARMS (1897, 1898), SOLEREIDER (1899, 1908), HEMSLEY (1903, 1907), WANGERIN (1907), HORNE (1909, 1914); WILSON (1914) zu finden, die sich auch sehr intensiv mit einer Zuordnung der Gattung zu einer passenden Pflanzenfamilie beschäftigten.

Eine morphologische Beschreibung von *Davida involucrata* BAILL., die auch heute noch als Referenzarbeit dient, sind bei WANGERIN (1910) zu finden, wo auch die verschiedenen Unterschiede zu *Camptotheca acuminata* und den verschiedenen *Nyssa*-Arten herausgearbeitet sind.

Weitere unterschiedliche Merkmale von *Davidaia* zu den Nyssaceae stellte DERMEN (1932) durch seine zytologischen Untersuchungen fest, in denen er wegen der stark zusammenklumpenden Chromosomen nur eine ungefähre Zahl für *Davidaia* ($2n = 40\pm$), für *Nyssa sylvatica* aber sehr genau ($2n = 44$) angab.

Einen wichtigen Grund für die Aufstellung einer eigenen Familie lieferte TITMAN (1949), der durch seine holz-anatomischen Untersuchungen feststellte, dass *Davidaia* in vielen Belangen basale Merkmale zeigt und diese nur mit Vorbehalt zur Familie der Nyssaceae passen (u.a. auch ADAMS 1949, METCALFE und CHALK 1950).

Der Beschreiber der neuen Familie Davidiaceae LI (1954) hebt besonders hervor, dass schon vor ihm Wissenschaftler wie HARMS (1897, 1898), HORNE (1909), WANGERIN (1910) und TITMAN (1949) aufgrund morphologisch-anatomischer Untersuchungen, die alle eine sehr isolierte Stellung von *Davidaia involucrata* im System feststellten, zumindest eine Unterfamilie der Cornaceae, Davidioideae oder die Familie Davidiaceae selbst, forderten. Aufgrund von blütenmorphologischen, vegetativen Blatt- und anatomischen Holzmerkmalen regt MARKGRAF (1963) eine Zuordnung der Davidiaceae zu den Parietales (Dilleniales) zur Familie der Actinidiaceae an.

Die ersten weltweiten Funde von fossilen *Davidaia involucrata* Endocarpen werden von KOKAWA (1965) und TSUKAGOSCHI (1997) aus dem Pliozän und Pleistozän von Japan beschrieben. Für seine vergleichende Arbeit verwendet EYDE (1967) schon viele Merkmale wie Holz, Samenanlagen, Früchte, Endocarpe, Infloreszenzen, Blätter, Chromosomen, Pollenmorphologie und Fossilien und stellt *Davidaia* aufgrund der Ergebnisse in die Nähe der Cornaceae und Nyssaceae. Er entkräftet damit die Präferenz von MARKGRAF (1963), *Davidaia* zu den Actinidiaceae zu stellen.

Eine ebenfalls vergleichende Arbeit von MOSER (1968) über den Blütenbau von *Davidaia involucrata* und *Camptotheca acuminata* zeigt deutliche Unterschiede beider Infloreszenzen. Sie erwähnt auch große blütenmorphologische Differenzen gegenüber den anderen *Nyssa*-Arten und

kann sich eine mögliche Zuordnung von *Davidaia involucrata* zu den Actinidiaceae vorstellen.

Chemische Inhaltsstoffe veranlassen HEGNAUER (1969) die Abstammung der Cornaceae einschließlich *Davidaia* und *Nyssa* in den Gentianales oder in den Rosales zu suchen. Des weiteren wird beschrieben, dass bei *Davidaia* im Gegensatz zu *Nyssa* keine Iridoidglykoside auftreten.

Nach Meinung von BATE-SMITH et al. (1975) haben die Cornaceae, Alangiaceae, Davidiaceae, Nyssaceae und Garryaceae ihren Ursprung noch bei den Saxifragales, bei den Rosidae. Die phytochemischen Untersuchungen zeigen, dass Elagitannine nur bei den Davidiaceae und Nyssaceae vorkommen, Iridoidglykosidverbindungen aber nur bei den Davidiaceae fehlen.

Weiters stellt BATE-SMITH et al. (1975) fest, dass bei den Cornaceae mit dem Verlust der Hochblätter der Iridoidverlust (Verlustmutation) einhergeht, was bei *Davidaia* nicht der Fall ist. Durch den Besitz von Seco-Iridoiden ist *Davidaia* mit einigen *Cornus*-Arten eng verwandt, wogegen die Nyssaceae und Alangiaceae durch das Vorkommen von Alkaloiden, die nach ihrem Syntheseweg von Seco-Iridoiden hergeleitet werden, fortschrittlicher erscheinen.

Die quantitative Bestimmung verschiedener Fettsäuren der Samen liefert weitere systematische Informationen, die zeigen, dass *Davidaia* einen geringeren Gehalt an Palmitin- und Stearinsäure, aber einen höheren Gehalt an Oleinsäure gegenüber *Nyssa* aufweist (HOHN et al. 1976).

Werden die einzelnen individuellen Fettsäuren gemäß ihres durchschnittlichen Prozentsatzes des Gesamtgehalts geordnet, so ist innerhalb der Arten für *Davidaia* und *Nyssa* dieselbe Reihung möglich: Stearinsäure < Palmitinsäure < Oleinsäure < Linolsäure < Linolensäure (HOHN et al 1976).

Als Ergebnis der Fettsäureuntersuchung bestätigt sich der Trend von anderen Untersuchungen (EYDE 1963), dass *Davidaia* den Vorfahren der Cornaceae und der Nyssaceae ähnlich ist. Das „Handbuch der Laubghölze“ von KRÜSSMANN (1976) beschreibt die zweite Variation *Davidaia involucrata* var. *laeta* (DODE)

KRÜSSM. und ordnet die Gattung und Art zur selbständigen Familie Davidiaceae.

Eine serologische Untersuchung durch FAIRBROTHERS (1977) bestätigt die von HARMS (1898) aufgestellte und von WANGERIN (1910) und THORNE (1976) übernommene Klassifikation, dass *Davida* in die Unterfamilie Davidioideae der Familie Nyssaceae zu reihen ist.

HEATHCOTE (1982) ordnet die Spezies *Davida involucrata* noch zu den Nyssaceae, erwähnt aber, dass die Pflanze schon oft als eigene Familie, Davidiaceae, geführt wird und sehr eng mit den Cornaceae in Verbindung steht.

Weiters werden die Gattungen *Davida*, *Camptotheca* und *Nyssa* durch ihre Früchte unterschieden, welche in der Wanddicke des Endocarps, Zahl der Samen, Rippenanzahl der Samen, Gefäßzahl und deren Lage zwischen oder auf den Rippen und in der Form, Länge und Lage der Keimklappe differieren (EYDE 1997). In der letztgenannten Arbeit beschreibt EYDE (1997) auch die Vielfalt der Merkmale, die für die Zuordnung der Blätter zur Familie der Davidiaceae verwendet werden.

Erwähnenswert sind auch die Untersuchungen von MANCHESTER et al. (1999), die eine ausgestorbene Pflanze *Amersinia obtrullata* gen. et sp. nov. neu beschreiben, die anhand von Blatt-, Frucht-, Infloreszenz- und Pollenmerkmalen eine Stellung zwischen *Davida* und *Camptotheca* aufweist.

Eine andere Arbeit von MANCHESTER (2002) beschreibt die ausgestorbene *Davida antiqua* (NEWBERRY) comb. nov., die er aufgrund von gefundenen Fossilien von Blättern und Früchten aus dem Paläozän Amerikas vorstellt. WATSON und DALLWITZ (2000) unterscheiden eindeutig aufgrund der starken morphologischen Abweichungen bei den Infloreszenzen die Davidiaceae von den Nyssaceae als eigene Familie. Neuere zytologische Untersuchungen zeigen, dass *Davida* mit *Camptotheca* durch die Chromosomenzahl ($2x = 21$; $2n = 42$) verbunden ist, jedoch von *Nyssa* ($2x = 22$; $2n = 44$) getrennt ist (HE et al. 2004).

HEYWOOD et al. (2007) reihen die Spezies *Davida involucrata* zur Familie der Cornaceae, wo sie der Unterfamilie der Nyssoideae zugeordnet wird. MANCHESTER und HICKEY (2007) erwähnen, dass *Davida* normalerweise zu

den Nyssaceae gestellt wird, heben aber ihre Sonderstellung durch das alleinige Fehlen eines Nektarrings der Blüten innerhalb der Cornales hervor. Sie erwähnen auch, dass *Nyssa* und *Camptotheca* ein mit Septen gegliedertes Mark besitzen, wogegen *Davidia* und andere Cornales dort keine Septen vorweisen.

1.2.1.9Pollenmorphologische Daten

Die erste skizzenhafte Darstellung von *Davidia involucrata* zeigt ERDTMANN (1952). SOHMA (1967) beschreibt anhand lichtmikroskopischer Photos die charakteristischen Merkmale des *Davidia*-Pollen. Eine vergleichende lichtmikroskopische Darstellung von *Davidia*-, *Nyssa*- und *Camptotheca*-Pollenkörnern ist bei ERAMI(J)AN (1971) zu finden.

Weiters findet sich eine gute Darstellung von Pollenkörnern von *Davidia* in: Angiosperm pollenflora of tropical and subtropical China. Andere lichtmikroskopisch aufgenommene Abbildungen von Pollenkörnern von *Davidia involucrata* sind bei WANG et al. (1991) ersichtlich. Eine kombinierte Darstellung (LM, REM) der pollennmorphologischen Merkmale von *Davidia* zeigt YING et al. (1993).

1.2.1.10Geschichte, Vorkommen und Charakteristika

Der Taubenbaum (dove tree), Taschentuchbaum (handkerchief tree) oder auch Geistbaum (ghost tree) *Davidia involucrata* BAILL., der wegen seiner zwei weißlichen bis gelbgrünen gut sichtbaren Vorblätter des köpfchenartigen Blütenstandes, die im leisesten Windhauch wie ein Taubenschwarm flattern, seinen Namen erhielt, ist eine endemische Art Chinas. (DANERT et al. 1993)

Entdeckt wurde der Laubbaum 1869 vom französischen Naturforscher und Missionar Abbé Armand DAVID (1826-1900) in M(o)upin im Westen der Provinz Szechuan, der viele Jahre in China Pflanzen gesammelt hatte (LI und SCHRAMM 1954; DANERT et al. 1993).

Davidia involucrata wird als Reliktpflanze der Vorzeit betrachtet, die heute für China als endemisch gilt (MANCHESTER 2002; YING et al. 1993).

Durch neue Beschreibungen von *Davidia involucrata* könnte aber die Pflanze in Vietnam endemisch und in China kultiviert worden sein (persönliche Mitteilung FERGUSON, David-Kay 2008).

Die Einführung von *Davidia involucrata* in die europäische Hortikultur erfolgte aber erst Anfang des 20. Jahrhunderts durch E. H. WILSON, der von der großen Firma Veitsch eigens dazu auf eine Expedition ausgesandt wurde. In seinen Reisetagebüchern beschreibt er anschaulich die Mühen und Gefahren, denen er ausgesetzt war, bevor er Samen dieses außerordentlichen Baumes nach Europa bringen konnte (DANERT et al. 1993).

Der sommergrüne Baum ist in seinem natürlichen Verbreitungsgebiet in Westchina (Provinzen Yunnan, Guizhou, Sichuan, Hunan, Hubei, Shaanxi und Gansu; HE et al. 2004), Osttibet und seit neuestem auch in Vietnam beheimatet und erreicht dort Wachstumshöhen bis zu 20m. Die in Europa eingeführten und kultivierten Pflanzen erreichen nur Höhen von 5m-8m. (LI und SCHRAMM 1954)

Die 8cm-14cm langen und 3cm-5cm breiten, eiförmigen Blätter sind lindenähnlich, an der Basis herzförmig gezähnt, oben glänzend und kahl, unten dicht graufilzig, Stiel 4cm-7cm lang und rot. Die Blüten stehen in dichten, kugeligen Köpfchen, die zahlreiche männliche und meist eine (selten zwei) zwittrige Blüte(n) enthalten. Die 2cm großen Köpfchen werden am Grunde von 2 ungleich großen, gegenständigen weißen bis gelblichgrünen Hochblättern umgeben, die 8cm-16cm lang und hängend sind. Die Blütezeit erfolgt von Mai bis Juni, die Früchte sind ellipsoid, etwa 2,5cm lang, hellbräunlich, mit einem scharlachroten Ring am Stielende. *Davidia* gedeiht am besten auf nährstoffreichen nicht zu trockenen Waldböden in geschützten Lagen (DANERT et al. 1993; KRÜSSMANN 1976).

Für die Bearbeitung der Davidiaceae ist der Hinweis von LI (1954), dass es eine Varietät *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* (DODE) WANGERIN gibt, die sich vom Typus nur durch unbehaarte Blätter im Jugendstadium auszeichnet, wichtig. Diese Behaarung verliert sich bei adulten Pflanzen. LI und SCHRAMM

(1954) erwähnen ergänzend die Entdeckung der Varietät *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* HEMSLEY 1888 durch den Sammler Augustine HENRY in Wushan im Westen der Provinz Szechuan (auch HEMSLEY 1903, 1907).

Gleich danach entdeckte Sie auch Peré FARGES im Nordosten von Szechuan, der sie Maurice de VILMORIN in Frankreich schickte, dem die Züchtung einer Pflanze aus den Samensteinkernen des 1897 gesammelten ersten Standortes gelang (LI und SCHRAMM 1954).

Weiters unterscheidet sich die Varietät durch mattgraue bis leicht purpurne junge Sprosse, gegenüber dunkelroten Jungsprossen beim Typus. Bei den Früchten ist der Typus rund bis oblat, dunkelgrün und mit netzartigem Rotgelb undeutlich gesprenkelt, die Varietät besitzt größere, mehr ovale und apfelgrüne Früchte, welche unauffällig mit kleinsten rotgelben Punkten gesprenkelt und zusätzlich leicht gerippt sind (LI und SCHRAMM 1954).

Da diese Varietät viel beständiger gegenüber kälteren Klimabedingungen ist, scheinen die in Amerika und Europa kultivierten Bäume allein dieser Varietät zuzurechnen zu sein (gepflanzter Baum im Botanischen Garten Wien).

YING et al. (1993) erwähnen noch eine zweite Varietät von *Davidia*, die sie aber nicht näher beschreiben.

1.2.2 Nyssaceae (Tupelobaumgewächse, sourgum family) DUMORT.

1.2.2.1 Systematische Stellung durch vereinfachte Stammbäume

Die stark wechselnde systematische Zuordnung der Nyssaceae ist in den oben dargestellten vereinfachten Stammbaumschemata bei den Davidiaceae eingetragen. Da die Davidiaceae oft zu den Nyssaceae gestellt werden, gilt die systematische Zuordnung wie sie in den Schemata ersichtlich ist, auch hier.

1.2.2.2 Familienmerkmale

Die Nyssaceae mit ihren zwei Gattungen *Nyssa* und *Camptotheca* und je nach Bearbeiter 6-10 Arten zeigen disjunkte Verbreitungsareale, einerseits im Südosten sowie Osten von Nordamerika und Mexiko, andererseits in Südostasien mit Schwerpunkt Zentralchina und Tibet und kleineren Vorkommen in Indien und in der indonesischen Inselwelt (Borneo, Java, Sumatra) (WANGERIN 1910; KRÜSSMANN 1977; DUNCAN und DUNCAN 1986)

Die Familie der Nyssaceae umfasst hauptsächlich sehr große Bäume mit Ausnahme der von SMALL (1933) beschriebenen Arten, *N. acuminata* und *N. ursina*, die in Florida vorkommend als Sträucher nur bis drei Meter Höhe dargestellt werden.

Die Blütenstände bei den Vertretern der Familie sind äußerst variabel, können aber als polygam-diözisch bis rein diözisch betrachtet werden (EYDE 1963).

Der Grundbauplan der Blüte zeigt eine fünfteilige radiäre Symmetrie mit unsterändigem einblättrigen bis vierblättrigen Fruchtknoten und meist mit der doppelten Anzahl der Staubblätter (=Diplostemonie; WANGERIN 1910) im Vergleich zu den Kelchblättern oder Kronblättern mit starken Abwandlungen, die bis zur fast völligen Reduktion des Perianth reicht.

Durch die Diplostemonie grenzen sich die Nyssaceae deutlich von den Cornaceae ab (WANGERIN 1910).

EYDE (1963) stellt bei den Blüten die überlappende, dachziegelartige (=imbrikate) Form der Petalen als Familienmerkmal dar. Die von WANGERIN (1910) aufgestellte Behauptung, dass die Samenanlagen der Nyssaceae durch zwei Integumente geschützt sind, wurde von HORNE (1909, 1914) und TITMAN (1949) widerlegt. Die Nyssaceae sind, allgemein anerkannt, durch ein Integument ausgezeichnet.

Was die Nyssaceae von den Davidiaceae trennt, ist der vorhandene Nektarring, der meist um den Fruchtknoten als Wall angelegt ist (MANCHESTER und HICKEY 2007). Der Fruchtknoten ist unsterändig, bildet eine einsamige (selten zweisamige) Steinfrucht und verfügt durch das Vorhandensein skleritisierter Fasern eine sehr gute Erhaltungsfähigkeit, was sich in reichen Fossilfunden zeigt (MANCHESTER und HICKEY 2007; EYDE 1963).

1.2.2.3 Zur Systematik der Nyssaceae

Die erste systematische Beschreibung von *Nyssa* erfolgte durch Carl von LINNÉ, der der erstbeschriebenen Pflanze (*Nyssa aquatica* L.) wegen ihres Vorkommens im Wasser (*Taxodium-Nyssa*-Sumpfwälder) den Namen einer Wassernymphe gab (EYDE 1959).

BAILLON (1871) stellte *Nyssa* zur Ordnung der Myrtiflorae in die Nähe der Familie Combretaceae und ordnete die Gattung *Allangium* ebenfalls dorthin. BENTHAM und HOOKER (1863) und HARMS (1897, 1898) reihten nach HORNE (1914) *Nyssa* zu den Cornaceae, obwohl sie sich von *Cornus* durch den Besitz von Fruchtknoten des Araliaceentyps, variablen Blüten, imbrikaten Kronen, freien Griffeln und reduzierten Samenanlagen unterscheidet.

WANGERIN (1910) beschreibt ausführlich die morphologischen Charakteristika bei den Nyssaceae. Von den nordamerikanischen Vertretern beschreibt er sehr genau *N. sylvatica* und *N. uniflora*, die er nach der Unterteilung von HARMS

(1908) zu der Sektion Pedicellatae (gestielte männliche Blüten) rechnet, von den ostasiatischen Vertretern zählt er *N. sinensis* hierzu. Zur zweiten Sektion Capitatae (köpfchenförmige männliche Blüten) ordnet er von den amerikanischen Vertretern *N. ogeche* = *N. capitata* und *N. acuminata* hinzu, von den ostasiatischen Vertretern *N. javanica*.

Ebenso beschreibt WANGERIN (1910) in seiner Untersuchung die monotypische und für China endemische Gattung *Camptotheca acuminata*. Nach HORNE (1914) wurde die Familie der Nyssaceae (Tupelobaumgewächse, sourgum family) von DUMORTIER (1829) geschaffen und von ENDLICHER (1838) als Familie anerkannt und in die Nähe der Santalaceae gestellt.

Eine umfangreiche morphologische Beschreibung von *N. aquatica*, *N. ogeche*, *N. sylvatica*, *N. biflora*, *N. ursina* und *N. acuminata* gibt UPHOF (1931) heraus und listet darin auch viele ältere Synonymnamen der Nyssaceae auf.

Erwähnenswert ist auch die Arbeit von RICKETT (1945), der die nordamerikanischen *Nyssa*-Arten aufgrund der Blätter und Früchte beschreibt. Es werden ebendort auch die im Laufe der Geschichte verwendeten Synonyme der heute anerkannten Arten *N. aquatica* L. (nomen confusum), *N. sylvatica* MARSH., *N. biflora* WALT., *N. ursina* SMALL, *N. uniflora* WANGENH., *N. ogeche* MARSH., *N. acuminata* SMALL genannt.

Eine umfassende anatomische Arbeit legt TITMAN (1949) vor, der als Familienmerkmale des Holzes der Nyssaceae folgende allgemein als ursprünglich bezeichnete Merkmale hervorhebt:

1. Das Fehlen der Ringporigkeit und damit Zerstreutporigkeit
2. Vorkommen der leiterförmigen Siebplattendurchbrechungen
3. Gegenüberliegende Seitenwandhoftüpfelung mit gelegentlich lateral leiterförmigen Ausbildungen
4. Fehlen von tertiären Verdickungen, aber verschieden dicke Gefäßwände

5. Höchstens kleine Gefäßansammlungen
6. Sehr unscharfes und geringes Xylemparenchymvorkommen
7. Fehlen von einheitlichen Markstrahlentypen
8. Neigungswinkel der Gefäßendwände von 10° bis 25°
9. Verhältnis der Gefäßzellenlänge zur Gefäßzellenbreite von 7:1 bis 35:1
10. Siebplattenleitersprossenanzahl von 25 bis 75
11. Fehlen von septierten Fasern

TITMAN (1949) untersuchte weiters nach der Einteilung von WANGERIN (1910) die Pedicellatae Arten *N. sinensis* OLIVER, *N. sylvatica* MARSH., *N. biflora (multiflora)* WALT., *N. ursina* SMALL, *N. aquatica* L. und verglich sie mit den Capitatae Arten *N. javanica* WANGERIN = (*N. sessiliflora*) (BLUME) WANGERIN, *N. ogeche* MARSH. und stellte einen phylogenetischen Stammbaum auf.

KIRCHHEIMER (1957) beschreibt fossile Makrofunde, vor allem der Frucht- und Steinkernfossilien von *Nyssa* und vergleicht sie mit den rezenten Arten. EYDE (1959) gibt eine Darstellung der Geschichte der Nyssaceae von der Entdeckung bis zur Namensgebung. Er schreibt, dass die Fossilfunde belegen, dass *Nyssa* im erdgeschichtlichen Zeitalter des Tertiär nordhemisphärisch weit verbreitet war, durch die letzte Eiszeit in Europa aber ganz ausgelöscht wurde.

Serologische Untersuchungen durch FAIRBROTHERS und JOHNSON (1964) zeigen mittels der Ouchterlonymethode auf Basis des Precipitins, dass *Davidia* von *Nyssa aquatica* und *Nyssa sylvatica* aufgrund der Antiserum-Antigen-Bänderung getrennt werden können, aber die Unterscheidung der beiden *Nyssa*-Arten untereinander nicht möglich ist. Diese Arbeiten zeigen auch, dass beide *Nyssa*-Arten eine relativ geringe Verwandtschaft zu den Cornaceae zeigen. Eine etwas stärkere Beziehung zeigt hingegen *Davidia* zu den Cornaceae.

Eine zweite von FAIRBROTHERS und JOHNSON (1964) angewandte Photronreflektometermethode, die auf einer serologischen Trübungs- oder Niederschlagsreaktion während einer Precipitinreaktion mit Pflanzensamenmaterial beruht, ergab folgende Resultate. Die beiden Arten *N. aquatica* und *N. sylvatica* zeigen nur eine sehr geringe Beziehung zu den Cornaceae (deswegen Familien- oder Subfamilientrennung). Andererseits bestätigte sich die enge Verwandtschaft beider *Nyssa*-Arten zueinander und die klare Unterscheidbarkeit zu *Davidia*.

Weitere phytochemische Untersuchungen von HEGNAUER (1969) belegen, dass der Besitz von Iridoidverbindungen alle Cornaceae, darunter auch die Nyssaceae, in Beziehung bringt. Ergänzend weist er nach, dass so wie bei *Davidia* erwähnt, auch bei *Camptotheca* keine Iridoidglykoside zu finden sind. Bei den Phenolsäuren können zwei Gruppen unterschieden werden. Die erste Gruppe umfasst die Gattungen *Camptotheca*, *Davidia*, *Nyssa*, *Cornus*, *Corokia* und *Mastixia*, die durch den Besitz von Gallen- und Ellaginsäuren (und entsprechenden Tanninen) definiert sind. Noch spezifizierter in Tabelle 2 von HEGNAUER (1969) dargestellt, zeigt eine *Nyssa javanica* das Fehlen von Gallen- und Ellaginsäure, während sie bei der zweiten Pflanze vorhanden ist. Mit diesen Inhaltsstoffen rücken diese *Nyssa*-Arten in die Nähe der Rosales, die diese Verbindungen auch häufig besitzen. Der zweiten Gruppe mit den Gattungen *Aucuba*, *Garrya*, *Griselinia* und *Helwingia* fehlt die Gallen- und Ellaginsäuren; diese weist hingegen Kaffeesäure als Hauptbestandteil der Phenolsäuren auf.

Die monotypische für China endemisch betrachtete Gattung *Camptotheca acuminata* ist bei MOSER (1968) ausführlich im Bereich der Blüten- und Blattmorphologie abgehandelt.

Eine phytochemische Arbeit von BATE-SMITH et al. (1975) bestätigte, dass bei den Nyssaceae durch den Besitz von Alkaloiden (Alangisin, Deoxytubulosin, Vincosamin und Camptothecin), die sich im chemischen Syntheseweg von Seco-Iridoiden differenzierter herleiten lassen, eine stärker abgeleitete

systematische Stellung zeigen. Wo die Nyssaceae aber einfacher geblieben sind, ist die Fähigkeit der Synthese von Ellagitanninen.

Eine weitere phytochemische Arbeit von HOHN und MEINSCHEIN (1976) zeigt die verwandtschaftliche Stellung von *Nyssa biflora* zu *N. sylvatica* und *N. aquatica* aufgrund der Fettsäuren in Samenölen. Bei den Fettsäuren lässt sich in der Reihenfolge *N. sylvatica*, *N. biflora* und *N. aquatica* ein Trend bei der Stearinsäure und bei der Linolsäure mit steigenden Prozentsätzen beider Fettsäuren feststellen. Zusätzlich zeigt sich bei Hinzunahme von *N. ogeche* bei den vier *Nyssa*-Arten eine geringe Überlappung in der Fettsäurezusammensetzung. Werden alle Proben von *Nyssa* einschließlich *Camptotheca* und *Davidia* als Ganzes in einer Multivarianzanalyse betrachtet, so ergibt sich, dass *Davidia* viel näher bei *Nyssa* liegt als bei *Camptotheca* (HOHN und MEINSCHEIN 1976). *Camptotheca* hat gegenüber *Nyssa* hohe Palmitin-, Stearin- und Linolsäureprozentsätze, hingegen niedrigere Prozentsätze an Olein- und Linolensäure. Eine Erkenntnis der Fettsäureuntersuchung von HOHN und MEINSCHEIN (1976) zeigt, dass *N. sylvatica* klar von *N. bifida* trennbar ist und die Entwicklungssequenz *N. sylvatica* – *N. bifida* – *N. aquatica* von ursprünglich zu höherentwickelt bestätigt.

HOHN und MEINSCHEIN (1976) weisen besonders darauf hin, dass die Holzanatomie eine engere Beziehung von *N. biflora* zu *N. sylvatica* sieht, wohingegen aufgrund der Embryologie die Verwandtschaft näher bei *N. aquatica* liegt.

Die Chromosomenzahl der *Nyssa*-Arten *N. javanica* und *N. sylvatica* wurden früher mit $2n = 44$ angegeben und konnten nun für *N. oge(e)che* und *N. sylvatica* var. *biflora* mit der selben Zahl ergänzt werden. Noch immer ungeklärt ist hingegen die Chromosomenzahl für *Camptotheca acuminata* mit $n = \text{ca. } 22$ (DERMEN 1931 und GOLDBLATT 1978).

In der Literatur von DUNCAN und DUNCAN (1988) werden die Verbreitungskarten der heute anerkannten nordamerikanischen *Nyssa*-Arten dargestellt und die Arten *Nyssa oge(e)che* BARTR. ex MARSH. = *Nyssa*

capitata WALTER (Oge(e)che Tupelo oder Oge(e)che-lime), *Nyssa aquatica* L. (Water Tupelo), *Nyssa sylvatica* MARSH. (Black Tupelo, Blackgum) und *Nyssa biflora* WALT. (Swamp Tupelo, Swamp Blackgum) kurz beschrieben.

Eine hauptsächlich sich den Cornaceae widmende Arbeit, die am Rande auch die Nyssaceae abhandelt, liegt von EYDE (1988) vor. Er plädiert für eine Zuordnung der Nyssaceae als Subfamilie Nyssoideae zu den Cornaceae. Hervorzuheben ist auch die Arbeit von EYDE (1997), weil sie die Schwierigkeiten mit der selben Namensgebung für verschiedene Pflanzenteile im Fossilbereich abhandelt und im Bereich der Steinkerne der Nyssaceae die Leitbündelverhältnisse bearbeitet.

Die Neubearbeitung der unsicher erscheinenden Chromosomenverhältnisse bei *Camptotheca acuminata* ist bei HE et al. (2004) geklärt und stellt durch die Ergebnisse *Camptotheca* ($2n = 42$) in die Nähe von *Davidia* ($2n = 42$).

Einen Überblick über den Stand der neueren wissenschaftlichen Untersuchungen der Nyssaceae liefern MANCHESTER und HICKEY (2007) durch die Beschreibung einer neuen fossilen Gattung, *Brownia gen. nov.* durch die vergleichende Beschreibung von Blättern, Früchten, Infloreszenzen und in situ Pollenkörnern.

1.2.2.4 Pollenmorphologische Daten

Gibt es für die Davidiaceae nur ganz wenige pollennmorphologische Arbeiten (ERDTMANN 1952; SOHMA 1967; ERAMI(J)AN 1971), so liegen für den Nyssaceae-Pollen zahlreiche Pollenbeschreibungen und Abbildungen vor.

Der Grund, warum Pollenkörner der Nyssaceae auch fossil so zahlreich vorhanden sind, ist die Nähe zum Wasser und damit die Möglichkeit einer raschen Einbettung in das Sediment. KLAUS (1987) beschreibt die Bedeutung, die die Nyssaceae im Bereich der Kohlebildung in der Sukzessionsfolge des *Taxodium-Nyssa*-Sumpfwaldes spielen.

Eine der ersten Beschreibungen von Pollenkörnern der Nyssaceae findet sich in WANGERIN (1910), in der ein Pollenkorn von *Camptotheca acuminata* gezeichnet ist. Weitere Abbildungen, handgezeichnete Pollenkörner von *Nyssa*, sind bei LEWIS und COCKE (1929) zu finden, die ein Erkennen der wichtigen Konturen zulassen und somit eine Zuordnung zumindest zur Familie erlauben.

WODEHOUSE (1935) zeigt eine Zeichnung der Polansicht von *Nyssa sylvatica*, wo sehr genau die Strukturen des Porus und des Colpus herausgearbeitet sind. Alle sicheren Fossilfunde der Nyssaceae werden von KIRCHHEIMER (1938b) aufgelistet. Er bewertet diese auch nach der Sicherheit der Familienzugehörigkeit. In diesem Zusammenhang findet sich auch ein Kapitel über fossile *Nyssa*-Pollenkörner. In einer weiteren Arbeit stellt KIRCHHEIMER (1938a) mit Hilfe zweier Photos die Polansicht von *Nyssa sinensis* dar. In einer Publikation stellt THIERGART (1945) bereits Mikrophotographien von *Nyssa multiflora* (jetzt *Nyssa sylvatica*) dar, sowohl in Polansicht als auch in Äquatoransicht, und bringt auch Photos von zumindest zwei verschiedenen fossilen *Nyssa*-Pollenkörner. Der Autor weist auch darauf hin, wie wichtig bei der systematischen Bestimmung der Pollenkörner sowohl die Polansicht als auch die Äquatoransicht ist.

KREMP (1949) beschreibt die fossilen Nyssaceae-Pollenkörner des Braunkohlenlagers von Konin und bildet verschiedene *Nyssa*-Arten ab. Aufgrund seiner Größenmessungen und dazugehöriger statistischer Auswertungen vermutet er mindestens zwei oder sogar mehr verschiedene *Nyssa*-Arten am Fundort.

Die Fortführung der Arbeiten von WODEHOUSE (1935) übernahm ERDTMANN (1952), der noch mehr Pflanzenfamilien in seiner Publikation aufnahm und vor allem die Morphologie der Pollenkörner weiter verfeinerte. ERDTMANN (1952) widmete den Nyssaceae schon ein eigenes Kapitel, in dem er auch Pollen von *Camptotheca acuminata* zeichnet und viele Details der Pollenwand extra durch Zusatzzeichnungen erläutert.

Erwähnenswert ist auch die Arbeit von MEYER (1956), der mit seiner Bearbeitung der jungtertiären Braunkohlen des bayerischen und österreichischen Raumes die Nyssaceae erfaßte. Er beschreibt unter *Tricolporopollenites kruschi* R. POT. gleich drei Subspezies, *T. kruschi* ssp. *analepticus*, ssp. *accessorius* und ssp. *pseudolaesus*, die er vor allem nach ihrer Größe unterscheidet. Eine andere fossile Art (*Nyssoidites rodderensis* THIERGART) der Nyssaceae beschreibt LESCHNIK (1956) in seiner Beschreibung der Entstehung der Braunkohle der Wetterau. Er bildet auch zwei verschiedene *Nyssa*-Arten mit Photos ab.

Wie schon MEYER (1956) in seiner Arbeit drei verschiedene *Nyssa*-Subspezies beschrieben hat, so beschreiben WEYLAND und TAKAHASCHI (1961) die selben Subspezies aus der Braunkohlengrube „Hermann“ bei Heerlen, holländisch Limburg. KUPRIANOVA (1960) zeigt eine *Nyssa*-Art aus dem auch von anderen Palynologen bestätigten Paläozän von Kasachstan (Amangeldy, im Süden der Kustanai-Region). Zwei vergleichende pollennmorphologische Arbeiten über die Nyssaceae legte SOHMA (1963, 1967) vor. Er vergleicht in diesen Arbeiten *Camptotheca acuminata*, *N. sylvatica*, *N. biflora*, *N. ogeche*, *N. javanica*, *N. aquatica* und *N. sinensis*.

Über die Vertreter der Familie der Nyssaceae gibt es unterschiedliche mikroskopische Darstellungen. Die Arbeit von FERGUSON (1977) soll hier deswegen angeführt werden, weil er für die bearbeiteten Cornaceae wichtige rasterelektronenmikroskopische Termini verwendet, die auch für die Nyssaceae Gültigkeit haben und die Verwandtschaft zu den Nyssaceae diskutiert.

TRAVERSE (1988) bildet von *N. ogeche* den rezenten Pollen ab. Von den fossilen Vertretern werden eine *Nyssapollenitis* sp. und *Nyssapollenitis nigricolpus* dargestellt. Eine zusammenfassende Arbeit von EYDE (1991) liefert eine Auflistung von auf Pollenkörnern basierenden fossilen *Nyssa*-Arten (*Nyssa*, *Nyssoidites*, *Nyssapollenites*, *Pollenites kruschii*, *Tricolporopollenites kruschii*). YING et al. (1993) publiziert sowohl lichtmikroskopische als auch rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen zum Vergleich für *Camptotheca acuminata*.

Rasterelektronenmikroskopische Abbildungen finden sich auf bei JONES et al. (1995). Darin sind jeweils ein Übersichtsbild von *N. aquatica*, *N. sylvatica* und *N. ogeche* zu finden. Neuere Arbeiten, die sich sehr mit den Nyssaceae allgemein und deren Pollen beschäftigen, sind bei MANCHESTER et al. (1999) und MANCHESTER (2002) zu finden. BEUG (2004) bildet in seiner Publikation eine *N. sylvatica* ab und stellt lichtmikroskopisch die Pol- und die Äquatoransicht dar. MANCHESTER und HICKEY (2007) stellen eine zu den Nyssaceae gehörige und neu beschriebene Gattung *Browniea* mittels in situ Pollen dar.

1.2.3Geschichte, Vorkommen und Charakteristika

Die heutigen europäischen Vorkommen sind nach EYDE (1959) als rein anthropogen anzusehen, was durch Pflanzenlisten des englischen Landvermessers John LAWSON 1714 aus Neuengland belegt ist, der schon zwei Arten von black gum (eine davon sicher *Nyssa sylvatica* oder *N. biflora*) beschreibt. Der erste Europäer, der nordamerikanische Pflanzenexemplare von *Nyssa* von Amerika zum Apotheker von Essex Samuel DALE nach Europa schickte, war Mark CATESBY. Durch Apothekerkollegen überredet, machte er eine zweite bezahlte Reise. 1731 veröffentlichte er Sammlungen und Zeichnungen, worunter sich die eindeutig bestimmbaren Arten *N. sylvatica* und *N. uniflora* finden, denen er den Namen Tupelobaum und Wassertupelo beifügte. Der Name leitet sich von den Indianern ab und bedeutet soviel wie „Sumpfbaum“.

Den ersten Bericht einer nur halb gelungenen Kultivierung finden wir in LINNÉ (1737), wo er beschreibt, dass *Nyssa* in Holland für ein Jahr in Georg CLIFFORDs Garten gewachsen ist, die aus Samen von Dr. J. F. GRONOVIUS gezüchtet wurden, der sie wiederum vom Amerika-Sammler John CLAYTON erhielt (EYDE 1959)

Die erste erfolgreiche Kultivierung einer *Nyssa*-Pflanze fand nach AITON (1810-1813) 1735 im englischen Garten von Peter COLLINSON; einem

Quäkerkaufmann, statt, der schon *Nyssa denticulata* (= *N. uniflora*) und *Nyssa sylvatica* angepflanzt hatte. AITON berichtet von einer zweiten 1739 gelungenen Anpflanzung von *Nyssa* im Garten von Herrn Ph. MILLER, einem Freund von COLLINSON.

EYDE (1959) beschreibt auch den Grund, warum CATESBYs Name „Tupelobaum“ von Carl von LINNÉ zu *Nyssa* geändert wurde. Der Grund war die barbarische (indianische) Herkunft des Namens und nicht wie „*Nyssa*“ ein lateinisierter griechischer, europäischer Name.

Der Name ist nach EYDE (1959) ein lateinisiertes griechisches Wort, das als Ziel, Zweck oder „Eckpunkt, Umkehrpfahl“ (engl. turning-post) ausgelegt wird.

Eine weitere Auslegung des Namens „*Nyssa*“ beruht auf den Namen einer Nymphe, die als Amme von Bacchus diente oder *Nyssa* ist schlicht der Name einer Wassernymphe (EYDE 1959).

Allgemein findet das Wort *Nys(s)a* Verwendung als Personenname, Göttername oder als geographischer Name (EYDE 1959).

2 MATERIAL und METHODEN

2.1 Materialliste

2.1.1 Herkunftsbezeichnung der Sammlungen

(UW) = Hauptherbar Botanisches Institut der Universität Wien

(PE) = Herbar der Akademie der Wissenschaften in Peking, China

2.1.2 Amerikanische *Nyssa*-Arten

Nyssa capitata WALT. = synonym für *Nyssa oge(e)che* BARTR. ex MARSH

UW; Herkunft: Biltmore Herbar, swamps near the coast Florida; BelegNr.: 2867a

Nyssa aquatica L.

UW; Herkunft: Wood on open ground, Sammler: E. S. STEELE (1896); Flora of Washington in D.C. and vicinity

Nyssa sylvatica MARSH.

UW; Herkunft: North Carolina, 13.5.1882; BelegNr.: 662 b

2.1.3 Südostasiatische *Nyssa*-Arten

Nyssa sinensis OLIVER

PE; Herkunft: Nanjing, China

Nyssa sessiliflora (BLUME) WANGERIN = synonym für **Nyssa javanica** WANGERIN

UW; locality Japro; Sammler: HOOK; Mai 1985; Seehöhe: 7500 Fuß; BelegNr.: 11479

Nyssa wenshanensis var. *longipedunculata* FANG und SOONG

PE; Sammler: MAO Ping-l; 11.5.1954; Pingbian county, Provinz Yunnan;
Seehöhe: 1600m; BelegNr.: 04255

Nyssa yunnanensis W.C. YIN

PE; Sammler: unbekannt; BelegNr.: 80094

2.1.4Fossilfundstellen

Fundstelle Princeton – Kanada (O-Eozän)

Fundstelle Bockwitz – Deutschland (O-Oligozän)

Fundstelle Lavanttal – Österreich (M-Miozän)

2.2Materialaufbereitung

2.2.1Lichtmikroskopische Aufbereitung

2.2.1.1Materialaufbereitung – rezent :

Das ausgewählte Blütenmaterial wird unter dem Stereomikroskop entweder der besseren Sichtbarkeit wegen auf einem Stück weißen Papier oder in einer Petrischale mittels Pinzette und Präpariernadel von der Blütenhülle befreit.

Von den so freipräparierten Antheren wird meistens eine davon mit der Pinzette auf einen Objektträger übertragen, auf dem vorher 2 bis 3 Tropfen Acetylierungsgemisch (9:1, Essigsäureanhydrid:Schwefelsäure) nach ERDTMANN (1943) aufgetragen wird. Mittels Präpariernadel werden dann die Pollenkörner aus der Anthere in die Acetylierungsflüssigkeit gepresst.

Die im Azetylierungsgemisch befindlichen Pollenkörner werden über einer Kerzenflamme azetyliert. Der Vorteil darin besteht, dass die Kerzenflamme die genaue visuelle Kontrolle dieses Vorgangs erlaubt, sodass die Pollenkörner die richtige Braunfärbung für die photographische Dokumentation annehmen. Diese Azetylierung bewirkt eine „künstliche Fossilisation“, d.h., der Zellinhalt des

Pollenkorns wird entfernt, wodurch die Struktur der Exine und die Form der Aperturen lichtmikroskopisch sichtbar gemacht werden.

Nach der möglichst vollständigen Entfernung des zellulären Inhalts und etwaiger Verunreinigungen werden die Pollen auf einem neuen Objektträger in einem Tropfen Glyzerin gesammelt. Die Pollenkörner werden hierzu mit der Haar-Präpariernadel an die Peripherie des Azetylierungsgemisches gezogen. Nach der weitgehenden Entfernung des Gemisches bleiben die Pollenkörner an dem Haar adhäsiv haften und werden nachfolgend in dem frischen Glyzerin wieder abgestreift (ZETTER 1989).

Als viskoses Medium hat Glyzerin gegenüber Festpräparaten den entscheidenden Vorteil, dass die Pollenkörner für die photographische Wiedergabe (Nikon Optiphot 2) exakt – in Äquator- oder Pollage – orientiert und außerdem für die weitere rasterelektronenmikroskopische Untersuchung verwendet werden können.

2.2.1.2 Materialaufbereitung – fossil

Das fossile Pollenmaterial wird mit einem Stößel in einem Mörser zerkleinert und anschließend vorsichtig in Flußsäure (HF) in einer Kupferpfanne gekocht, um etwaige Silikate zu entfernen. Diese Lösung wird in einem Polyäthylen-Eimer mit 3-4 l Wasser verdünnt und belassen, bis die festen Bestandteile sich abgesetzt haben. Danach wird die Flüssigkeit dekantiert und der Rückstand 5 min. lang in konz. Salzsäure (HCl) gekocht, um die Bildung von Kalziumfluorid zu verhindern. Nach dem Dekantieren der Salzsäure wird die Probe in destilliertem Wasser gewaschen und 3-4 mal zentrifugiert.

Nach Abschluß dieses anorganischen Aufbereitungsganges wird das Material wie im oben beschriebenen organischen Aufbereitungsgang, der Azetolyse (Chlorierung und Azetylierung) unterworfen, um die verbleibenden organischen Verunreinigungen zu beseitigen. Die Proben werden zu diesem Zweck in eine Eprouvette transferiert und mit einer Schicht von 1,5 cm Eisessig bedeckt, weiters eine frisch angesetzte gesättigte Natriumchlorat-Lösung beigegeben. Dieses Gemisch wird noch mit 3-4 Tropfen konz. Salzsäure versetzt und mit einem Glasstab umgerührt, abschließend in einem Wasserbad 3 min. lang gekocht. Die Proben werden noch für 20 sek. bei 2000 U/min zentrifugiert und danach die flüssige Fraktion dekantiert.

Um möglichst alle verbliebenen Verunreinigungen zu beseitigen, werden die Proben einem dreimaligen Wasch- und Zentrifugier-Vorgang unterworfen. Das Wasser wird durch Eisessig oder Essigsäureanhydrid entfernt, danach werden die Proben mit einem Gemisch aus Essigsäureanhydrid und konz. Schwefelsäure (H_2SO_4) im Verhältnis 9:1 behandelt und die Eprouvetten in einem warmen Wasserbad 3-4 min. belassen. Nachdem das Gemisch zentrifugiert und die flüssige Fraktion dekantiert ist, wird der Rückstand in Essigsäure und zuletzt dreimal in Wasser gewaschen.

Da fossile Proben oft stark mit kleinsten anorganischen Partikeln kontaminiert sind, wird in diesen Fällen eine Trennung von organischen und anorganischen Anteilen mittels spezieller Schwereflüssigkeiten wie Bromophorm ($CHBr_3$) oder Zinkbromid ($ZnBr_2$) durchgeführt (KLAUS 1987).

Mit Hilfe der routinemäßigen lichtmikroskopischen Durchsicht der Ausstriche auf den Objekträgern können die einzelnen Pollenkörner der Gattung *Nyssa* herausgesucht und randlich im Glyzerintropfen gesammelt werden. Die weitere Bearbeitung erfolgt nach dem gleichen Schema wie bei rezentem Material, wobei auch hier darauf geachtet wird, dass das selbe Pollenkorn sowohl für die licht- als auch danach für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung verwendet wird.

2.2.2 Rasterelektronenmikroskopische Aufbereitung

Aus dem Glyzerintropfen werden die für die lichtmikroskopische Darstellung ausgewählten Pollenkörner wie oben beschrieben mit dem Haar der Präpariernadel aufgenommen. Ein sehr kleiner Tropfen Alkohol (Ethanol absolut) wird mit einer Pipette auf das „Cambridge“-Tischchen (REM-Stub) plaziert und unmittelbar anschließend die Pollenkörner darin freigesetzt. Die Pollenkörner werden entweder besser einzeln oder in möglichst wenigen Exemplaren auf das Tischchen übertragen, um eine Verunreinigung mit Glyzerin zu vermeiden, wobei bei jedem Mal ein neuer Alkoholtropfen gesetzt werden muß. Für die Strukturanalyse der Pollenkornwand (Aufbau und Verhältnis von Ekt- zu Endexine) werden Pollenkörner mit Bruchstellen oder Fragmenten aus dem Material herangezogen.

Als Kleinstobjekte haften die Pollenkörner nach dem vollständigen Verdunsten des Alkohols durch die adhäsiven Anziehungskräfte auf dem REM-Tischchen. Die dermaßen präparierten REM-Tischchen werden für die rasterelektronen-

mikroskopische Untersuchung (Gerät: JEOL 6400) vorher mittels eines Sputtergerätes (BIO-RAD Sc 500 Sputter Coater) mit einer 45nm dicken Goldschicht überzogen.

3 ERGEBNISSE

Die bei den Untersuchungen an rezenten und fossilen Vertretern der Davidiaceae und Nyssaceae gewonnenen Daten werden in diesem Kapitel dargestellt. Die Messwerte sind, obwohl sie getrennt für die Polansicht und die Äquatoransicht aufgenommen wurden, zusammengefasst.

Wichtig erscheint der Hinweis, dass die festgestellten Messwerte immer nur Projektionen der pollennmorphologischen Details in der Ebene wiedergeben. Daher sind Meßwerte der Colpen nur gemessene Strecken, wie sie in der Bildebene dargestellt werden, und sind reell etwas länger.

3.1 Rezente Vertreter der Davidiaceae

3.1.1 *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* BAILL.

3.1.1.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Circular bis stark konvex triangular; angulaperturat

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 1,5µm-3µm im Mesocolpiumbereich und Polbereich, im Porusbereich 1µm

Skulptur: psilat bis scabrat

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse (P): 25µm-29µm, Mittelwert = 26µm

Länge des Äquatorialdurchmessers (E): 27µm-32µm, Mittelwert = 28µm

Länge der Polachse / Länge des Äquatorialdurchmessers (= P/E): 0,82-0,95, Mittelwert = 0,87; sphäroidal bis oblat

Apertur: tricolporat

Porus: Ialongat ohne Verdickung; schwer erkennbare Umrisse; Aufsicht ein Rechteck mit leicht konvexen Meridionalseiten; kurze Rechteckseiten häufig stark konkav; Rand teilweise gezackt; Seitenansicht ovale Porusöffnung

Durchmesser des Porus (äquatorial): 3µm-7µm, Mittelwert = 5µm

Durchmesser des Porus (meridional): 5µm-11µm, Mittelwert = 8µm

Colpus: mit Costa; Länge des Colpus 22µm-29µm, Mittelwert = 26µm äquatorial gleich breit wie Porus, erreicht mit seinem sich rundlich verjüngendem Ende fast den Pol;

3.1.1.2REM-Beobachtungen

Skulptur: rugulat; perforat; foveolat

Porus: im Porusbereich geringere Skulpturierung

Colpus: im Colusbereich geringere Skulpturierung

Colpusmembran: granulat

3.2 Rezente Vertreter der amerikanischen Nyssaceae

3.2.1 *Nyssa capitata* WALT. = synonym für *Nyssa oge(e)che* BARTR. ex MARSH.

3.2.1.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Triangular bis leicht konvex triangular; angulaperturat mit breiten aber gerade abgeschnittenen Ecken mit sehr leichter Poruseindellung in der Mitte

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 3µm im Mesocolpiumbereich, im Porusbereich 1µm - 2µm;

Skulptur: scabrat mit stärkerer Ausbildung im Mesocolpium

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 31µm – 36µm, Mittelwert = 34µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 34µm – 44µm, Mittelwert = 40µm

Länge der Polachse / Länge des Äquatorialdurchmessers (= P/E): 0,81-1,01, Mittelwert = 0,86; sphäroidal bis oblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; circular bis leicht elliptisch und durchgehender Verdickung, häufig Sporopolleninkörper enthaltend (Scheibe, Kegel; Tafel 7)

Durchmesser des Porus: 9 μm -13 μm mit Mittelwert = 11 μm

Colpus: mit Costa, Länge des Colpus: 25 μm -33 μm , Mittelwert = 28 μm ; stärker im Porusbereich, zum Pol hin nur leicht dünner werdend; Aufsicht als Deltoid mit gerundeten Spitzen; Seitenansicht zeigt spezielle knotenartige Verdickungen an Schnittstelle Costacolpus mit Costaporus

3.2.1.2REM-Beobachtungen

Skulptur: rugulat bis verrucat; perforat bis foveolat, entlang des Colpus stärker verschmolzene Skulpturelemente, geringere Anzahl an Perforationen und starke Querriefung (Foveolae) senkrecht zum Colpusverlauf; im Polbereich starke Tendenz zur Abflachung der Skulpturelemente

Exine: gesamt ca. 2 μm dick; Tectum ca. 0,5 μm ; Columellae ca. 0,5 μm ; Nexine ca. 1 μm dick

Porus: Costaring mit vielen Perforationen, mit häufigem Sporopolleninkörpereinschluß (Tafel 6)

Colpus: Colpusbereich geringer perforiert und Foveolae senkrecht zum Colpusverlauf stehend

Colpusmembran: microverrucat

3.2.2*Nyssa aquatica* L. – Wassertupelobaum

3.2.2.1Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Konvex triangular, angulaperturat mit etwas vorstehenden Porusrändern und breit V-förmigem Einschnitt des Porus

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 2µm-3µm im Mesocolpium und Polbereich, im Porusbereich 1µm-2µm

Skulptur: gleichmäßig scabrat

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 31µm-36µm, Mittelwert = 34µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 35µm – 40µm, Mittelwert = 37µm

P/E-Verhältnis: 0,85-0,95, Mittelwert = 0,91; circular bis suboblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; elliptisch bis abgerundet rechteckig mit starken, speziellen Verdickungen an den Polseiten des Rechtecks, sehr häufig Sporopolleninkörper enthaltend (Scheibe, Kegel); Durchmesser des Porus: 5µm-8µm, Mittelwert = 6µm

Colpus: mit Costa; Länge des Colpus: 24µm-36µm, Mittelwert = 30µm; in Porusbereich sehr breit und bis zu den Enden hin sich stark verjüngend; Costa reicht bis über 2/3 des E

3.2.2 REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat;

Porus: im Bereich des Porus schwächere Perforation und feinere Foveolae, die senkrecht zum Colpus verlaufen;

Colpus: im Colpusbereich größere Rugulae

Colpusmembran: granulat

3.2.3 *Nyssa silvatica* MARSH.

3.2.3.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Triangular, angulaperturat mit gerundeten Ecken und sehr leichten Eindellungen im Porusbereich

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 2µm-3µm im Mesocolpiumbereich und Polbereich, im Porusbereich 2µm, sehr leichte Verdünnung im Bereich der Aperturen

Skulptur: scabrat mit stärkerer Ausbildung im Mesocolpiumbereich

Äquatorialansicht

elliptisch, isopolar

Länge der Polachse: 28µm-31µm, Mittelwert = 30µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 34µm-40µm, Mittelwert = 37

P/E-Verhältnis: 0,78-0,82, Mittelwert = 0,80; oblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit breitem Costaring, circular bis sehr leicht elliptisch und durchgehend; manchmal Sporopolleninkörper enthaltend (Scheibe, Kegel); Durchmesser des Porus: 8µm-11µm, Mittelwert = 10µm

Colpus: mit Costa; äquatorial in Porusbreite und sich zum Pol hin allmählich zu einer gerundeten Spitze verjüngend; Länge des Colpus: 22µm-30µm, Mittelwert = 27µm

3.2.3.2REM-Beobachtungen

Skulptur: rugulat; perforat bis wenig foveolat; im Polbereich etwas weniger skulpturiert

Porus: starke Granulaanhäufung; Costaporusbereich hat fast glatte Oberfläche

Colpus: relativ breiter Bereich um den Colpus wenig skulpturiert, nur andeutungsweise Foveolae senkrecht zu Colpusverlauf; einige größere Perforationen treten in diesem Bereich auf

Colpusmembran: granulat bis micro verrucat

3.3 Rezente Vertreter der südostasiatischen Nyssaceae

3.3.1 *Nyssa sinensis* OLIVER – Chinesischer Tupelobaum

3.3.1.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Rundlich bis konvex triangular; angulaperturat

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 1,5µm-3µm im Mesocolpium und Polbereich, im Porusbereich 1µm-1,5µm

Skulptur: scabrat mit stärkerer Ausbildung im Mesocolpiumbereich

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 24 μm -29 μm , Mittelwert = 27 μm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 30 μm -35 μm , Mittelwert = 33 μm

P/E-Verhältnis: 0,73-0,87, Mittelwert = 0,81; oblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; circular oder leicht elliptisch; manchmal Sporopolleninkörper vorhanden; Durchmesser des Porus: 6 μm -9 μm , Mittelwert = 8 μm

Colpus: mit Costa; äquatorial ca. in Porusbreite ansetzend und sich bis über 2/3 des E reichend zu einer abgerundeten Spitze verjüngend; Colpuslänge: 20 μm -30 μm , Mittelwert = 25 μm

3.3.1.2REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat

Porus: Costaporus nur leicht dicker als Costacolpus; Foveolae im Bereich des Porus senkrecht zu Colpus verlaufend; weniger skulpturiert mit geringerer Perforierung; einige Verrucae von der sonst relativ glatten Oberfläche hervorragend

Colpus: Colpus fast gleichmäßig dick bleibend; im mittleren Costacolpusbereich durch senkrecht zum Colpus verlaufende Foveolae eine Riefung entstehend; Oberfläche meist glatt bis auf wenige hervorstehende Verrucae

Colpusmembran: granulat

Polbereich: etwas feinere Skulpturierung; im Polbereich und im angrenzenden Mesocolpiumbereich einige größere Perforationen

3.3.2 *Nyssa sessiliflora* (BLUME) WANGERIN = synonym für *Nyssa javanica* WANGERIN

3.3.2.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Leicht konvex triangular; angulaperturat mit tiefen schüsselförmigen Poruseinschnitten

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig, columellat, tektat

Dicke der Exine: 1,5µm-3µm im Mesocolpium und Polbereich, im Porusbereich 2µm;

Skulptur: psilat bis leicht scabrat; im Mesocolpiumbereich etwas stärker ausgebildet

Äquatorialansicht

Elliptisch bis oval; isopolar

Länge der Polachse: 23µm-29µm, Mittelwert = 26µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 22µm-33µm, Mittelwert = 28µm

P/E-Verhältnis: 0,78-1,09; Mittelwert = 0,92; suboblat bis oblat bis subprolat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; sehr groß; circular oder stark gerundetes Quadrat bildend;

Durchmesser des Porus: 5µm-10µm, Mittelwert = 8µm

Colpus: mit Costa von gleichbleibender Dicke; Ansatz der Costacolpi etwas schmäler als Porusdurchmesser; Colplslänge: 16µm-26µm, Mittelwert = 20µm

3.3.2 REM-Beobachtungen

Skulptur: perforat bis foveolat; verrucat bis rugulat; sehr gleichmäßig

Porus: Porusbereich mit sehr feinen Rugulae ausgestattet

Colpus: Colpusbereich ebenfalls mit feinen Rugulae ausgestattet; wenige Foveolae senkrecht zum Colpus verlaufend

3.3.3 *Nyssa wenshanensis* var. *longipedunculata* FANG und SOONG

3.3.3.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Triangular; angulaperturat

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 1,5µm-2µm im Mesocolpium und Polbereich, im Porusbereich 1µm-1,5µm

Skulptur: psilat bis scabrat

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 22µm-27µm, Mittelwert = 24µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 28µm-36µm, Mittelwert = 32µm

P/E-Verhältnis: 0,69-0,85; Mittelwert = 0,76; oblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; circular bis leicht elliptisch; Durchmesser des Porus: 7µm – 11µm, Mittelwert = 9µm

Colpus: mit Costa von gleichbleibender Dicke; Colpuslänge: 16µm – 24µm, Mittelwert = 19µm Ansatz der Costacolpi am Porus schmäler als Durchmesser des Costaporus und sich zu einer Spitze verjüngend

3.3.3.2REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat; Skulpturänderung im Polbereich zu fein perforat bis fein foveolat und Abflachung der Verrucae; im Colporusbereich Auftreten von sehr feinen Rugulae

Porus: Porusbereich mit sehr feinen Rugulae und wenigen Perforationen

Colpus: Colpusbereich mit sehr feinen Rugulae und wenigen Perforationen

3.3.4*Nyssa yunnanensis* W.C. YIN

3.3.4.1Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Leicht konvex triangular; angulapertrurat mit breit V-förmigem Einschnitt des Porus

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 2µm-3µm im Mesocolpium und im Polbereich, im Porusbereich 1µm-2µm

Skulptur: gleichmäßig scabrat

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 19 μm -24 μm ; Mittelwert = 22 μm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 26 μm -30 μm , Mittelwert = 28 μm

P/E-Verhältnis: 0,75-0,85; Mittelwert = 0,82; oblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; circular bis elliptisch; häufig Sporopolleninkörper vorhanden

Colpus: mit Costa; Länge des Colpus: 16 μm -23 μm , Mittelwert = 20 μm ; mit geringer Breite

3.3.4.2REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat; mit Subskulptur von feinen Rugulae; Skulpturänderung im Colpusbereich mit weniger Perforationen und starker Ausbildung der feinen fast flechtmusterartig auftretenden Rugulae; im Polbereich etwas weniger starke Skulpturierung

Porus: Sporopolleninkörper aus vielen Granulae aufgebaut

Colpus: gleiche Skulpturierung wie Porus

Colpusmembran: verrucat

3.3.5 *Camptotheca acuminata* FANG und SOONG

3.3.5.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Sehr leicht konkav triangular, mit leicht rundlich hervorstehenden Porusbereichen; angulaperturat; sehr flacher Colpuseinschnitt

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig, columellat, tektat

Dicke der Exine: 1,5µm-2µm im Mesocolpiumbereich und Polbereich, im Porusbereich 1µm, starke Verdünnung im Costacolporusbereich

Skulptur: scabrat

Äquatorialansicht

Spindelförmig; isopolar

Länge der Polachse: 27µm-31µm, Mittelwert = 30µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 40µm-46µm, Mittelwert = 43µm

P/E-Verhältnis: 0,63-0,71; Mittelwert = 0,69; oblat spindelförmig

Exine: 2-schichtig, columellat, tektat

Dicke der Exine: 2µm-3µm im Mesocolpium- und Polbereich, im Porusbereich 1µm

Porus: mit Costa circular, elliptisch bis rundlich dreieckig, angular als gerundetes aufrechtes

Durchmesser des Porus: 10µm-14µm mit Mittelwert = 12µm

Colpus: mit Costa; sehr breit und sehr kurz, sich nur leicht gegen den Pol hin verjüngend, mit unregelmäßig gezacktem oder ausgefranstem Ende, geringer Einschnitt im Porusbereich

Aufsicht zeigt spindelförmiges Colpusfeld, in das mit beidseitigem Abstand der Porus eingebettet ist

Colpuslänge: 21µm-36µm, Mittelwert = 25µm

3.3.6REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat

Porus: im Bereich des Porus nur andeutungsweise Skulpturierung und fast glatt

Colpus: dünner Streifen ohne Skulpturierung; im Übergangsbereich vom Porus zum Colpus wenige Foveolae senkrecht zum Colpus verlaufend

Colpusmembran: granulat bis microverrucat

3.4Fossile Vertreter der Nyssaceae

3.4.1Nyssa fossil – Princeton, Kanada (M-Eozän)

3.4.1.1Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Triangular; angulaperturat mit etwas vorstehenden Porusrändern und breit V-förmigem Poruseinschnitt

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 2µm-3µm im Mesocolpium- und im Polbereich, im Porusbereich 1µm

Skulptur: scabrat

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 26µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 28µm

P/E-Verhältnis: 0,92; circular bis suboblat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; Durchmesser des Porus: 7µm; circular bis sehr leicht rundlich rechteckig; Sporopolleninkörper vorhanden

Colpus: mit Costa; Länge des Colpus: 15µm-20µm, Mittelwert = 17µm; sehr schmal und kurz

3.4.1.2REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat bis ansatzweise reticulat; perforat bis foveolat

Porus: mit Costa; im Bereich des Porus schwächere Perforation, feinere Verrucae und Foveolae, die meist senkrecht zum Colpus verlaufen

Colpus: im Colpusbereich schwächere Perforation und feinere Foveolae, deswegen Oberfläche glatter erscheinend

Colpusmembran: schwer sichtbar und mit Granulae besetzt

3.4.2 *Nyssa* fossil – Bockwitz, Deutschland (O-Oligozän)

3.4.2.1 Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Leicht konvex triangular; angulaperturat mit etwas zugespitzten vorstehenden Porusrändern und breit V-förmigem Poruseinschnitt

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 2µm-3µm im Mesocolpium- und Polbereich, im Porusbereich 2µm

Skulptur: gleichmäßig scabrat

Äquatorialansicht

Elliptisch; isopolar

Länge der Polachse: 32µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 27µm

P/E-Verhältnis: 1-1,2; circular bis prolat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; Durchmesser des Porus: 6µm; circular bis leicht rundlich rechteckig; Sporopolleninkörper häufig vorhanden

Colpus: mit Costa; Länge des Colpus: 22µm; häufig sehr schmal, Umrisse schwer wahrnehmbar

3.4.2.2REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat

Porus: im Bereich des Porus schwächere Perforation und feinere Foveolae, die senkrecht zu Colpus verlaufen

Colpus: im Colpusbereich starke Querriefung (Foveolae) die senkrecht zu Colpus verlaufen; Colpus am Ende sich leicht verbreiternd

3.4.3*Nyssa fossil* – Lavanttal, Österreich (M-Miozän)

3.4.3.1Lichtmikroskopische Beobachtungen

Polansicht

Sehr leicht konvex triangular, angulaperturat mit gerade abgeschnittenen Ecken und gerundeten Porusrändern

Symmetrie: isosymmetrisch mit einer 120°-Symmetrie

Exine: 2-schichtig; columellat; tektat

Dicke der Exine: 3µm im Mesocolpium- und Polbereich, im Porusbereich 1,5µm-2µm

Skulptur: scabrat mit etwas stärkerer Ausbildung im Mesocolpiumbereich

Äquatorialansicht

Circular ; isopolar

Länge der Polachse: 43µm

Länge des Äquatorialdurchmessers: 42µm

P/E-Verhältnis: 1,0; circular bis subprolat

Apertur: tricolporat

Porus: mit Costa; Durchmesser des Porus: 8µm; circular; manchmal Sporopolleninkörper vorhanden (Scheibe, Kegel)

Colpus: mit Costa; Länge des Colpus: 35µm; Colpus schmal und sich leicht verjüngend, fast bis zum Pol reichend

3.4.3.2REM-Beobachtungen

Skulptur: verrucat bis rugulat; perforat bis foveolat

Porus: fast glatt, nur ganz leicht angedeutete Foveolae und einige Perforationen; manchmal Sporopolleninkörper vorhanden

Colpus: gegen die beiden Enden zu verstärktes Auftreten von Perforationen und sehr kurzen Foveolae; äußerer Colpusrand mit vielen Perforationen

Colpusmembran: nur an Colpusenden hervortretend mit Verrucae

Pol: viele größere Perforationen

4 DISKUSSION

4.1 Derzeitiger Wissensstand

Immer wieder wurden die Möglichkeiten mit Hilfe pollennmorphologischer Merkmale, die systematische Darstellung diverser Taxa aus den Davidiaceae und Nyssaceae darzustellen, gering geschätzt (EYDE 1988). So betont EYDE (1988) die Wichtigkeit, sowohl karpologischer Merkmale gegenüber solchen der Blattmorphologie als auch pollennmorphologischer Merkmale.

Allerdings hat sich speziell auf dem Gebiet der Pollenmorphologie durch verfeinerte Untersuchungsmethoden und zwar (neben LM-Untersuchungen) auch eine verbesserte elektronenmikroskopische Darstellung von Merkmalen einiges zum Besseren verändert.

4.2 Beitrag der vorliegenden Arbeit

Gegenüber den lichtmikroskopischen Bearbeitungen der Nyssaceae und Davidiaceae durch SOHMA (1963, 1967) bringt die voliegende Arbeit einige Erweiterungen.

4.2.1 Lichtmikroskopische Bearbeitung

Eine detaillierte lichtmikroskopische Bearbeitung bringt zusätzliche Informationen zur Pollenmorphologie der Davidiaceae und Nyssaceae. Wichtige Merkmale in pollennmorphologischer Beschreibung sind die allgemeine Form, Größe (nur bedingt anwendbar wegen des harmomegatischen Effekts), Aperturen, Exineaufbau und Skulpturierung.

Durch die gleichzeitige Darstellung der Pol- und Äquatorialansicht und zusätzlicher Schräglagen bringt die vorliegende Arbeit die Möglichkeit, nur mit dem Lichtmikroskop eine fast räumliche Darstellung der Pollenkörner zu erreichen. Bei den Davidiaceae bedeutet dies, dass im Gegensatz zur Publikation von SOHMA (1967), in der die Abbildung der Äquatorialansicht fehlt, der Endoporus als meridional ausgerichtetes, unregelmäßiges Rechteck mit ausgefranstem Rand ohne Verdickung dargestellt werden kann (Tafel 1).

Die Darstellung zusätzlicher optischer Schnitte (Tafeln mit lichtmikroskopischen Abbildungen) ergänzen die pollenmorphologischen Merkmale der bearbeiteten Familien. Für eine verbesserte Darstellung der lichtmikroskopischen Merkmale sind zumindest eine Polansicht und zwei Äquatorialansichten als Standard darzustellen.

4.3 Rasterelektronenmikroskopische Bearbeitung

Die zusätzliche Verwendung des Rasterelektronenmikroskops bringt den Vorteil der verbesserten Darstellung des Aperturaufbaus und der Skulptur. Die Verwendung des Rasterelektronenmikroskops kann zusätzliche Informationen bei aufgebrochenen Pollenkörnern über den Exineaufbau und die Innenstruktur liefern.

4.4 Diskussion der Ergebnisse

In seinen Arbeiten hebt EYDE (1988, 1997) immer hervor, dass pollenmorphologische Merkmale nicht wirklich für die Systematik der Nyssaceae eingesetzt werden können.

Die vorliegende Arbeit zeigt aber, dass die Pollenmorphologie für die Systematik sogar bis in den Artbereich verwendet werden kann. Das ist aber nur dann möglich, wenn zusätzlich zur lichtmikroskopischen Bearbeitung auch rasterelektronenmikroskopische Detaildarstellungen genutzt werden.

4.4.1 Davidiaceae

Die Familie mit nur einer Gattung und Art wird von MANCHESTER und HICKEY (2007) zu den Nyssaceae gestellt. In dieser Arbeit bestätigt sich aufgrund der pollenmorphologischen Merkmale die von LI (1954) durchgeführte Trennung der Davidiaceae von den Nyssaceae als eigene Familie.

Dafür spricht das Fehlen eines Costaringes, der bei den Nyssaceae immer zu finden ist. Die rechteckig ausgebildete Apertur ist ebenfalls im Vergleich zu den Nyssaceae, die bei jenen häufig circular bis elliptisch ist, unterschiedlich. Die Davidiaceae besitzen eine deutlich sichtbare rugulate Skulptur, wo hingegen die Nyssaceae eine ausgeprägtere verrucate Skulpturierung besitzen.

Das Ergebnis zeigt, dass *Davida* klar von den Nyssaceae zu trennen ist.

4.4.2 Nyssaceae

Die von SOHMA (1963, 1967) durchgeführten vergleichenden lichtmikroskopischen Arbeiten an Pollenkörnern der Nyssaceae beschreiben die Arten *Nyssa capitata*, *N. aquatica*, *N. sylvatica*, *N. sinensis*, *N. javanica* und *Camptotheca acuminata* als sehr ähnlich.

Die derzeitigen Untersuchungen können dies bestätigen; doch zeigen die Nyssaceae in den verschiedenen Ansichten in ihrer Gesamtheit kleine Unterschiede, speziell im Aperturbereich, was häufig eine artliche Trennung möglich macht.

4.4.2.1 Rezente Vertreter der amerikanischen Nyssaceae

In der Polansicht bilden *Nyssa capitata* und *N. sylvatica* die größten nordamerikanischen Arten, die breit abgeschnittene Dreieckspitzen aufweisen. *N. capitata* weist einen Porus auf, der genau so breit wie die abgeschnittene Dreieckspitze ist.

N. aquatica und *N. sylvatica* zeigen in der Polansicht einen etwas kleineren Porusdurchmesser als die Breite der abgeschnittenen Dreieckspitzen, wobei *N. aquatica* eine spitzere Form der Porusränder aufweist als *N. sylvatica*, die hier wieder *N. capitata* sehr ähnlich ist.

N. aquatica zeigt als einzige Art der Nyssaceae einen abgerundeten rechteckigen Porus.

In den Merkmalen der Seitenansicht ist keine klare Trennung der Arten möglich.

Bei den rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigte sich der Porus- und Colpusbereich als differenziert. *N. capitata* hat mittelmäßig stark ausgebildete Foveolae im Porus- und Colpusbereich, während sie bei *N. aquatica* sehr stark vorhanden sind und bei *N. sylvatica* fast gänzlich fehlen.

4.4.2.2 Rezente Vertreter der südostasiatischen Nyssaceae

Die Arten der südostasiatischen Nyssaceae bilden mit Ausnahme von *C. acuminata* und *N. sinensis* kleinere Pollenkörner aus.

In der lichtmikroskopischen Untersuchung ist nur bei *N. sessiliflora* durch den ausgesprochen großen Porus leicht zu unterscheiden.

Bei den elektronenmikroskopischen Abbildungen hat *N. sinensis* eine Sonderstellung, weil hier die feinen Rugulae im Porus- und Colpusbereich fehlen und stattdessen wie bei den amerikanischen Vertretern der Nyssaceae Foveolae, die senkrecht zum Colpus verlaufen, zu finden sind. Dieses Merkmal könnte darauf hindeuten, dass *N. sinensis* eine Vermittlerrolle zwischen den amerikanischen Arten und den südostasiatischen Vertretern zukommt.

In der aufsteigenden Reihenfolge von *N. sessiliflora* = synonym für *N. javanica*, *N. wenshanensis* var. *longipedunculata* und *N. yunnanensis* verstärkt sich die rugulare Skulpturierung im Porus - und Colpusbereich und geht bei letztgenannter Art in abgeschwächter Form auf das ganze Pollenkorn über.

Camptotheca acuminata ist deutlich von den übrigen Arten der Nyssaceae durch die Form und Größe schon im Lichtmikroskop zu unterscheiden. Im Rasterelektronenmikroskop erscheinen einige stärker ausgebildete Foveolae im Übergangsbereich zwischen Pol und Mesocolpium.

4.4.3 Fossile Vertreter der Nyssaceae

4.4.3.1 *Nyssa* fossil – Princeton, Kanada (M-Eozän)

In den lichtmikroskopischen Abbildungen sind nur die markanten Costaringe gut wahrnehmbar. In den elektronenmikroskopischen Darstellungen von Pollenkörnern des Fundortes Princeton, Kanada, zeigen sich viel deutlichere Ausbildungen von Verrucae, Rugulae und größeren Perforationen, die andeutungsweise schon einem Microreticulum ähnlich sehen.

Werden diese Pollenkörner mit rezenten Arten verglichen, so kann die größte Übereinstimmung mit *N. aquatica* festgestellt werden, wo ebenso wie bei den fossilen Pollenkörnern sehr starke Foveolae senkrecht zum Porus- und Colpusbereich auftreten.

4.4.3.2 *Nyssa* fossil – Bockwitz, Deutschland (O-Oligozän)

Die fossilen Pollenkörner aus Bockwitz, Deutschland, zeigen im Lichtmikroskop subprolate Formen und sind durch häufig rechteckig erscheinende Pori gekennzeichnet.

Die elektronenmikroskopische Darstellung zeigt eine sehr stark ausgebildete verrucate bis rugulate Skulptur. Ebenso kann bei diesem Taxon eine starke Ausbildung der Foveolae senkrecht zum Colpus beobachtet werden.

Werden die Abbildungen der fossilen Pollenkörner dieser Diplomarbeit mit den Abbildungen, bei KREMP (1949) dargestellt, verglichen, so zeigt sich eine große Übereinstimmung.

Verglichen mit den Pollenkörnern der rezenten Arten, kann eine große Übereinstimmung mit den pollentmorphologischen Merkmalen, wie sie bei *N. aquatica* auftreten, beobachtet werden.

4.4.3.3 Nyssa fossil – Lavanttal, Österreich (M-Miozän)

Die im Lavanttal gefundenen Pollenkörner sind durch ihre Größe (weit über 35µm) gekennzeichnet. In den lichtmikroskopischen Abbildungen zeigt sich ganz deutlich ein sehr kleiner circular bis leicht elliptisch ausgebildeter Porus, mit dicker Costa.

Bei KREMP (1949) finden sich ebenfalls Abbildungen von so großen fossilen Pollenkörnern, die häufig auch noch im Lichtmikroskop sehr transparent erscheinen.

In den elektronenmikroskopischen Darstellungen der vorliegenden Arbeit ist der Porus- und Colpusbereich in seiner Skulpturierung fast glatt und wird nur durch einige im Colpusbereich auftretende Perforationen unterbrochen. Diese Charakteristika sind bei den rezenten Pollenkörnern nur bei *N. sylvatica* zu finden. Die fossilen Pollenkörner aus dem Lavanttal können am besten mit dieser rezenten Art verglichen werden.

4.4.4 Anmerkungen zu den fossilen Pollenkörnern

Der Vergleich von rezenten Pollenkörnern mit fossilen Pollenkörnern hat in dieser Untersuchung gezeigt, dass die Übereinstimmungen von rezenten mit fossilen Pollenkörnern umso größer werden, je stratigraphisch jünger die Sedimente sind, aus denen die Pollenkörner gewonnen wurden.

KUPRIANOVA (1960) erwähnt schon Funde von fossilen Pollenkörnern aus dem Paläozän aus Kasachstan. Dieses Vorkommen ist deswegen erwähnenswert, weil *Nyssa*-Pollen von europäischen Fundorten erst ab dem obersten Eozän bis zum untersten Oligozän gefunden werden.

Zukünftig erfolgende weitere Untersuchungen fossiler Taxa werden mit Sicherheit ein klareres Bild der Evolution der Nyssaceae entwerfen.

5 LITERATUR

- ADAMS, J. E. (1949): Studies in the comparative anatomy of the Cornaceae, Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 65: 218-244.
- AITON, W. T. 1810-1813: Hortus Kewensis, Vol. 5, London, Longman, Hurst, Rees, Orme and Brown
- BAILLON, H. (1871): Sur Deux Nouveaux Genres Apétales, Adansonia – Recueil D'observations Botaniques, 10: 112-117.
- BATE-SMITH, E. C. I.; FERGUSON, Keith; HUTSON, Ken; JENSEN, S. Rosendal, NIELSEN, B. Juhl, und SWAIN, Tony (1975): Phytochemical interrelationships in the Cornaceae, Biochemical Systematics and Ecology, 3: 79-89.
- BEUG, Hans-Jürgen (2004): Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 198-199.
- BREMER, Karin; CHASE, Mark W., und STEVENS, Peter F.: APG 1998=The Angiosperm Phylogeny Group, Annals of the Missouri Botanical Garden, 85(4): 531-553.
- CRONQUIST, Arthur 1968 (1970): The evolution and classification of flowering plants; Riverside studies in: STEERE, C. William, und GLASS, H. Bentley (Hrsg.); Biology, Verlag Thomas Nelson, London: 1-7, 35-55, 74-109, 126-135, 224-229, 244-247, 365-384.
- CRONQUIST, Arthur (1981): An integrated system of classification of flowering plants, Columbia University Press, New York, Oxford: XII-XVIII, 1-22, 521-528, 660-672.
- DANERT, Siegried; HANELT, Peter; HELM, Johannes; KRUSE, Joachim; LEHMANN, Christian O.; SCHULTZE-MOTEL, Jürgen (1986): Urania Pflanzenreich, Blütenpflanzen 1, Band 3, Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- DERMEN, Haig (1932): Cytological studies of *Cornus*, Journal of the Arnold Arboretum, 13: 410-416.
- DUNCAN, Wilbur H., und DUNCAN, Marion B. (1988): Trees of the Southeastern United States, The University of Georgia Press, Athens, London: 255-257.
- ERAMI(J)AN, E. N. (1971): Palynological data on the systematics and phylogeny of Cornaceae DUMORT and related families in:

- KUPRIANOVA, L. A., und YAKOVLEV, M. S. (Hrsg.): Pollen morphology of Cucurbitaceae, Thymelaeaceae, Cornaceae, Leningrad: 235-273.
- ERDTMANN, G. (1943): An introduction to pollen analysis, *Chronica Botanica*, Waltham
- ERDTMANN, G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms, Brill-Verlag): 144-424.
- ERDTMAN, G. (1986): Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms (An introduction to palynology), E. J. Brill, Leiden: 129-131, 289-290.
- EYDE, Richard H. (1959): The discovery and naming of the genus *Nyssa*, *Rhodora Journal of the New England Botanical Club*, 61(728): 209-218.
- EYDE, Richard H. (1963): Morphological and paleobotanical studies of the Nyssaceae. A survey of the modern species and their fruits, *Journal of the Arnold Arboretum*, 44(1): 1-54.
- EYDE, Richard H. (1967/1968): The peculiar gynoecial vasculature of Cornaceae and its systematic significance, *Phytomorphology*, 17: 172-182.
- EYDE, Richard H. (1988): Comprehending *Cornus*. Puzzles and progress in the systematics of the dogwoods, *The Botanical Review*, 54(3): 233-351.
- EYDE, Richard H. (1991): *Nyssa*-like fossil pollen. A case for stabilizing nomenclature, *Taxon*, 40: 75-88.
- EYDE, Richard H. (1997): Fossil record and ecology of *Nyssa* (Cornaceae), *The Botanical Review*, The New York Botanical Garden, 63(2): 97-123.
- FAIRBROTHERS, David E. (1977): Perspectives in plant serotaxonomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 64: 147-160.
- FAIRBROTHERS, David E., und JOHNSON, Marion A. (1964): Comparative serological studies within the families Cornaceae (dogwood) and Nyssaceae (sour gum), in: LEONE, Charles A. (Hrsg.): *Taxonomic biochemistry and serology*, The Ronald Press Company, New York: 305-318.
- FERGUSON, Ian Keith (1977): *Angiospermae Cornaceae DUM.*, World pollen and spore flora, 6: 1-34.
- HARMS, Hermann (1897): Die Gattungen der Cornaceae, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 15: 21-29.

- HARMS, Hermann (1898): Cornaceae in: ENGLER, Adolf und PRANTL, K.: Natürliche Pflanzenfamilien III. 7-270.
- HE, Zi-Can; LI, Jian-Qiang; WANG, Heng-Chang (2004): Karyomorphology of *Davidia involucrata* and *Camptotheca acuminata*, with special reference to their systematic positions, Botanical Journal of the Linnean Society, 144: 193-198.
- HEATHCOTE, S. A. 1982: Nyssaceae in: HEYWOOD, Vernon. H. (Hrsg.) Blütenpflanzen der Welt, Birkhäuser
- HEGNAUER, R. (1969): Chemical evidence for the classification of some plant taxa in: SWAIN, T., und HARBORNE, J. B. (Hrsg.): Perspectives in phytochemistry, 1: 121-138.
- HEMSLEY, W. Botting (1903): On the germination of the seeds of *Davidia involucrata*, BAILL., The Journal of the Linnean Society, London, 35: 556-559.
- HEMSLEY, W. Botting (1907): *Davidia*, Royal Botanic Gardens, Kew Bulletin of Miscellaneous Information, 30: 301-303.
- HEYWOOD, Vernon H. (1993): Flowering Plants of the world; B. T. Batsford Verlag, London: 166.
- HEYWOOD, Vernon H.; BRUMMITT, R. K.; CULHAM, A., und SEBERG, O. (2007): Flowering Plant Families of the World, Kew Plants People Possibilities: 112-113.
- HOHN, Michael Ed., und MEINSCHEIN, Warren G. (1976): Seed oil fatty acids. Evolutionary significance in the Nyssaceae and Cornaceae, Biochemical Systematics and Ecology, 4: 193-199.
- HORNE, Arthur Samuel (1909): The structure and affinities of *Davidia involucrata* BAILL., Royal Horticultural Society's School of Horticulture, Transactions of the Linnean Society of London, Botany, 7: 303-326.
- HORNE, Arthur Samuel (1914): A Contribution to the study of the evolution of the flower, with special reference to the Hamamelidaceae, Caprifoliaceae, and Cornaceae, Royal Horticultural Society's School of Horticulture, Transactions of the Linnean Society of London ser. II Botany, 8: 239-310.
- HUTCHINSON, J. (1926): The families of flowering plants I Dicotyledons arranged according to a new system based on their probable phylogeny, Macmillan, London: 8-29, 260-265.

HUTCHINSON, J. (1959): The families of flowering plants Vol. I Dicotyledons arranged according to a new system based on their probable phylogeny, Clarendon press Oxford: 18-39, 104-121, 166-179.

Institute of Botany and South China Institute of Botany, Academia Sinica (1982): Angiosperm pollen flora of tropical and subtropical China, Science Press, Beijing (in Chinesisch), Tafel 114: Bild 6-8 (*Davida involucrata* BAILL.), Tafel 114: Bild 4-5 (*Nyssa sinensis* OLIVER), Tafel 114: Bild 1-3 (*Camptotheca acuminata* DECNE.).

JONES, Gretchen D.; BRYANT, Vaughn M., Jr.; LIEUX, Meredith Hoag; JONES, Stainley D., und LINGREN, Pete D. (1995): Pollen of the southeastern United States with emphasis on melissopalynolgy and entomopalynology in: AASP (American Association of stratigraphic palynologists foundation) contributions series number 30: plate 15, 16, 18.

KIRCHHEIMER, Franz (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit - Mit einem kritischen Katalog ihrer Früchte und Samen sowie einer Karte und 55 Tafeln, VEB Wilhelm Knapp Verlag, Halle (Saale): 241-243, 565-575, 1957.

KIRCHHEIMER, Franz (1938a): Bemerkungen über die botanische Zugehörigkeit von Pollenformen aus den Braunkohlenschichten, *Planta* 28: 1-19, (mit 8 Textabbildungen (18 Einzelbildern)).

KIRCHHEIMER, Franz (1938b): Umbelliflorae: Cornaceae, in *Fossilium Catalogus II: Plantae* (Editus a JONGMANS, W.), Dr. W. JUNK Verlag für Naturwissenschaften 's-Gravenhage, Pars 23: 1-188.

KLAUS, Wilhelm (1987): Band I: Einführung in die Paläobotanik – Fossile Pflanzenwelt und Rohstoffbildung – Grundlagen – Kohlebildung – Arbeitsmethoden/Palynologie, Franz Deuticke Verlag.

KOKAWA, Shohei (1965): Fossil endocarp of *Davida* in Japan, *Journal of Biology* Osaka City University, 16: 45-51.

KREMP, Gerhard (1949): Pollenanalytische Untersuchung des miozänen Braunkohlenlagers von Konin an der Warthe, *Palaeontographica* – Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit Abteilung B, Band 90: 53-93 (mit sieben Tafeln, einer Tabellenbeilage und 18 Abbildungen im Text).

KRÜSSMANN, Gerd (1977): Handbuch der Laubgehölze, Band II E-PRO; Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg: 344-345.

- KUPRIANOVA, Ludmila A. (1960): Palynological data contributing to the history of Liquidambar, *Pollen and Spores*, 2(1): 71-88.
- LESCHNIK, Georg (1956): Die Entstehung der Braunkohle der Wetterau und ihre Mikro- und Makroflora, *Palaeontographica Abt. B* 100(1-3): 26-64.
- LEWIS, Ivey F., und COCKE, E. C. (1929): Pollen analysis of Dismal Swamp peat, *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 45: 37-58
- LI, Hui-Lin (1954): *Davidia* as the type of a new family Davidiaceae, *Lloydia*, 17: 329-331.
- LI, Hui-Lin, und SCHRAMM, J. R. (1954): *Davidia* in the Philadelphia region, Associates of the Morris Arboretum, *Morris Arboretum Bulletin*, 5(3): 31-33.
- LINNAEUS; Carolus 1737: („LINNAEUS Hortus Cliffortianus“) *Critica Botanica*, Lugduni Batavorum, in WISHOFF, Conrad (Verfügbar auch als Übersetzung von HORT, Arthur, gedruckt für die Ray Society, London, 1938)
- LINNAEUS, Carolus 1753: *Systema Naturae*, Ausgabe 1, *Regnum vegetabile*, (Teil dieser seltenen Arbeit ist reproduziert in: *Journal of Botany Vol. 38*: 430-443, 1900
- MAI, Dieter Hans (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas – Methoden und Ergebnisse, Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, New York: 246, 248, 310.
- MANCHESTER, Steven R.; CRANE, Peter R., und GOLOVNEVA, Lena B. (1999): An extinct genus with affinities to extant *Davidia* and *Camptotheca* (Cornales) from the paleocene of North America and Eastern Asia, University of Chicago, *International Journal of Plant Science*, 160(1): 188-207.
- MANCHESTER, Steven R. (2002): Leaves and fruits of *Davidia* (Cornales) from the Paleocene of North America, American Society of Plant Taxonomists, *Systematic Botany*, 27(2): 368-382.
- MANCHESTER, Steven R., und HICKEY, Leo J. (2007): Reproductive and vegetative organs of *Brownia* gen. n. (Nyssaceae) from the paleocene of North America. *International Journal of Plant Science*, 168(2): 229-249.
- METCALFE, C. R. und CHALK, L. (1950): Anatomy of the dicotyledons Vol. II – leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses, Clarendon Press Oxford, 2: 748-752.

- RICKETT, Harold William 1945: Nyssaceae in: North American flora Vol. 28B (part 2): 313-316
- SCHULTZE-MOTEL, Jürgen (1986) Urania Pflanzenreich – Die große farbige Enzyklopädie Band 4, Blütenpflanzen 1; Quedlingburg: S. 280-281.
- SITTE, Peter; WEILER, Elmar W.; KADEREIT, Joachim W.; BRESINSKY, Andreas, und KÖRNER, Christian (2002): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen; E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENK, und A. F. W. SCHIMPER (Hrsg.), 35. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg – Berlin.
- SOHMA, Kankichi (1963): Pollen morphology of the Nyssaceae, I. *Nyssa* and *Camptotheca*, Scientific Reports of the Tohoku University. Ser IV (Biol., 29: 389-392, 1963 (KIMURA commemoration number).
- SOHMA, Kankichi (1967): Pollen morphology of the Nyssaceae, II. *Nyssa* and *Davidia*, Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.), 33: 527-532.
- SOLEREDER, Hans (1899): Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ein Handbuch für Laboratorien der wissenschaftlichen und angewandten Botanik, Akademie der Wissenschaften, Verlag von Ferdinand Enke, Stuttgart: IX-XII, 486-495, 189 Abbildungen in 741 Einzelbildern.
- SOLEREDER, Hans (1908): Ergänzungsband Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ein Handbuch für Laboratorien der wissenschaftlichen und angewandten Botanik, Verlag von Ferdinand Enke, Stuttgart, Ergänzungsband: V-VIII, 171-172.
- TAKHTAJAN, Armen Leonovich (1997): Diversity and classification of flowering plants, Columbia University Press, New York, Chichester, West Sussex: 1-19, 304-384.
- THIERGART, Friedrich (1945): Leitpollen der untermiozänen und oberoligozänen Braunkohle und ihre systematische Stellung, Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Berlin, 97: 54-65.
- THORNE, R. F. (1976): A phylogenetic classification of Angiospermae, Evolutionary Biology, 9: 35-106.
- THORNE, R. F. (2001): The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae (subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamidae), Botanical Review, 66: 441-647.
- TITMAN, P. W. (1949): Studies in the wood anatomy of the family Nyssaceae, Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 65: 245-261.

TOGLE, Susanne (2008): Palynologische Untersuchungen ausgewählter Pflanzen aus forensischer Sicht – Wie verändert sich der Pollenregen im jahreszeitlichen Verlauf und in welchem Ausmaß reflektiert er die Vegetation, Diplomarbeit der Universität Wien

TSUKAGOSHI, Minoru; ONO, Yasuo, und HASHIMOTO, Tadashi (1997): Fossil endocarp of *Davidia* from the early Pleistocene sediments of Tokai Group in Gifu Prefecture, central Japan, Bulletin of the Osaka Museum of Natural History, 51: 13-23.

UPHOF, J. C. Th. (1931): Die amerikanischen *Nyssa*-Arten, Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft, 43: 2-16.

WANG, Fuhsing; CHIEN, Nanfen, ZHANG, Yulong, und YANG, Huiqiu (1991): Pollen flora of China, Institute of Botany, Academia Sinica, (in Chinesisch): 297-298; *Davidia involucrata* BAILL. (Nr.1716) Plate137 Fig. 3-3b, *Nyssa sinensis* OLIV. (Nr. 283), *Camptotheca acuminata* DECNE. (Nr.4063) Plate(128), 137 Fig. 2-2d (Zeichnung + Photos).

WANGERIN, Walther (1907): Die Umgrenzung und Gliederung der Familie der Cornaceae in: ENGLER A. (Hrsg.) Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 38(2), (Beiblatt 86): 1-88.

WANGERIN, Walther (1910): 41 IV.220a; Nyssaceae mit 38 Einzelbildern in 4 Figuren, in: ENGLER, Adolf. (Hrsg.): Das Pflanzenreich Regni vegetabilis conspectus im Auftrag der Königl. preuss. Akademie der Wissenschaften; Verlag von Wilhelm Engelmann: 1-20.

WATSON, L, und DALLWITZ, M. J. (1992): The families of flowering plants: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval, Version: 14th December 2000, <http://biodiversity.uno.edu/delta/>?

WEYLAND, H., und TAKAHASHI, K. (1961): Pflanzenreste aus der Braunkohlengrube „Hermann“ bei Heerlen, holländisch Limburg, Palaeontographica Abt. B, 109(1-4): 93-107 + (Tafel 42-44 und 1 Tabelle im Text).

WILSON, E. H. (1914): Nyssaceae in: SARGENT, Charles S.: Plantae Wilsonianae, 2: 254-257.

WODEHOUSE, R. P. (1935): Pollen grains – Their structure, identification and significance in science and medicine, McGraw-Hill Book Company, New York, London.

YING, Tsun-Shen; ZHANG, Yu-Long, und BOUFFORD, D. E. (1993): The endemic genera of seed plants of China, Beijing, Science Press: 329-332.

ZETTER, Reinhard (1989): Methodik und Bedeutung einer routinemäßig kombinierten lichtmikroskopischen und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung fossiler Mikrofloren, Courier Forschungsinstitut Senckenberg 109: 41-50.

ANHANG

Tafel 1

Davidiaceae LI (Taubenbaumgewächse)

***Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* BAILL.**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

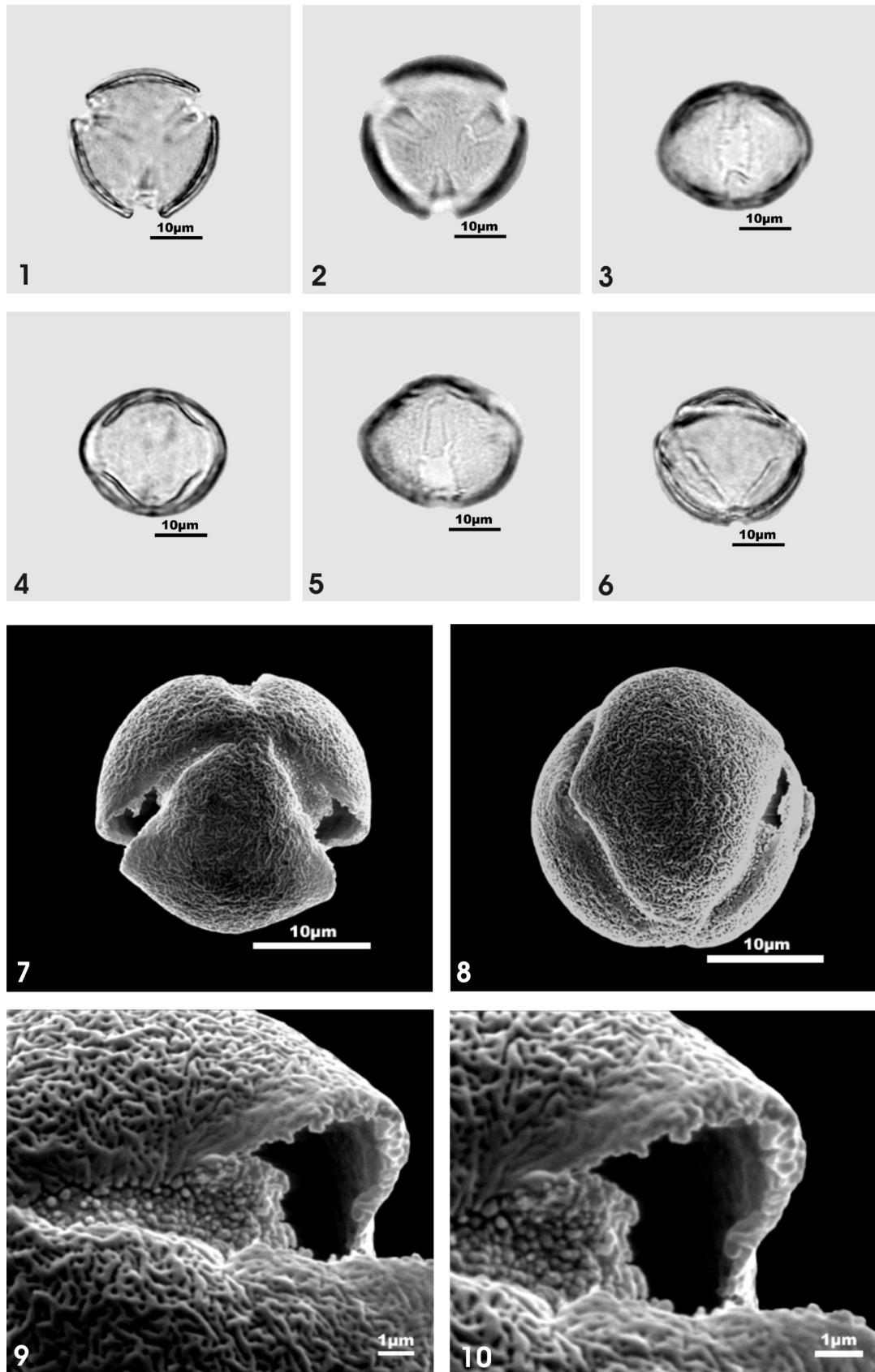
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Detail des Porus

Tafel 1



Tafel 2

Davidiaceae LI (Taubenbaumgewächse)

***Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* BAILL.**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Detail des Porus

Abb. 12: Überblick des Colporus

Abb. 13: Detail des Colporus

Abb. 14: Detail des Porus

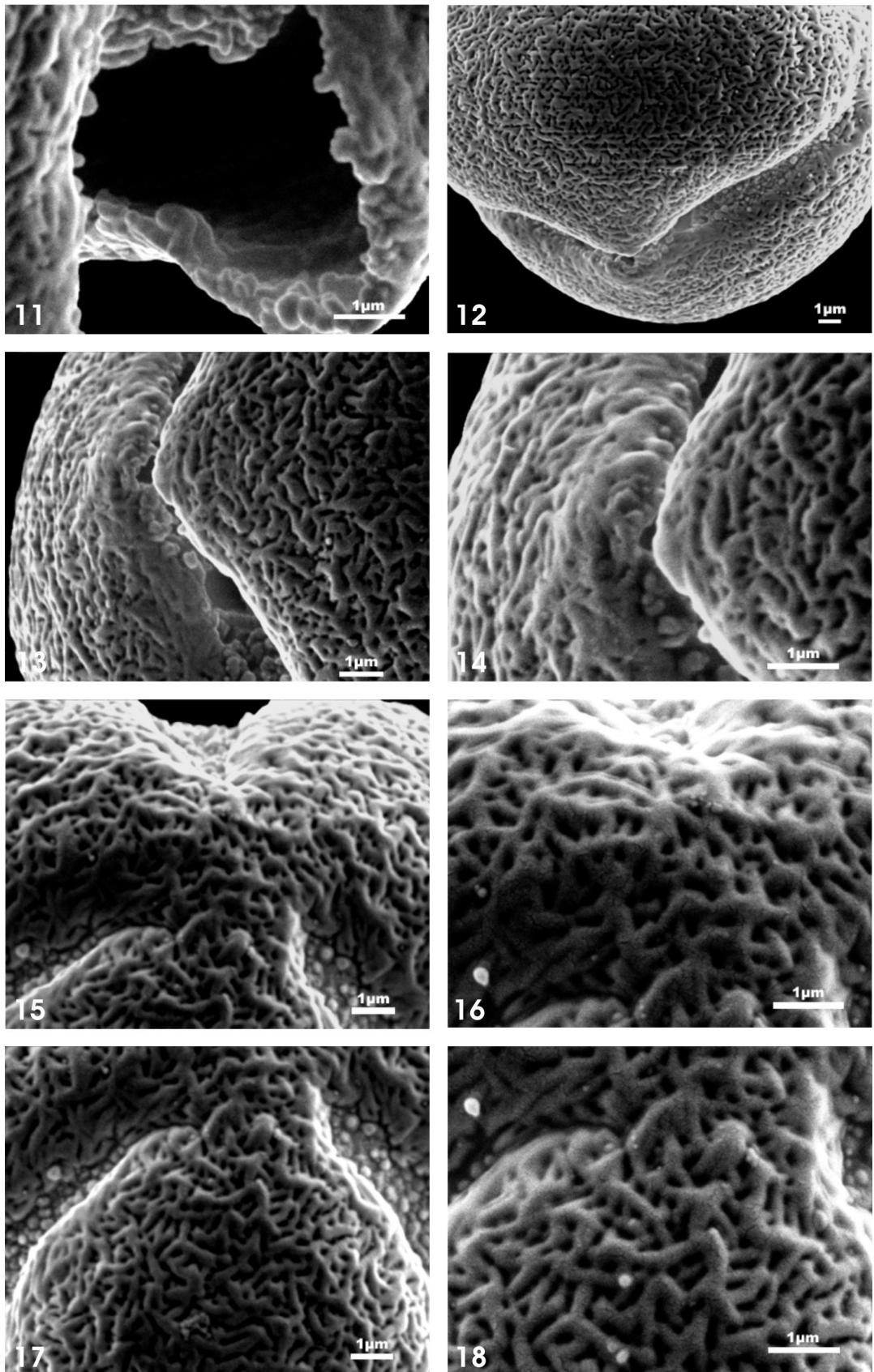
Abb. 15: Überblick des Pols

Abb. 16: Detail des Pols

Abb. 17: Überblick des Endes des Mesocolpiums

Abb. 18: Detail des Endes des Mesocolpiums

Tafel 2



Tafel 3

Davidiaceae LI (Taubenbaumgewächse)

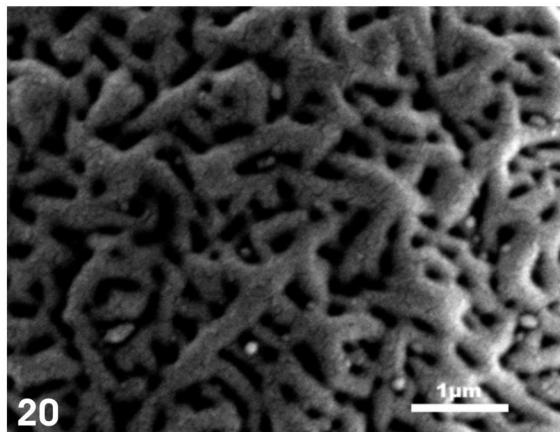
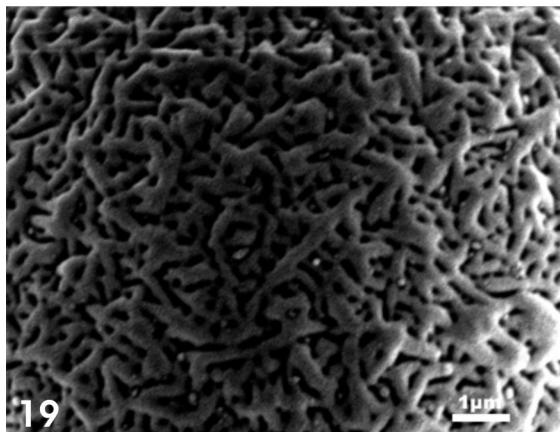
***Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* BAILL.**

REM-Aufnahmen

Abb. 19: Detail des Mesocolpiums

Abb. 20: Detail des Mesocolpiums

Tafel 3



Tafel 4

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa capitata* WALT. = synonym für *Nyssa oge(e)che* BARTR. ex MARSH.**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

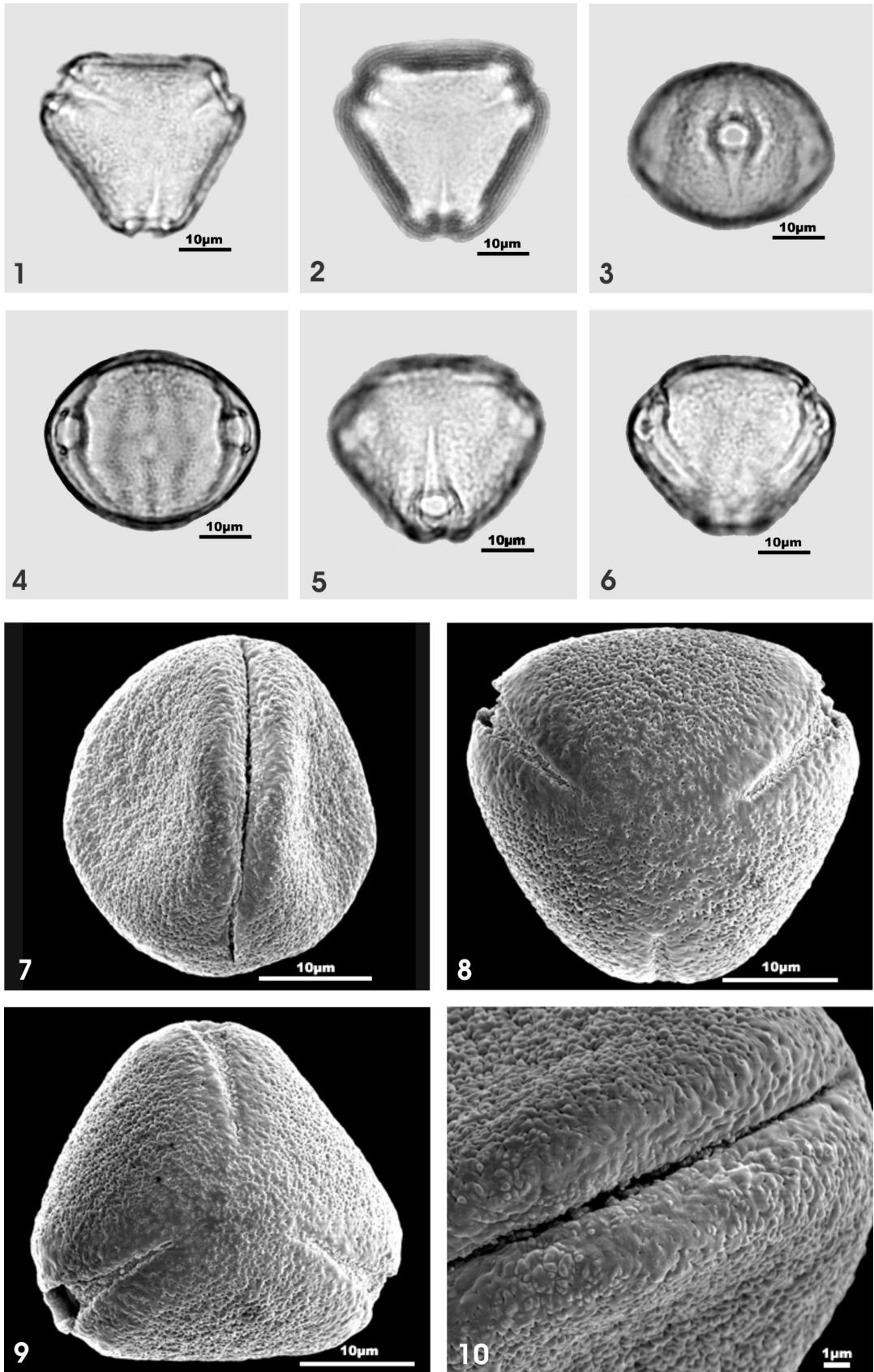
Abb. 7: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 8: Polansicht: Überblick

Abb. 9: Polansicht: Überblick

Abb. 10: Überblick des Colporus

Tafel 4



Tafel 5

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

Nyssa capitata* WALT.** = synonym für ***Nyssa oge(e)che
BARTR. ex MARSH.

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Überblick des Colporus

Abb. 12: Überblick des Colporus

Abb. 13: Detail des Porus

Abb. 14: Detail des Porus

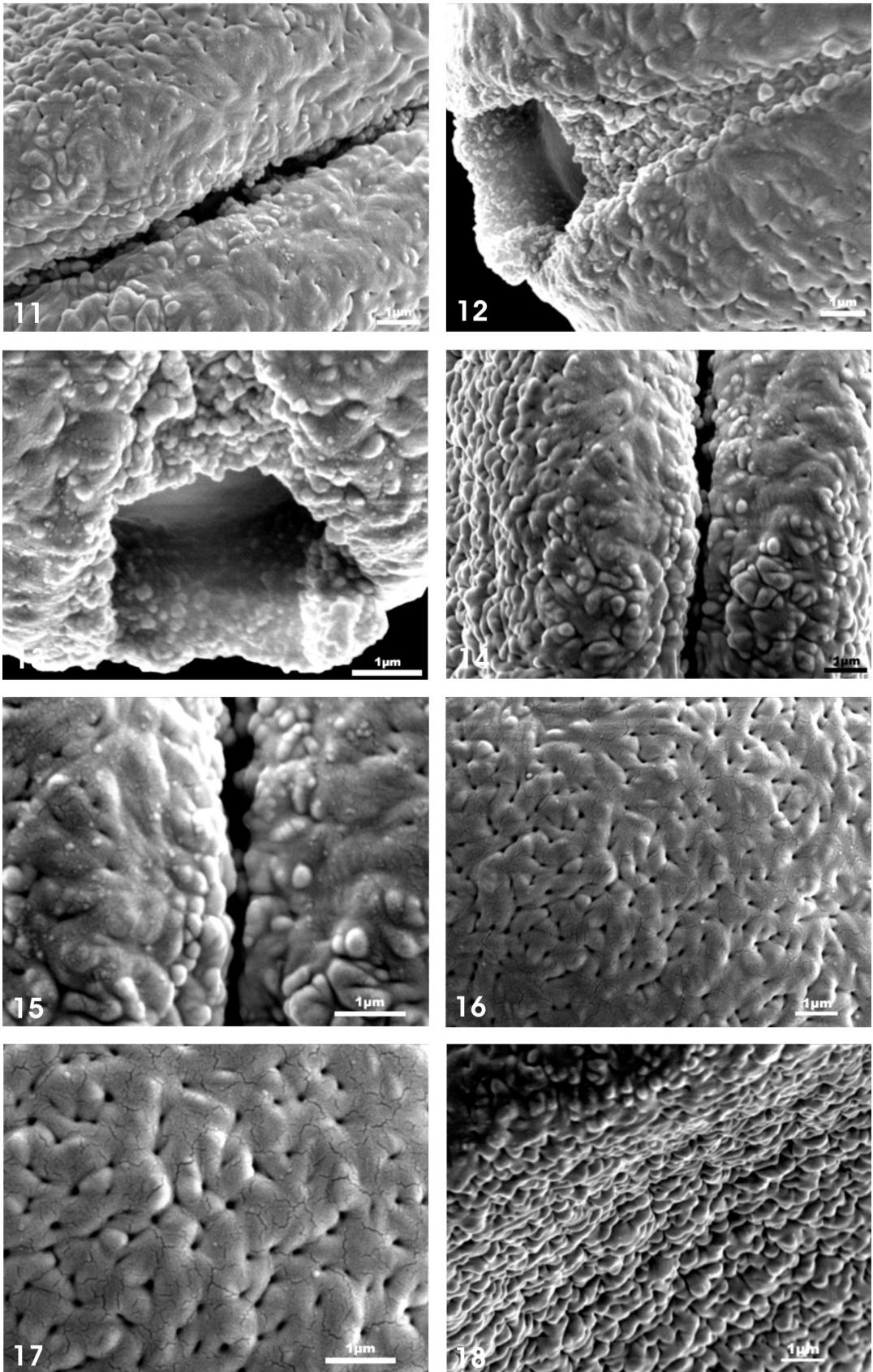
Abb. 15: Detail des Porus

Abb. 16: Überblick des Pols

Abb. 17: Detail des Pols

Abb. 18: Überblick des Mesocolpiums

Tafel 5



Tafel 6

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

Nyssa capitata* WALT.** = synonym für ***Nyssa oge(e)che BARTR. ex MARSH.

REM-Aufnahmen

Abb. 19: Überblick der Exine

Abb. 20: Detail der Exine

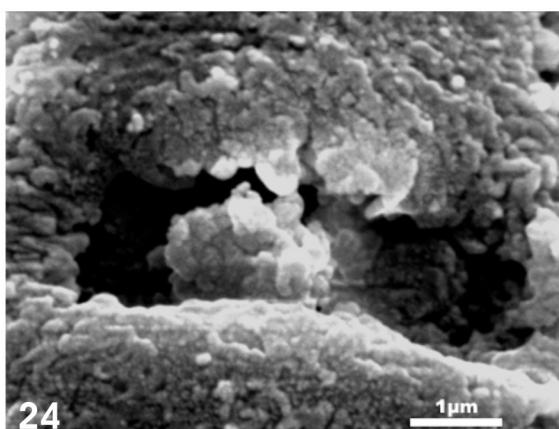
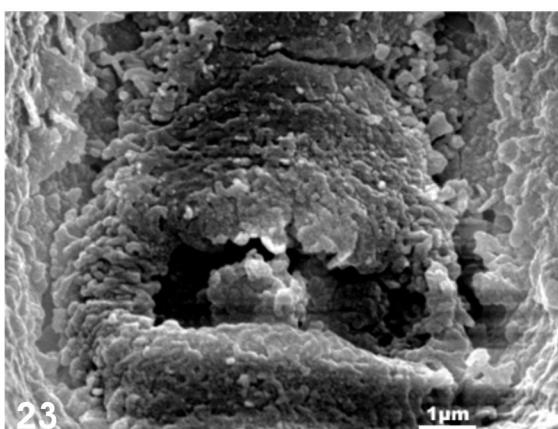
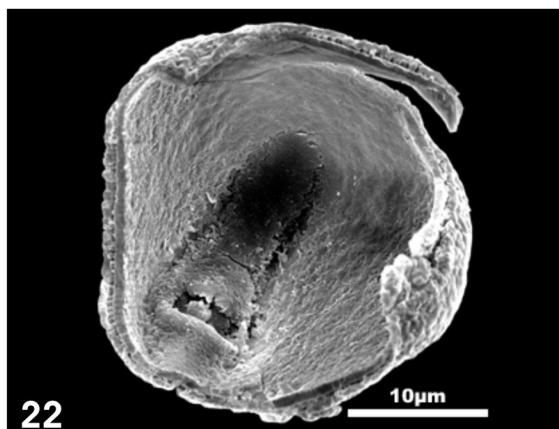
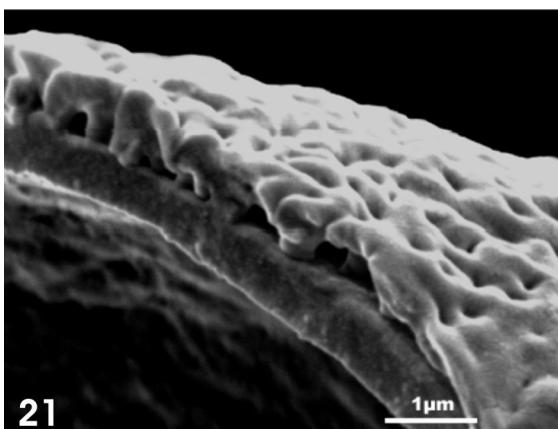
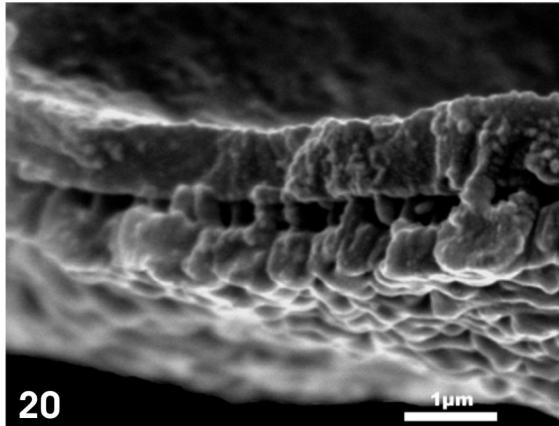
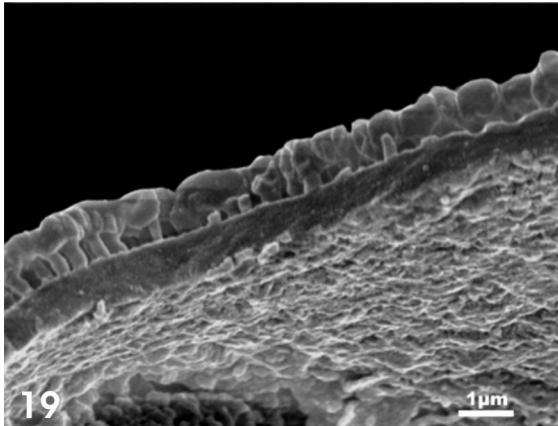
Abb. 21: Detail der Exine

Abb. 22: Überblick Innenansicht des Colporus

Abb. 23: Detail des Porus mit Sporopolleninkörper

Abb. 24: Detail des Porus mit Sporopolleninkörper

Tafel 6



Tafel 7

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

Nyssa aquatica L.

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

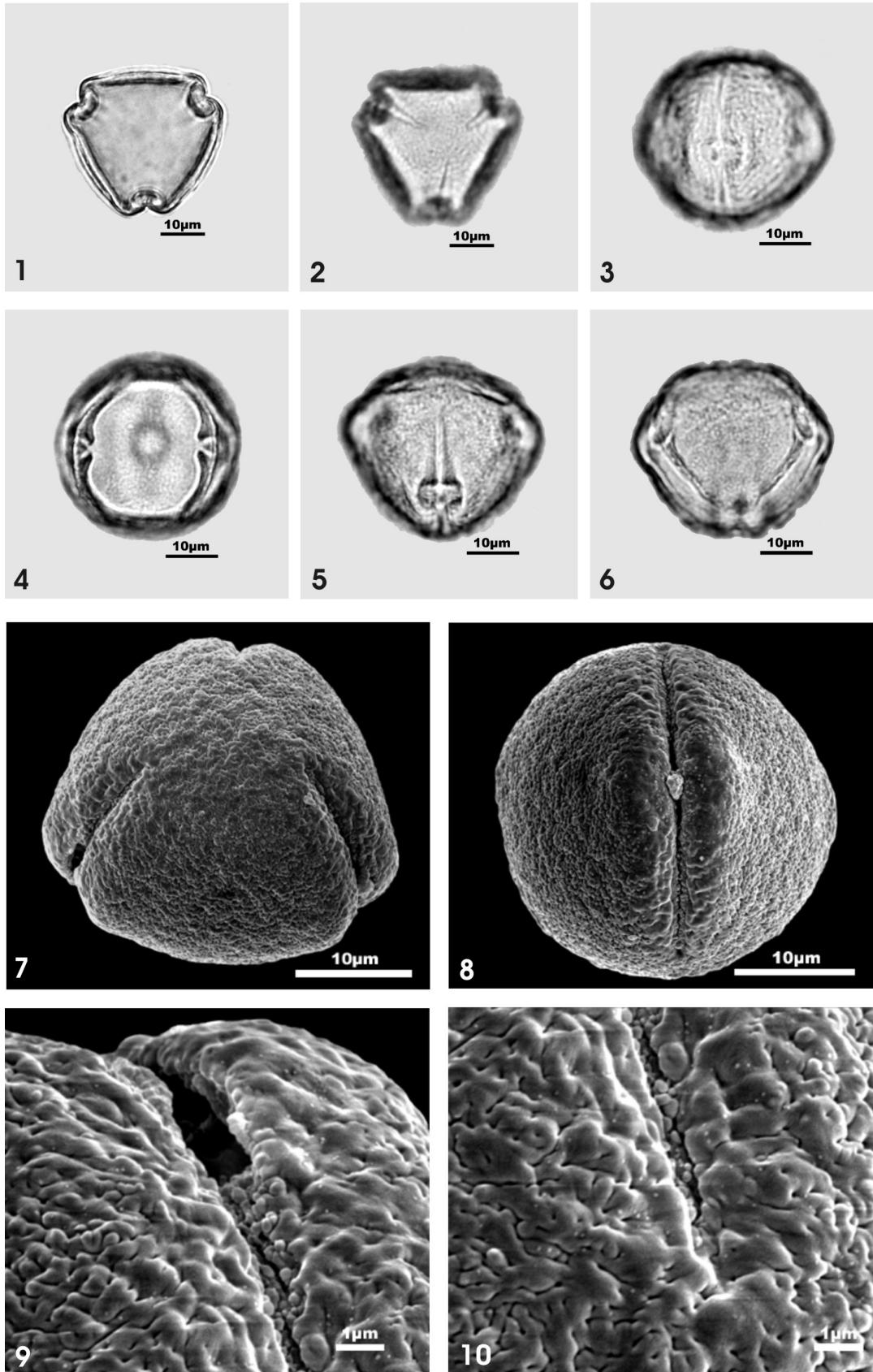
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Überblick des Colpus

Tafel 7



Tafel 8

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa aquatica* L.**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Detail des Porus

Abb. 12: Überblick des Colporus

Abb. 13: Detail des Porus

Abb. 14: Detail des Porus

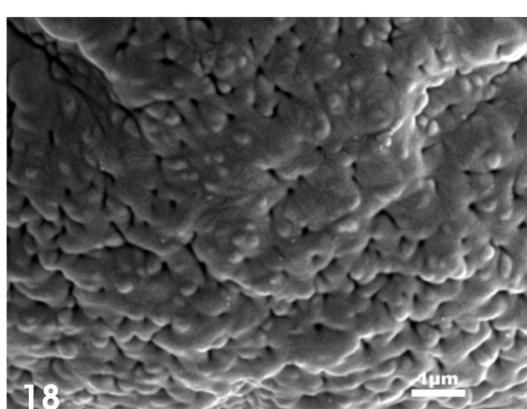
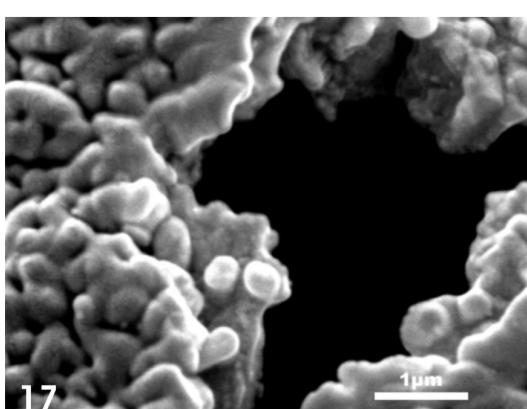
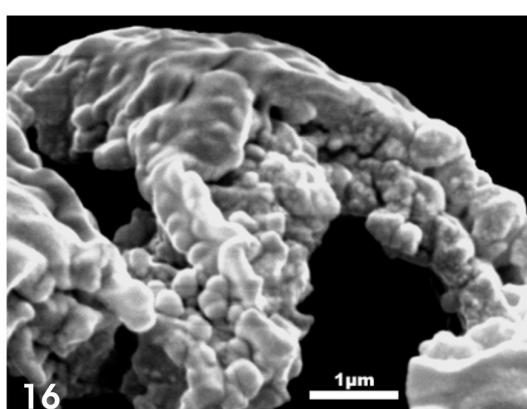
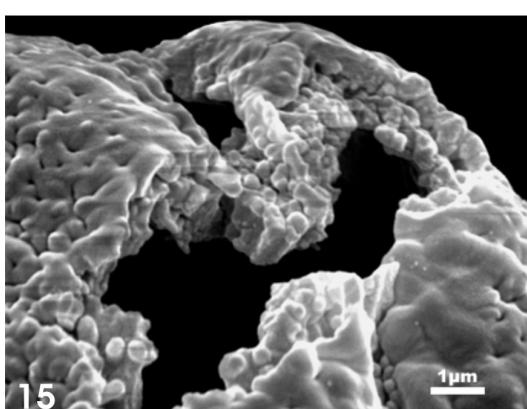
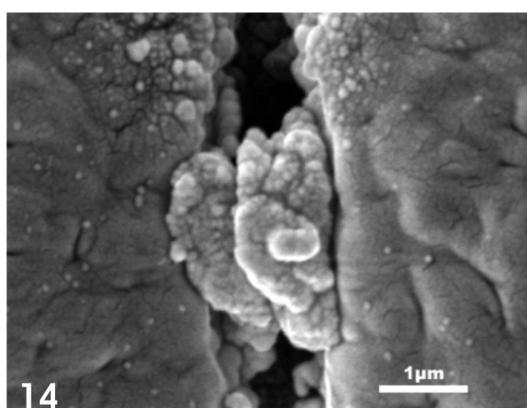
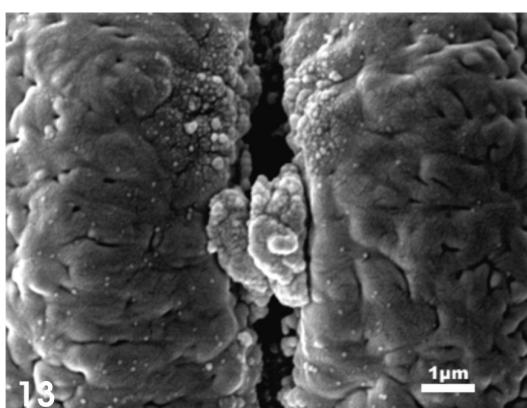
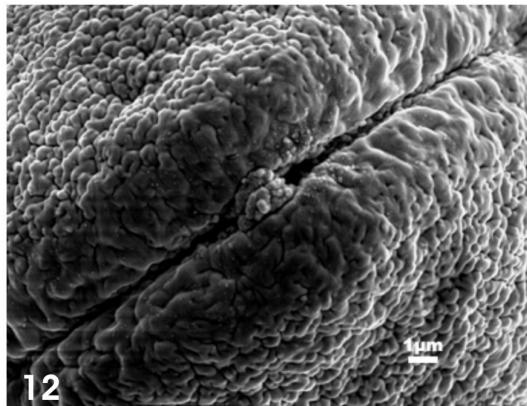
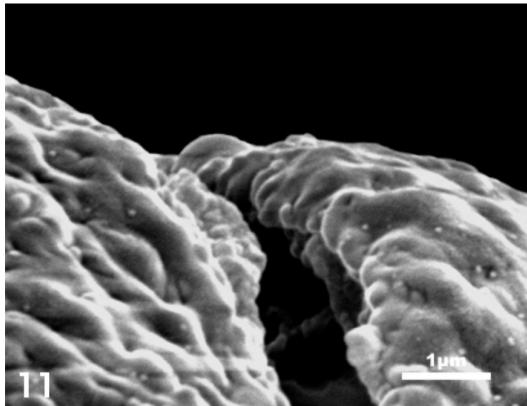
Abb. 15: Überblick des Colporus

Abb. 16: Überblick des Porus und der Exine

Abb. 17: Detail des Porus und der Exine

Abb. 18: Überblick des Pols

Tafel 8



Tafel 9

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa aquatica* L.**

REM-Aufnahmen

Abb. 19: Detail des Pols

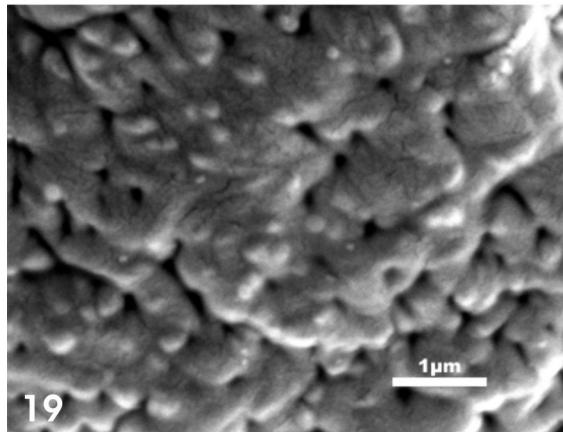
Abb. 20: Überblick des Endes des Mesocolpiums

Abb. 21: Detail des Endes des Mesocolpiums

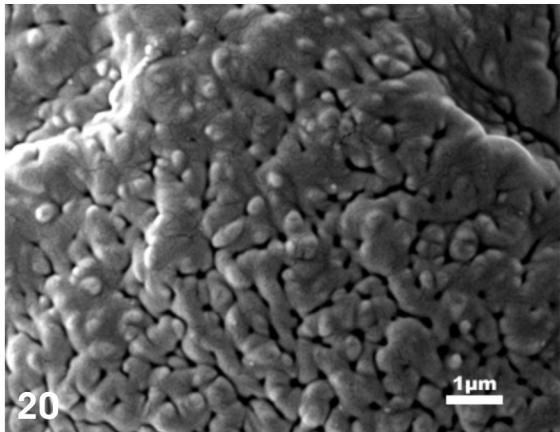
Abb. 22: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 23: Detail des Mesocolpiums

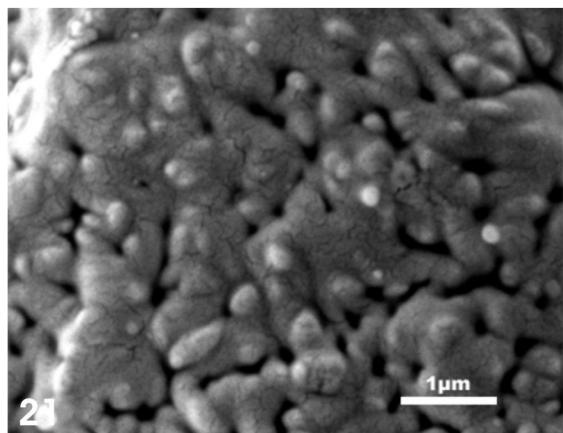
Tafel 9



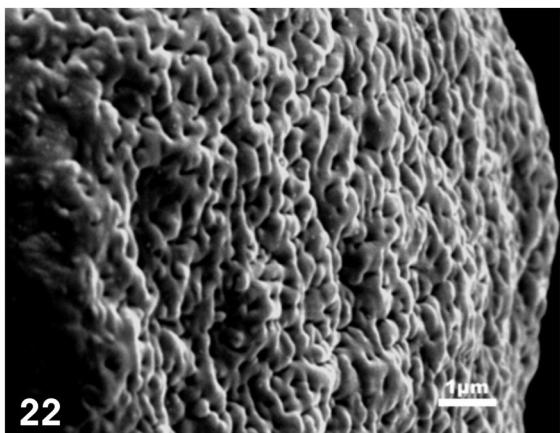
19



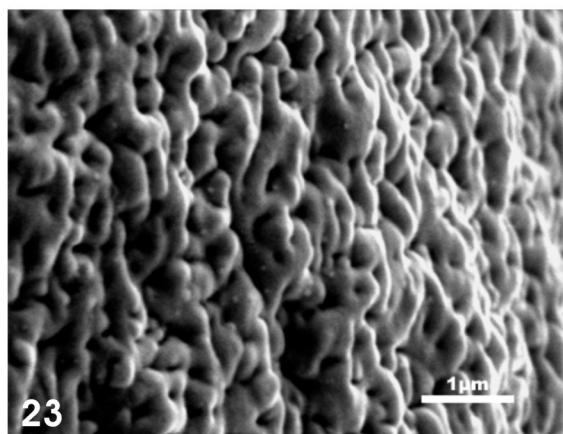
20



21



22



23

Tafel 10

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sylvatica* MARSH.**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

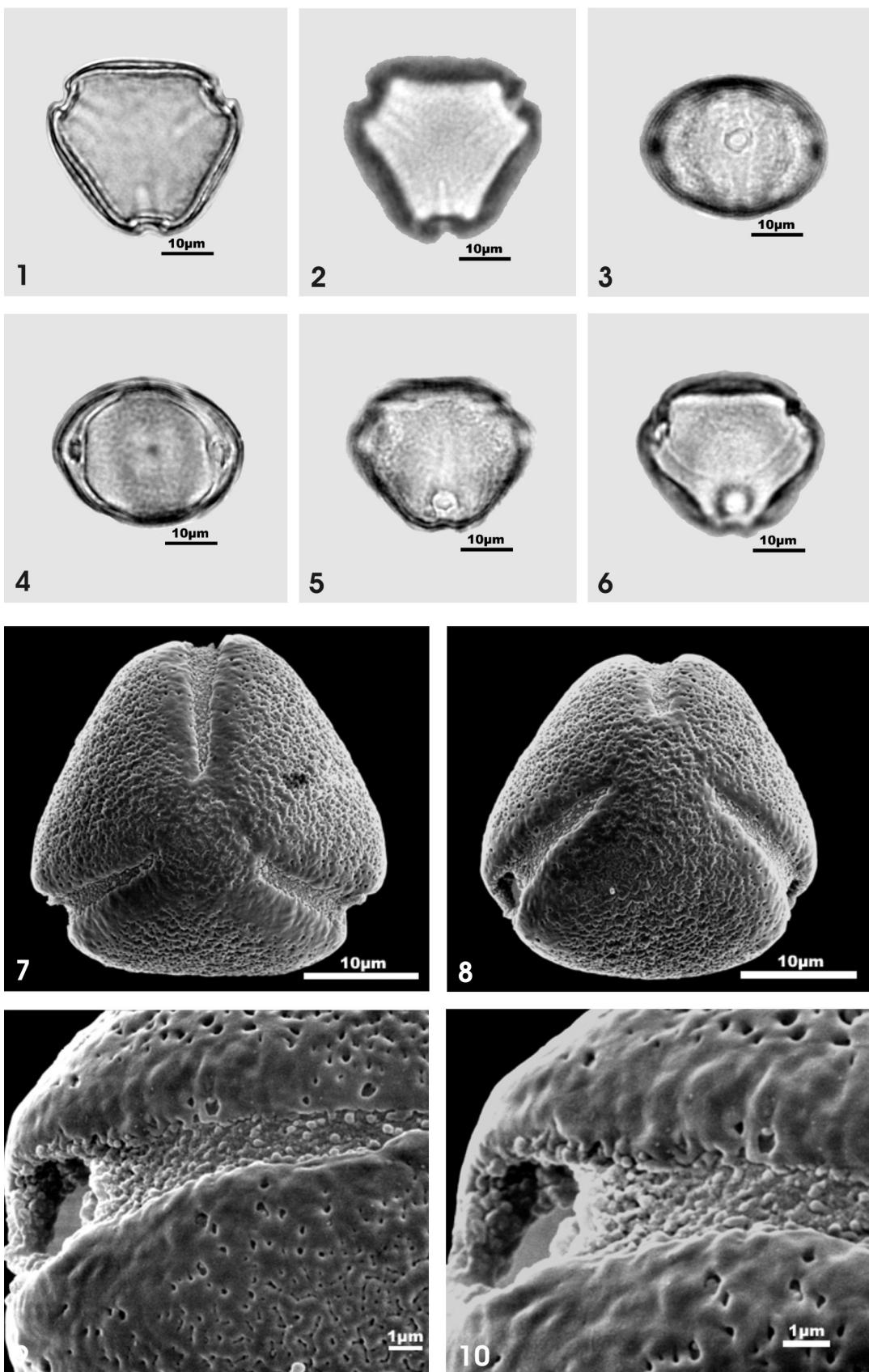
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Polansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Detail des Colporus

Tafel 10



Tafel 11

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sylvatica* MARSH.**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Überblick des Colpus

Abb. 12: Überblick des Colporus

Abb. 13: Detail des Porus

Abb. 14: Detail des Porus

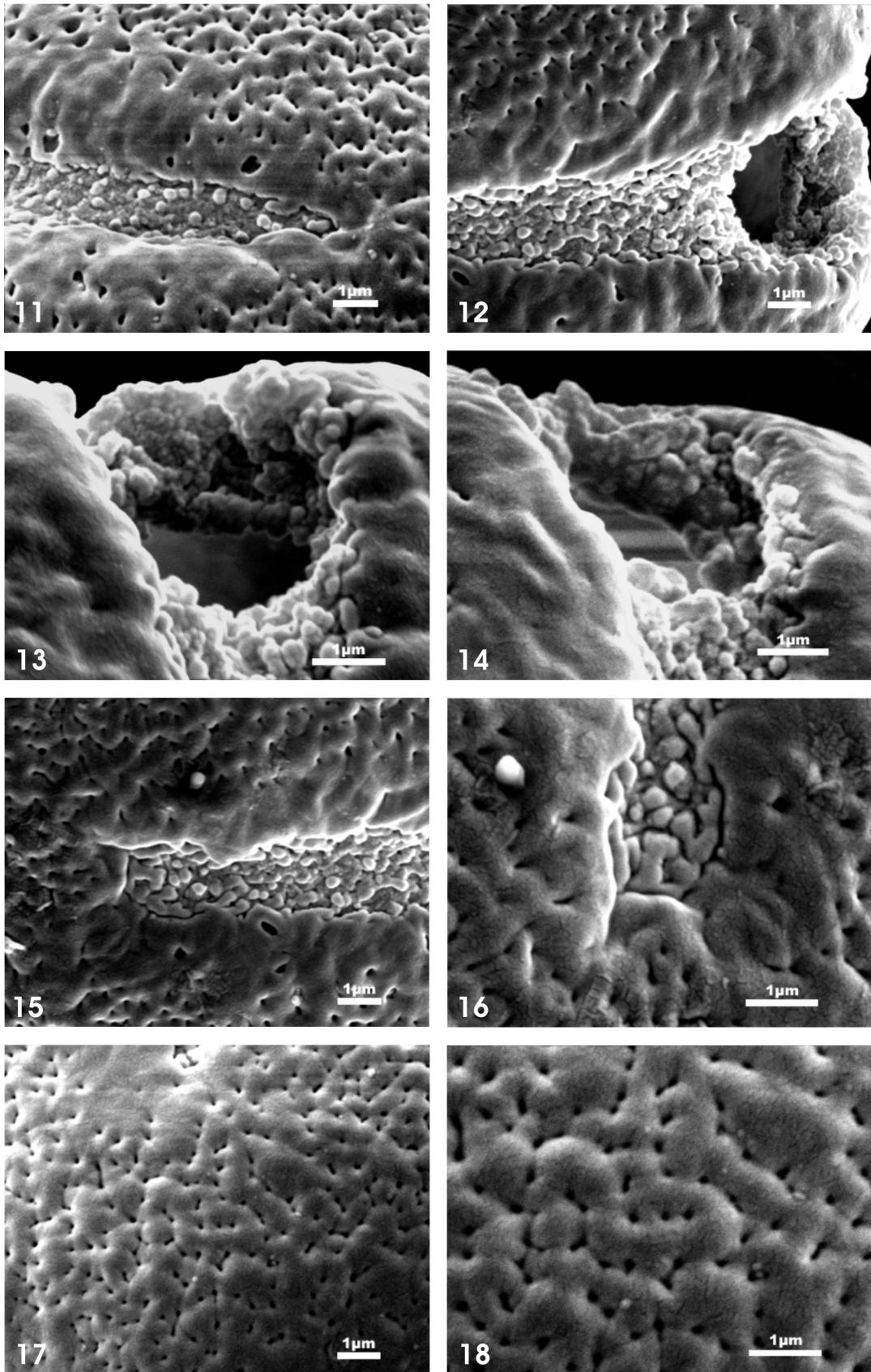
Abb. 15: Überblick des Colpusendes

Abb. 16: Detail des Colpusendes

Abb. 17: Überblick des Pols

Abb. 18: Detail des Pols

Tafel 11



Tafel 12

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sylvatica* MARSH.**

REM-Aufnahmen

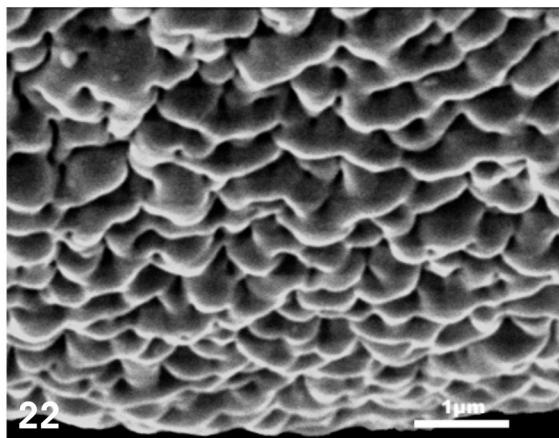
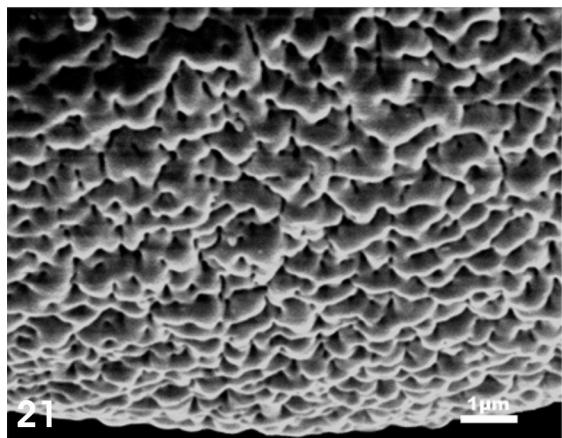
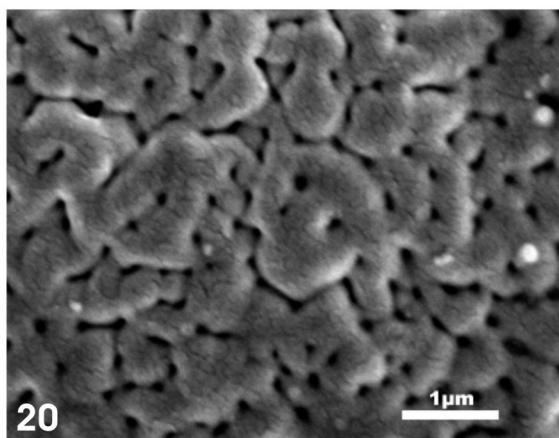
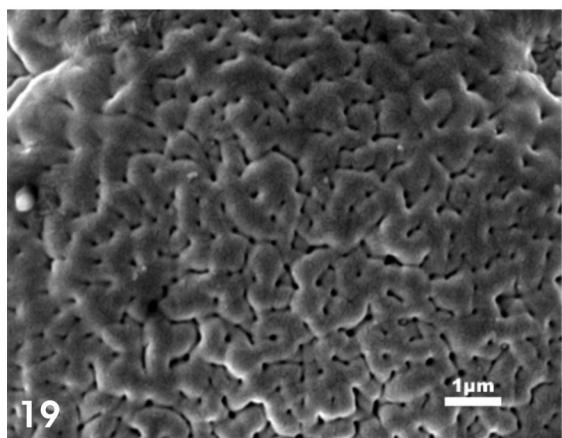
Abb. 19: Überblick des Endes des Mesocolpiums

Abb. 20: Detail des Endes des Mesocolpiums

Abb. 21: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 22: Detail des Mesocolpiums

Tafel 12



Tafel 13

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sinensis* OLIVER**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

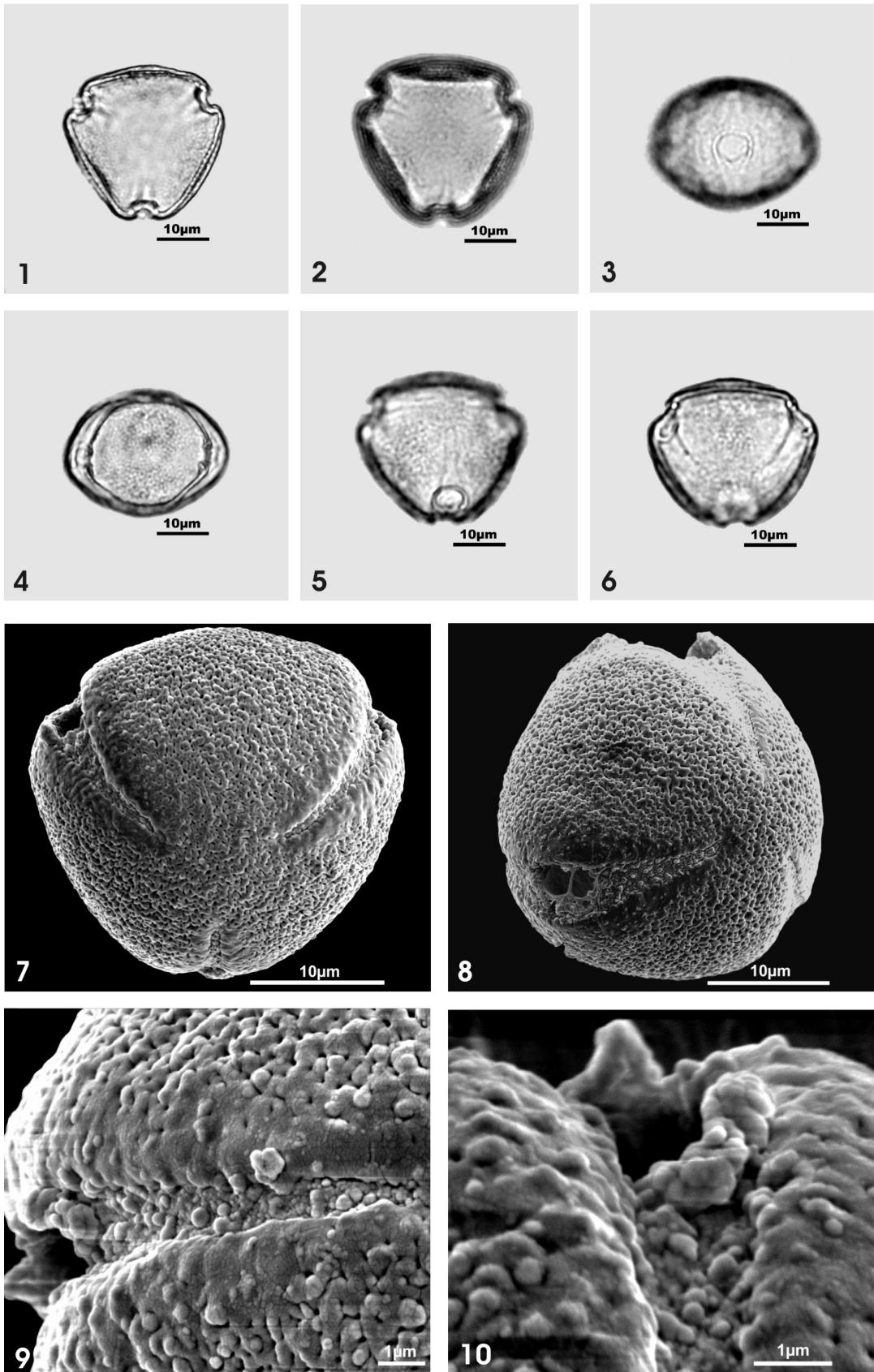
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Detail des Colporus

Tafel 13



Tafel 14

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sinensis* OLIVER**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Überblick des Colporus

Abb. 12: Detail des Colporus

Abb. 13: Detail des Colpusendes

Abb. 14: Überblick des Colporus

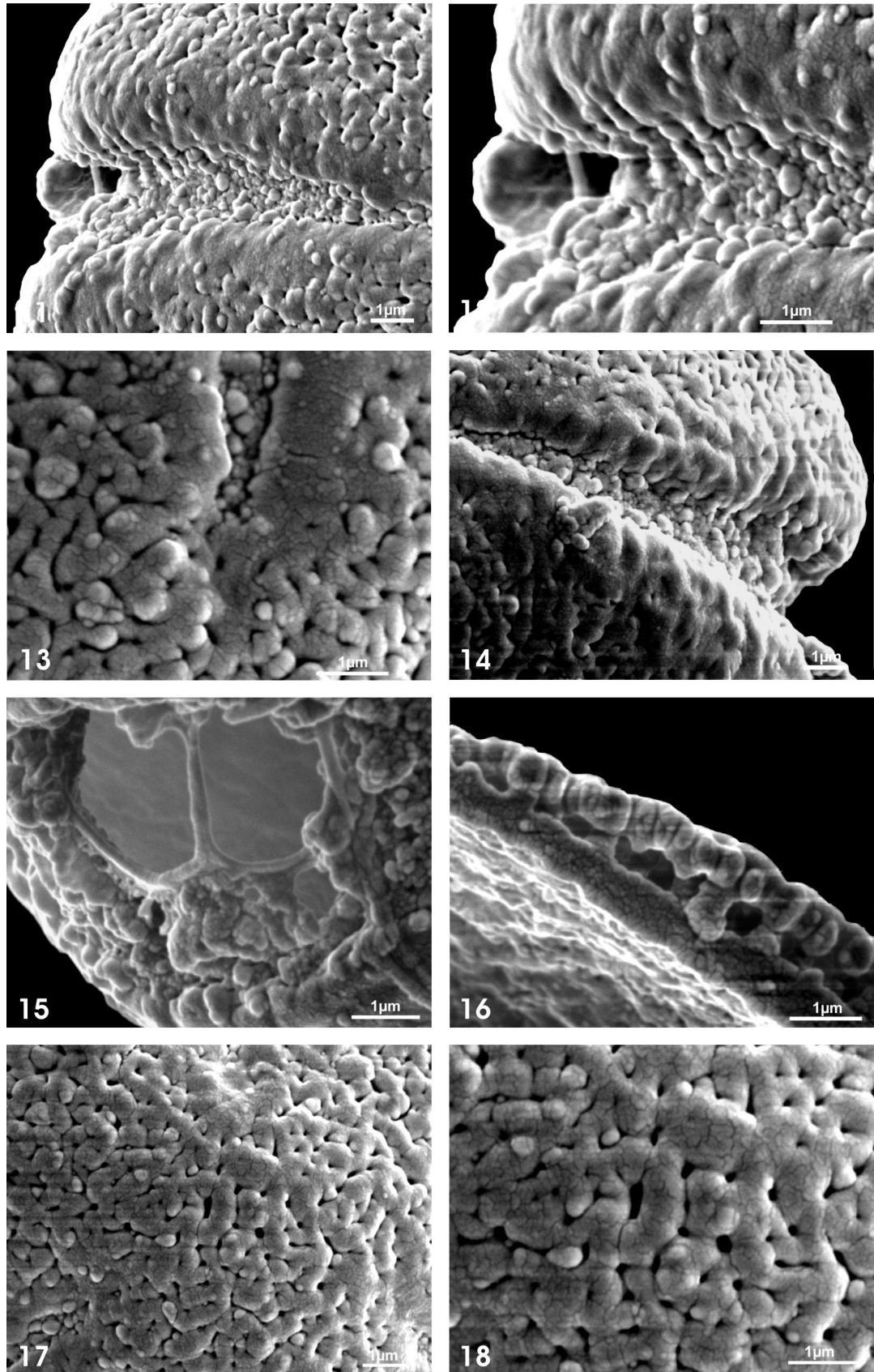
Abb. 15: Detail des Porus, Sonderstruktur

Abb. 16: Überblick der Exine

Abb. 17: Überblick des Pols

Abb. 18: Detail des Pols

Tafel 14



Tafel 15

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

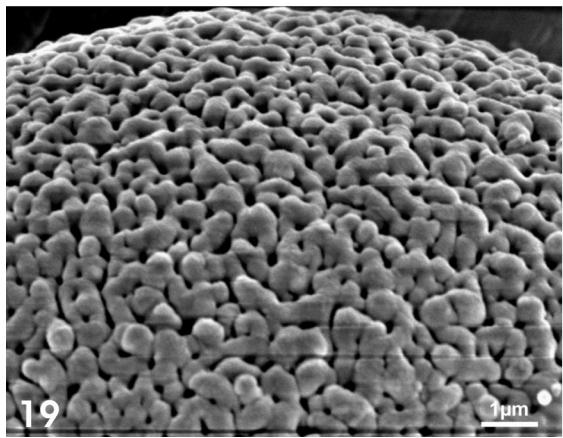
***Nyssa sinensis* OLIVER**

REM-Aufnahmen

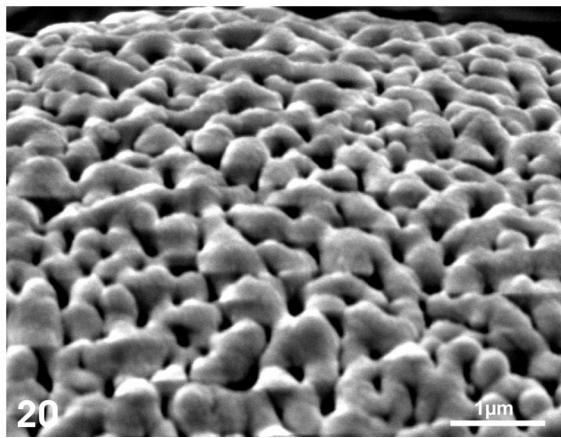
Abb. 1: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 2: Detail des Mesocolpiums

Tafel 15



19



20

Tafel 16

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sessiliflora* (BLUME) WANGERIN = synonym für
Nyssa javanica WANGERIN**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

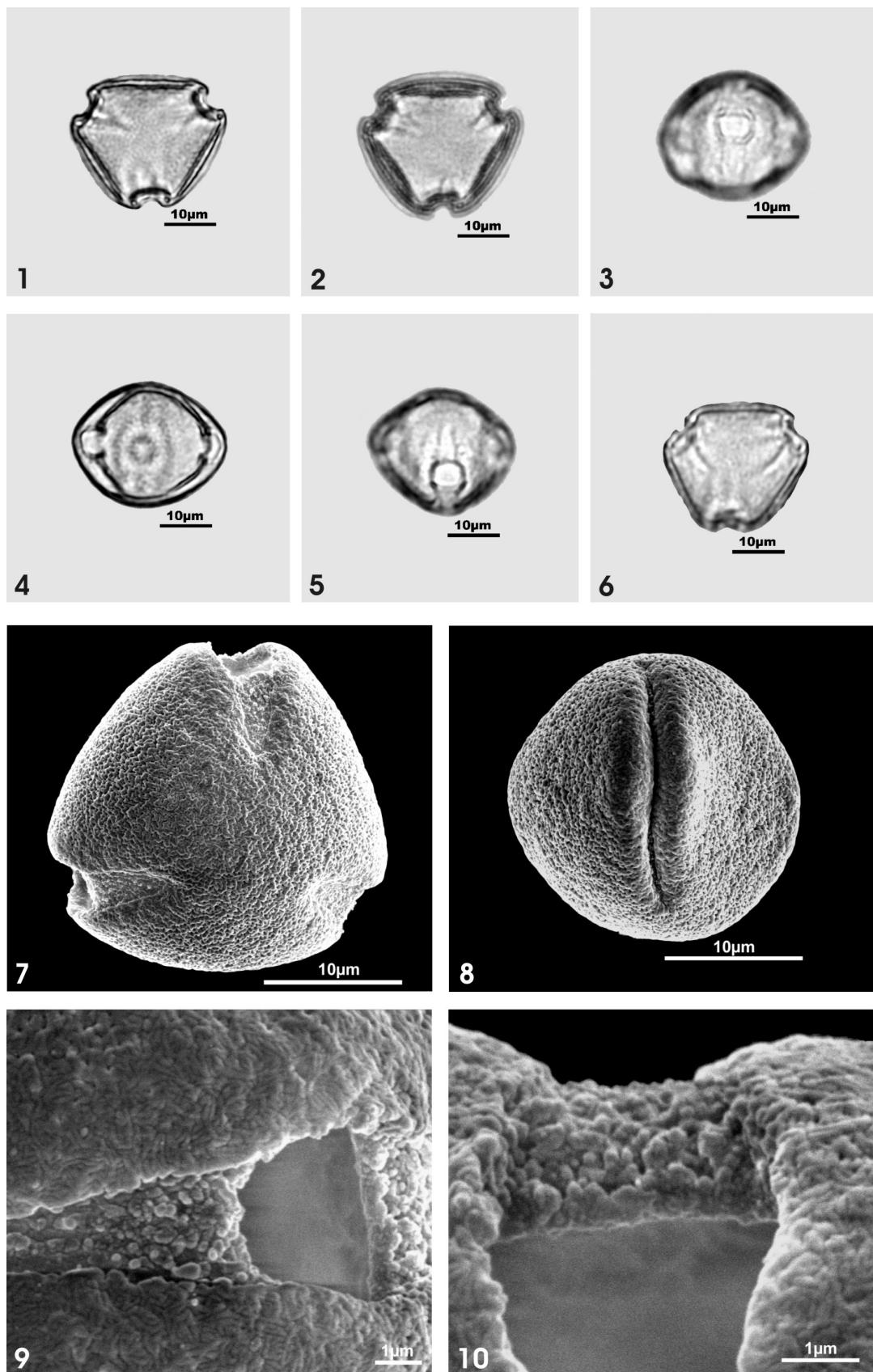
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Detail des Porus

Tafel 16



Tafel 17

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sessiliflora* (BLUME) WANGERIN = synonym für
Nyssa javanica WANGERIN**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Detail des Colporus

Abb. 12: Detail des Colpusendes

Abb. 13: Überblick des Colporus

Abb. 14: Detail des Porus

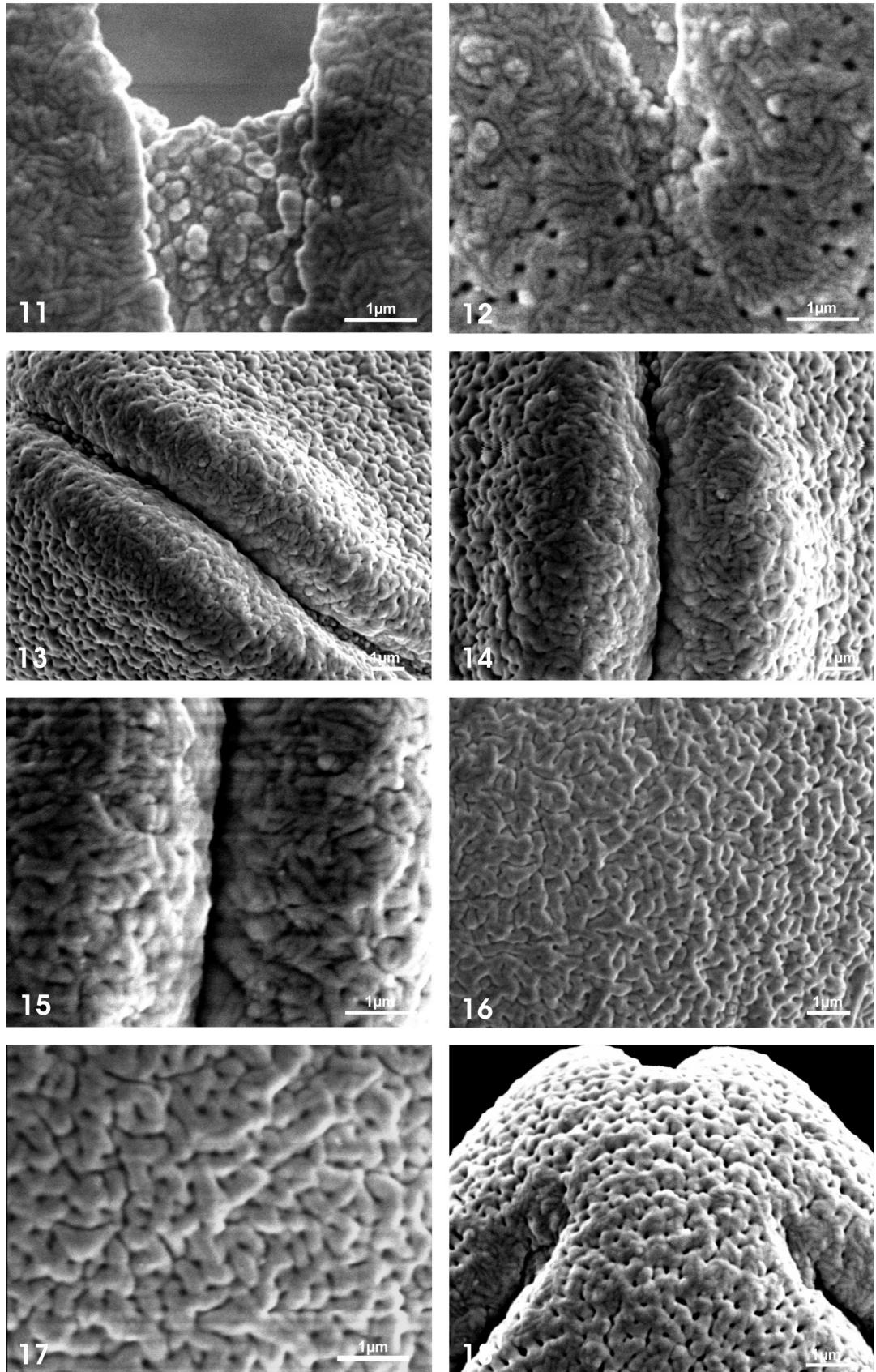
Abb. 15: Detail des Porus

Abb. 16: Überblick des Pols

Abb. 17: Detail des Pols

Abb. 18: Überblick des Endes des Mesocolpiums

Tafel 17



Tafel 18

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa sessiliflora* (BLUME) WANGERIN = synonym für
Nyssa javanica WANGERIN**

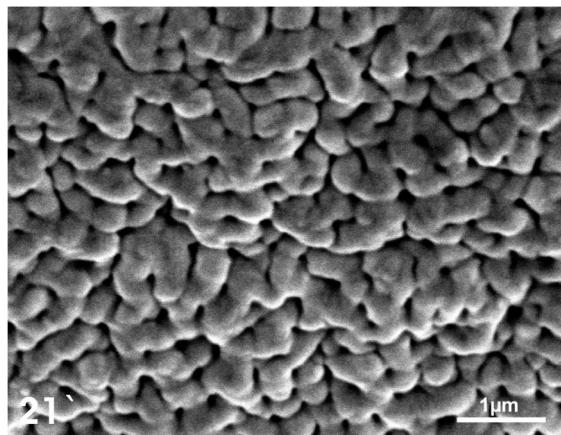
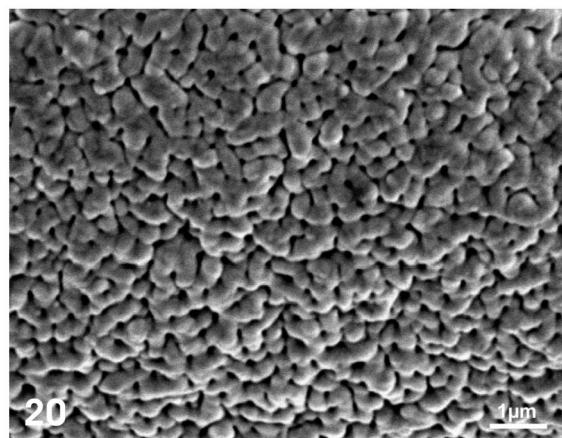
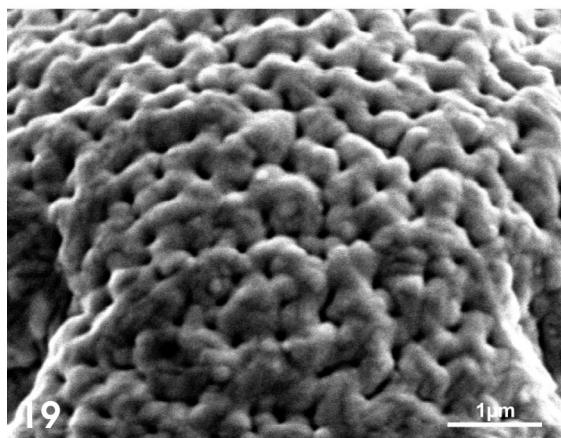
REM-Aufnahmen

Abb. 19: Detail des Endes des Mesocolpiums

Abb. 20: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 21: Detail des Mesocolpiums

Tafel 18



Tafel 19

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

Nyssa wenshanensis* var. *longipedunculata FANG und SOONG

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

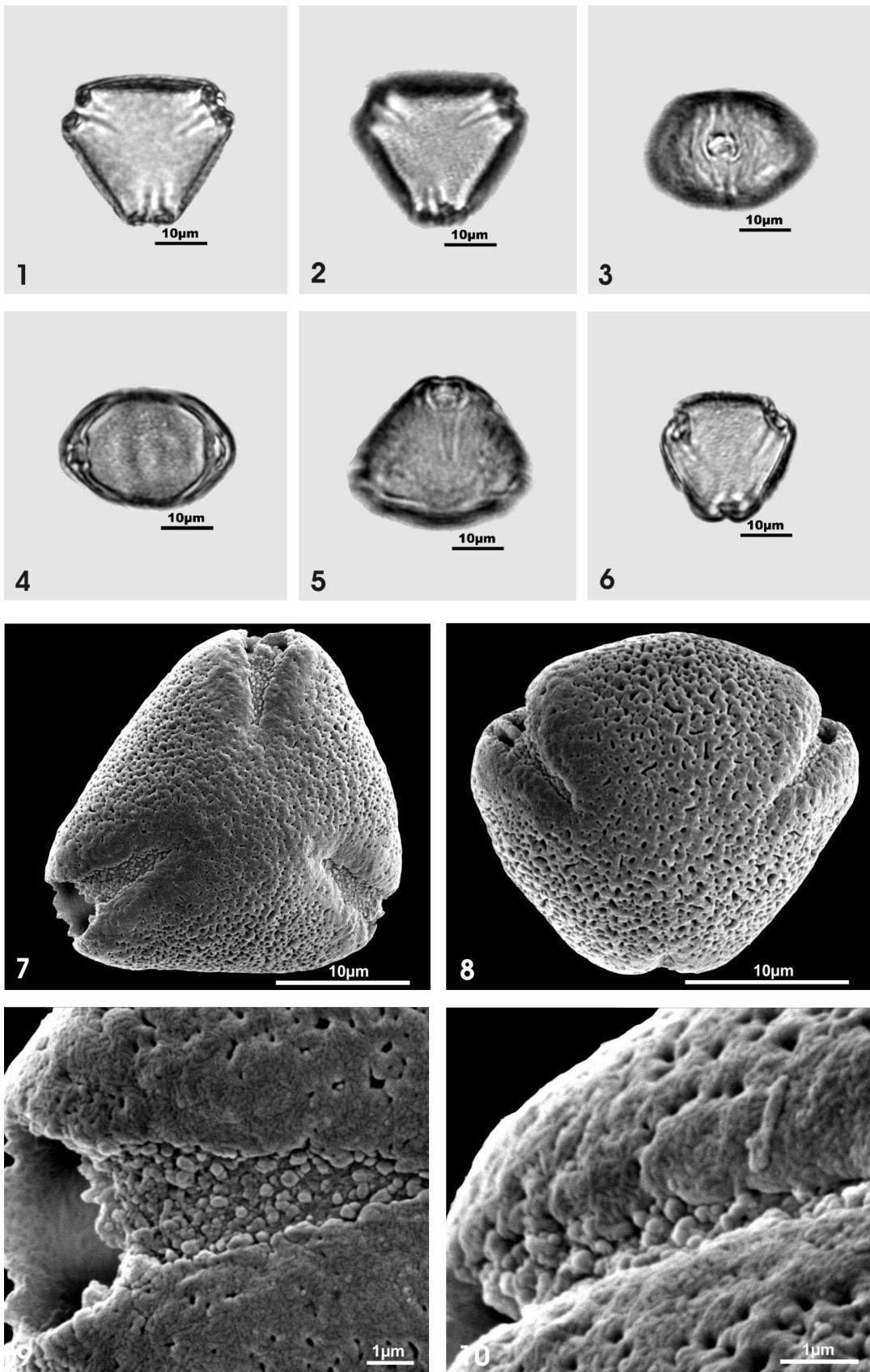
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Polansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Überblick des Colporus

Tafel 19



Tafel 20

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

Nyssa wenshanensis* var. *longipedunculata FANG und SOONG

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Detail des Porus

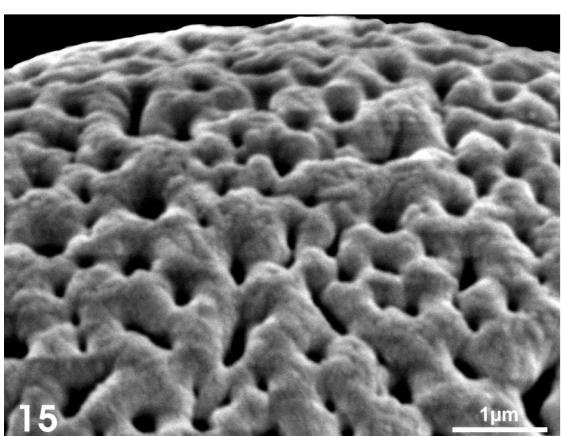
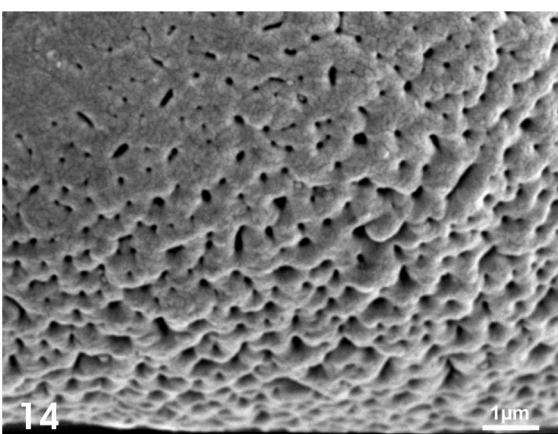
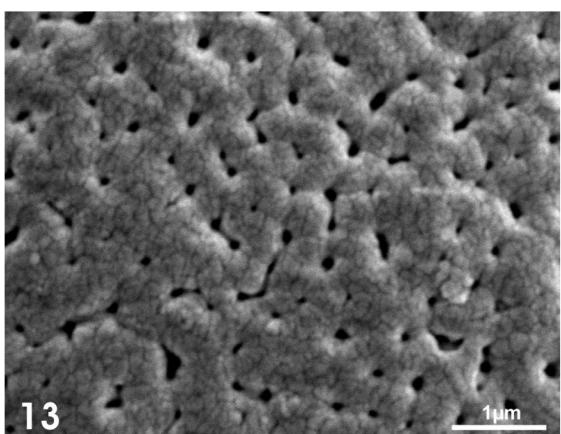
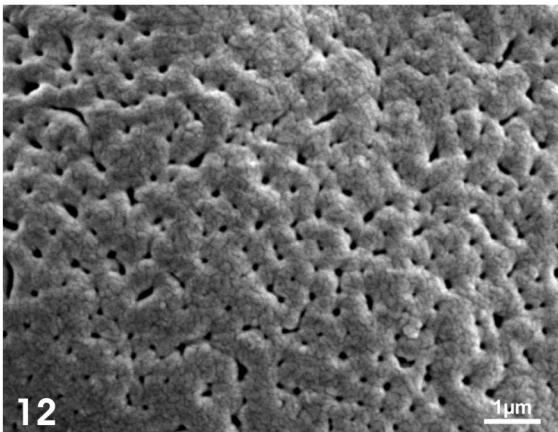
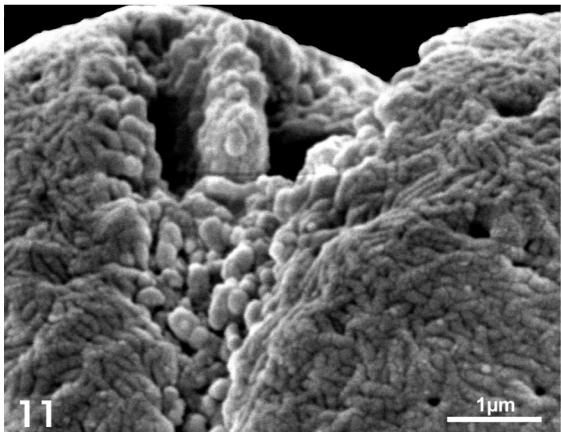
Abb. 12: Überblick des Pols

Abb. 13: Detail des Pols

Abb. 14: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 15: Detail des Mesocolpiums

Tafel 20



Tafel 21

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa yunnanensis* W.C. YIN**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

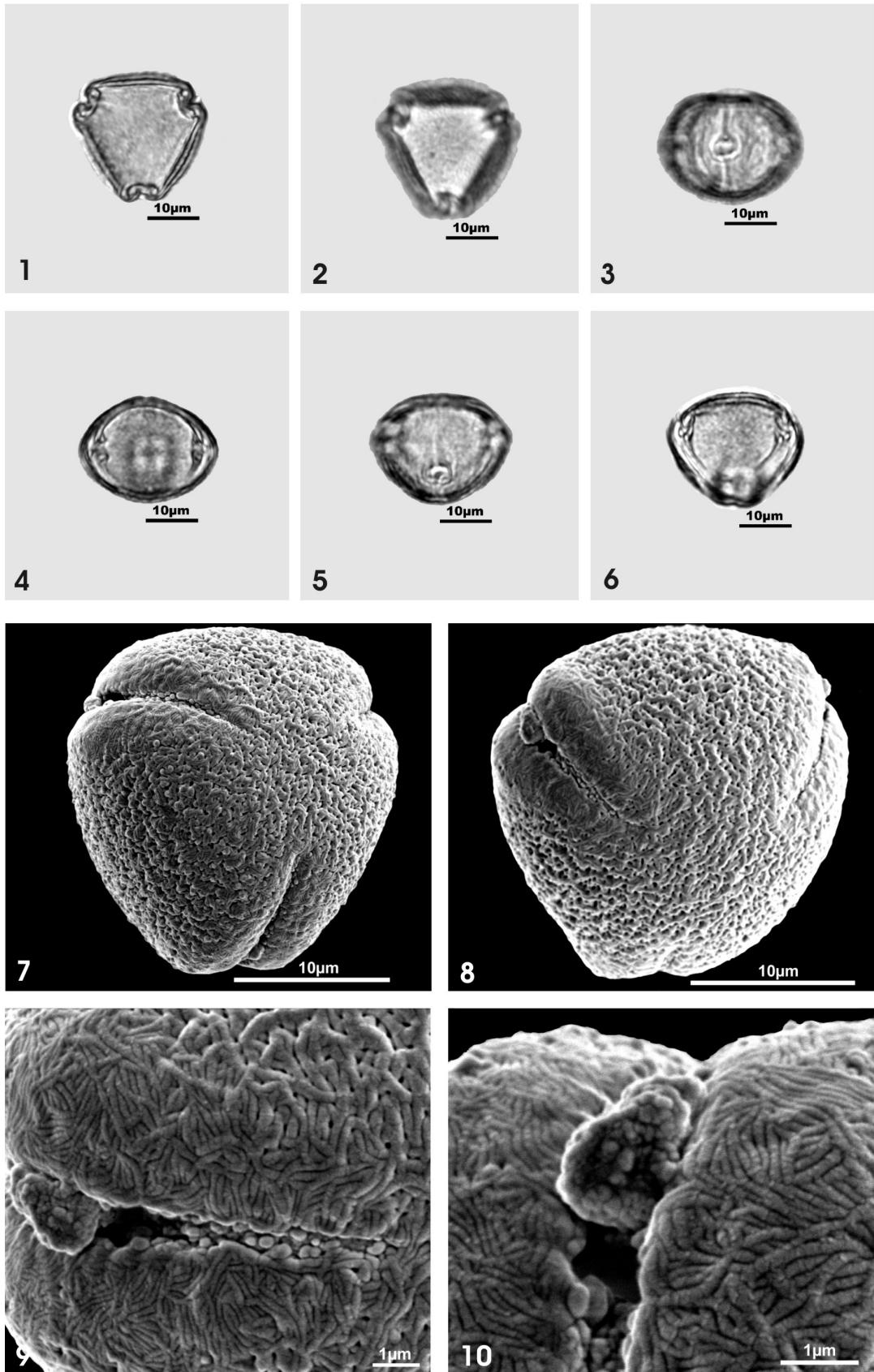
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Polansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Detail des Porus

Tafel 21



Tafel 22

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa yunnanensis* W.C. YIN**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Detail des Porus

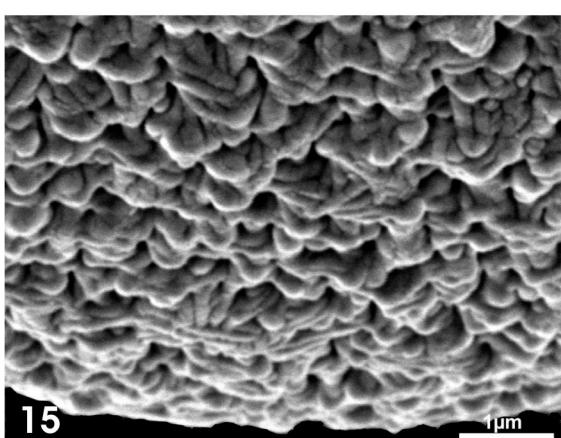
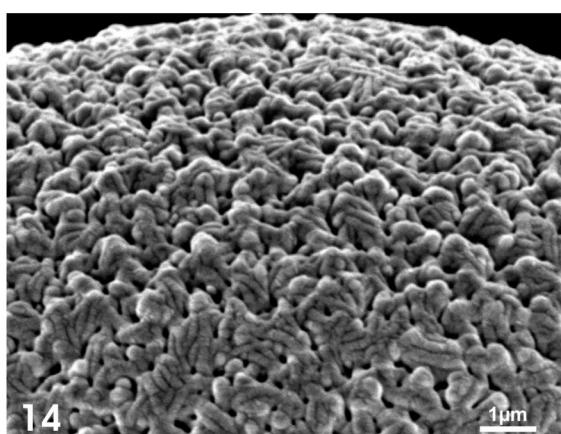
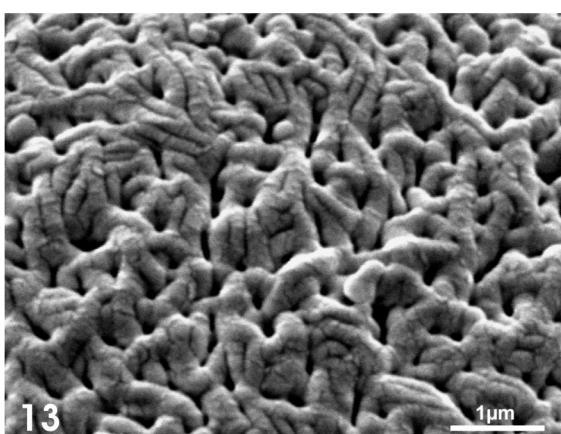
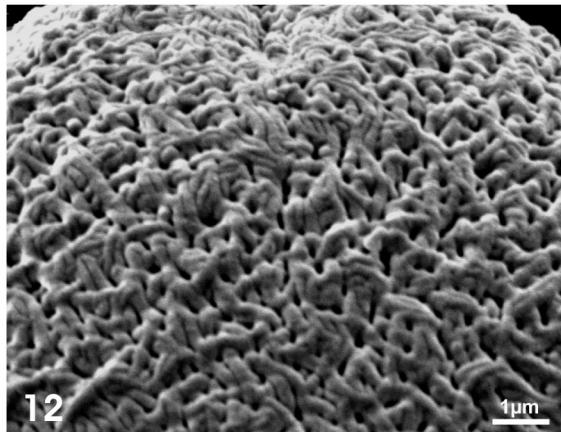
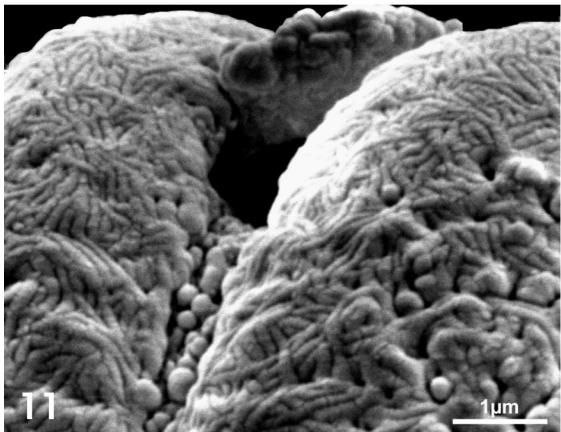
Abb. 12: Überblick des Pols

Abb. 13: Detail des Pols

Abb. 14: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 15: Detail des Mesocolpiums

Tafel 22



Tafel 23

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Camptotheca acuminata* FANG und SOONG**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

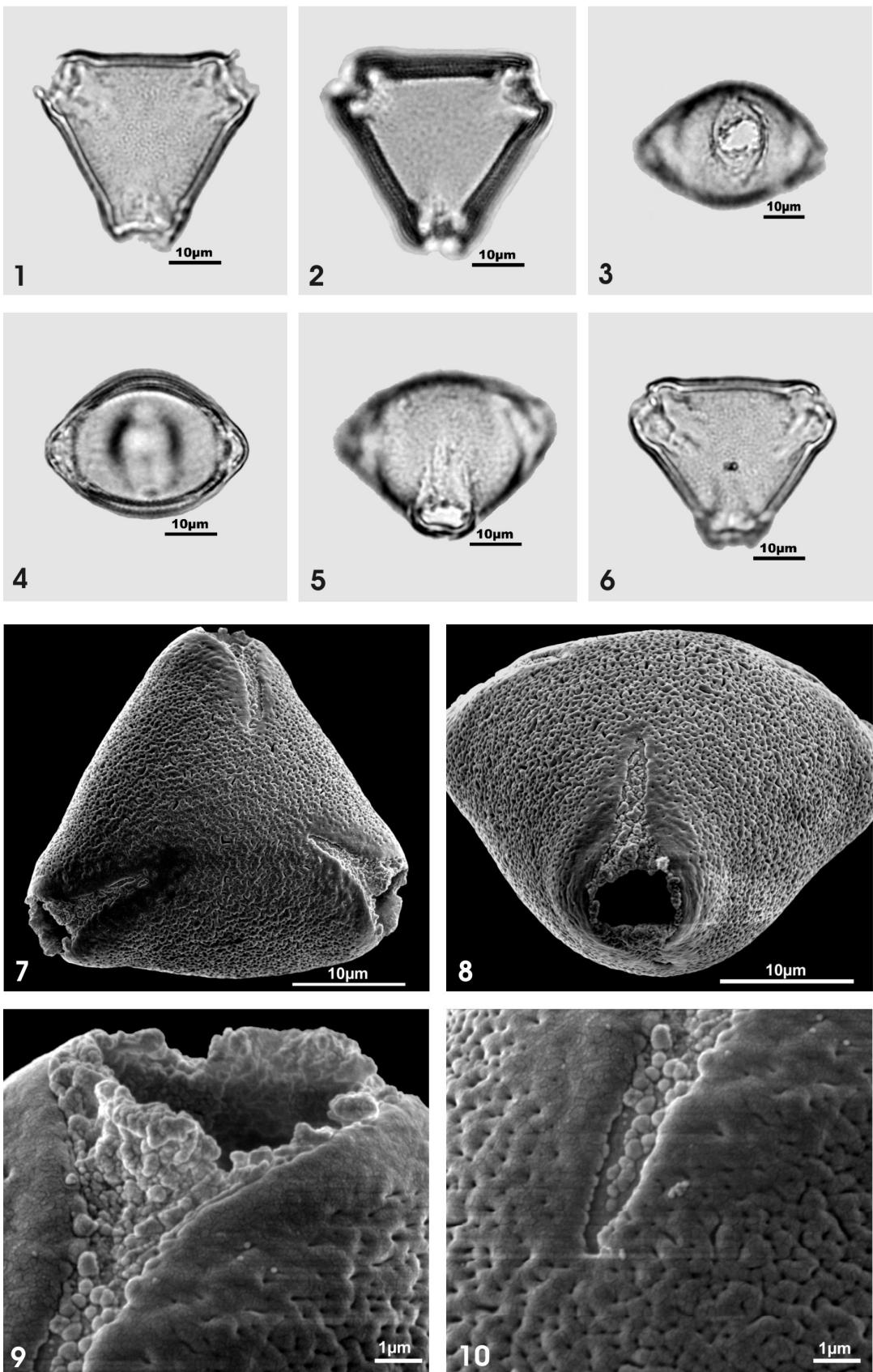
Abb. 7: Polansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Überblick des Colpus

Tafel 23



Tafel 24

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Camptotheca acuminata* FANG und SOONG**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Detail des Porus

Abb. 12: Detail des Porus

Abb. 13: Detail des Colpporus

Abb. 14: Überblick des Colpus

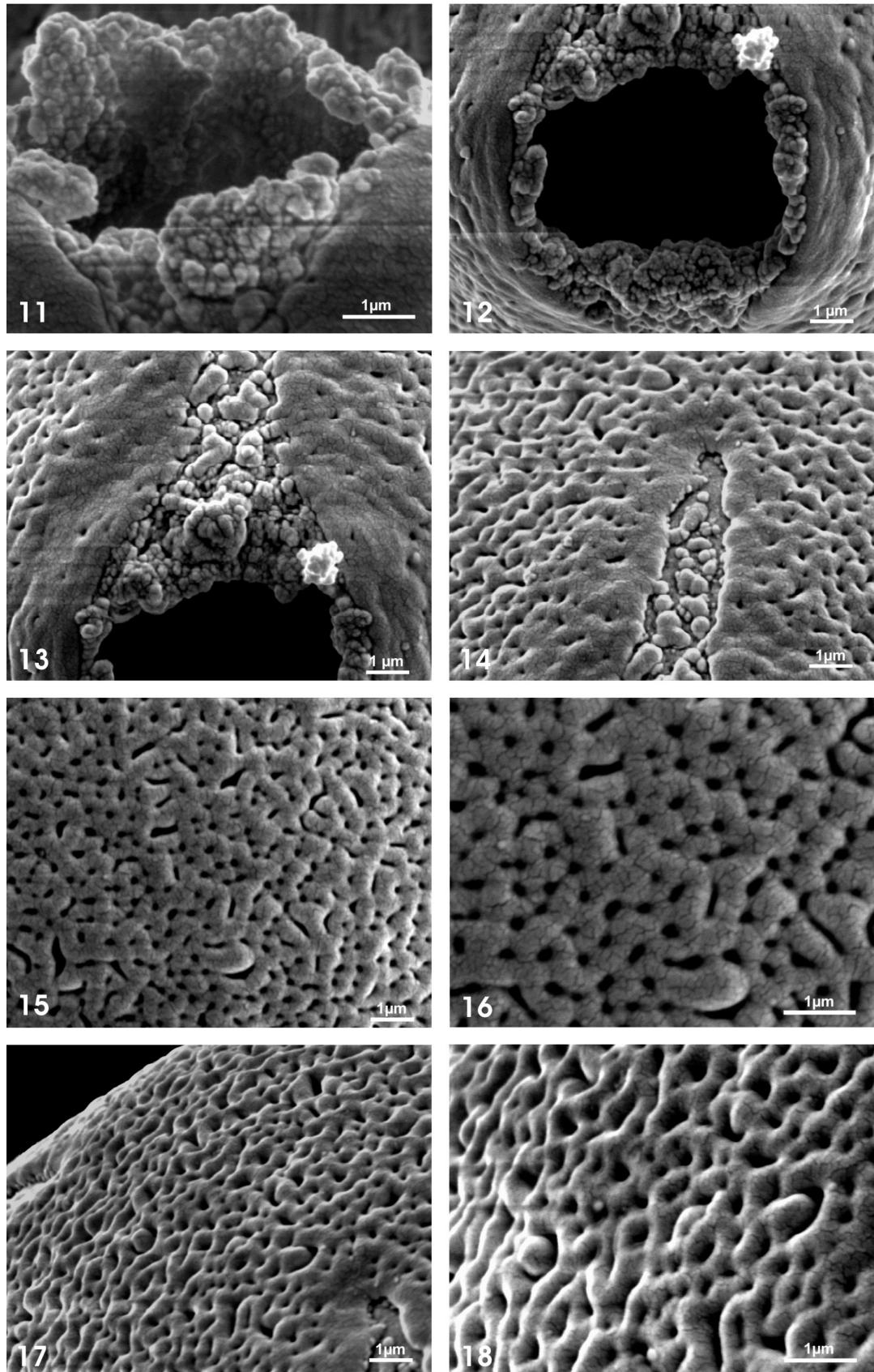
Abb. 15: Überblick des Pols

Abb. 16: Detail des Pols

Abb. 17: Überblick des Endes des Mesocolpiums

Abb. 18: Detail des Endes des Mesocolpiums

Tafel 24



Tafel 25

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

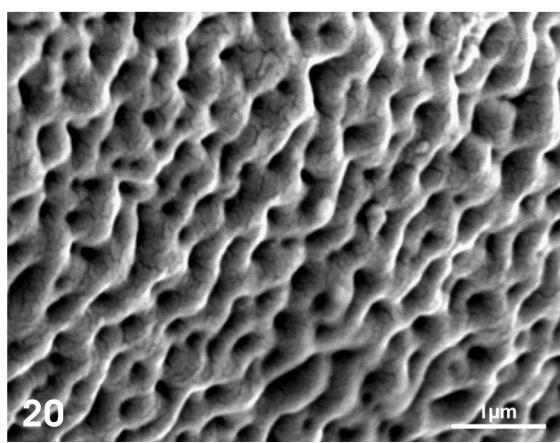
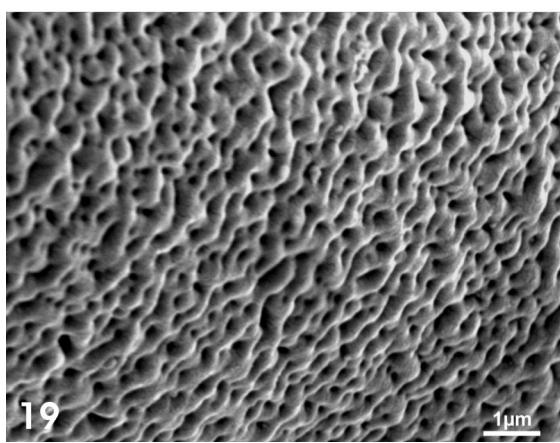
***Camptotheca acuminata* FANG und SOONG**

REM-Aufnahmen

Abb. 19: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 20: Detail des Mesocolpiums

Tafel 25



Tafel 26

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa* sp. fossil – Princeton, Kanada (M-Eozän)**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

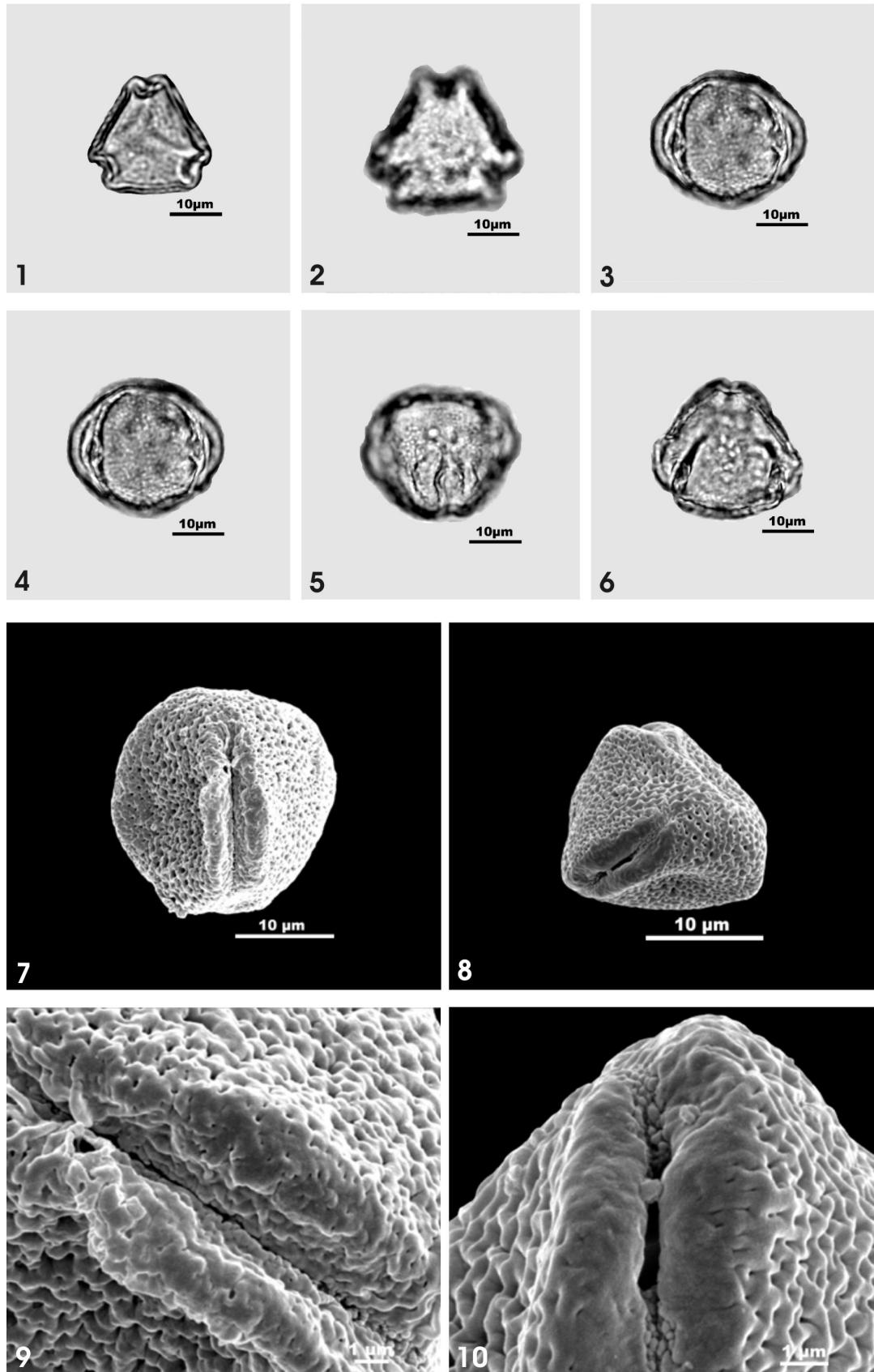
Abb. 7: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 8: Polansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Überblick des Colporus

Tafel 26



Tafel 27

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa* sp. fossil – Princeton, Kanada (M-Eozän)**

REM-Aufnahmen

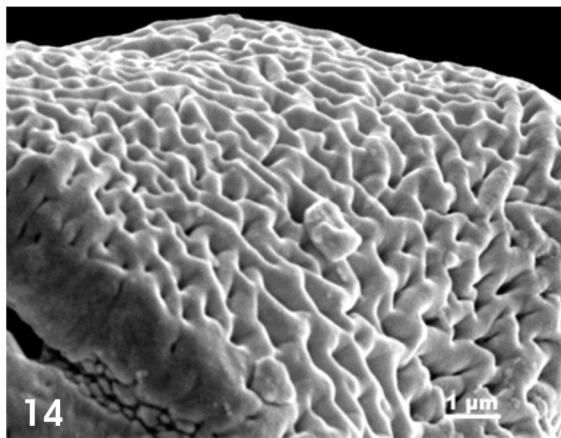
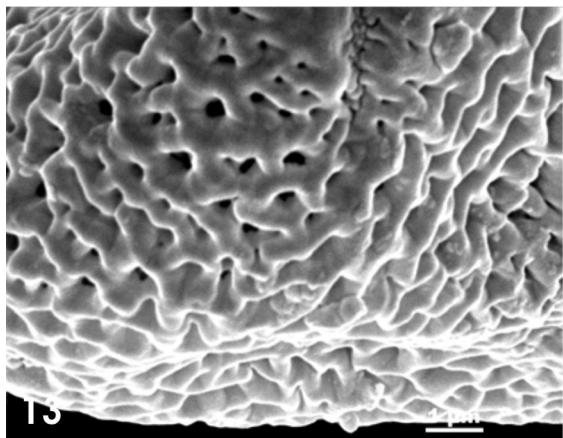
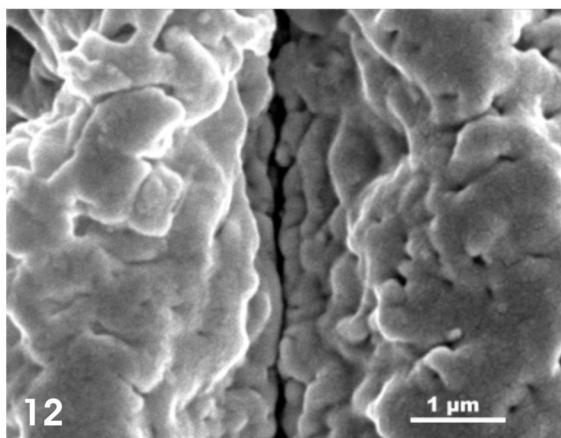
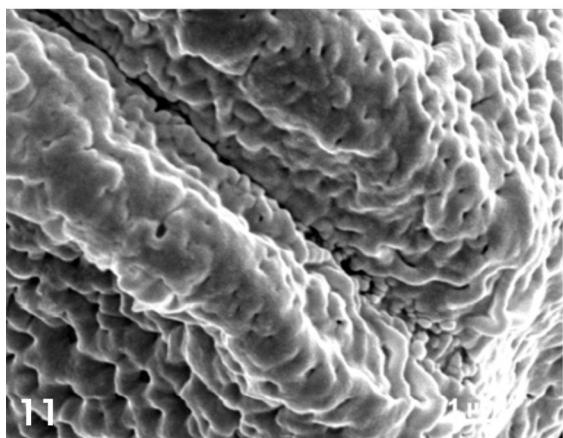
Abb. 11: Überblick des Colporus

Abb. 12: Detail des Porus

Abb. 13: Detail des Pols

Abb. 14: Detail des Mesocolpiums

Tafel 27



Tafel 28

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa* sp. fossil – Bockwitz, Deutschland (O-Oligozän)**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

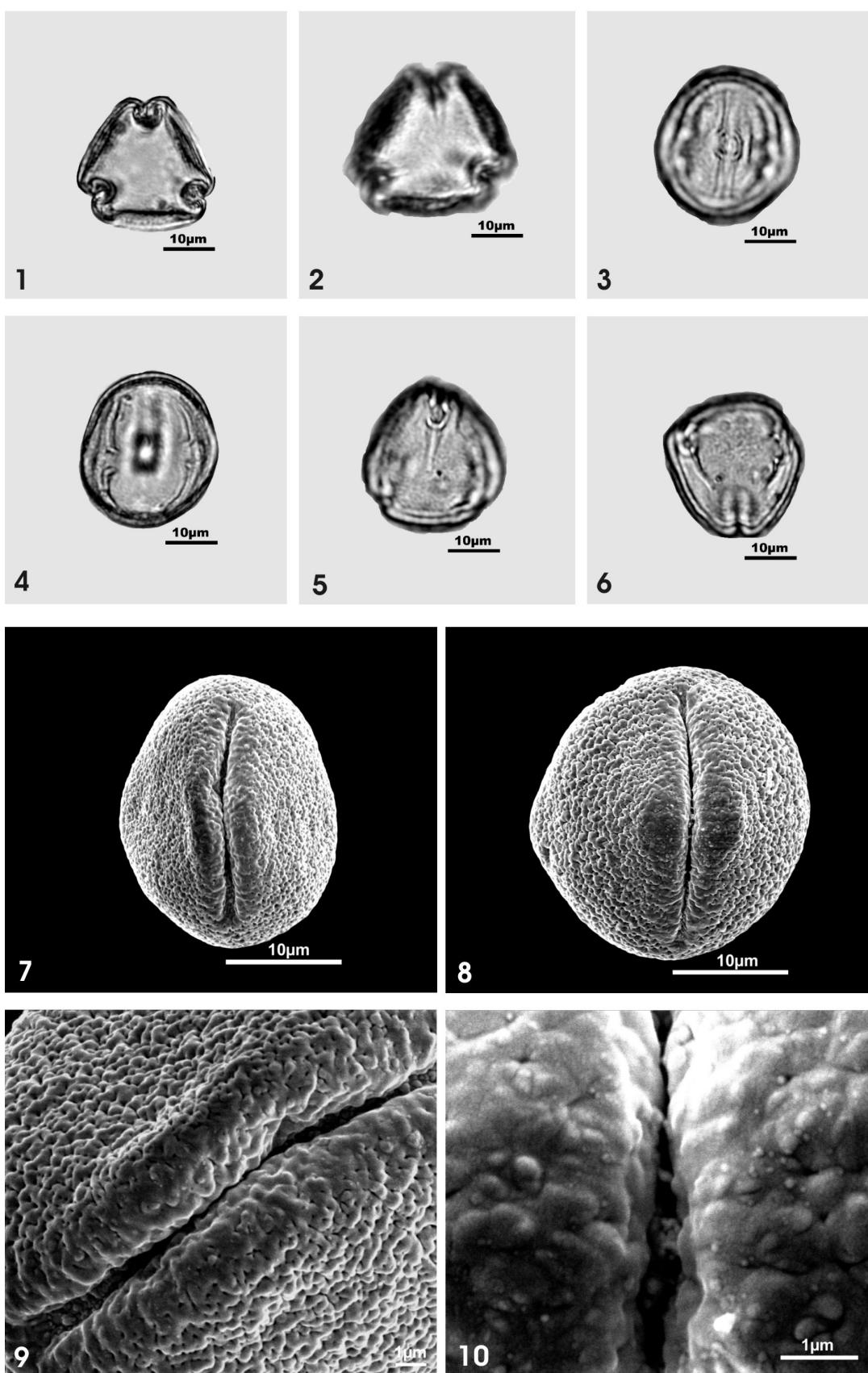
Abb. 7: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Überblick des Colporus

Abb. 10: Detail des Porus

Tafel 28



Tafel 29

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa* sp. fossil – Bockwitz, Deutschland (O-Oligozän)**

REM-Aufnahmen

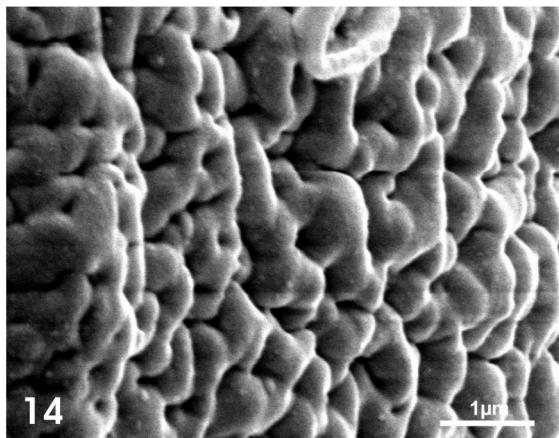
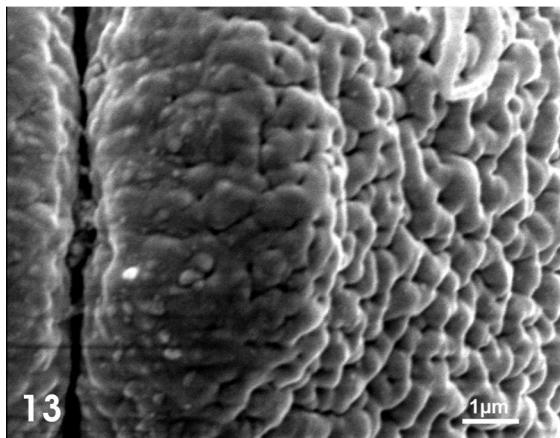
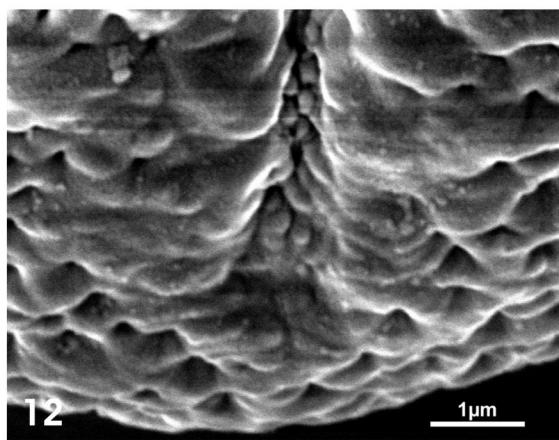
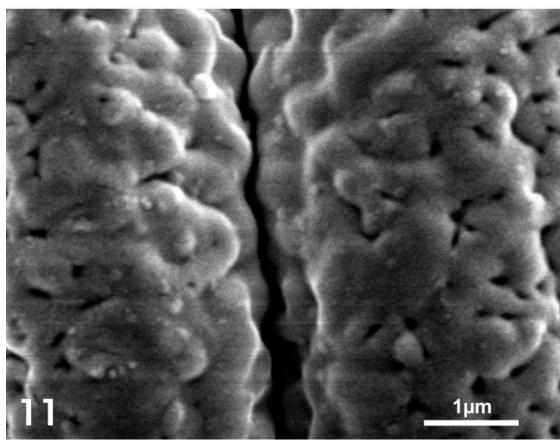
Abb. 11: Detail des Porus

Abb. 12: Detail des Colpus

Abb. 13: Überblick des Mesocolpiums

Abb. 14: Detail des Mesocolpiums

Tafel 29



Tafel 30

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa* sp. fossil – Lavanttal, Österreich (M-Miozän)**

LM-Aufnahmen

Abb. 1: Polansicht: optische Ebene äquatorial

Abb. 2: Polansicht: untere optische Ebene

Abb. 3: Äquatorialansicht: Colporus, obere optische Ebene

Abb. 4: Äquatorialansicht: Pori, untere optische Ebene

Abb. 5: Polansicht schräg: Colporus

Abb. 6: Polansicht schräg: Colpi

REM-Aufnahmen

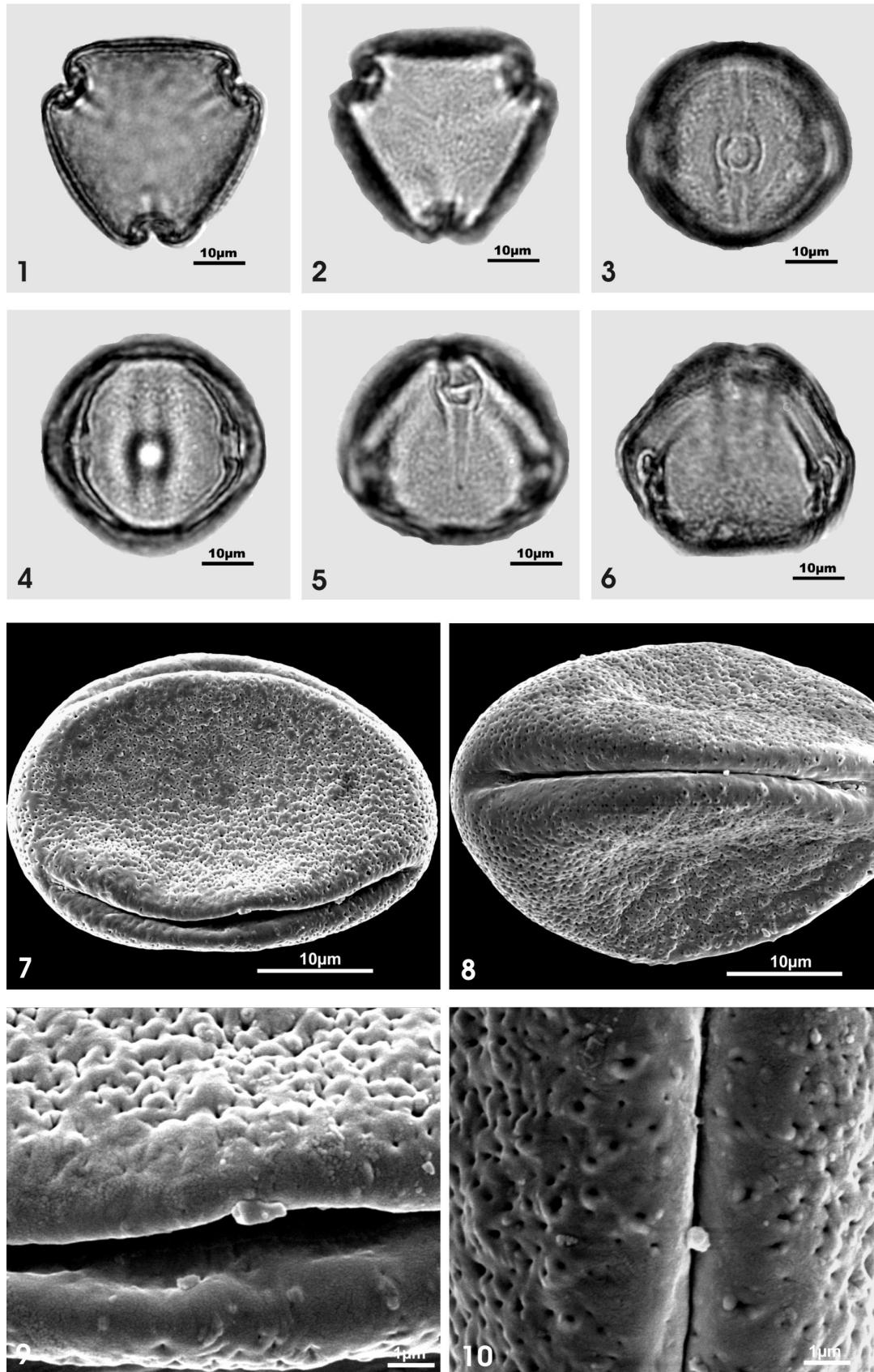
Abb. 7: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 8: Äquatorialansicht: Überblick

Abb. 9: Detail des Porus

Abb. 10: Detail des Porus

Tafel 30



Tafel 31

Nyssaceae DUMORT. (Tupelobaumgewächse; sourgum family)

***Nyssa* sp. fossil – Lavanttal, Österreich (M-Miozän)**

REM-Aufnahmen

Abb. 11: Überblick des Colporus

Abb. 12: Überblick des Colporus

Abb. 13: Detail des Porus

Abb. 14: Detail des Porus

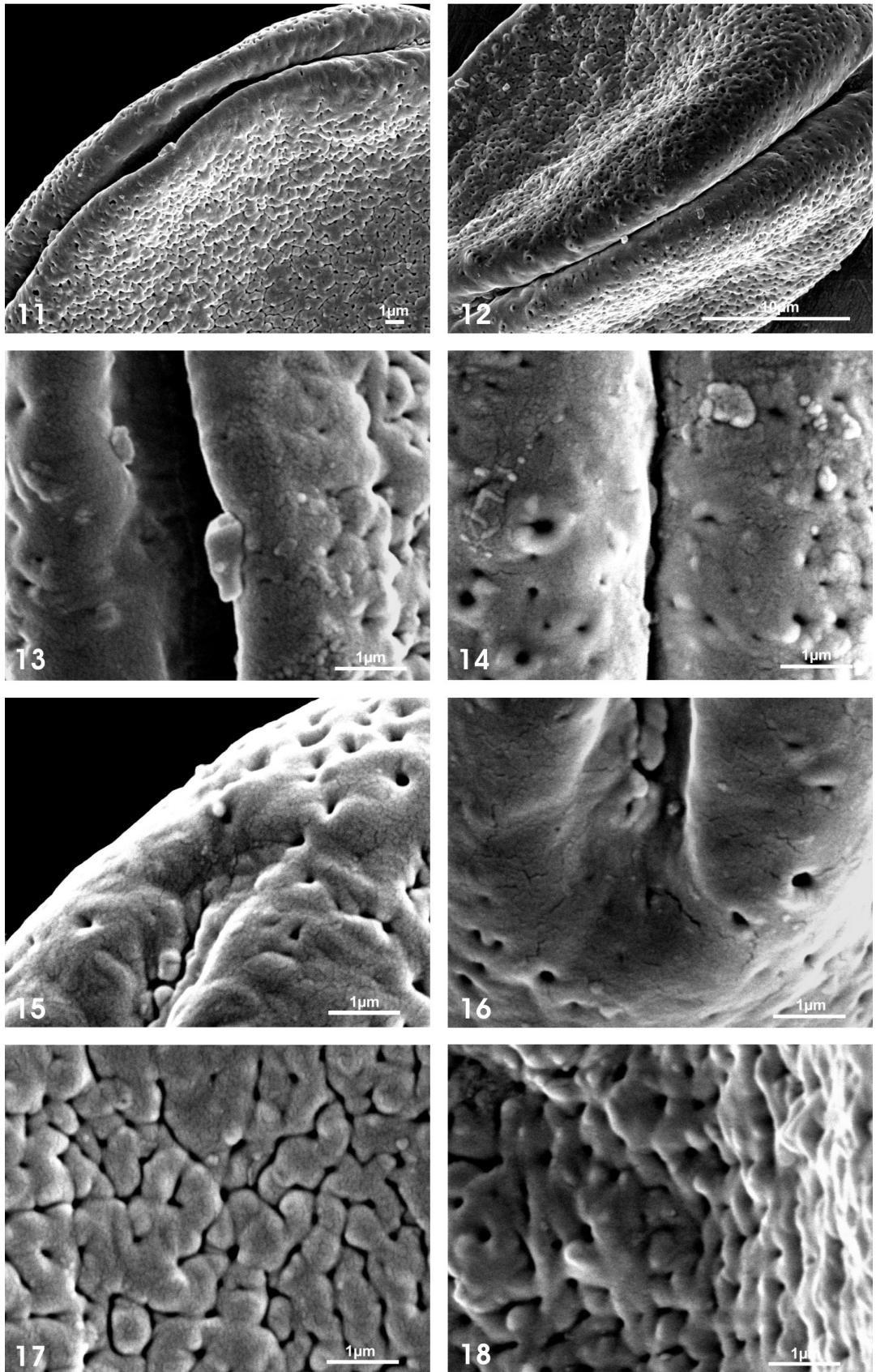
Abb. 15: Detail des Colpus

Abb. 16: Detail des Colpus

Abb. 17: Detail des Mesocolpiums

Abb. 18: Detail des Mesocolpiums

Tafel 31



LEBENSLAUF

WOLFGANG GÖSCHL

Persönliche Daten

Adresse	Neustiftgasse 87/2/1/5, A-1070 Wien
Geburtsdatum	16.7.1962
Familienstand	ledig
Staatsbürgerschaft	Österreich

Ausbildungen

2006	Kurs für Medienerschließung
1999	Abfallbeauftragtenausbildung
1986-	Studium Biologie/Warenlehre (Lehramt)
1982-	Studium Biologie/Erdwissenschaften (Lehramt)
10.3.1981	Matura

Berufspraxis

2008-2007	itworks, Kassatätigkeiten
2006-2002	Boehringer Ingelheim, Bibliothekstätigkeiten, Max Perutz Bibliothek
2003-1998	Universität Wien, Bibliothekstätigkeiten, Fachbibliothek für Biologie
1998-1992	Ammon KG, Hydrokulturtechnikbetreuer, Kundendienst
1991	Universität Wien, Bibliothekstätigkeiten (geringfügig), Fachbibliothek für Botanik
1991-1990	Body-Shop, Lager- und Inventurarbeiten (geringfügig)

1990-1982	Akademikerhilfe, Studentenportierdienste (geringfügig)
1986	Newag Niogas AG, Touristenbetreuung (Ferialjob)

**Sprachkenntniss
e**

Englisch

**Spezielle
Ausbildungen**

2006	Kurs für Konfokalmikroskopie
1986, 2004, 2006	Mehrere Kurse für das Lichtmikroskop
2004	Mehrere Kurse für das Rasterelektronenmikroskop
2001	Brandschutzbeauftragten-Kurs
1999	Abfallbeauftragtenausbildung
1986, 1993	Kurse für das Transmissionselektronenmikroskop
1985	Kurs für schwere Atemschutzgeräte
1980	Führerscheine: A, B, C, E, F, G