



universität
wien

DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Pollenmorphologische Untersuchung (LM, REM)
an Combretaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae
und Moraceae der Fundstelle Profen (Deutschland)“

verfasst von / submitted by

Christian Pichler

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2016 / Vienna, 2016

Studienkennzahl lt. Studienblatt /
degree programme code as it appears on
the student record sheet:

A 190 445 353

Studienrichtung lt. Studienblatt /
degree programme as it appears on
the student record sheet:

Lehramtstudium UF Biologie und Umweltkunde
und UF Spanisch

Betreut von / Supervisor:

ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Reinhard Zetter

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung.....	Seite 1
2. Material und Methoden.....	Seite 3
2.1 Beschreibung des Fundortes der Pollenprobe (Profen).....	Seite 3
2.2 Arbeitsmethode.....	Seite 3
3. Erhaltung und Fossilisation.....	Seite 7
3.1 Allgemeines zur Fossilisation.....	Seite 7
3.2 Einbettung und Lagerung.....	Seite 8
3.3 Erhaltung als Kohle.....	Seite 10
4. Paläobotanik: (Pollen-) Pflanzenverbreitung.....	Seite 13
4.1 Pflanzenwelt im Eozän in Mitteleuropa.....	Seite 13
4.2 Zusammensetzung der Probe im Vergleich.....	Seite 16
4.3 Beschreibung der untersuchten Pflanzenfamilien.....	Seite 17
4.3.1 Combretaceae.....	Seite 17
4.3.2 Fagaceae.....	Seite 20
4.3.3 Hamamelidaceae.....	Seite 24
4.3.4 Moraceae.....	Seite 27
5. Palynologie: Pollenmorphologie.....	Seite 30
5.1 Palynologie, Begriff und Geschichte.....	Seite 30
5.2 Grundlagen der Palynologie, Pollenentwicklung.....	Seite 31
5.3 Pollenmorphologie.....	Seite 35
5.3.1 Pollen Symetrie.....	Seite 35
5.3.2 Form und Größe.....	Seite 35
5.3.3 Pollenöffnungen (Aperturen).....	Seite 37
5.3.4 Pollenwand.....	Seite 38
5.3.5 Rolle der Pollenmorphologie bei der Bestimmung.....	Seite 41
5.4 Pollenterminologie.....	Seite 42
6. Beschreibung der Ergebnisse.....	Seite 44
7. Literatur- und Bildverzeichnis.....	Seite 47
Anhang	
Bild Tafeln (LM und REM).....	Seite 54
Zusammenfassung / Abstract.....	Seite 88

1. EINLEITUNG

Das Ziel der vorliegenden Diplomarbeit ist die pollenmorphologische Beschreibung von Vertretern aus vier Pflanzenfamilien. Diese Untersuchung soll Erkenntnisse liefern über Merkmale und Aussehen der vier Pollengruppen, welche nach dieser Methode noch nie beschrieben wurden.

Für die Arbeit wurde eine Pollenprobe aus der Braunkohletagebau Profen untersucht, welche sich in Sachsen-Anhalt in Zentral-Deutschland befindet. Das Sediment ist Teil des Weißelster Beckens, welches sich aus Schichten des mittleren Eozän und des Pliozän zusammensetzt. Die Palynoflora dieser Fundstelle ist dem Mittel- bis Ober-Eozän zuzuordnen.

Durch den Einsatz von modernen mikroskopischen Methoden wie dem Rasterelektronenmikroskop (REM) erlangte die Pollenmorphologie immer größere Vollkommenheit. So wurde die gesamte Pollenforschung derart erweitert, dass es im Jahr 1943 notwendig erschien die neue Bezeichnung Palynologie für dieses Spezialgebiet der Botanik einzuführen. Die Pollenmorphologie ist eine wichtige taxonomische Methode; heute werden unter anderem mit Hilfe der Pollenmorphologie die systematische Einteilung des Pflanzenreiches unterstützt.

Für die pollenmorphologische Untersuchung von fossilen Pollenkörnern wurde für diese Arbeit die Einzel-Korn Technik nach ZETTER 1989 und FERGUSON et al. 2007 angewandt. Es handelt sich um eine kombinierte Untersuchung von Lichtmikroskop (LM) und Rasterelektronenmikroskop (REM). Mithilfe dieser Methode wurden in dieser Arbeit Vertreter von vier Pflanzenfamilien untersucht: Combretaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae und Moraceae.

Der Schwerpunkt dieser Diplomarbeit liegt in der Pollenmorphologischen Untersuchung von Vertretern der genannten Familien, wobei der Untersuchung der Oberflächenskulptur der Pollenkörner mithilfe des REM eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt wird. Deshalb liegt der Schwerpunkt bei den Bildtafeln auf REM Aufnahmen.

Um diese Bilder deuten zu können, werden in Kapitel 5 dieser Arbeit die Kriterien erklärt und genannt, nach welchen die Pollen bestimmt werden. In Kapitel 4 werden jene 4 Pflanzenfamilien genauer beschrieben, aus welchen in dieser Arbeit Vertreter pollenmorphologisch untersucht wurden. Hier liegt der Schwerpunkt auf der Systematik, Fossilgeschichte und Verbreitung. Es gilt die Charakteristika jeder Pflanzenfamilie zu

erfassen. In Kapitel 3 wird die Fossilisation und Erhaltung von pflanzlichem Material wie Pollenkörner erläutert. Des Weiteren wird der Prozess der Inkohlung erklärt, da die Pollenprobe aus einem Braunkohlegebiet (Profen) stammt. Es soll verstanden werden, warum im Braunkohlegebiet Pflanzenreste so gut erhalten bleiben. Abschließend werden in Kapitel 6 die Ergebnisse der pollenmorphologischen Untersuchung genannt und bewertet.

Für diese Diplomarbeit wurde ausgewählte Literatur schwerpunktmäßig herangezogen. KLAUS (1986) diente zur Beschreibung der Erhaltung und Fossilisation von Pflanzenmaterial in Kapitel 3. Für die Beschreibung der Pflanzenfamilien in Kapitel 4 wurde vor allem „Angiosperm Phylogeny Website“ von STEVENS (2012) und die Tertiäre Vegetationgeschichte Europas von MAI (1995) herangezogen. HESSE et al. (2009) diente als Grundlage für die Beschreibung der pollenmorphologische Untersuchung in Kapitel 5.

Die Bildtafeln wurden alle im Zuge dieser Diplomarbeit selbst erstellt bzw. mit dem Lichtmikroskop (LM) und dem Rasterelektronenmikroskop (REM) photographiert. Die Bilder wurden in weiterer Folge mit einem Photoprogramm (Gimp 2.8) bearbeitet, um die Qualität zu optimieren.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Beschreibung des Fundortes der Pollenprobe (Profen)

Die Pollenprobe, welche in dieser Arbeit untersucht wird, stammt aus dem Fundort Profen, welcher sich in Sachsen-Anhalt in Zentral-Deutschland befindet. Es handelt sich um einen Braunkohletagbau, welche von der Firma MIBRAG betrieben wird. Das Alter der Braunkohle wird auf 20 – 45 Mio Jahre geschätzt. Die Kohlenflöze, welche man hier vorfindet sind Böhlener Oberflöz, Thüringer Hauptflöz und Sächsisch-Thüringisches Unterflöz. Pro Jahr werden 35 – 40 Mio. m³ abgebaut. (<http://www.mibrag.de>)

Das Sediment von Profen ist Teil des Weißelster Beckens, welches sich aus Schichten des mittleren Eozän und des Pliozän zusammensetzt. Die Geologie von Profen wurde von PÄLCHEN und WALTER (2011) beschrieben, welche darauf hindeuteten, dass die ältesten Teile der Profen Sedimente, von wo die Sporenproben stammen, in die Zeit von Mittel-Eozän (Bartonian) einzuordnen sind. Die Palynoflora von Eozän-Sedimenten aus Profen wurde zuerst von KRUTZSCH und LENK (1973) lichtmikroskopisch beschrieben. Die Palynoflora ist ganz klar dem Eozän zuzuordnen. Auch die meisten Palynomorphae deuten auf Mittel-Eozän hin, wobei einige Elemente auch in ein frühes Spät-Eozän einzuordnen sind (KRUTZSCH & LENK, 1973; ZETTER R., pers. Obs.). (MANCHESTER et al., 2015)

2.2 Arbeitsmethode

Vorbereitung der Pollenprobe

1 ml einer organischen Feuchtablagerung enthält zwischen 10.000 und 1.000.000 Pollen und Sporen. Vor einer mikroskopischen Untersuchung müssen die Pollenproben technisch aufbereitet werden, weil eine weit größere Menge an Sedimentkomponenten enthalten ist. Aufgrund der großen chemischen Widerstandsfähigkeit der Sporopollenine kann die Aufbereitung der Proben durch chemische Behandlung mit Säuren und Laugen geschehen, welche störende Materialkomponenten auflösen. Zwischen den Behandlungsschritten wird der pollenhaltige Rückstand von den gelösten Stoffen durch mehrmaliges Auswaschen und Abzentrifugieren getrennt. Auf diese Weise kommt es zu einer Anreicherung des Pollens in der Probe. Die Acetolyse, das Kochen der Probe mit Essigsäureanhydrid und Schwefelsäure, muss durchgeführt werden, um Zellulose zu entfernen. Mineralische Partikel, welche die größten Probleme in der Pollenpräparation bereiten, werden durch Flotation (Schwereretrennung) entfernt. Nach der chemischen Behandlung wird die Probe in Glycerin aufgenommen und in kleine verschließbare Gläschen überführt. Das Pollenkonzentrat ist in dieser Form über län-

gere Zeit haltbar und kann archiviert werden. Aus diesem Konzentrat kann man Teilproben entnehmen und auf Objektträgern Ausstrichpräparate anfertigen. (JACOMET und KREUZ, 1999)

Bestimmung der Pollen und Sporen

Bei der Pollenbestimmung werden Ausstrichpräparate auf Objektträgern mit einem Durchlicht-Mikroskop mit Kreuztisch systematisch durchgemustert. Die Bestimmung der Pollenkörner erfolgt in Form sogenannter Pollentypen. Nach JACOMET und KREUZ (1999) ist ein Pollentyp definiert als die Gesamtheit derjenigen Pollenkörner, die aufgrund morphologischer Kriterien nicht unterscheidbar sind, sich aber aufgrund ihrer Morphologie von anderen Pollentypen abgrenzen lassen. Ein Pollentyp kann einer Art entsprechen, ebenso einer Gattung, einer Familie oder einer Gruppe von Arten. Für die Ansprache der Pollentypen ist wie bei den pflanzlichen Großresten eine Vergleichssammlung mit rezentem Material erforderlich. Dazu nimmt man von frisch gesammelten oder von getrockneten Pflanzen eines Herbars die Staubgefäße (Antheren), acetolysiert sie und stellt Präparate her. (JACOMET und KREUZ, 1999)

REM (Raster-Elektronen-Mikroskop)

REM Techniken können das Lichtmikroskop nicht ersetzen, aber sie machen uns eine große Menge mehr an Informationen verfügbar, vor allem im Bezug auf die Ornamentation (äußere Struktur) der Pollenkörner. Methoden zur Präparierung der Arbeitsproben für das REM sollten das Pollenkorn möglichst in seinem Originalzustand erhalten. Trotzdem sollten aber Pollen-Ummantelungen von der Pollenoberfläche entfernt werden, damit bei der Untersuchung keine Einzelheiten verloren gehen. Für das REM ist kann die Acetolyse eventuell schädlich sein, weil sie Details bei den Aperturen und sensible Exine zerstören kann. Jedoch ist für die kombinierte Methode von LM und REM die Acetolyse unumgänglich, da beim LM ohne Acetolyse keine brauchbaren Ergebnisse erhalten werden. Diese Methode wird im nächsten Punkt beschrieben. Außerdem sind die Ergebnisse beim REM auch mit Acetolyse sehr brauchbar.

Einzel-Korn Technik (ZETTER 1989, FERGUSON et al. 2007)

Für die pollenmorphologischen Untersuchungen dieser Diplomarbeit wurde die Einzel-Korn Technik nach ZETTER und FERGUSON angewandt. Es handelt sich um eine kombinierte Untersuchung von Lichtmikroskop (LM) und REM durchgeführt. Die einzelnen Schritte sollen nun genauer beschrieben werden.

Eine Probe aus Profen wurde, wie bereits beschrieben, mit Salzsäure und Flusssäure behandelt, um die anorganischen Bestandteile zu entfernen. Als weiterer Schritt wurde die Probe anschließend acetolysiert und zur Aufbewahrung mit Glycerin

vermischt.

Mein nächster Arbeitsschritt war, mehrere Abstriche der Probe auf Objektträger unter dem LM zu untersuchen. Spezifische Pollenkörner von besonderem Interesse wurden an den Rand des Glycerinabstriches gepinselt. Dies geschah mithilfe einer Präpariernadel, an welche ein nasales Haar befestigt wurde. Das einzelne Pollenkorn wurde mit der Präpariernadel aufgenommen und in einen eigenen Glycerintropfen eines separaten Objektträgers transferiert. Auf diese Weise wurden Pollenkörner von verschiedenen Pflanzengruppen aus der Probe sortiert und auf verschiedenen Objektträgern gesammelt. Die Objektträger wurden beschriftet. Da keine Deckgläser verwendet wurden, war es wichtig, diese in einer Schutzhülle zu verwahren, um den Niederschlag von rezenten Pollen und Staub zu verhindern. Aus diesen Pollengruppen wurden schließlich vier Pflanzenfamilien für die weiteren Untersuchungen der Diplomarbeit ausgewählt. Es handelte sich um Pflanzengruppen, welche in dieser Form noch nicht untersucht und beschrieben wurden: Combretaceae gen. et spec. indet, Hamamelidaceae gen. et spec. indet, Moraceae gen. et spec. indet und *Eotrigonobalanus* sp. (Fagaceae).

Auf diese Weise konnten nun die ausgesuchten Pollenkörner ungestört unter dem LM abphotographiert werden. Das verwendete LM nennt sich Nikon Eclipse. Damit die Photos der Pollenkörner eine gute Qualität aufweisen, war es wichtig, dass diese im Glycerintropfen nicht zu tief und nicht zu flach lagen. Die Pollenkörner sollen vom Glycerin gut umschlossen sein, sich jedoch auch nicht zu tief im Tropfen befinden. Da keine Deckgläser verwendet wurden, war es möglich, dass das Korn in verschiedenen Position photographiert wurde. In den meisten Fällen erwies es sich aber sehr schwierig von jedem Pollen eine Polansicht und Äquatorialansicht zu erhalten. Am einfachsten war es bei *Eotrigonobalanus* sp. und Hamamelidaceae gen. et spec. indet, wodurch es nur bei diesen beiden Gruppen mehrere Ansichten gibt. Nachdem genügend Photos gemacht wurden, wurde das Pollenkorn für das REM vorbereitet. Da diese Arbeitsschritte irreversibel sind, musste sichergestellt sein, dass alle nötigen Aufnahmen mit dem LM abgeschlossen waren.

Die Pollenkörner wurden nun auf ein REM-Aluminium-Tischchen übertragen. Als ersten Schritt wurde dem Tischchen mit einer Nadel eine Beschriftung eingeritzt. Des Weiteren wurde das Tischchen nach dem Ritzen, noch bevor das Pollenkorn darauf platziert wurde, mit Alkohol gesäubert, um jegliche Verunreinigung zu vermeiden. Danach wurde ein weiterer Tropfen Alkohol auf das Tischchen aufgetragen, wohin das Pollenkorn transferiert wurde. Durch den Alkohol wurde das Korn von den Glycerinresten befreit. Um das Verschmutzen der Proben zu verhindern, wurde das Tischchen sofort in eine Aufbewahrungsbox gegeben.

Der nächste Schritt der Probenvorbereitung nennt sich Sputtern. Bei diesem

Vorgang wurde die Probe mit einer sehr feinen Goldschicht überzogen. Ein Edelmetall wie Gold oder Platin bewirkt, dass der Elektronenstrahl des REM nicht zu tief in die Probe eindringt. Auf diese Weise kann der von der Kathode emittierte Elektronenstrahl aus der auf die Objekte aufgebrauchte dünne Goldschicht Sekundärelektronen schlagen, welche vom Detektor zu einem Bild verarbeitet werden. Des Weiteren bewirkt die Goldschichtung eine Entladung des Objektes. Das Objekt sollte deshalb mehrere Male besputtert werden, damit die Goldschicht auf der Probe genügend Auflagefläche auf dem REM-Tischen hat, und somit die Ladung des Objekt abfließen kann. Geschieht dies nicht, so erhält man ein Bild mit Störungen. Nach zweimaligen Sputtern musste festgestellt werden, dass ein weiterer, dritter Vorgang notwendig war, da es bei manchen Bildern zur Bildung von Störungen kam. Das Sputter ist der letzte Schritt, bevor das Objekt im REM betrachtet werden kann. Das REM, welches bei dieser Arbeit benutzt wurde, nennt sich JEOL 6400.

Die digitalen Bilder, welche anhand des LM und REM erhalten wurden, mussten nun mit einem Bildprogramm bearbeitet werden, um für die wissenschaftliche Arbeit tauglich zu sein. Als Bildbearbeitungsprogramm wurde GIMP 2.8 verwendet. Mithilfe dieses Programms wurde ein neutraler Hintergrund hinzugefügt, welcher einen deutlichen Kontrast zum Pollenkorn bildete. Für die Bilder des LM wurde ein heller Hintergrund gewählt, während bei den Bildern des REM ein schwarzer Hintergrund verwendet wurde. Außerdem war es wichtig einen Maßstab bei jeder einzelnen Photographie einzufügen, damit für den Betrachter die Größe des Objektes abschätzbar und vergleichbar ist. Um einen richtigen Maßstab einfügen zu können, musste beim LM ein Maßstab in der richtigen Vergrößerung abfotografiert werden. Beim REM wurde schon automatisch ein Maßstab abgebildet, was die weitere Arbeit erleichterte. Für die weitere Optimierung der Bilder wurde auch die Helligkeit und der Kontrast verändert. Dadurch wurde die Oberflächenstruktur der Pollenkörner noch deutlicher. Nach diesen Schritten konnten die Bilder nun für die Tafeln der Diplomarbeit verwendet werden.

3. ERHALTUNG UND FOSSILISATION

3.1. Allgemeines zur Fossilisation

Eine grundlegende Voraussetzung paläobotanischer Arbeit ist die Erhaltung und Ablagerung pflanzlichen Materials nach Absterben der Pflanzen in einem konservierenden Milieu. Es stellt keine Selbstverständlichkeit dar, dass pflanzliche Reste überhaupt erhalten bleiben. Denn organisches Material wird von Kleinstlebewesen, Pilzen und Bakterien zersetzt und letztendlich mineralisiert. Am Ende bleiben nur Huminstoffe und pflanzenverfügbare anorganische Stoffe übrig. Auf diese Weise gehen die morphologischen und anatomischen Strukturen der Pflanzenteile verloren. Objekte, die bei Arbeiten der Paläobotanik untersucht werden, sind biologisch tot. Proteine, Stärke, Nukleine und andere empfindliche oder wasserlösliche Substanzen sind bis auf wenige Ausnahmen weitgehend verschwunden.

Ob dieser natürliche Abbauprozess verhindert oder wenigstens verlangsamt wird, hängt von mehreren Faktoren des Milieus ab, in das die Pflanzenteile eingebettet sind. Solche Faktoren sind Temperatur, Feuchtigkeit, Sauerstoff- und Nährstoffgehalt und pH-Wert. Diese Bedingungen beeinflussen auch das Vorhandensein und die Art der zersetzenden Kleinlebewesen und Mikroorganismen. Des Weiteren gibt es zu bedenken, dass die Erhaltung auch von dem Zustand der Pflanzenreste abhängt, zu dem Zeitpunkt der Ablagerung. (JACOMET und KREUZ, 1999)

Fossil – subfossil – rezent

Es stellt sich die Frage, ab welchem Zeitpunkt eine abgestorbene Pflanze, welche in ein Substrat eingebettet ist, als echtes Fossil zu bezeichnen ist. Das Absterben allein ist kein Kriterium, auch nicht die unmittelbare Einbettung und Erhaltung. Nach Übereinkunft wurde definiert, dass ab einer künstlichen Grenze von 10.000 Jahren, alle eingebetteten Pflanzenteile als fossil zu bezeichnen sind. Die Zeitmarke deckt sich mit der Beendigung des letzten deutlichen Klimarückschlages nach der Eiszeit und fällt mit dem Beginn einer allmählichen Erwärmung bis zur Gegenwart zusammen. Abgestorbene und eingebettete Pflanzen, die jünger als 10.000 Jahre sind, werden als subfossil bezeichnet. Pflanzen, die noch Lebensfunktionen zeigen, abgestorbene Teile, die nicht in ein Substrat eingebettet und chemisch verändert sind und der geologischen Gegenwart angehören, werden als rezent bezeichnet. (KLAUS, 1987)

Organerhaltung und Nomenklatur

Tierkörper werden meist durch Knochen und Gehäuseteile, jedoch kaum durch Weichteile überliefert. Bei Pflanzen bleibt neben der Körperform meist auch der feinzellige Gerüstbau, sowie die widerstandsfähige Außenhaut erhalten. Eine weitere typische

Eigenschaft ist, dass noch vor oder während der Fossilisation die Pflanze in einzelne Organe oder Teile davon zerfällt. Es ist nur selten der Fall, dass ein gesamter Pflanzenkörper mit Blättern, Stamm, Wurzeln, Blüten und Früchten im Zusammenhang erhalten bleibt. Manche Teile lösen sich schon zu Lebzeiten der Pflanze aus biologischen Gründen wie z. B. Pollenkörner, Früchte, Samen und Blätter. Nach dem Absterben und beim Transport zur Einbettungsstelle zerfällt der Pflanzenkörper meist vollständig. Die Teile werden unabhängig voneinander, gewöhnlich nach Größe, Gewicht, Schweb- und Schwimmverhalten, sortiert, verdriftet und eingebettet.

Um auf die systematische Stellung der Mutterpflanze schließen können, werden Morphologie und Histologie herangezogen. In vielen Fällen verbleiben bei der Bestimmung diesbezüglich Unsicherheiten. Man begnügt sich dann mit der nomenklatorischen Kennzeichnung der fossilen Organe in der Weise, dass man an den Gattungsnamen eine Organ-kennzeichnende Endung anfügt. So erhalten Pollen die Endung -pollenites und Laubblätter die Endung -phyllum. (KLAUS, 1987)

3.2 Einbettung und Lagerung

Die Organe werden normalerweise entweder direkt am Standort der Mutterpflanze, oder in nächster Nähe eingebettet und fossil erhalten bleiben. Man spricht dann von autochthoner Lagerung (Primäre Lagerstätte). Der Lebensraum entspricht dem Ablagerungsraum. Häufiger werden die Pflanzenteile mehr oder weniger weit wegtransportiert und sinken in einem ruhigen Gewässer in den Bodenschlamm ab. Man spricht in diesem Fall von allochthoner Lagerung. Erfolgt die Einbettung der Pflanzenteile ungeachtet der Entfernung vom Lebensraum in gleichzeitig gebildeten Sedimentschichten, so bezeichnet man ihre Lagerung als „synchron“. Je nach Distanz vom Lebensort lässt sich zwischen synchron autochthoner und synchron allochthoner Ablagerung unterscheiden. Tritt der Fall ein, dass Millionen Jahre nach der ersten Einbettung, die Fossilien in ein anderes frisches und wesentlich jüngeres Sediment abgelagert werden, spricht man von einem „heterochron, allochthonem“ Fossil (sekundäre Lagerstätte). (KLAUS, 1987)

Pollenproduktion und Verbreitung

Ein Grund warum Pollenkörner für die Forschung wichtig sind, ist deren gleichmäßige Streuung in großen Mengen über etwas weitere Distanzen. Das Verbreitungsmedium spielt hierbei eine wichtige Rolle. Windblütige (anemophile) Pflanzen produzieren nicht nur viele Pollen, sondern streuen auch am weitesten und gleichmäßigsten. Bei tierbestäubenden (zoophilen) Pflanzen ist die Verbreitung gezielter, meist jedoch auf geringere Distanzen und auf geringe Produktion beschränkt. Daher gelangen derarti-

ge Pollenkörner eher seltener in Sedimente. Die geringste Produktion und Verbreitung zeigen hydrophile Pflanzen (z.B. *Myriophyllum*). Sie sind daher im Sediment stark unterrepräsentiert. Der durch den Wind verstreute Pollenniederschlag lässt sich nach Einzugsgebiet und Produktionsentfernung in 5 Zonen gruppieren:

1. **Ortsniederschlag** stellt die Hauptmasse des Pollenniederschlages am Einbettungsort dar. Der Pollen stammt von jenen Pflanzen, die unmittelbar am Standort wachsen, beispielweise am Rand eines Moores oder Sees. (ca. 50%)
2. **Umgebungs-niederschlag** stammt von Pflanzen aus einem Umkreis von 500m, vom Sedimentationsort. (ca. 30%)
3. **Nahflugpollen** bezeichnet man Pollen im Umkreis von 10 km Entfernung. (ca. 15%)
4. **Weitflugpollen** reicht von 10 – 100 km Entfernung. (ca. 2%)
5. **Fernflug** stammt von seltenen Pollenkörnern, welche Distanzen weit über 100 km zurücklegen. Sie spielen zwar im Spektrum einer Ablagerung prozentuell so gut wie keine Rolle, jedoch ist das vereinzelte Vorkommen von Interesse. (<1‰) (KLAUS, 1987)

Der Fernflugpollen darf in einem Spektrum nicht überbewertet werden. Er liegt in der rezenten Pollenflora meistens im Promillebereich. Von diesem ist der sogenannte Sekundärpollen in einem Spektrum zu unterscheiden. Darunter versteht man den aus älteren Schichten ausgearbeiteten und resedimentierten Pollen. So können sich im Untergrund eines Torfmoores Tonschichten mit einer autochthonen Spätglazialpollenflora befinden, die als Beimischung aufgearbeitete Tertiärpollen mitführen. Meist sind ältere Pollenkörner abgeflacht und auch in der Farbe verschieden und daher in den Spektren von den holozänen Pollenkörnern unterscheidbar.

Eine Gemeinschaft lebender Organismen wird als Biozönose bezeichnet. Solche Verhältnisse werden bei Fossilgemeinschaften so gut wie nie angetroffen. Da die Fossilien nach den Regeln der Transportsortierung und anderen Selektionskriterien geordnet werden, spricht man von Grabgemeinschaften, den Oryktozönosen. (KLAUS, 1987)

Vorgang der Einbettung

Normalerweise tritt durch Bakterien, Pilzbefall und die chemisch-physikalische Wirkung eine vollständige Zersetzung und Auflösung von Pflanzenteilen ein. Nur unter besonderen, eher selteneren Bedingungen kann Pflanzensubstanz über lange Zeiträume hindurch erhalten bleiben, wobei es zu chemischen und physikalischen Veränderungen der Substanz kommt. Primär ist zur Erhaltung der Pflanzenteile eine Einbettung unter Sauerstoffabschluss erforderlich. Geschieht die Einbettung und Zudeckung so

rasch, dass Sauerstoffzutritt und Mikrobentätigkeit dauerhaft unterbunden werden, so wird das Blatt erhalten bleiben. Es unterliegt lediglich chemischen und physikalischen Veränderungen. Tritt noch vor der Zudeckung mikrobielle Zersetzung des organischen Restes ein, dann bleibt lediglich die Hohlform des ersten Abdruckes übrig. Wird diese neuerlich durch z.B. Seeschlamm zugefüllt und verfestigt, verbleibt ein Halbreliet im oberen Sediment. Durch chemische Veränderungen kommt es zu einer allmählichen Kohlenstoffanreicherung, durch welche die Farbe von gelb in braun und schwarz verändert wird. Die physikalische Veränderung geschieht durch den infolge Überlagerung immer größer werdenden Gesteinsdruck, durch welchen eine Abflachung und Auspressung von Wasser geschieht. (KLAUS, 1987)

Erhaltungsmöglichkeiten von Pflanzenresten

Man kann folgende Erhaltungsformen unterscheiden:

1. Organische Erhaltung: Kohle, Harze, Wachse
2. Anorganische Erhaltung: Echte Versteinerungen (Intuskrustation)
3. Anorganische Abformungen: Inkrustationen, Steinkerne
4. Pflanzen mit Mineralskelett

Da für diese Arbeit nur die organische Erhaltung, und hier die Erhaltung als Kohle, von Bedeutung ist, wird einzig diese in der weiteren Arbeit behandelt. Wie bereits erwähnt, kann Pflanzensubstanz nur unter ganz bestimmten, relativ selten auftretenden Einbettungsbedingungen für Jahrtausende als organische, allmählich veränderte Materie erhalten bleiben. (KLAUS, 1987)

3.3 Erhaltung als Kohle

Der häufigste Erhaltungszustand ist jener der Kohle. Dadurch unterscheiden sich fossile Pflanzen grundsätzlich von der Mehrzahl der Tierfossilien. Nach dem Absterben der Pflanze führt eine Anreicherung von Kohlenstoff im organischen Molekül zur Entstehung von Kohle. Dabei können zwei verschiedene Wege eingeschlagen werden, jenen der Inkohlung und jenen der Verkohlung. Inkohlung ist der viel häufigere Vorgang in der geologischen Vergangenheit, Verkohlung kommt hingegen eher nur im Ausnahmefall vor. Auf Inkohlung lassen sich die Dunkelfärbung und strukturelle Erhaltung vieler unserer Pflanzenfossilien im Gestein zurückführen. Bei großen Ansammlungen von Pflanzenresten, den Rohstofflagern der geologischen Vergangenheit, führt dies zur Kohle als Gestein. (KLAUS, 1987)

Inkohlung

Inkohlung ist ein irreversibler Prozess, welcher schrittweise in charakteristischen aber überlappenden Etappen verläuft. Er lässt sich in drei Abschnitte gliedern, welcher chronologisch ist: Mikrobiologischer Prozess, Chemischer Prozess und physikalischer Prozess. Als Mikrobiologischer Prozess ist die Tätigkeit verschiedener Bakterien und Pilze zu nennen, welche stoffliche Veränderungen herbeiführen, bevor sie durch Sauerstoffmangel und durch die Senkung des pH-Wertes absterben. Beim chemischen Prozess vollzieht sich in erster Linie eine intensive Fortsetzung der Huminsäurebildung. Es kommt zur Bildung sehr saurer, braun gefärbter, dunkler Huminsubstanzen, aromatische Verbindungen, Polymere des Hydroxychinons. Diese neigen besonders bei Oxydationseinfluss zu Braunfärbungen. Weitere chemische Veränderungen treten erst im Verlauf der Diagenese ein, die durch physikalische Parameter eingeleitet werden. Die beiden ersten Inkohlungsprozesse werden als Vertorfung zusammengefasst. An ihrem Ende steht eine abgestorbene, mikrobienfreie, Pflanzensubstanz in stark saurem Milieu, welche in ihrer chemischen Struktur noch kaum verändert ist. Der Physikalische Prozess setzt nach der Vertorfung ein. Durch Temperatur, Druck und Zeit kommt es zu einer deutlich gesteigerten C-Anreicherung. Der Druck erhöht sich durch Gesteinsüberlagerung. Durch den größer werdenden Druck kommt es zur Wasserabgabe bis in den Bereich des Zellwassers und Molekularwassers. Die Temperatur, welche der entscheidende Inkohlungs faktor ist, nimmt entsprechend der geothermischen Tiefenstufe zu. Eine Temperaturerhöhung bewirkt eine doppelte Reaktionsgeschwindigkeit. Je länger Druck und Temperatur auf den Pflanzenkörper wirken, desto weiter schreitet die C-Anreicherung fort. Der Faktor Zeit spielt aber nur eine untergeordnete Rolle. (KLAUS, 1987)

Ursprünglich wurde angenommen, dass nur Zellulose Träger der Inkohlung sei. Entsprechend neuerem Stand der Forschung werden so gut wie allen Pflanzensubstanzen in den Inkohlungsprozess einbezogen wie Lignin, Zellulose, Cutin, Suberin, Sporopollenin, Pektine und sogar Proteine und Chitin werden in ähnlicher Weise umgebaut. Interessant ist das seltene Vorkommen inkohlter Zellkerne bei Pollenkörnern. MILLAY und Mitarbeiter zeigen an eindrucksvollen Beispielen die Erhaltung von Zellkern und Prothalliumzellen an fossilen Pollenkörnern des Ober-Karbons in Amerika. Sie geht sogar soweit, dass noch Kernstrukturen mit Chromosomen zu erkennen sind. (KLAUS, 1987)

Inkohlungsreihe

Torf ist eine huminsäure, wasserreiche Anhäufung von abgestorbenen Pflanzengerüstsubstanzen mit Eiweiß- und Fettkomponenten. Wird rezente Pflanzensubstanz unter den vorher geschilderten Bedingungen dem mikrobiologischen und chemischen

Inkohlungsprozeß ausgesetzt, so beginnt die Ver torfung. Die Elementzusammensetzung zeigt noch große Ähnlichkeit mit der rezenten Pflanzensubstanz.

Braunkohle entsteht, wenn nach den ersten Inkohlungs schritten der Ver torfung die Faktoren der Diagenese einwirken. Es kommt zur allmählichen C-Anreicherung unter gleichzeitiger Abgabe von Wasser und flüchtigen Verbindungen, wie O₂ und CO₂ und in geringem Maße CH₄. Das biochemische Ver torfungs stadium geht in die geochemischen Inkohlungsstadien über. In der Braunkohle sind noch Huminsäuren nachweisbar. Der größte Anteil geht aber schon in die eher neutralen Humine über.

Steinkohle reift heran, wenn es zur Temperaturerhöhung im Bereich der geothermischen Tiefenstufe und einer damit verbundenen Abwanderung flüchtiger Bestandteile kommt. Steinkohlen sind meist auch tief eingesenkt, so dass der Überlagerungsdruck über lange Zeiträume hinweg zur Kohlenstoffanreicherung wesentlich beiträgt. Erst am Ende des Steinkohlenstadiums ist mit dem sogenannten Inkohlungs sprung erstmals in der langen Inkohlungsreihe eine nennenswerte Veränderung des H-Gehalts zu beobachten. Dieser fällt von 5% auf 3% ab. Die Verminderung des H-Gehaltes wird in erster Linie dem Abbau fettähnlicher Substanzen wie Cutin, Suberin und Sporopollenin zugeschrieben. Nach dem Inkohlungs sprung homogenisiert die Kohlenstoffsubstanz und die Pflanzenstrukturdetails verschwinden, sodass die Paläobotaniker hier allgemein die Grenzen der Bestimmbarkeit von Fossilien vorfinden.

Anthrazit ist härter als Steinkohle und weist einen höheren, fast metallischen Glanz auf. Das Anthrazit stadium beginnt mit dem Inkohlungs sprung. Es zeichnet sich durch den höchsten Kohlenstoffgehalt der brennbaren Gesteine der Inkohlungsreihe aus. Damit geht der geringe Gehalt an flüchtigen Bestandteilen einher (4 – 8 %). Den höchsten C-Gehalt (98%) zeigen die Metaanthrazite. Sie leiten über zum reinen Kohlenstoff, dem **Graphit**. (KLAUS, 1987)

Verkohlung

Im Gegensatz zur Inkohlung findet bei der Verkohlung eine C-Anreicherung durch unvollständige Verbrennung der Pflanzensubstanz unter gehemmten O₂-Zutritt statt.

Bituminierung

Unter Bituminierung versteht man die Anreicherung von Kohlewasserstoffen unter O₂-Abschluss in neutralem bis basischem Milieu. Im Gegensatz dazu wird bei der Inkohlung Kohlenstoff alleine angereichert und das Milieu ist sauer. Jedoch unterscheiden sich auch schon die Ausgangsstoffe zur Bituminierung von jenen der Kohle. Es handelt sich vorwiegend um Algen, tierisches und pflanzliches Plankton, Bakterien, Pollenformen und Sporen, die relativ große Mengen von Zellulose, Proteine, Fette, Öle, Wachse und Sporopollenin enthalten. (KLAUS, 1987)

4. PALÄOBOTANIK - BESCHREIBUNG DER PFLANZENFAMILIEN

KLAUS (1987) definiert den Begriff Paläobotanik folgendermaßen: "Paläobotanik ist die Wissenschaft vom Pflanzenleben der erdgeschichtlichen Vergangenheit." Es handelt sich also um eine Wissenschaft, die sich mit der Vegetation in der Erdgeschichte befasst. Die Paläobotanik ist wichtig für die Pflanzenphylogenie, Pflanzengeographie und Systematik. In diesem Kapitel wird die Vegetation in Mitteleuropa im Tertiär und im Eozän im Speziellen betrachtet; dies ist jenes Zeitalter, aus der die Pollenprobe für diese Arbeit stammt. Da aber auch die rezente Vergleichsflora im Blickpunkt der Paläobotanik ist, wird auch dieser Aspekt in der Arbeit beachtet. Sie vermittelt Kenntnisse der Pflanzenwelt der Vergangenheit, welche auch für zahlreiche ausgestorbene Pflanzengruppen von Bedeutung sind. Es werden besonders jene vier Pflanzenfamilien betrachtet, dessen Vertreter bei der pollenmorphologischen Analyse untersucht wurden.

4.1 Pflanzenwelt im Eozän in Mitteleuropa

Das Klima des Paläogen hatte paratropischen bis subtropischen Charakter. Viele fossile Blätter weisen eine lange Träufelspitze auf, wie man sie häufig bei Pflanzen des tropischen Regenwaldes findet. (KLAUS, 1986) Es gibt verschiedene Florenkomplexe, welche der Flora in Profen sehr ähneln. Diese werden nun beschrieben:

Florenkomplex Messel-Selsey

Dieser Florenkomplex ist etwas älter einzustufen, als die Pollenprobe von Profen. Der Florenkomplex von Messel-Selsey umfasst im Wesentlichen das Mitteleozän und reicht von Südengland bis Mitteleuropa. Er ist gut von den jüngeren Florenkomplex von Hordle-Zeit abtrennbar, geht jedoch aus dem älteren Komplex von Sheppey kontinuierlich hervor. Sein Beginn wird etwa mit dem unteren Bracklesham (Bournemouth Beds) festgelegt. Messel befindet sich nordöstlich von Darmstadt. Dort sind sapropelische Laminite (Ölschiefer) mit reicher Fauna zu finden. Selsey befindet sich südlich von Bognor/Portsmouth, wo Tone der Selsey-Division zu finden sind. Die Datierung erfolgte an vielen Fundstellen durch marine Nummulitenfaunen oder auch durch Säugetiere. (MAI, 1995)

Die Vegetation dieses Komplexes ist immergrün und breitblättrig und hat paratropisch-subtropischen Charakter. Es zeichnet sich durch dominierendes Vorkommen exotischer Fagaceae (*Dryophyllum*, *Eotrigonobalanus*, *Pasania*), Lauraceae (*Cryptocarya*, *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Lindera*, *Litsea*, *Ocotea*), Moraceae (viele *Ficus*-Arten, *Becktonia*), Icacinaceae (*Iodes*, *Icacinicarya*, *Palaeophytocrene*, *Stemonurus*) u. a. aus. Der Anteil ausgestorbener Gattungen war gegenüber dem älteren Flo-

renkomplex zurückgegangen. Wichtig ist das wahrscheinlich erdgeschichtlich älteste Auftreten von *Eotrigonobalanus furcinervis* (Bournemouth, Geiseltal). (MAI, 1995)

Palynologisch war dieser Florenkomplex mit dem Geiseltal-Bild (PG-Zone 15) nach KRUTZSCH (1967b) und dem Bild des Überganges Helmstedter Unterflöz/Helmstedter Oberflöz (PG-Zone 14), in dem früher auch das Messeler Bild enthalten war, zu umschreiben. Die sehr artenreichen Bilder waren durch ein sukzessives Erlöschen der altertümlichen Normapolles-Formen (z.B. *Minorpollis*, *Nudopollis*, *Plicapollis*, *Pompeckjoidaepollenites*) bei einem gleichzeitigem Maximum eozän-paläotropischer Elemente wie *Spinozonocolpites* (Nypa) und *Tetracolporopollenites* (Sapotaceae) zu charakterisieren. Während der Bracklesham-Zeit zeigte die Palynoflora einen fortschreitenden Wechsel mit vielen Neueinsetzern und Aussetzern. Die *Porocolpopollenites vestibulum*-Gruppe (Cyrillaceae) begannen in der Zeit. Nypaceae und Cyclanthaceae erlöschten nach dem Mitteleozän. (MAI, 1995)

Florenkomplex Hordle-Zeitz

Dieser Florenkomplex ist etwas jünger einzustufen, als die Pollenprobe von Profen. Der Florenkomplex Hordle-Zeitz reicht im mittleren und oberen Eozän nachweislich in Südengland durch das Bartonium (NP-Zone 17, MP 16) mit *Nummulites prestwichianus* und *N. rectus* bis an die Grenze des Lower Headon zum Upper Headon (NP-Zone 20).

Der Florenkomplex handelt sich um eine immergrüne, nothophylle Vegetation, bei der noch wichtige Familien mit tropischen Elementen vorhanden waren, aber nicht mehr eine entscheidende Rolle spielten. In seiner Gesamtheit war dieser Florenkomplex ein sog. "ältere Mastixiodeenflora" im Sinne von MAI (1964). Die Klimaxgesellschaften zeigten Lorbeerwald-Charakter. Die wichtigsten Waldgesellschaften waren ein immergrüner *Eotrigonobalanus-Eichen-Lauraceae-Wald*, seltener *Pinus-Eotrigonobalanus-Eichen-Lauraceae-Wälder*, ein *Myricaceae-Ericaceae-Moor-Lorbeerwald* (MAI) oder es wurde eine laurophylle Vegetation beschrieben, die KNOBLOCH als "Assoziation von *Anthrotaxis-Livistona-Eotrigonobalanus-Daphnogene-Macclintokkia-Steinhauera*" zusammenfasste. Subtropische Elemente wie Annonaceae, Icacinaceae und Menispermaceae und die dominanten *Bracklesham*-Wasserpflanzen enden dann mit dem Lower Headon, so dass COLLINSON, FOWLER & BOULTER (1981) diesen Florenwechsel als Zeichen einer Abkühlung des Klimas im Obereozän von Südengland ansehen. (MAI, 1995)

Florenkomplex Bembridge-Spechbach

Dieser Florenkomplex ist ebenfalls etwas jünger als die Pollenprobe aus Profen einzu-
stufen. Der Florenkomplex Bembridge-Spechbach des obersten Eozäns in Westeuro-
pa reicht stratigraphisch von den Bembridge Beds bis in die Mittleren Pechelbronner
Schichten (NP-Zone 22). Er ist mit den Paläotherienfaunen (MP-Zonen 19-20; Bem-
bridge, Spechbach, Brunstatt) gekoppelt.

In diesem "Upper Eocene event" bildeten den Hauptbestand der Holzgewächse
immergrüne, großblättrige Lauraceae, Moraceae, Sapindaceae usw. Palmen verschie-
dener Gattungen traten auf. Bei den Laurophyllen waren immergrüne *Quercus*-Arten,
Daphnogene, *Laurophyllum*, *Neolitsa*, *Ilex*, "*Ficus*", *Symplocos*, *Myrica*, *Engelhardia*,
Sterculia wichtig. Auch der Prozentsatz von Arten mit Laub vom Leguminosen-Typ
war hoch. Der Anteil von potentiell tropischen Elementen war bereits auf 70% bis 82%
(Bembridge) oder 61,3% (Kučlín) zurückgegangen. Der Anteil ganzrandiger Blätter mit
zum Teil langen Vorspitzen betrug noch 56,6% (Kučlín). (MAI, 1995)

Sehr deutlich bemerkbar, konnten in allen Lokalfloren erstmalig arktotertiäre,
windbestäubte oder windverbreitete Elemente in den Vordergrund treten: Z.B. Arten
von *Abelia*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Catalpa*, *Clematis*, *Hooleya* (*Juglandaceae*),
Paliurus, *Populus*, *Salix* u. a. Wichtige Neueinsetzer arktotertiärer Arten haben ihre
Typuslokalitäten in dem Florenkomplex: *Clematis vectensis*, *Catalpa rugosa*, *Dipelta*
europaea, *Hooleya hermis* (alle Bembridge), "*Acer*" *bohemicum*, *Hydrangea microca-*
lyx, *Hosiea bilinica* (alle Kučlín), ferner wurden erstmalig *Crataegus alsatica*, *Quercus*
drymeja, *Salix varians* (Spechbach), „*Quercus*“ *cruciata*, *Populus mutabilis* und *Picea*
Sect. *Omorica* (Brunstatt) genannt.

In den Floren waren bis zu 15% der Arten Koniferen. Mit etwa 11% des Ge-
samtbestandes sind ostasiatisch-nordamerikanische pflanzengeographische Elemen-
te erstmalig nach den tropisch-subtropischen Elementen hervorgetreten.

Durch neuere Pollenuntersuchungen kann auch die schon seit dem vori-
gen Jahrhundert bekannte, sehr reiche Pflanzenfundstelle von Kučlín nahe Bílina
(Kutschlin) in den Bereich des höchsten Eozäns datiert werden. Wichtige Leitformen
waren die Pollen *Compositoipollenites rhizophorus* (*Icacinaeae*) und *Striatricolpites*
cf. *Catasumbus*, die den ancestralen Charakter dieser Floren ausmachen. (MAI, 1995)

4.2 Zusammensetzung der Probe im Vergleich

Folgende Familien wurden nach ZETTER (mündl. Mitteilung) in Pollenproben von Profen aus dem Mitteleozän gefunden:

Pteridophyte:

Pteridaceae

Gymnosperme:

Cupressaceae

Pinaceae (*Pinus*, *Cathaya*)

Angiosperme:

Monokotyledonen

Araceae

Aricaceae (5 Gr. von Palmen)

Liliaceae

Poaceae

Eudikotyledonen

Alangiaceae

Aquifoliaceae (*Ilex*)

Betulaceae (*Alnus*)

Buxaceae

Capriopholiaceae (*Viburnum*)

Combretaceae

Cornaceae (*Mastixioideae*)

Euphorbiaceae

Fagaceae (*Eotrigonobalanus*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*)

Juglandaceae

Loranthaceae

Magnoliaceae

Moraceae

Oliaceae

Platanaceae

Rutaceae

Sapindaceae

Styracaceae

Symplocaceae

Theaceae

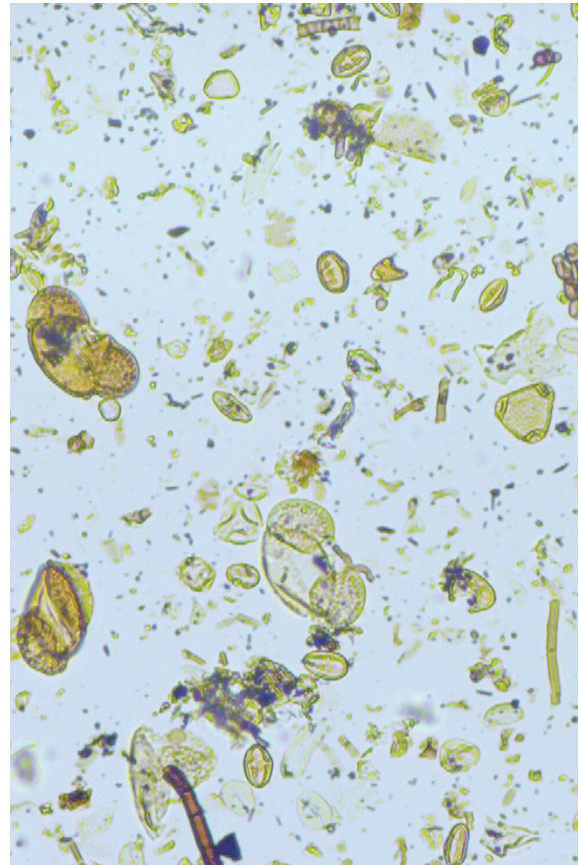


Abb. 4.1 Pollenprobe aus Profen im LM

4.3 Beschreibung der untersuchten Pflanzenfamilien

4.3.1 Combretaceae (Ord. Myrtales)

Systematik

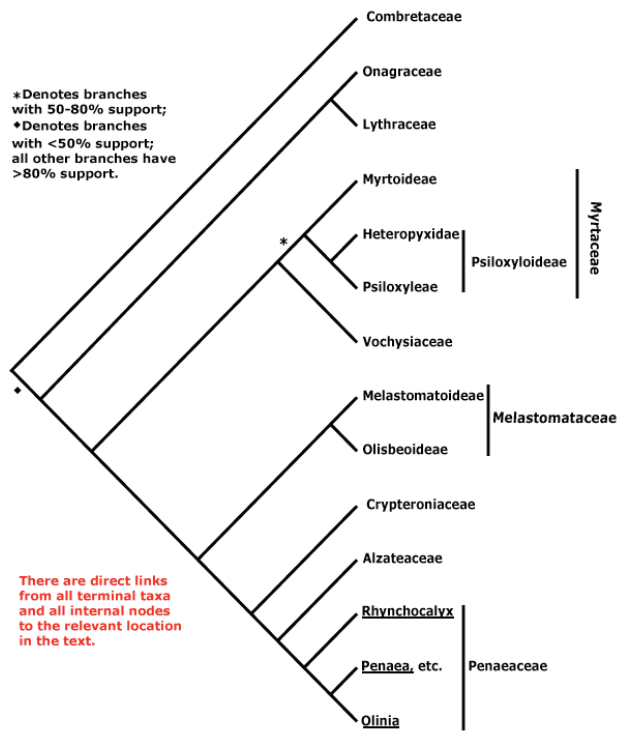


Abb. 4.2 Stammbaum Myrtales (STEVENS, 2012)

Die Familie der Combretaceae (Flügel-samengewächse) gehört zur Ordnung der Myrtales (Myrtenartige), zu der auch die Familien Alzateaceae, Crypteroniaceae, Lythraceae, Melastomataceae, Myrta-ceae, Onagraceae, Penaeaceae, und Vo-chysiaceae einzuordnen sind.

Die Familie der Combretaceae wird in zwei Unterfamilien, den Strephonematoideae Engler & Diels und den Combretoideae Beilschmied unterteilt. Combretoideae Beilschmied wird noch einmal in zwei Triben, den Laguncularieae Engler & Diels und den Combreteae Engler unterteilt. Strephonematoideae enthält eine Gattung mit drei Arten, Laguncularieae enthält vier Gattungen mit insgesamt acht Arten und Combreteae enthält neun Gattungen mit 490 Arten. (STEVENS, 2012)

Verbreitung

Während Combretoideae heute in allen tropischen Regionen der Welt zu finden ist (Abb. 4.3), kommt Strephonematoideae fast ausschließlich in Westafrika vor (Abb. 4.4)



Abb. 4.3 Verbreitung von Combretoideae (STEVENS, 2012)



Abb. 4.4 Verbreitung von Strephonematoideae (STEVENS, 2012)

BERGER et al. (2015) diskutiert die Biogeography und Diversifikation von Myrtales in einigen Details und merkt an, dass die meisten Familien aus der Südhemisphäre sind und abstammungsmäßig in Südamerika (Lythraceae, Melastomataceae, Onagraceae, Vochysiaceae) oder Afrika (Crypteroniaceae, Myrtaceae) beheimatet sind.

Allgemeine Merkmale der Combretaceae

Alle Arten der Combretaceae sind Holzgewächse, welche von Bäumen mit großen Stämmen, Sträuchern, Kleinsträuchern bis hin zu Lianen und manchmal Mangroven variieren. Typisch bei Combretaceae ist das Indumentum an den Blättern, welches fast immer aus einzelligen, schlanken, dickwandigen und gerichteten Haaren besteht, mit einem differenzierten, basalen Stück, das alleine existiert oder mit Drüsenhaaren von einem aus zwei unterschiedlichen Typen zu finden ist. (STACE, 2007)

Ein paar Arten besitzen auch Stammdornen. In den Savannen Afrikas und Indiens, welche zu Buschfeuern neigen, gibt es etwa 20 Arten von Kleinsträuchern aus der Gattung *Combretum*: Pflanzen mit großen „Untergrundstämmen“, welche jährliche, überirdische Triebe produzieren, welche in der Trockenzeit bis zum Boden verbrennen. Diese Arten gehören zu vier verschiedenen Gattungsbereichen (KEAY, 1954a). Manche Büsche entwickeln sich zu Lianen oder Kletterpflanzen, wenn sie nicht abgegrast werden und gestützt werden. Als Lianen werden sie bis zu 30 Meter hoch, speziell die Gattung *Combretum*, während manche Kleinsträucher nicht größer als 20 cm werden. Die Vertreter der Gattung *Combretum* sind meistens Sträucher, Kleinsträucher oder Lianen, selten ist die baumförmige Wuchsform (*C. leprosum*, *C. clau-cocarpum* werden in Brasilien bis zu 25m hoch.) Die größten Bäume werden bis zum 50 Meter hoch und werden in den Gattung *Terminalia* und *Buchenavia* gefunden. Zwei Gattungen sind echte Mangroven: *Lumnitzera*, welche von Ostafrika bis Australien vorkommt und *Laguncularia*, welche in Westafrika, in Ost- und Westamerika beheimatet

tet ist. Beide Gattungen entwickeln typische Luftwurzeln (Pneumatophoren). Vivipare Früchte gibt es aber nur sehr selten.

Combretaceae sind immergrün oder laubabwerfend, je nach Vegetationstyp, wo die Pflanzen wachsen. Die Blätter sind gegenständig, spiralig, gestielt, einfach, oder ganzrandig und weisen fiederartige Blattaderung oft mit einem Paar Drüsen am Blattstiel auf. Infloreszenzen sind axiliar oder endständig situiert. Blüten haben ein einfaches Hüllblatt. (STACE, 2007)

Verbreitungsgeschichte und Fossilien

Die Familie der Combretaceae ist nach SYTSMA et al. (2004) zirka 46 Millionen Jahre oder nach BERGER et al. (2015) zirka 100 Millionen Jahre alt. Nach SYTSMA & BREYER (2011) teilte sich Strephonema bald vom Originalstamm der Combretaceae vor ca. 90 Millionen Jahren. RICKLEFS et al. (2006) datiert Laguncularieae auf ca. 23 Millionen Jahre. Nach BERGER et al. (2015) ist die Zweigstelle von Combretaceae bei ca. 33 Millionen Jahren anzusetzen.

Fossilfunde von Combretaceae bestehen nach FRIIS (2011) hauptsächlich aus Blättern und Holz aus dem Känozoikum, und es gibt viele Funde von Terminalioxylon-Holz aus den tropischen Regionen der Welt, inklusive Burma, Indien, Afrika und Südamerika (MÄDEL-ANGELIEWA und MÜLLER-STOLL, 1973). Es gibt auch einige Berichte von verstreuten Combretaceae-Pollen in der tropischen Känozoikum-Floren. Die frühesten Funde gibt es dabei aus dem Spät-Eozän aus Kamerun (MULLER, 1981). Die systematische Zugehörigkeit von einigen Reproduktionsorganen von Combretaceae, welche aus dem Känozoikum von Europa und Nordamerika berichtet wurden, sind bis jetzt noch nicht vollständig dokumentiert (FRIIS et al., 1992). Zwei Gattungen aus der späten Kreidezeit, *Esgueiria* und *Gyrocarpusocarpon*, welche jeweils auf reproduktive Strukturen zurückgeführt werden, wurden mit heute lebenden Combretaceae verglichen. *Gyrocarpusocarpon* führt man auf eine einflügelige Frucht aus den Dekkan-Intertrappean-Schichten aus Mohgaon-Kalan in Indien zurück (MISTRRI und KAPGATE, 1990). Die Früchte könnten von Combretaceae sein, aber die vollen Details ihrer Struktur und genaue Vergleiche mit lebenden Taxa wurden bis jetzt noch nicht publiziert. *Esgueiria* ist bekannt aus der späten Kreidezeit in Europa und Asien. Potentiell ähnliche Fossilien wurden auch von Nordamerika berichtet. Sie zeigen große Ähnlichkeit zu gewissen lebenden Combretaceae, aber sie können noch nicht mit Sicherheit dazugezählt werden. Sie werden deshalb nach FRIIS (2011) nicht den Myrtales zugewiesen. Nach STEVENS (2012) sind Fossilien von *Esgueiria* in der nördlichen Hemisphäre während der späten Kreide-Ablagerungen, welche zirka 90-70 Millionen Jahre alt sind, weit verbreitet.

4.3.2 Fagaceae (Ord. Fagales)

Systematik

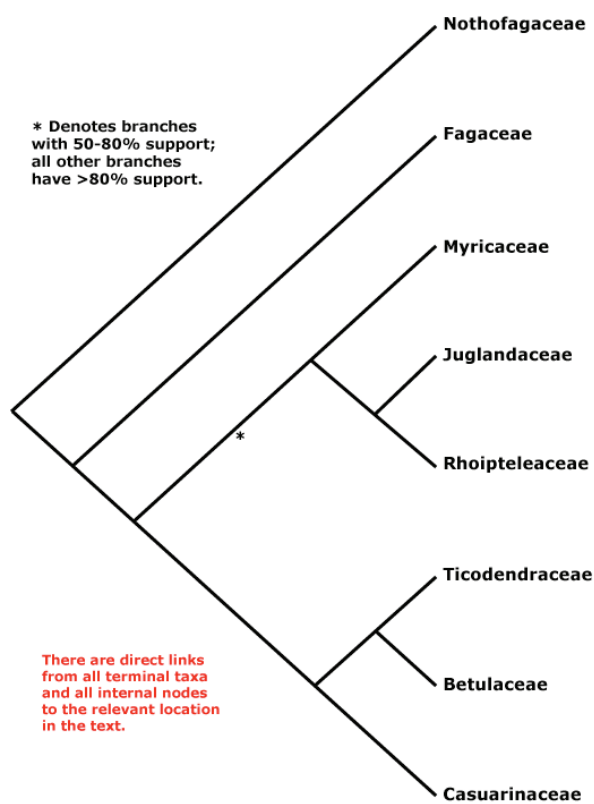


Abb. 4.5 Stammbaum Fagales (STEVENS, 2012)

Die Familie der Fagaceae (Buchengewächse) gehört zur Ordnung der Fagales (Buchenartigen), zu der auch die Familien Betulaceae, Casuarinaceae, Juglandaceae, Myricaceae, Nothofagaceae, Rhoipteleaceae und Ticodendraceae einzuordnen sind.

Die Familie der Fagaceae wird unterteilt in zwei Unterfamilien, den Fagoideae Koch und den Quercoideae Örsted. Fagoideae enthält eine Gattung mit zehn Arten, Quercoideae enthält sieben Gattungen mit insgesamt etwa 640 Arten. Die wichtigsten Gattungen der Quercoideae sind *Quercus* (Eichen) mit 400 Arten, *Lithocarpus* mit etwa 120 Arten und *Castanopsis* mit zirka 110 Arten. (STEVENS, 2012)

Verbreitung

Die Familie besitzt sehr wichtige Holzgewächse der temperaten und subtropischen (tropisch-montanen) Wälder auf beiden Erdhemisphären. Gegenwärtig treten auf der Nordhalbkugel 7 Gattungen und auf der Südhalbkugel nur eine Gattung auf.



Abb. 4.6 Verbreitung von Fagaceae (STEVENS, 2012)

Quercus L. ist heute mit über 300 Arten in der gemäßigten und subtropischen Zone der Nordhalbkugel mit Südgrenze in den andinen Gebirgen von Ecuador und den Vulkangebieten von Djawa ein sehr wichtiger Waldbildner. Der Anteil von Eichen am natürlichen Walde wird umso größer, je nährstoffarmer und trockener oder je nasser der Standort wird. *Castanopsis* Spach gehört zu den ursprünglichen Sippen der Kastanienverwandtschaft und besiedelt gegenwärtig ein vorwiegend tropisch-subtropisches Areal. (MAI, 1995)

Allgemeine Merkmale der Fagaceae

Fagaceae sind Gehölze mit sommergrünen, wintergrünen oder immergrünen, ungeteilten, ganzrandigen bis tief gelappten oder gezähnten Blättern. Die Früchte sind bei allen Gattungen einzeln oder gruppenweise von einer mit vielen Schuppenblättern besetzten Achsenwucherung (Kupula) ganz oder teilweise umgeben, die stets eine gattungstypische Zuordnung gestattet. Die Frucht ist eine einsamige Schließfrucht (Nuss). (MAI, 1995) STEVENS (2012) erwähnt, dass Fagaceae sehr oft die Vegetation, wo sie wachsen, dominieren. Diese Dominanz in den Artenverbänden wird teilweise noch durch die Effekte der manchmal sehr sporadischen starken Fruchtbildung verstärkt, welche über weite Gebiete gleichzeitig auftreten. Zum Beispiel repräsentiert die amerikanische Weißeiche (*Quercus alba*) alleine rund ein Viertel aller Bäume, in den Eichenwäldern des Nordostens Amerikas, welche vor der Ankunft der Europäer in Amerika vorhanden waren. Viele Eichen bevorzugen Licht und moderate, trockene Bedingungen, wo auch Feuer regelmäßig vorkommen. Unter diesen Bedingungen kann die Eiche die Pinien verdrängen. Fagaceae, und wieder hauptsächlich *Quercus*, ist sehr häufig im westlichen Nordamerika. Die weltweit größte Vielfalt von *Quercus* findet sich im südlichen Mexiko. (STEVENS, 2012)

Bestäubung und Ausbreitung

Quercoideae wie *Castanea* und *Castanopsis* werden von Insekten bestäubt. Ansonsten dominiert aber die Windbestäubung in der Familie. Die Früchte der Eichen brauchen eineinhalb Jahre für die Reifung und die Samen haben einen hohen Gehalt an Tanninen und Lipiden. Die Früchte der Amerikanischen Weißeiche reifen jedoch schon in ungefähr sechs Monaten und ihre Früchte sind weniger reich an Tanninen und Lipiden, außerdem neigen ihre Samen dazu schneller zu keimen. Es wurde sehr viel darüber über das Verhalten von Tieren geschrieben, welche gegenwärtig die Eicheln fressen und verbreiten. Zum Beispiel neigen die Eichhörnchen dazu lieber die Früchte der Amerikanischen Weißeiche zu fressen, als sie zu verstecken. Allgemein ziehen sie es vor die Eicheln der Weißeiche zu fressen, wenn sie von den Bäumen fallen und die Eicheln der Roteiche zu verstecken (WOOD, 2005). Es wurde schon erwähnt, dass

einige Fagaceae oft gleichzeitig und manchmal sehr launenhaft eine große Anzahl an Früchten in einem sehr großen Gebiet produzieren. Dieses Phänomen, welches Mast genannt wird, hat auch nennenswerte Auswirkungen auf die Tiere, welche die Früchte fressen. Einige Wildschweine in Europa verhalten sich zum Beispiel migratorisch. (STEVENS, 2012)

Verbreitungsgeschichte und Fossilien

Fagaceae handelt sich um eine sehr alte Familie, da schon in der Kreide zahlreiche Arten auf der Nordhemisphäre und Südhemisphäre nachgewiesen sind. Nach CREPET et al. (2004) sind die ältesten Fagaceae Fossilien um die 90 Millionen Jahre alt. (STEVENS, 2012) Im Tertiär Europas sind nach Blattresten 8 Gattungen genannt, durch Cupulae (Fruchtbecher) oder Früchte aber nur 6 Gattungen zu belegen. Die Fagaceae waren primär laurasisch. An der Basis der Familie stehen mehrere ausgestorbene Gattungen, die meistens nicht sicher in eine der heute bestehenden Unterfamilien einzuordnen sind.

Quercoideae: Fossil sind die Reste der Gattung *Quercus* L. mindestens seit dem frühen Paläozän in Europa bekannt. Die Formentwicklung ist beträchtlich. MAI (1995) meint, dass kaum eine andere Gattung sich in ihrer Blattgestalt und Nervatur durch eine derartige Mannigfaltigkeit auszeichnet wie die Eichen. Allen Eichenblättern gemeinsame Normen gibt es nicht. Außerdem herrscht bei den Eichen außerordentlicher Polymorphismus, sodass dieselbe Art oft ganz unterschiedlich gestaltete Blätter zeigt. Daher wurden die Blätter von *Quercus* zu einem idealen, aber auch schwierigem Untersuchungsobjekt der Paläobotanik. Die wichtigsten Aufschlüsse über die Geschichte der Gattung im Tertiär verdankt man blattmorphologischen Untersuchungen. Die ältesten Eichen Europas gehören zur heute rein nordamerikanischen Sect. *Rubrae* Loud.

Castaneoideae: Die einzigen Makrofossilnachweise von *Castanopsis* im europäischen Tertiär beziehen sich auf Früchte (MAI, 1989) und einige Hölzer von *Castanoxylon* Navale (SELMEIER, 1972). Alle zu der Gattung zugeordneten Blattfossilien sind botanisch unsicher oder wurden zu anderen Gattungen gestellt. Vertreter der Gattung sind in Europa vom Oligozän bis ins Obermiozän bekannt und in einige Taphozöosen von großer paläozoologischer Bedeutung. (MAI, 1995)

Fagoidae: Ab höherem Paläozän finden sich in Mitteleuropa zunächst noch einzelt, ab Mitteloligozän teilweise schon massenhaft fagoide Pollen. Mit den Fruchtbechern von *Fagus* L. verglichene Fossilien treten erstmalig ab Oligozän in Europa auf. Häufig sind in dieser Zeit auch Blattreste, deren Morphologie zu heftigen Diskussionen über die phylogenetische Ableitung dieser heute bedeutsamen Waldbäume geführt hat. Nach beiden Organen rechnet man mit mindestens 8 fossilen Arten in Europa.

Trotz vieler Untersuchungen ist die Frage der Abgrenzung gegeneinander noch immer unklar. (MAI, 1995)

Eotrigonobalanus (Dryphyllum)

Schon in der Kreidezeit fand man *Dryophyllum* Debey auf der Nordhemisphäre. Von der Zeit ihrer Aufstellung an war die Gattung *Dryophyllum* Debey ex Saporta (1868) gedacht, fossile Blattarten zu repräsentieren, die in der Kreide und im Alttertiär auf Grund ihrer Merkmale zu den Fagaceae gezählt wurden. Die Gattung galt als bedeutsam in den Hypothesen über die Evolution der Fagaceae und viele Autoren sahen diese Gattung als ancestrales Glied in der Familie und leiteten heutige Gattungen davon ab. Nach KVAČEK & WALTHER (1989) ist die Gattung auf fossile Fagaceae zu reservieren. Die Art *D. subcretaceum* Debey ex Saporta aus dem Paläozän von Gelinden offenbarte sich aber bei kritischer Untersuchung als Fiederblatt von Juglandaceae-Verwandtschaft. Damit musste das Konzept der Familienbeziehung von *Dryophyllum* geändert werden. Zur Zeit wird *Dryophyllum* nur als heterogene Sammelgattung verstanden, welche mit keiner rezenten Gattung dieser Familie eindeutig vergleichbar ist. Obwohl nach kutikular-analytischen Untersuchungen sogar unsicher ist, ob es sich überhaupt um Fagaceae handelt. Die amerikanischen *Dryophyllum* werden deshalb in zwei Gruppen geteilt und nomenklatorisch neu behandelt: *Castaneophyllum* Jones et Dilcher (1988) (Castaneoideae) und *Berryophyllum* Jones et Dilcher (Quercoidae). (MAI, 1995)

Für den Formenkomplex der *Dryophyllum furcinerve* (ROSSM.) Schmalh. im europäisch-westasiatischen Paläogen wurde die Gattung *Eotrigonobalanus* (Kvaček et Walther) geschaffen, die deutliche Beziehungen zu den Castaneoideae (*Castanopsis*, *Lithocarpus*) und den Quercoidae (*Trigonobalanus*) besitzt. Diese Art war hauptsächlich Waldbildner im Paläogen des gesamten Gebietes mit großer Häufigkeit und weiter Verbreitung, aber teilweise auch wichtiger Braunkohlebilder (JÄHNICHEN, 1956). Zwei weitere ausgestorbene Gattungen in Europa sind *Ushia* KOLAK. und *Trigonobalanopsis* Kvaček & Walther (1988). Die Kupulen und Früchte, auf denen *Trigonobalanus exacantha* Mai basierte, gehören kutikularanalytisch zu Blättern, die ROSSMÄSSLER als *Phylites rhamnoides* aus dem Obereozän Nordböhmens beschrieben hat. Die Gattung reicht in Europa vom Eozän bis ins Pliozän und steht den *Fagoideae* fruchtmorphologisch näher als *Castanopsis* oder *Trigonobalanus*, zu denen sie früher gezählt worden war. (MAI, 1995)

4.3.3 Hamamelidaceae (Ord. Saxifragales)

Systematik

Die Familie der Hamamelidaceae (Zaubernussgewächse) gehört zur Ordnung der Saxifragales (Steinbrechartige), zu der auch folgende Familien gehören: Altingiaceae, Aphanopetalaceae, Cercidiphyllaceae, Crassulaceae, Cynomoriaceae, Daphniphyllaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae, Iteaceae, Paeoniaceae, Penthoraceae, Peridiscaceae, Saxifragaceae und Tetracarpaeaceae.

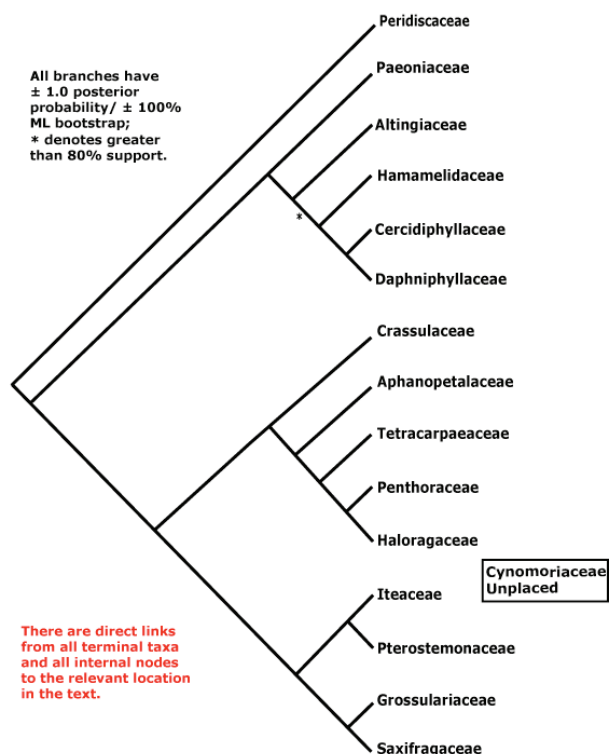


Abb. 4.7 Stammbaum Saxifragales (STEVENS, 2012)

Die Familie der Hamamelidaceae wird unterteilt in vier Unterfamilien, den Exbucklandoideae Harms, den Mytilarioideae H. D. Chang, den Disanthoideae Harms und den Hamamelidoideae Burnett. Die Unterfamilie Exbucklandoideae enthält zwei Gattungen mit etwa sieben Arten, Mytilarioideae enthält zwei Gattungen mit zwei Arten, Disanthoideae enthält eine Gattungen mit einer Art und die Familie der Hamamelidoideae enthält 23 Gattungen mit 78 Arten. (STEVENS, 2012)

Verbreitung

Hamamelidaceae sind in subtropischen und warm-temperaten Gebieten der Erde beheimatet. Eindeutiger Verbreitungsschwerpunkt ist Ostasien. (MAI, 1995)



Abb. 4.8 Verbreitung von Hamamelidaceae (STEVENS, 2012)

Nach STEVENS (2012) ist Exbucklandoideae Harms am östlichen Himalaya und Südchina bis Sumatra verbreitet, Mytilarioideae H. D. Chang findet man in Laos und in südlichen Provinzen von China, in Hainan und Kwangsi und Disanthoideae Harms ist im Östlichen China und Japan zu finden. Hamamelidoideae sind in tropischen bis zum warm-temperaten Gebieten, speziell aber von Ostasien bis Australien beheimatet, nicht jedoch Südamerika. (STEVENS, 2012)

Allgemeine Merkmale

Alle Hamamelidaceae sind Holzgewächse, welche von großen Bäumen (*Altingia*) bis hin zu kleinen Sträuchern (*Fothergilla*) reichen. Das Holz der Hamamelidaceae weist eine Kombination von relativ primitiven Merkmalen auf.

Die Blattstellung (Phyllotaxis) ist oft distich, manchmal spiralg (*Altingioideae*); es gibt die Tendenz zu sub-Gegenständigkeit oder Gegenständigkeit bei *Trichocladus* oder *Dicoryphe*. Die Blätter können sowohl sehr groß (*Maingaya*), als auch klein sein (*Loropetalum*). Tropische Vertreter haben immergrüne Blätter mit hauptsächlich brochidodromer Blattnervatur. Vertreter aus temperaten Gebieten sind blattwerfend und weisen eine craspedodrome Blattnervatur auf. Camptodrome Blattnervatur herrscht bei Hamamelidoideae und Rhodoleioideae vor. Die Blattanatomie ist charakterisiert durch sehr früh sklerifizierter Sternhaare, durch die Anwesenheit einzelner oder bündeliger Kristalle im Mesophyll und durch verschiedene verzweigte Sklereide (Sklerenchymzellen). Sitzende Sternhaare mit wenigen bis zu vielen Armen sind weit verbreitet. Stomata sind auf die Unterseite der Blätter begrenzt und parazytisch (zwischen den Zellen). (ENDRESS, 1993)

Die Blüten sind klein bis mittelgroß, meist in dichten Spitzen oder Köpfen, meist sitzend, selten gestielt. Nur bei wenig Gattungen sind die Infloreszenzen komprimiert zu Rispen oder Dolden. Bei den Gattungen mit doppelter Blütenhülle (Perianth) sind die Blüten meist 4-zählig oder 5-zählig. Bei Gattungen mit reduzierter Blütenhülle ist die Zahl der Staubblätter mehr variabel. Die Anzahl der Stamen variiert von 1 bis 24. Das Ovarium ist hervorstehend oder niedriger stehend, bei der Anthese ist es bei einigen temperaten Gattungen in der Entwicklung zurückgeblieben, was zu einer verspäteten Fruchtbarkeit nach der Pollination führt. Die meisten Gattungen haben ein Ovarium pro Karpelle, nur wenige Gattungen haben mehrere Ovarien, aber trotzdem nur wenige Samen in der befruchteten Karpelle.

Die Antheren besitzen ein dickes Bindeglied. Das Endothecium ist typischerweise 1-schichtig und umgibt die gesamte Anthere. Die Pollen-Miose findet gleichzeitig statt und führt zu einer tetrahedralen Struktur oder einer Tetrade. Der Pollen wird im 2-zelligen Zustand abgestoßen. Die Samenanlagen (Ovuli) sind crassinucellat, anatrop mit zwei Integumenten. Sie nimmt eine Zwischenstellung von atropen und anatropen ein.

pen Samenanlagen ein (Campylotrope Samenanlage). Das Archesporium ist einzellig, sehr selten vielzellig. Der Embriosack entwickelt sich je nach Typ des Polygoniums. (ENDRESS, 1993)

Verbreitungsgeschichte und Fossilien

Von den Unterfamilien der Hamamelidaceae sind alle ausschließlich laurasisch. Nur die Hamamelidoideae besitzen auch westgondwanische Gattungen in Neuguinea, Queensland, Madagaskar, Ost- und Südafrika. Sie können nach WOLFE (1973) in der frühen Oberkreide in Ostasien und Westnordamerika entstanden sein. Andererseits gibt es auch frühe Funde in der Sahara und in Argentinien am Ende der Oberkreide, die eine westgondwanische Differenzierung erkennen lassen. (MAI, 1995)

Nach FRIIS (2011) ist die Familie der Hamamelidaceae im Känozoikum durch Funde exzellent nachzuweisen, welche vorwiegend auf fossile Blätter und Samen basieren. Im Speziellen sind die charakteristischen und sehr gut zu unterscheidbaren Samen der Unterfamilie Hamamelidoideae seit dem Früh-Känozoikum gut bekannt, jedoch sind keine Funde aus der Kreidezeit bekannt. Die Funde aus der Kreidezeit sind sehr spärlich, aber die Anwesenheit der Familie in der Flora der Späten Kreidezeit ist sehr gut durch zwei fossile Blüten dokumentiert: *Allonia decandra* und *Androdecidua endressii*. Beide wurden in Georgia in der USA gefunden. Einige andere Blütentypen aus der späten Kreidezeit, welche Ähnlichkeiten zu den Hamamelidaceae zeigen, lassen sich nach den derzeit, zur Verfügung stehenden Informationen nicht ganz sicher zuordnen. (FRIIS, 2001)

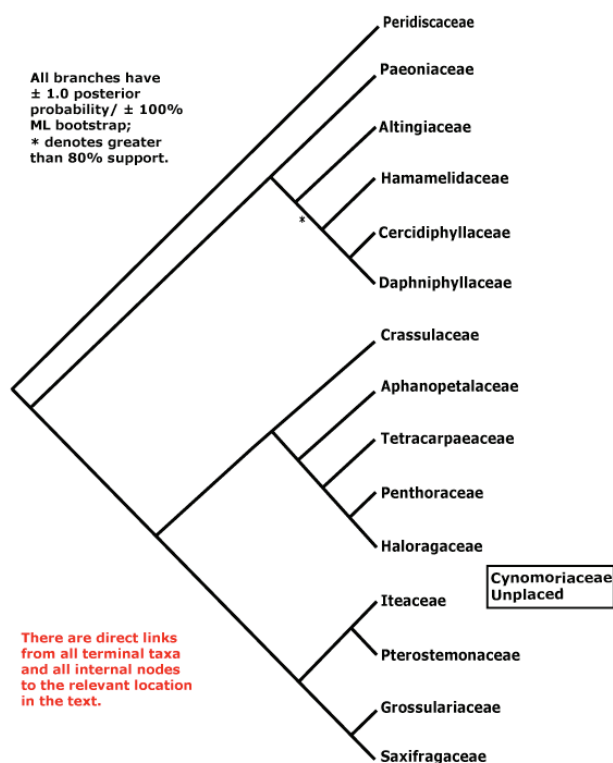
Die Unterfamilie Hamamelidoideae kommt fossil in Europa erstmalig im Eozän vor und wird dann immer häufiger. Sie ist gekennzeichnet durch einen Fruchttyp mit 1-samigen Karpellen, bei dem die Samen ballistisch ausgeschleudert werden. Solche Reste sind oft in tertiären Ablagerungen genannt. Die mittelamerikanische Reliktgattung *Matudaea* Lundell tritt in Europa nach Blattresten fossil vom Mitteloligozän bis Mittelmiozän auf. *Distylium* ist auch nach Blattresten kennzeichnend für Lorbeerwaldassoziation wie gegenwärtig auf Kyushu (Japan).

Die Unterfamilie Disanthoideae ist durch Samen, welche *Disanthus* Maxim. zugerechnet werden, schon aus der Oberkreide, aber auch aus dem Alttertiär Europas in einiger Artenvielfalt bekannt. Aus der Unterfamilie Rhodoleioideae sind die Gattung *Rhodoleia* Champ. und die nahe verwandte, ausgestorbene Gattung *Klikovispermum* Knobl. et Mai nach Samen formenreich ab der Kreide in Europa vertreten. Aus der Unterfamilie Symingtonioideae tritt *Symingtonia* Van Steenis (= *Exbucklandia*) mit Flügelsamen im mitteleuropäischen Paläozän auf. (MAI, 1995)

4.3.4 Moraceae (Ord. Rosales)

Systematik

Die Familie der Moraceae (Maulbeergewächse) gehört zur Ordnung der Rosales (Rosenartige), zu der auch folgende Familien zuzuordnen sind: Barbeyaceae, Cannabaceae, Cynomoriaceae, Dirachmaceae, Elaeagnaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Ulmaceae und Urticaceae.



Die Familie der Moraceae wird in sechs Triben unterteilt, den Artocarpeae Lamarck & de Candolle, den Moreae Dumortier, den Maclureae Clement & Weiblen, den Dorstenieae Dumortier, den Ficeae Dumortier und den Castilleae C. C. Berg. Der Tribus Artocarpeae enthält drei Gattungen mit 67 Arten, Moreae enthält sieben Gattungen mit insgesamt etwa 56 Arten, Maclureae enthält eine Gattungen mit insgesamt elf Arten, Dorstenieae enthält 13 Gattungen mit 145 Arten, Ficeae enthält eine Gattungen mit insgesamt etwa 800 Arten und der Tribus Castilleae enthält elf Gattung mit 62 Arten. (STEVENS, 2012)

Abb. 4.9 Stammbaum Rosales (STEVENS, 2012)

Verbreitung

Moraceae sind hauptsächlich in tropischen bis warm temperierten Gebieten beheimatet. Die in der Landkarte angedeutete Verbreitung in Asien und Südamerika ist nur ungefähr.



Abb. 4.10 Verbreitung von Moraceae (STEVENS, 2012)

Nach MAI (1995) sind Moraceae in den tropischen und subtropischen Gebieten der Erde verbreitet. In Südamerika, Afrika und Laurasia treten Moraceae sehr differenziert auf, in Australasia sind sie sehr schwach vertreten. Es gibt einige temperate Gattungen mit Sommerlaub, welche sich in Laurasia differenziert haben.

Allgemeine Merkmale der Moraceae

Bei den Moraceae handelt es sich meist um Bäume oder Sträucher, selten um krautige Gewächse. Es gibt einige temperate Gattungen mit Sommerlaub. (MAI, 1995) Moraceae, und im Speziellen *Ficus*, beinhalten eine Menge an (Hemi-) Epiphyten, Schlingpflanzen und Lianen. Sie gehören zu den am meisten spezialisierten Familien in den tropischen Regenwäldern des Tieflandes, sowohl in Amerika, als auch Afrika. Besonders zu erwähnen ist bei den Feigenbäumen die Interaktion mit der Feigengallenwespe. Hier gibt es eine Wechselbeziehung zwischen Feigenbäumen und ihren agaoniden Bestäubern. In den Wäldern des Amazonas repräsentieren die Moraceae eine überdurchschnittlich hohe Anzahl an Arten, welche die Hälfte der Stämme mit einem Durchmesser (BHD) von 10 cm oder mehr ausmachen (GENTRY, 1988; ter STEEGE et al., 2013). (STEVENS, 2012)

Verbreitungsgeschichte und Fossilien

ZEREGA et al. (2005) datiert die Moraceae Gruppe auf mindestens 79 Millionen Jahre. BERG (2005) schlug vor, dass die Diversifikation bei den Moraceae in einem zusammenhängenden tropischen Superkontinent erfolgt sein muss. ZEREGA et al. (2005) kommt mit einer komplexeren Hypothese hervor, um die Aufteilung und Diversifikation der Familie zu erklären. (STEVENS 2012)

Von den Moraceae gibt es nach FRIIS (2011) umfangreiche Fossilfunde aus dem Känozoikum, obwohl viele der Fossilien, welche der Familie zugeordnet wurden, hinterfragt wurden. Die fossilen Blätter und Reproduktionsstrukturen von *Artocarpus dicksonii* und *Artocarpus* sp. aus der späten Kreidezeit aus Igdlokunguak (Disco Inseln, Grönland) erscheinen korrekt zugewiesen zu sein, jedoch wurden die Fossilien nicht mehr untersucht, seit sie das erste Mal von NATHORST (1890) beschrieben wurden.

Nach MAI (1995) sind Moraceae mit ihren Fruktifikationen seit der Oberkreide bekannt (KNOBLOCH & MAI, 1986). Aus der Kreide und dem Tertiär gibt es zahlreiche Funde von Blättern. Die wichtigste Gattung mit 500-800 Arten ist *Ficus* L., welche tropisch bis subtropisch verbreitet ist und ein wichtiges Element der Regenwälder darstellt. Viele Blattreste sollen von dieser Gattung stammen und wurden vorwiegend für die Schichten des älteren Tertiär angegeben und sind bis zum Miozän verbreitet. Es wurden auch weitere Gattungen nach typischen Steinkernen sicher für das europäi-

sche Alt- und Jungtertiär nachgewiesen. Dazu kommen zwei ausgestorbene Gattungen, die im Obereozän und Untermiozän bereits in Europa ausstarben. Das Pliozän erreicht nur eine Gattung, *Morus* L., deren einzige heutige europäische Art, *M. alba* L. mit ihrem Areal von Ostasien bis an die untere Wolga reicht. Wichtig sind Pollen-Nachweise von *Dorstenia* L. im europäischen Eozän. (MAI 1995)

5. PALYNOLOGIE - POLLENMORPHOLOGIE

5.1 Palynologie, Begriff und Geschichte

Durch den Einsatz von modernen mikroskopischen Methoden wie dem Rasterelektronenmikroskop (REM) erlangt die Pollenmorphologie immer größere Vollkommenheit. So wurde die gesamte Pollenforschung derart erweitert, dass es im Jahr 1943 notwendig erschien eine neue Bezeichnung für dieses Spezialgebiet der Botanik einzuführen. Der Begriff Palynologie wurde nach einer Diskussion zwischen Ernst Antevs und A. Orville Dahl in der Pollen Analysis Circular no. 8 von HYDE und WILLIAMS (1944) erstmals verwendet. Der Bezeichnung liegt der griechische Begriff pale (=Staub) zugrunde. Aus praktischen Gründen beschränkt sich der Bereich der Palynologie aber nicht nur auf Sporen und Pollen sondern auch auf andere Mikrofossilien, wie Dinoflagellaten-Hüllen, Chitinozoa, Acritarchs, Tasmaniten u. a., werden in diesem Wissenschaftszweig behandelt. KLAUS definiert Palynologie folgendermaßen:

Unter Palynologie versteht man die Wissenschaft von der lebenden und fossilen Sporen- und Pollengeneration der Pflanzen in Grundlagenforschung und Anwendungsbereichen. (KLAUS, 1987)

Jedoch ist die Erforschung von Sporen und Pollen keineswegs ein neues Wissenschaftsfeld. Die Anfänge gehen auf den Beginn der Pflanzenanatomie zurück, welche eng verknüpft mit der Entwicklung des Mikroskops ist. So befasste sich der englische Arzt und Botaniker Nehemiah Grew bereits mit der Darstellung von Pollenkörnern, denen er in dem berühmten Werk *“The Anatomy of Plants”* eine Tafel widmete. Er gelangte zu der wichtigen Feststellung, dass Pollenkörner einer Art ähnlich ausgebildet sind. Durch diese Erkenntnis gründete er 1662 die Pollenmorphologie (KLAUS, 1987). 1889 wurden von Fischer bereits 2000 Arten auf ihre Pollengestalt hin untersucht. Er widmete sich auch dem schwierigen Thema der Pollentetradenbildung. Göppert entdeckte bereits 1836 gut erhaltene, fossile Pollenkörner in den Braunkohlen Schlesiens und anderen Torflagerstätten und kann somit als Vater der Präquatär-Palynologie bezeichnet werden. Der Begründer der Mikropaläontologie, C. Ehrenberg, entdeckte bereits zur fast gleichen Zeit Koniferenpollen in Kreidesteinen. Der Paläobotaniker Franz Unger war der erste österreichische Forscher, der fossile Pollenkörner studierte. Er war der Begründer des pflanzenphysiologischen Institutes und Professor für Paläobotanik in Wien. 1916 veröffentlichte der Schwede Lennart von Post das erste Pollendiagramm. Dieses Jahr gilt als Geburtsjahr der Quartär-Pollenanalyse. (KLAUS, 1987)

5.2 Grundlagen der Palynologie, Pollenentwicklung

Sporen und Pollen sind ein durch Membranen nach außen hin geschütztes Dauerstadium der Gametophyten (n-Generation) im Lebenszyklus der Pflanzen. Das einzellige Pollenkorn stellt die Mikrospore der Samenpflanzen dar, die mehrzelligen Pollenkörner die männliche Gametophyten-Generation der Samenpflanzen. Sie sind Herkunftsort und Transporteinheit für die männlichen Gameten. (HESSE et al., 2009) Der Gametophyt ist bei Pflanzen die Gameten-bildende haploide Phase des Generationswechsels. Die Gametophytengeneration wird dabei von den niedrigen Pflanzen hin zu den höheren Pflanzen immer weiter reduziert. Dadurch gibt es auch verschiedene Grundtypen von Sporen. (KLAUS, 1987)

Mikrosporogenese und Mikrogametogenese

Die Entwicklung des Pollenkorns beinhaltet die Mikrosporogenese und die Mikrogametogenese. Mikrosporogenese startet mit der Differenzierung der Mikrosporenmutterzelle auch Pollenmutterzelle genannt. Diese diploiden Zellen, welche von einer dicken Callosewand umschlossen sind, durchlaufen eine Meiose. Das Produkt daraus ist eine Tetrade aus vier haploiden Mikrosporen. Alle vier Folgezellen sind wieder in eine sekundäre Callose-Wand eingehüllt, welche sie von den anderen und von den umgebenden diploiden Tapetumzellen isoliert.

Die der Zytokinese folgende mitotische Kernteilung wird begleitet durch die Formung einer Teilungsebene, welche vom mitotischen Spindelapparat festgelegt wird. Je nach Art der Zytokinese, sukzessive Zytokinese oder simultane Zytokinese, werden die Teilungsebenen entweder jeweils gleich nach der ersten und zweiten mitotischen Teilung geformt, oder am Ende gleichzeitig nach der zweiten meiotischen Teilung gebildet. Dies führt zu unterschiedlichen Tetraden Typen.

Die Bildung der Pollenwand beginnt, noch während die Mikrosporen in Tetraden angeordnet und in Callose eingehüllt sind. Der erste Schritt besteht aus der Ablagerung der Primexine, fibrillenartige Polysaccharide, an der Oberfläche der Mikrosporen. Das Primexin formt eine Matrice, wo Sporopollenin Grundstoff und schließlich Sporopollenin abgelagert werden, wodurch die endgültige Pollenwand gebildet wird. Aperturen werden dort entwickelt, wo das Endoplasmatische Retikulum die Ablagerung von Primexinen verhindert. (HESSE et al., 2009)

Tapetum

Während der Formung und Reifung des Pollen spielt das Tapetum zu mehreren Zeitpunkten eine wichtige Rolle. Normalerweise formt es eine einfache Schicht von Zellen, welche den Loculus eingrenzen. Tapetumzellen sind stark spezialisiert und haben eine kurze Lebensdauer. Am Ende löst sich die Zellorganisation auf und sie werden absor-

biert. Es sind zwei verschiedene Formen des Tapetums bekannt.

Die Hauptaufgabe des Tapetums liegt in der Ernährung der Mikrosporen, aber es synthetisiert auch Enzyme, den Exine Ausgangsstoff, die Pollenhülle, die Ubisch Körper, und dickflüssiges Fasermaterial. Das bemerkenswerteste Material, das vom Tapetum produziert wird, ist der Pollenkitt. Der Pollenkitt hat viele verschiedene Funktionen. So hält er die Pollenkörner beim Transport zusammen, er schützt die Pollenkörner vor Wasserverlust, schützt sie vor UV-Strahlung, Hydrolyse und Enzymen. Des Weiteren erhält der Pollenkitt Sporophyten-Proteine innerhalb der Exine Hohlräume. (HESSE et al., 2009)

Mikrogametogenese bei Angiospermen

Die Mikrogametogenese bei Angiospermen beinhaltet die erste und zweite Pollen Mitose, welche die männlichen Gameten (Spermazellen) als Ergebnis hervorbringen. Die Gametogenese beginnt mit der Bildung einer zentralen Vakuole innerhalb der einkernigen Mikrospore. Die Vakuole drängt dabei den Kern zur Wand. Solange sich der Kern in einer Zentralen Position innerhalb des Zytoplasmas befindet, wird die Zelle Mikrospore genannt; mit der Verschiebung des Kerns in Richtung Wand, wird die Zelle zum jungen Pollenkorn.

Der ersten Pollen-Mitose folgt die asymmetrische Zellteilung, welche zu der Bildung einer kleineren generativen Zelle und einer größeren vegetativen Zelle führt. Sobald die generative Zelle gebildet ist, wird sie gegen die Pollenwand gedrückt. Später wandert sie wieder von der Wand weg in das Zytoplasma der vegetativen Zelle. Nach diesem Vorgang wird die vegetative Zelle, welche nur wenig Organellen aufweist, in der Gestalt verändert, von einem kugelförmigen Gebilde zu einer Form, welche von der Spindel gestaltet wird. Dabei passt sich auch die Gestalt des Zellkernes an.

Während der zweiten Pollen-Mitose wird die generative Zelle in zwei Spermazellen geteilt. Dieser folge eine symetrische Zellteilung. Somit wird das endgültige Stadium der Gametophyten Entwicklung erreicht. Bei 25% aller Blütenpflanzen weisen die Pollenkörner in diesem Zustand drei Zellen auf. Bei 75% der Blütenpflanzen werden die Pollenkörner vom Staubbeutel in einem zweizelligen Zustand abgestoßen. Im letzteren Fall findet die zweite Pollen-Mitose im Pollenkanal statt, nach der Keimung des Pollenkorns auf der weiblichen Narbe oder einer ähnlichen Struktur. (HESSE et al., 2009)

Mikrogametogenese bei Gymnospermen

Bei der Mikrogametogenese bei Gymnospermen gibt es zahlreiche mitotische Teilungen. Normalerweise sind die Pollenkörner von Gymnospermen bei der Anthese vielzellig. Sie bestehen aus Prothallium-Zelle(n), einer Pollenschlauchzelle einer kleinen

Antheridialzelle. Die Pollenschlauchzelle entwickelt sich zum Pollenschlauch, die Antheridialzelle durchläuft eine Teilung und wird zur Stielzelle und Spermazelle. Die letztere teilt sich schließlich zu den männlichen Gameten. (HESSE et al., 2009)

Isosporie

Nach der Reduktionsteilung der Sporenmutterzelle werden nur einheitliche Sporen gleicher Größe und Gestalt ausgebildet. Eine Unterscheidung des Geschlechts ist anhand der Morphologie nicht möglich. Die Sporen werden Isosporen oder Homosporen bezeichnet. Isosporie findet man bei Bryophyta und einzelnen Pteridophyta. (KLAUS, 1987)

Heterosporie

In getrennten Sporangien werden Sporen verschiedener Größe und unterschiedlicher morphologischer Beschaffenheit gebildet. Es wird eine große Anzahl Mikrosporen und eine relativ geringe Anzahl an Megasporen gebildet. Heterosporie findet sich fossil ab dem Devon, besonders verbreitet im Karbon bei den Pteridophyta. (KLAUS, 1987)

Mikrosporen und Megasporen

Die Mikrosporen sind kleiner und männlich, die Megasporen sind relativ groß und weiblich determiniert.

Miosporen und Megasporen

In der Palynologie kommt es vorwiegend auf morphologische Kriterien an. Hier geschieht die Differenzierung zwischen Mikrosporen und Makrosporen in erster Linie durch verschiedengeschlechtlich determinierte Prothallien. In der Erdgeschichte kennt man nämlich auch relativ große Mikrosporen und kleine Megasporen. Da die biologische Funktion im Fossil nicht immer erkennbar bleibt, wurden für die rein größenmäßige Unterscheidung fossiler Sporen von GUENNEL neue Ausdrücke gewählt: Miosporen werden ungeachtet ihrer biologischen Funktion all jene genannt, die kleiner als 200 µm sind, Megasporen all jene, die größer sind. (KLAUS, 1987)

Pollenkörner

Mikrosporen mit reduzierten männlichen Gametophyten werden *Pollenkörner* genannt. Diese finden wir bei der höheren Evolutionsstufe der Heterosporie. Die Megaspore wird sessil und befindet sich auf der Mutterpflanze (weibliche Blüte). Die Mikrosporen müssen nun passiv zum Megasporenapparat gelangen und dort einen Keimschlauch bilden, der zur Eizelle vordringt. Das Pollenkorn stellt also in frühen Entwicklungsstadien eine Mikrospore dar, die nicht mehr am Substrat, sondern auf der weiblichen Blüte

mittels eines Keimschlauches auskeimt. Die Trennung von Sporen in Pollenkörner und Mikrosporen ist rein biologisch bedingt und lässt sich daher bei Fossilien morphologisch nicht eindeutig nachweisen. Daher werden fossile Pollenkörner auch als Sporen (Mikrosporen) bezeichnet. (KLAUS, 1987)

Keimstellen (Aperturen)

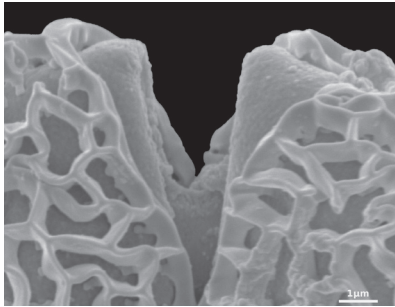


Abb. 5.1 Keimstelle, Hamamelidaceae

Die Möglichkeit zur Bildung eines Pollenschlauches, macht die Anlage von Öffnungen in der Pollenkornwand erforderlich, da diese sehr starr und widerstandsfähig ist. Diese Öffnungen werden *Keimstellen* genannt.

Tetradenbildung

Bei der Meiose wird die Sporenmutterzelle zuerst in zwei gleiche Hälften mit jeweils haploiden Chromosomensätzen geteilt. Diese Tochterzellen teilen sich rasch ein zweites Mal, sodass 4 haploide Tochterzellen entstehen, deren Zentren die Eckpunkte eines Tetraeders bilden. (KLAUS, 1987)

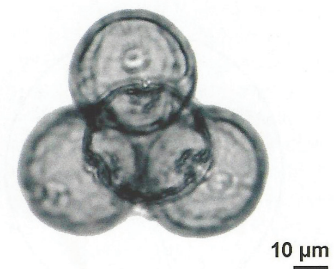


Abb. 5.2 Tetrade, *Fagus sp.*
(HESSE et al., 2009)

Sporomorphae

Der Terminus Sporomorphae wurde von ERDTMAN geschaffen, um einen neutralen Überbegriff für all jene fossilen Pollenkörner und Sporen zu haben, deren biologische Herkunft nicht eindeutig zu erkennen ist.

Palynomorphae

Der Terminus Palynomorphae dient als Überbegriff für alle organisch erhaltenen Mikrofossilien, die als Rückstand einer Gesteinsaufbereitung im Präparat verbleiben und die Pollen- und Sporennatur auch nicht immer deutlich festzustellen ist. *Hysterix*-Stachelhüllen, Dinoflagellaten-Membranen, *Chitinozoa*, *Acritarchs* etc. sind Beispiele dafür. (KLAUS, 1987)

5.3 Pollenmorphologie

Die Pollenmorphologie ist in Zusammenhang mit blütenmorphologischen Untersuchungen eine wichtige taxonomische Methode, bekräftigt JACOMET und KREUZ (1999). Heute werden unter anderem mit Hilfe der Pollenmorphologie die systematische Einteilung des Pflanzenreiches bearbeitet.

5.3.1 Pollen Symmetrie

Monade, Dyade, Tetrade und Polyade

Ein ausgereifter Pollen (Sporenmutterzelle) teilt sich in Ausbreitungseinheiten. Die Produkte nach der Meiose bleiben entweder permanent verbunden oder sie werden teilweise oder normalerweise komplett aufgeteilt. Im letzteren Fall spricht man von einer Monade. Bleiben die Einheiten verbunden, so spricht man entweder von Dyaden (Doppel-Einheiten), Tetrade (Vierer-Einheit) oder Polyade (Vielfach-Einheit). (HESSE et al., 2009)

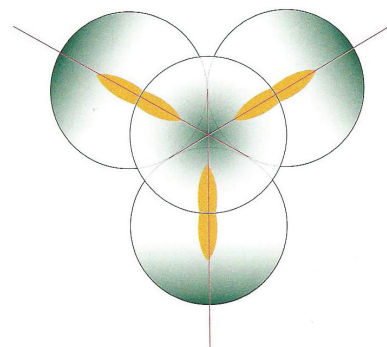


Abb. 5.3 Tetraden Aufbau, Distale Pole sind dunkel angefarbt (HESSE et al., 2009)

Pol, Polachse und Äquator

Zieht man von jeder Tochterzelle eines Sporentetraeders eine Linie zum Zentrum des Tetraeders, welches das Zentrum der ehemaligen Sporenmutterzelle bildete, so erhält man die Polachsen jeder Mikrospore. Die Pole einer Zelle werden anhand des Durchstoßpunktes dieser Achse markiert. Der proximale Pol ist dem Zentrum des Tetraeders zugekehrt, während der distale Pol gegenüber, an der Außenseite des Tetraeders liegt. Legt man senkrecht auf die Polachse eine Ebene durch die Spore, so wird diese in zwei Hälften, eine proximale und eine distale Hälfte geteilt. Diese wird Äquatorialebene einer Mikrospore genannt. (KLAUS, 1987) Isopolare Pollenkörner haben identische proximale und distale Hälften. In diesem Fall ist der Äquator eine Spiegelebene. Heteropolare Pollenkörner haben unterschiedliche Polhälften. Die Pollenform und die Lokalität der Öffnungen hängen eng mit der Polarität des Pollen zusammen. (HESSE et al., 2009)

5.3.2 Form und Größe

Prolate, oblate und sphäroidale Pollenformen

Als prolat werden Pollenformen bezeichnet, bei denen die Polachse länger als der Durchmesser des Äquators ist. Bei oblaten Pollenformen ist der Äquatordurchmesser

länger, sodass wir es mit flachen, linsenförmigen Pollenkörner zu tun haben. Sind die Polachse und die Äquatorialachse gleich lang, so spricht man von spheroidalen Formen; jene Pollenkörner sind kugelig. (KLAUS, 1987)

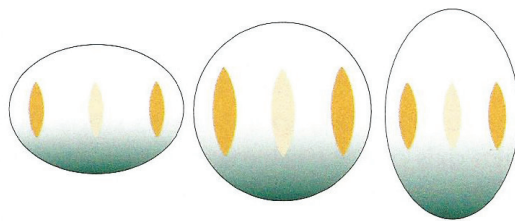


Abb. 5.4 oblate, spheroidale, prolate Pollenform (HESSE et al., 2009)

Pollengröße

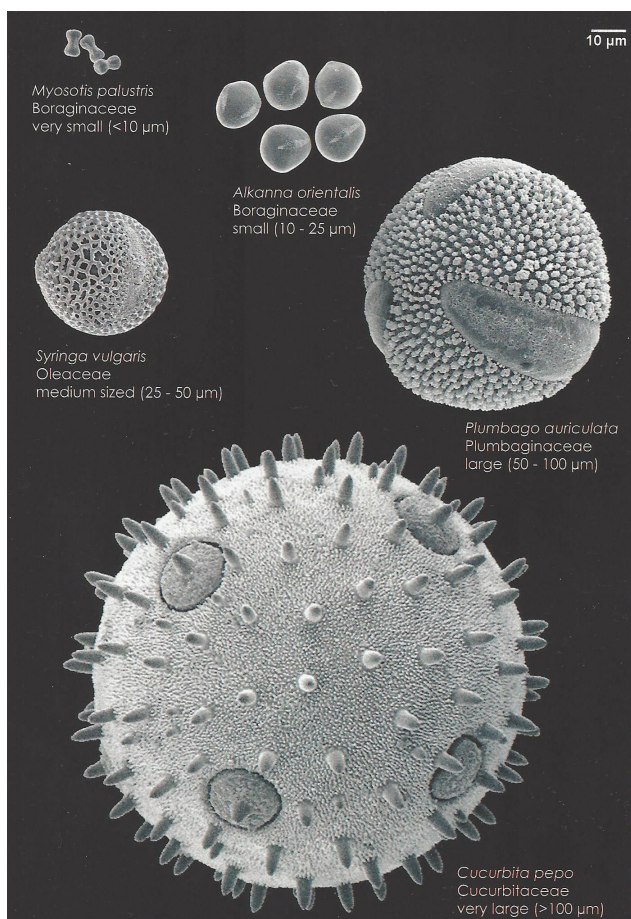


Abb. 5.5 Pollengrößen im Vergleich (HESSE et al., 2009)

Die Größe von Pollenkörner variiert von weniger als 10 µm bis hin zu größer als 100 µm. Um die Pollengröße zu definieren, wird der größte Durchmesser genommen, der sich durch das Pollenkorn legen lässt. Die Pollengröße hängt auch vom Grad der Hydratation und der Präparierungsmethode ab. Zum Beispiel wird das Pollenkorn kleiner, wenn das Pollenkorn für die Präparation für das REM mit Alkohol gereinigt wird, weil dem Pollen dadurch Wasser entzogen wird. Diese Verkleinerung lässt sich feststellen, wenn die Größe des Pollenkorns unter dem Lichtmikroskop mit der Größe unter dem REM verglichen wird. Da die Größe eines Pollenkorns aber auch in der Natur variiert, sollte man vorzugsweise eine Bandbreite bei der Pollengröße angeben. Zu den kleinsten Pollenkörner

zählt das Vergißmeinnicht-Pollen (*Myosotis*) mit etwa 5 µm. Zu den größten Pollenkörner zählt der Pollen der Tanne mit etwas 170 µm und der Pollen des Kürbis (*Cucurbita*) mit bis zu 200 µm. (KLAUS, 1987) Der Gebrauch von folgenden Größen-Kategorien ist hilfreich: sehr klein (<10 µm), klein (10-25 µm), mittelgroß (26-50 µm), groß (51-100 µm) und sehr groß (>100 µm). (HESSE et al., 2009)

5.3.3 Pollenöffnungen (Aperturen)

Pollenöffnungen sind Bereiche der Pollenwand, die sich signifikant vom Rest der Pollenwand in ihrer Morphologie und Anatomie unterscheiden. Diese besonderen Bereiche spielen meistens im Zusammenhang mit der Keimung (Keimöffnung) und der Wasserregulierung des Pollens (Harmomegathie) eine Rolle. Pollenkörner, welche keine Öffnungen aufweisen, werden inaperturat genannt. Normalerweise werden die Definitionen der Öffnungen sowohl für Angiospermen und Gymnospermen angewandt, aber bei den Gymnospermen differenzieren sich die Öffnungen durch die häufige Präsenz einer Leptoma. (HESSE et al., 2009)

Porus, Colpus, Sulcus, Colporus und Poroid

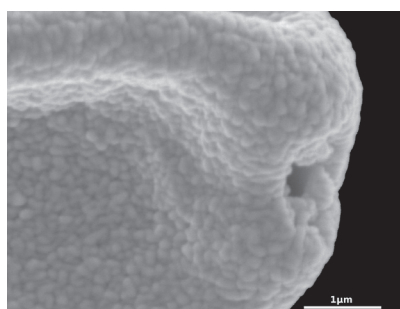


Abb. 5.6 Porus, Moraceae

Anzahl, Typen und Positionen der Öffnungen (Aperturen) eines Pollenkorns sind genetisch determiniert und innerhalb einer Art fixiert, jedoch kommt es manchmal zu Variationen. Die Polarität des Pollens bestimmt die Bezeichnung der Öffnungen (Aperturen). Runde Öffnungen werden Porus genannt, wenn diese äquatorial oder über das gesamte Korn verteilt sind. Ist diese runde Öffnung distal situiert, nennt man sie Ulcus. Colpus wird eine längliche Öffnung genannt, wenn diese äquatorial oder global verteilt ist; Sulcus nennt man eine längliche Öffnung, welche distal platziert ist. Colporus bezeichnet man die Kombination aus Porus und Colpus. Colpori sind nur äquatorial oder global situiert. Runde oder elliptische Öffnungen mit indifferenten Rändern werden Poroide genannt. (HESSE et al., 2009)

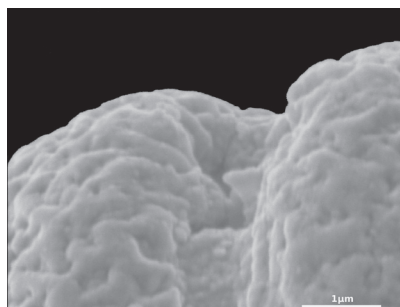


Abb. 5.7 Colporus, Combretaceae

Die Anzahl der äquatorialen Öffnungen (Pori, Colpi, Colpori) werden durch die Präfixe di- oder tri- angegeben. Bei höherer Anzahl kann man anstatt der Präfixe auch die Zahlen angeben, zum Beispiel, 4-porat statt tetraporat oder 6-colporat statt hexacolporat.

Öffnungen werden normalerweise von einer Exine-Schicht, der Aperturenmembran, bedeckt. Diese Membranen können außerdem mit zahlreichen Exine-Elementen verziert oder einfach glatt sein. Im Gegensatz dazu ist ein Operculum ein dickes, zusammenhängendes Exine-Schild, welches wie ein Deckel die Aperturen bedeckt.

Die Aperturen haben normalerweise die exklusive Funktion von Keimstellen. Pollenschläuche in inaperturaten Angiospermen-Pollen werden ohne vorgefertigte Ausgangsbereiche produziert. Bei taxoiden Pollen zerreisst die Exine während der Hydratation an einer spezialisierten Region, der Tenuitas, Ulcus oder Papille im Zentrum

eines runden Leptoma und wird anschließend abgestoßen.

Während der Keimung wird normalerweise ein einziger Keimschlauch gebildet. Trotzdem werden manchmal gleichzeitig zusätzliche Schlauch-ähnliche Strukturen gebildet. Ihre Produktion wird als ein prägerminativer Prozess interpretiert. (HESSE et al., 2009)

5.3.4 Pollenwand

Intine und Exine

Grundsätzlich besteht die Pollenwand bei den Samenpflanzen aus zwei Hauptschichten: die äußere Exine und die innere Intine. Die Intine wird direkt um den lebenden Zellinhalt, welcher sich bei der Fossilisation meist auflöst, gebildet. Sie besteht aus einer lamellenartigen Schichtung von Zellulose und Pektin, wodurch sie sehr quellfähig ist. Unter präformierten Keimstellen kann die Intine bedeutend verdickt sein (Oncus). Bei der Keimung durchbricht sie die Keimstelle und bildet die Wand des Pollenschlauches. Bei der Fossilisation bleibt die Intine nicht erhalten; sie bleibt auch nicht bei einer Vergleichspräparation vorhanden, weil sie chemisch leicht hydrolisierbar ist und sich bei der Acetolyse auflöst.

Über der Intine liegt die Exine, welche sehr widerstandsfähig ist und eine gute Erhaltungsfähigkeit besitzt. Sie ist mehrfach geschichtet und besitzt ein kompliziert aufgebautes Kammersystem. Man unterscheidet zwischen der Struktur, dem inneren Wandaufbau, und der Skulptur, an der Oberfläche liegende Ornamente. (KLAUS, 1987)

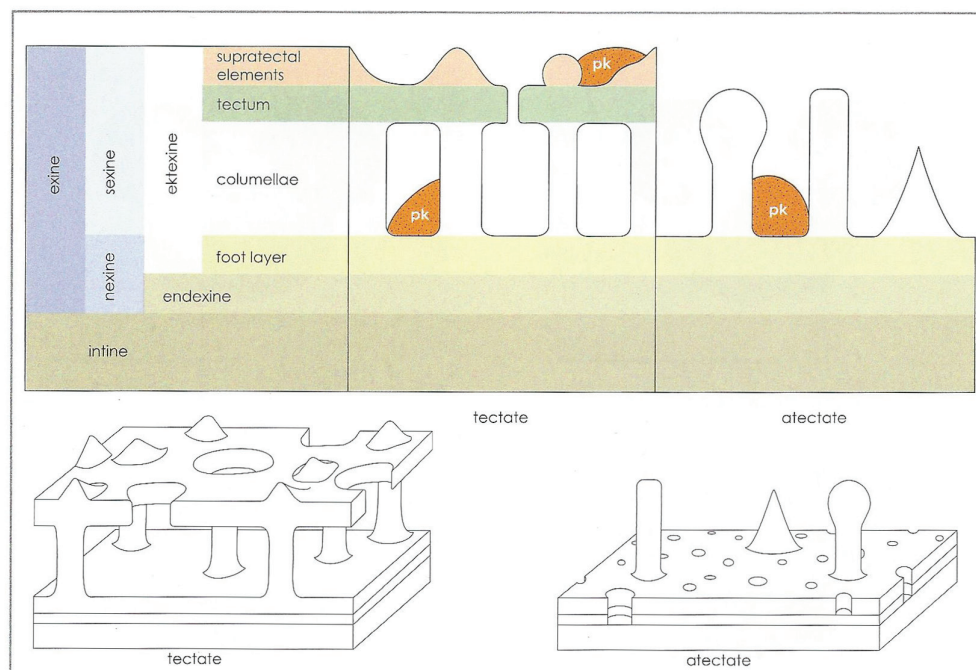


Abb. 5.8 Aufbau der Pollenwand (HESSE et al., 2009)

Exinenstruktur

Bei der Exine unterscheidet man zwei Schichten: die innere Endexine und die äußere Ektexine. Die Ausdrücke Sexine für die äußere strukturierte und Intine für die innere unstrukturierte Exineschicht wird weit verbreitet beim Lichtmikroskop gebraucht. Jedoch stimmt diese Gliederung nicht mit der Einteilung von Ektexine und Endexine überein (siehe Abb. 5.8) Die Ektexine besteht aus dem Pedium, einer basalen Fuss-schicht, dem Infratectum und dem Tectum. Die Endexine ist eine einfache Schicht, welche weitgehend unstrukturierte ist. Von diesem grundsätzlichen Aufbau gibt es eine große Variationsbreite. So können Schichten verdickt sein, variabel strukturiert oder überhaupt fehlen. In dem Bereich von Öffnungen ist der Aufbau der Exine andersartig. (HESSE et al., 2009)

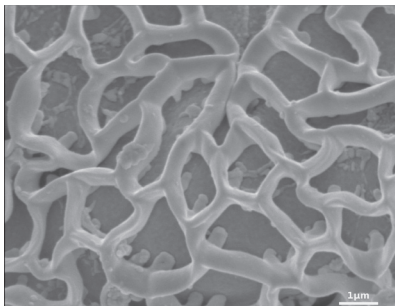


Abb. 5.9 Reticulum, Hamamelidaceae

Beim generellen Aufbau der Exine-Schicht unterscheidet man prinzipiell zwischen einer tectaten und intectaten Exine. Bei der intectaten Exine fehlt das Tectum und das stäbchenförmige Gebilde (Columellae) bleibt nach oben hin offen (Clavae) oder schließt sich nur zu einem netzförmigen Muster, dem Reticulum zusammen. (KLAUS 1987)

Die Angiospermen Pollenwand

Das Tectum ist mehr oder weniger durchgehend und kann von supratectaten Elementen bedeckt sein, welche die Skulptur (Ornamentation) darstellen. Das darunter liegende Infratectum hat entweder einen säulenartigen (Columellae) oder einen granulaten Aufbau. Das Pedium (Fussschicht) kann sowohl durchgehend, unterbrochen als auch abwesend sein. Die Endexine ist fast immer anwesend, auch wenn es ganz unterschiedlich als durchgehend oder unterbrochen, schwammartig oder kompakt charakterisiert werden kann. Nur bei den Aperturen kann diese ganz fehlen. Einige typische Abweichungen der Wanddicke tragen folgende Bezeichnung: Arcus, Annulus, Tenuitas und Costa. Extreme Beispiele von unterschiedlichen Ektexine-Gestaltung stellen Formen dar, bei denen es fast überhaupt keine Unterteilung oder Schichtung gibt oder extrem reduziert ist oder überhaupt komplett fehlt. Eine typische Angiospermen Apertur weist eine dicke, zweischichtige Intine auf. (HESSE et al., 2009)

Die Gymnospermen Pollenwand

Die Pollenwand der Gymnospermen unterscheidet sich von Angiospermen durch zwei Charakteristika: Erstens ist die Endexine bei reiferen Pollen-Stadien immer lamellenartig und zweitens ist das Infratectum nie säulenförmig. Die vier Gymnospermen-Klas-

sen weisen außerdem vielfältige und spezielle Konstruktionen der Aperturen auf.

Die prinzipielle Schichtung (Ektexine, Endexine und Intine) der Gymnospermen Pollenwand ist identisch mit der der Angiospermen. Das Tectum jedoch tritt nicht bei allen Koniferen auf. Bei einigen Taxa fehlt das Tectum komplett. Das Infratectum ist außerdem niemals säulenartig. (HESSE et al., 2009)

Bei saccaten Pollen, wie bei Pinaceae und Podocarpaceae verwendet man eine spezielle Terminologie. Der Saccus ist eine große, hohle Ausstülpung des Corpus. Die Saccuswand ist eine einschichtige Ectexine. Häufig gibt es zwei Ausstülpungen (Sacci), bei manchen Taxa drei oder nur eine Ausstülpung. Die saccaten Pollen weisen auf der proximalen Seite des Corpus eine Region auf, welche Cappa genannt wird und auf der distalen Seite eine dünnere Region aufweist, welche als Leptoma bezeichnet wird. Bei Pinus werden zwei Pollentypen als systematisch relevant erachtet: Der Haploxyton-Pollentypus ist charakteristisch dadurch, dass die Luftsäcke auf einer relativ großen Fläche am Körper befestigt sind. Dadurch ist die Form der Sacci eher halbkreisförmig. Im Lichtmikroskop kann man deutlich eine Verdickung im Bereich des Leptoma erkennen. Der Diploxyton-Pollentypus hingegen weist kugelförmige Luftsäcke auf, welche nur mit einer kleinen Fläche am Körper ansetzen. Beim Leptoma gibt es keine Verdickungen. (HESSE et al., 2009)

Exinensulptur (Ornamentation)

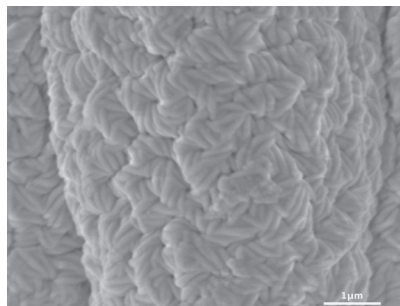


Abb. 5.10 Rugulae, *Eotrigonobalanus*

Auf dem Tectum können noch verschiedene Verzierungen aufgebaut sein, welche als Skulptur bezeichnet werden. Diese Verzierungen können z.B. Warzen (Verrucae), Dornen (Spinae), Keulenköpfchen (Pilae), kleine, grubenförmige Vertiefungen bis hin zu Löchern im Tectum (Foveae) sein. (KLAUS, 1987) Diese Vielzahl an unterschiedlichen Skulpturen kann sehr variabel sein. Sie sind dennoch wichtige Bestimmungsmerkmale. Skulpturenelemente werden auch immer wieder kombiniert. Sehr oft ist eine genaue Beschreibung der Skulptur wegen ihrer Variabilität schwierig. Aus praktischen Gründen können die unterschiedlichen Verzierungen nach deren Größe unterteilt werden. Wenn sie zum Beispiel kleiner als 1 µm im Durchmesser sind, wird ihnen das Präfix mikro- vorgestellt. Die Anordnung der Verzierungselemente an der Pollenoberfläche ist sehr oft ungleichmäßig, besonders im Bereich der Aperturen. Bei rezentem Material kann eine Oberflächenbeschichtung wie z.B. Pollenkitt die Ornamentation auch schwer erkennbar machen. (HESSE et al., 2009)

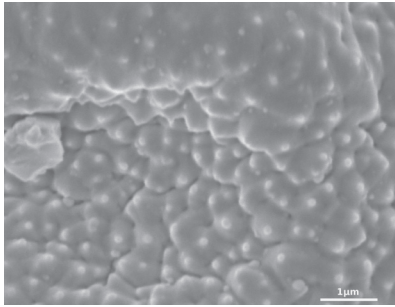


Abb. 5.11 Microechinae, Moraceae

5.3.5 Rolle der Pollenmorphologie bei der Bestimmung

Es gibt ein System zur Gliederung der Pollentypen. Das Hauptkriterium ist die Zahl, Form und Lage der Keimöffnungen (Aperturen). Danach werden 32 Pollenklassen unterschieden, so JACOMET und KREUZ (1999). Für die weitere morphologische Differenzierung der Pollenkörner wird die Skulptur ihrer Oberfläche (Sexine) herangezogen. Da die Pollenwand nur wenige Mikrometer dick ist, ist die Darstellung des Pollenwandaufbaus nicht immer einfach. Eine Grundvoraussetzung ist hier eine gute Mikroskopausstattung. Aufgrund der Größe und der Verteilung der Skulpturelemente auf der Exine werden morphologische Pollengruppen unterschieden (MOORE et al., 1991). Auch die Form des Pollenkornes ist ein wichtiges diagnostisches Merkmal. Um diese richtig zu erkennen, muss das Pollenkorn in zwei Ansichten betrachtet werden: Äquatorial und polar. Schließlich spielt die Feinstruktur der Aperturen eine wichtige Rolle; zum Beispiel für die Unterscheidung der Wildgraspollen von den Kulturgetreidepollen (JACOMET und KREUZ, 1999).

Nach JACOMET und KREUZ (1999) sind die Pollentypen der unterschiedlichen Pflanzengattungen leider nicht alle unterscheidbar. Hinter vielen Pollentypen verbergen sich Artengruppen oder sogar ganze Pflanzenfamilien. Dies erschwert die Interpretationsmöglichkeiten der Pollenfunde. Nach ZETTER (mündl. Mitteilung) kann es bei rezenten und fossilen Pollen eine große Variationsbreite innerhalb einer Art geben. So wurde auf einem fossilen Fagaceae sp. Blatt ein Pollenklumpen gefunden (es handelte sich ganz sicher um Pollen einer einzigen Pflanze), welche in der Skulptur derart stark variierte, dass man die einzelnen Pollen niemals als gleiche Art erkannt hätte, hätte man sie isoliert aufgefunden.

Palynogramm

Die Darstellung der wichtigsten morphologischen Merkmale von Palynomorphen wie Sporen und Pollenkörner in Diagrammform wird *Palynogramm* genannt. Es beinhaltet Parameter wie Symetrie, Form und Größe, die Lokalität und Anzahl von Öffnungen, Verzierungen und die Schichtung. (HESSE et al., 2009)

5.4 Pollen-Terminologie

Für die Beschreibung der Pollenkörner in dieser Arbeit wurde die Terminologie von HESSE et al. (2009) verwendet. Diese werden nun alphabetisch aufgelistet.

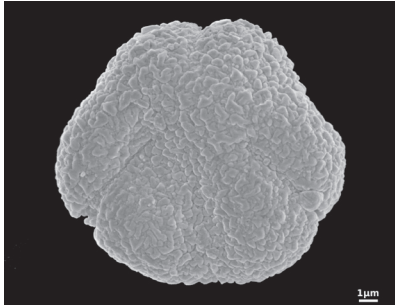
Apertur	Pollenöffnungen bzw. Keimöffnung genannt. Region der Pollenwand, die sich morphologisch und/oder anatomisch von der übrigen Pollenwand unterscheidet. Üblicherweise der Austrittsort des Pollenschlauches aus der Pollenwand (Keimstelle).
Äquator	Imaginäre Linie um das Pollenkorn herum, in der Mitte zwischen proximalen und distalem Pol.
Colpat	Pollenkorn mit Colpus
Colporat	Pollenkorn mit Colpori
Colporus	Apertur, bei der Colpus (Ektoapertur) und eine Endoapertur (Porus) kombiniert sind.
Colpus	Längliche Apertur, welche an der Äquator-Region lokalisiert ist oder gleichmäßig am Pollenkorn verteilt ist.
Columellae	Säulenartige Struktur der Pollenwand, welche das Tectum trägt.
Distal	Pol des Pollenkorns, das zur Außenseite der Tetrade weist.
Echinae	spitze/stachelige Ornamentation, welche länger und/oder breiter als 1 µm ist.
Echinat	Pollenwand mit Echinae.
Endexine	Exine Schicht zwischen Ektexine und Intine.
Ektexine	Die äußere Schicht der Exine.
Eutectat	Pollenkorn mit einem durchgängigem Tectum
Exine	Äußere Schicht der Pollenwand.
Fossulae	Unregelmäßige geformte Gräben auf der Oberfläche der Pollenwand
Fossulat	Pollenwand mit Fossulae.
Gemmae	Kugelige Elemente der Exine.
Gemmat	Pollenwand mit Gemmae
heterobrochat	Reticulate Pollenwand mit Lumen unterschiedlicher Größe
lalongat	Endoapertur erstreckt sich äquatorial
Lumen	Ein allgemeiner Begriff für freien Raum, der eingeschlossen ist.
Meridian	Imaginäre Linie an der Pollenoberfläche, welche den proximalen mit dem distalen Pol verbindet.
Monad	Verbreitungseinheit, welche nur aus einem einzigen Pollen besteht.
Muri	Elemente der Exine, die das Netz eines Reticulums bilden.

Nexine	Terminus, der beim LM gebraucht wird, um die innere, unstrukturierte Schicht der Exine zu bezeichnen.
Oblat	Pollenkorn, dessen polare Achse kürzer als die Äquatorialachse ist.
Perforat	Pollenwand mit Löchern, die kleiner als 1 µm sind.
Prolat	Pollenkorn, dessen polare Achse länger als die Äquatorialachse ist.
Proximal	Pol des Pollen, das zum Zentrum der Tetrade weist.
Psilat	Pollenkorn mit einer glatten Oberfläche.
Reticulat	Pollenwand mit Reticulum.
Reticulum	Netzstruktur, welches von Exineelementen (Muri) geformt wird, bei dem die Lumen größer als 1 µm sind.
Rugulae	Längliche, warzenförmige Exineelemente, die länger als 1 µm sind.
Rugulat	Pollenwand mit Rugulae
Scrabat	Terminus, der nur beim LM verwendet wird, um winzige Skulpturelemente zu beschreiben, welche undefinierbare Formen haben und so klein sind, dass sie nahe an der Auflösungsgrenze des LM sind.
Semitectum	Nicht durchgängiges Tectum, das weniger als die Hälfte des Pollenkorns bedeckt.
Semitectat	Pollenkorn mit einem Semitectum.
Sexine	Terminus beim LM, welche die im Lichtmikroskop sichtbare äußere, strukturierte/skulpturierte Schicht der Exine beschreibt.
Sporopollenin	Der Hauptbestandteil der Exine, welcher aus Acetolyse-resistenten Biopolymeren besteht.
Sulcus	Längliche distale Apertur.
Sulcat	Pollenkorn mit einem Sulcus.
Tectum	Äußerste mehr oder weniger homogene Schicht der Ektexine.
Tectat	Pollenkorn mit einem Tectum.
Trichotomosulcus	Dreistrahliger Sulcus.
Trichotomosulcat	Pollenkorn mit einem Trichotomosulcus.
Tricolpat	Pollenkorn mit drei Colpi
Triporat	Pollenkorn mit drei Pori.
Ulcus	Mehr oder weniger runde Apertur, distal situiert.
Ulcerat	Pollenkorn mit einem Ulcus.
Verrucae	Warzenähnliche Exineelemente die breiter als hoch sind.
Verrucal	Pollenwand mit Verrucae.

6. BESCHREIBUNG DER UNTERSUCHTEN POLLENKÖRNER

Combretaceae gen. et spec. indet

Tafel 1-4



Pollenkorn oblat, in Polansicht hexangular, in Äquatorialansicht elliptisch. Größe: Äquatorialdurchmesser im LM 21-24 µm im REM 14-18 µm; Heteroaperturat 3-colporat und zusätzlich 3 Pseudocolpi, Exine 1,4-1,7 µm dick; Nexine dünner als Sexine; Skulptur: rugulat, fossulat; im Bereich der Pseudocolpi microrugulat, im Bereich der Endoapertur Sexine meist leicht aufgewölbt mit flächig zusammenwachsenden Rugulae (Tafel 3, Abb. D). Colpusmembran microverrucat (Colpori) bis microrugulat (Pseudocolpi).

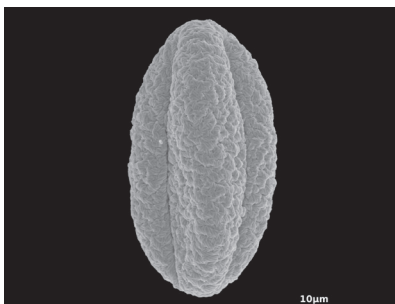
Bemerkungen:

Dieser Pollenkorntyp kommt in den Proben selten aber doch regelmäßig vor. Erst die Untersuchungen mit dem REM ermöglichen eine deutliche Unterscheidung zwischen Colpori und Pseudocolpi. Bis jetzt konnte noch keine rezente Gattung bzw. Art aufgefunden werden, mit der sich die fossile Form aus Profen vergleichen lässt.

Eotrigonobalanus sp. (Fagaceae)

(*Tricolporopollenites cingulum* rauher Typ)

Tafel 7-8



Pollenkorn prolat, in Polansicht circular bis lobat, in Äquatorialansicht elliptisch. Größe: Länge der Polachse im LM 21-24 µm im REM 14-18 µm, Äquatorialdurchmesser im LM 15-18 µm im REM 10-13 µm; Exine 1,4-1,9 µm dick; Sexine dünner als Nexine; Pollenkorn 3-colporat, Endopori lalongat; Form der Endopori elliptisch bis rectangular, Nexine im Bereich der Endopori verdickt; Skulptur im LM scabat, im REM rugulat perforat. Rugulae sind um die Perforationen kreisförmig angeordnet. Teilweise sind die Rugulae stärker miteinander verwachsen, wodurch die Skulptur glatter erscheint. Hier gibt es eine große

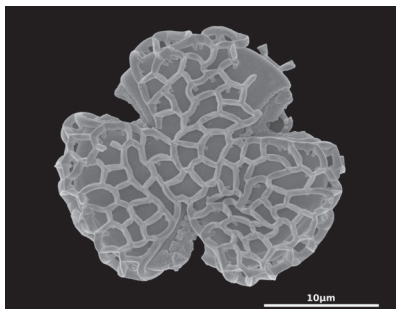
Variationsbreite.

Bemerkungen:

Dieser Pollenkornstyp kommt in der Probe sehr häufig vor. Auch andere Fagaceae wie z. B. *Castanopsis* oder *Lithocarpus* sind in der Probe häufig zu finden.

Hamamelidaceae gen. et spec. indet

Tafel 9-12



Pollenkorn oblat, in Polansicht triangular. Größe: Äquatorialdurchmesser im LM 28-30 μm im REM 24-27 μm ; 3-colpat, Exine 3-4 μm dick; Nexine dünner als Sexine; Skulptur: heterobrochat reticulat, Lumina polygonal; dünne hohe Muri (5 μm) werden von einreihigen, relativ unregelmäßig verteilten Columellae getragen. Columellae werden zur Basis hin dünn und zeigen im unteren Drittel eine Einschnürung. Im Bereich der Aperturen ragt die

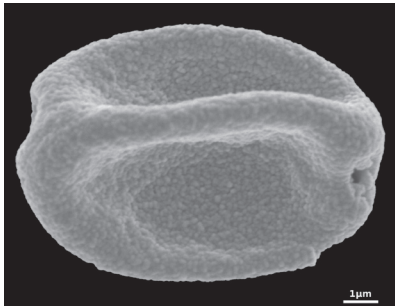
Nexine deutlich über die Sexine in den geöffneten Aperturbereich (Tafel 12). Die Aperturmembran ist microrugulat ausgebildet. (Tafel 11, Abb. E+F, Tafel 12, Abb. B)

Bemerkungen:

Dieser Pollenform ist relativ selten in der Probe anzutreffen.

Maingaya OLIVER hat mit der fossilen Form aus Profen die größte Ähnlichkeit. Diese Hamamelidaceae Gattung mit nur einer Art ist in Malaysia (Perak und Penang) beheimatet. (BOGLE & PHILBRICK, 1980)

Moraceae gen. et spec. indet 1 Tafel 13-15

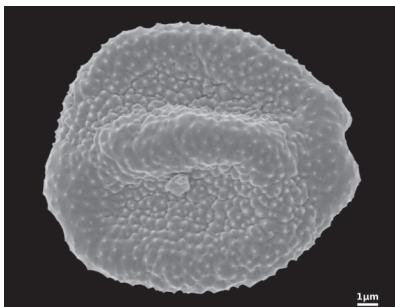


Pollenkorn oblat, in Polansicht und Aquatorialansicht elliptisch. Größe im LM 9,5-16 µm im REM 7-11 µm; diporat, tectat; Exine 0,6-0,9 µm dick; Nexine dünner als Sexine; Skulptur im LM psilat, im REM microverrucat fossulat.

Bemerkungen:

Dieser Moraceae Typ ist relativ häufig anzufinden. Es könnte sich dabei um einen Vertreter der Gattung *Ficus* handeln.

Moraceae gen. et spec. indet 2 Tafel 16-17



Pollenkorn oblat, in Polansicht und Aquatorialansicht elliptisch. Größe im LM 12-19 µm im REM 14-17 µm; diporat, tectat; Exine 0,8-1,1 µm dick; Nexine dünner als Sexine; Skulptur im LM psilat, im REM microechinat fossulat.

Bemerkungen:

Dieser Moraceae Typ ist seltener in der Probe anzufinden.

Vergleich Moraceae gen. et spec. indet 1 und 2:

Die beiden Moraceae Typen sind im LM schwierig, im REM deutlich zu unterscheiden. Moraceae gen. et spec. indet 2 ist etwas größer als spec. 1. Des Weiteren unterscheidet sich die Oberflächenstruktur deutlich. Während Moraceae spec. 1 eine microverrucate Skulptur aufweist, hat Moraceae spec. 2 eine microechinate Skulptur. Diese stachelige Skulptur von spec. 2 unterscheidet sich deutlich von der deutlich glatteren Skulptur von spec. 1. Des Weiteren sind die Microechinae weniger dicht an der Oberfläche stehend, als die Microverrucae.

7. LITERATUR UND BILDVERZEICHNIS

BERG, C. C. (2005): Moraceae diversity in a global perspective. Biol. Skr. 55: 423-440. [Pp. 423-440, in Friis, I., & Balslev, H. (eds), Proceedings of a Symposium on Plant Diversity and Complexity Patterns - Local, Regional and Global Dimensions. Danish Academy of Sciences and Letters, Copenhagen.]

BERGER, B. A., KRIEBEL, R., SPALINK, D., SYTSMA, K. J. (2015): Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. Mol. Phyl. Evol.

BOARDMAN, S. und JONES, G. E. M. (1990): Experiments on the effects of charring on cereal plant components. Journal of Archaeological Science 17: 1-11

BOGLE, L. A., PHILBRICK, C. T. (1980) A generic atlas of hamamelidaceae pollens. contrib.-Gray Herb. 210: 29-103

COLLINSON, M. E., FOWLER, K., BOULTER, M. C. (1981): Floristic changes indicate a cooling in the Eocene of southern England. - Nature 291 (5813): 315-317

CREPET, W. L., FRIIS, E. M., GANDOLFO, M. A. (2004): Fossil evidence and phylogeny: The age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. American J. Bot. 91: 1666-1682.

CRUAUD, A. et al. (2012b): An extreme case of plant-insect codiversification: Figs and fig-pollinating wasps. Syst. Biol. 61: 1029-1047

ENDRESS, P. K. (1993) Hamamelidaceae. In: KUBITZKI, K. et al. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Vol II: Flowering plants, Dicotyledons. Springer, Berlin Heidelberg.

FIBRAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen 1: Allgemeine Waldgeschichte. Verlag Gustav Fischer, Jena.

FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R.; & CRANE, P. R. (1992): Esgueiria gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. Biologiske Skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. 41: 1-45

FRIIS, E. M., CRANE, P. R., PEDERSEN, K. R. (2011): Early flowers and angiosperm evolution. University Press, Cambridge.

GENTRY, A. H. (1988): Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1-34.

HALBRITTER, H. (1998): Preparing living pollen material for scanning electron microscopy using 2,2-dimethoxypropane (DMP) and critical-point drying. Biotech Histochem

73: 137-143

HESSE, M. HALBRITTER, H. ZETTER, R. WEBER, M. BUCHNER, R. FROSCH-RADIVO, A. ULRICH, S. (2009): Pollen Terminology. An illustrated handbook. Springer, Wien.

JACOMET, S. KREUZ, A. (1999): Archäobotanik. Ulmer, Stuttgart.

JÄHNICHEN, H. (1956): Über *Castanopsis furcinervis* (ROSSM.) KR et. WLD. (Fagaceae) aus der alttertiären Braunkohle der Ukraine. - Jahrb. staatl Mus. Mineral. Geol., Dresden 2: 142-147

KEAY, R. W. J. (1954a): Combretaceae. In: Keay, R. W. J. (Editor). Flora of West Tropical Africa. Volume 1, part 1. 2nd Edition. Crown Agents for Oversea Governments and Administrations, London, United Kingdom. pp. 264–281.

KLAUS, W. (1986): Einführung in die Paläobotanik. Fossile Pflanzenwelt und Rohstoffbildung, Band II. Erdgeschichtliche Entwicklung der Pflanzen. Franz Deuticke, Wien.

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

KNOBLOCH, E. (1986): Die Flora aus der oberen Süßwassermolasse von Achldorf bei Vilsbiburg (Niederbayern). - Doc. Natur., München, 30: 14-48

KRUTZSCH, W. (1967b): Der Florenwechsel im Alttertiär Mitteleuropas auf Grund von sporenpaläontologischen Untersuchungen. - Abh. zentr. geol.Inst., Berlin, 10: 17-37

KUBITZKI, K., ROHWER, J. G., BITTRICH, V. (Hrsg.) (1993): The families and genera of vascular plants. Vol II: Flowering plants, Dicotyledons. Springer, Berlin Heidelberg.

KUBITZKI, K. (Hrsg.) (2007): The families and genera of vascular plants. Volume IX: Flowering plants, Eudicots. Springer, Berlin Heidelberg.

KVAČEK, Z. & WALTHER, H. (1989): Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. III. Teil: *Dryophyllum* DEBEY ex SAPORTA und *Eotrigonobalanus* WALTHER & KVAČEK. - Feddes Repert., Berlin, 99: 395-48

MÄDEL-ANGELIEWA, E., MÜLLER-STOLL, W. R. (1973): Kritische Studien über fossile Combretaceen-Hölzer: Über Hölzer vom Typus *Terminalioxylon* G. Schönfeld mit einer Revision der bisher zu *Evodioxylon* Chiarugi gestellten Arten. *Palaeontographica* B. 142: 117-136.

MÄGDEFRAU, K. (1968): Paläobiologie der Pflanzen. Verlag Gustav Fischer, Stutt-

gart.

MAI, D. H. (1964): Die Mastixioideen-Floren im Tertiär der Oberlausitz. - Paläont. Abh., Berlin, B, 2 (1): 1-192

MAI, D. H. (1989): Fossile Funde von *Castanopsis* (D. DON) SPACH (Fagaceae) und ihre Bedeutung für die europäischen Lorbeerwälder. - Flora, Jena, 182: 269-286

MAI, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Verlag Gustav Fischer, Jena.

MANCHESTER, S. R., GRÍMSSON, F., ZETTER, R. (2015): Assessing the fossil Record of Asterids in the context of our current phylogenetic framework. Ann. Missouri Bot. Gard. 100(4): 333

MISTRI, P. B. & KAPGATE, D. K. (1990): Report of a winged fruit of the family Combretaceae from the Deccan Intertapean Beds of Mohgaonkalan (M:P.) India. In 3 IOP Conference. Melbourne. 93-6

MOORE, PD., WEBB, JA., COLLINSON, ME. (1991): Pollen analysis. 2nd ed. Blackwell, Oxford.

MULLER, J. (1981): Fossil pollen records of extant angiosperms. - Bot. Rev. 47: 1-142

NEEDHAM, S., MACKLIN, M. G. (Eds.) (1992): Alluvial archaeology in Britain. Oxbow Monograph 27. Verlag Oxbow Books, Oxford.

OVERBECK, F. (1975): Botanisch-geologische Moorkunde unter besonderer Berücksichtigung der Moore Nordwestdeutschlands. Verlag Karl Wachholtz, Neumünster.

PÄLCHEN, W. und WALTER, H. (Hrsg.) (2011): Geologie von Sachsen I. Geologischer Bau und Entwicklungsgeschichte. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

RICKLEFS, R. E., SCHWARZBACH, A. E., RENNER, S. S. (2006): Rate of lineage origin explains the diversity anomaly in the world's mangrove vegetation. American Naturalist 168: 805-810

SELMEIER, A. (1972): Ein *Castanopsis*-Holz aus oberchattischen Steigbachschichten des Allgäu. - Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. u. Hist. Geol., München, 12: 97-104

STACE, C. A. (2007): Combretaceae. In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Vol IX: Flowering plants, Eudicots. Springer, Berlin Heidelberg.

SYTSMA, K., & BREYER, B. A. (2011): Clocks, clades and continents: Evaluating

hypotheses of vicariance, dispersal, and time in Southern Hemisphere Myrtales (Combretaceae, Myrtaceae, Metrosideros). P. 293, in XVIII International Botanical Congress 2011, Melbourne. [Abstracts.]

SYTSMA, K., LITT, A., ZJHRA, M. L., PIRES, C., NEPOKROEFF, M., CONTI, E., WALKER, J., WILSON, P. G. 2004. Clades, clocks, and continents: Historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *Internat. J. Plant Sci.* 165(4 Suppl.): S85-S105

TER STEEGE et al. (2013): Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342: 325

VAN NOORT, S., & COMPTON, S. G. (1996): Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *J. Biogeog.* 23: 415-424.

WOLFE, J. A. (1973): Fossil forms of Amentiferae. - *Brittonia* 25: 334-355

WOOD, M. D. (2005): Tannin and lipid content of acorns in scatterhoards and largerhoards. *Northeastern Naturalist* 12: 463-472

ZEREGA, N. J. C., CLEMENT, W. L., DATWYLER, S. L., WEIBLEN, G. D. (2005): Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Mol. Phyl. Evol.* 37: 402-416

Internetquellen

STEVENS, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 12. Jul 2012 [and more or less continuously updated since], <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. (09.12.2015)

<http://www.mibrag.de> (30.11.2015)

<http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/combretaceae/14980> (20.01.2016)

Bildquellen

Sämtliche Bilder dieser Diplomarbeit wurden vom Autor selbstständig mit dem LM oder REM erstellt. Es werden daher keine Urheberrechte verletzt. Ausnahmen bilden die Abbildungen in Kapitel 4 und 5, welche aus folgenden Quellen entnommen wurden:

HESSE, M. HALBRITTER, H. ZETTER, R. WEBER, M. BUCHNER, R. FROSCH-RADIVO, A. ULRICH, S. (2009): Pollen Terminology. An illustrated handbook. Springer, Wien.

STEVENS, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 12. Jul 2012 [and more or less continuously updated since], <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. (09.12.2015)

Ich habe mich bemüht, sämtliche Inhaber der Bildrechte ausfindig zu machen und ihre Zustimmung zur Verwendung der Bilder in dieser Arbeit eingeholt. Sollte dennoch eine Urheberrechtsverletzung bekannt werden, ersuche ich um Meldung bei mir.

ANHANG

Tafel 1

Combretaceae gen. et spec. indet

Combretaceae (Flügelsamengewächse) Ordnung Myrtales

Abb. A: LM, Polansicht

Abb. B: LM, Polansicht

Abb. C: LM, Polansicht

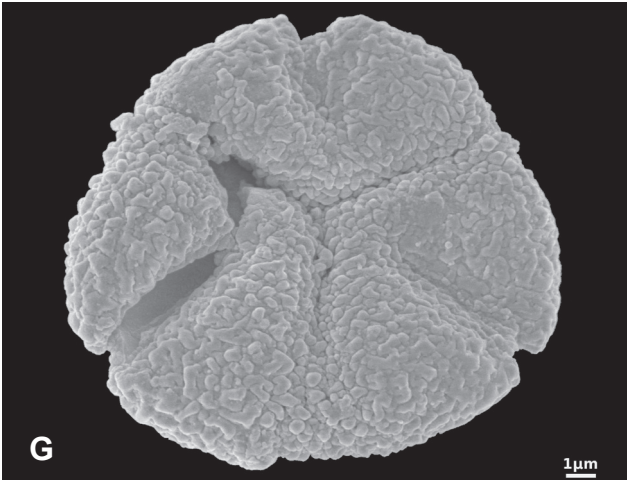
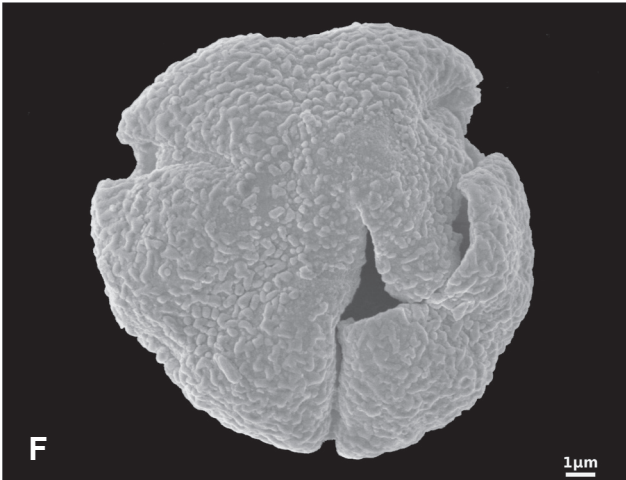
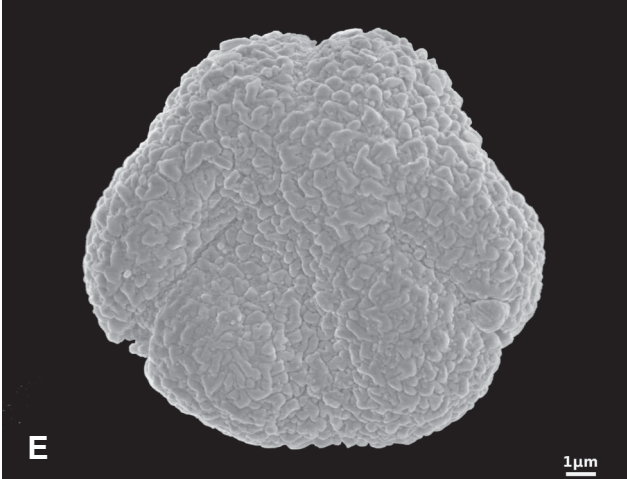
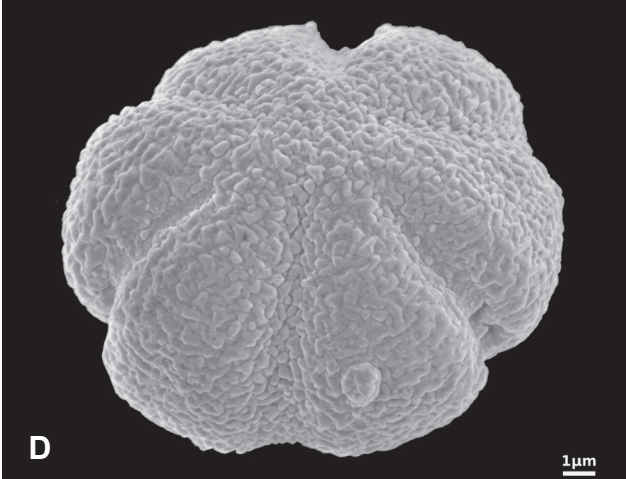
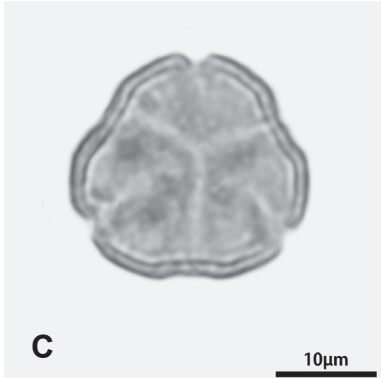
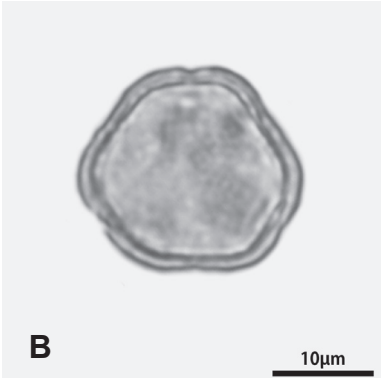
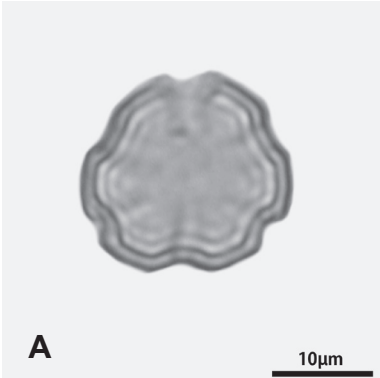
Abb. D: REM, Polansicht

Abb. E: REM, Polansicht

Abb. F: REM, Polansicht

Abb. G: REM, Polansicht

Tafel 1



Tafel 2

Combretaceae gen. et spec. indet

Combretaceae (Flügelsamengewächse) Ordnung Myrtales

Abb. A: LM, Polansicht

Abb. B: LM, Polansicht

Abb. C: LM, Polansicht

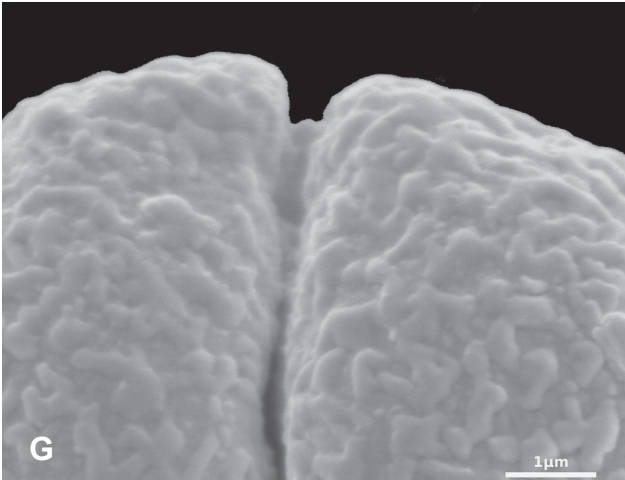
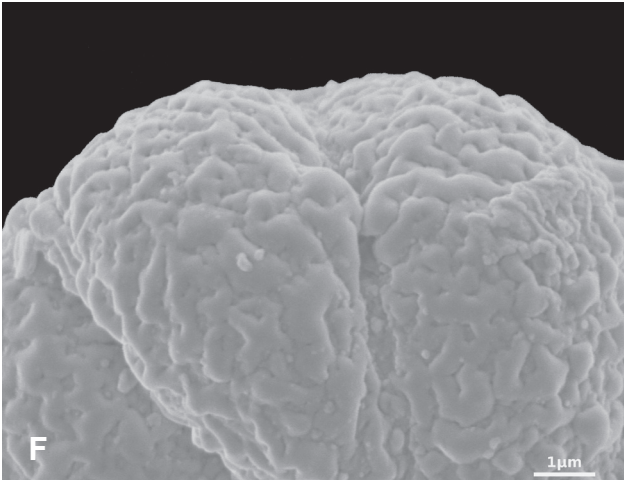
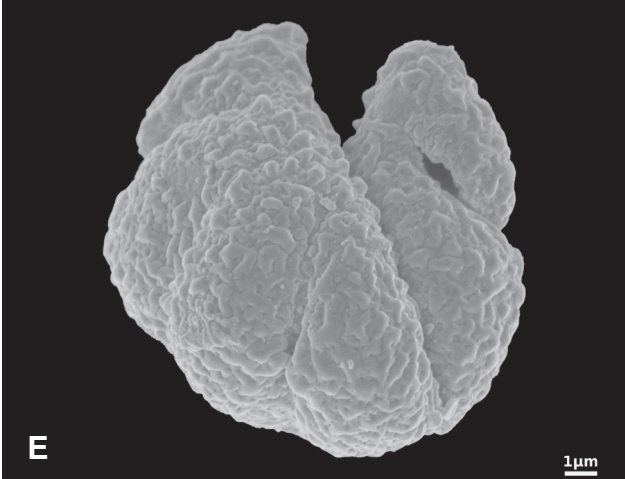
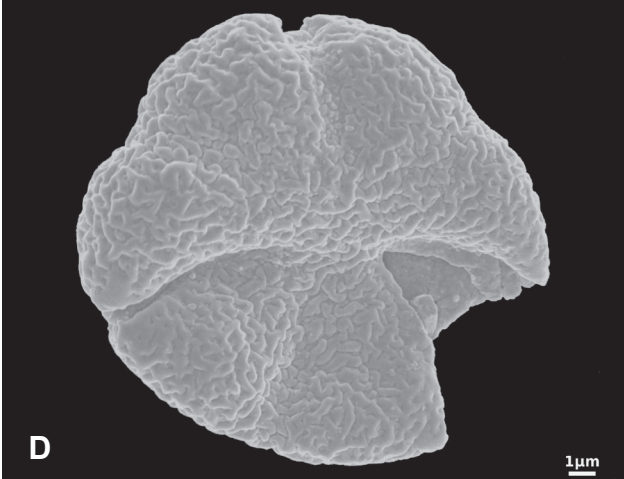
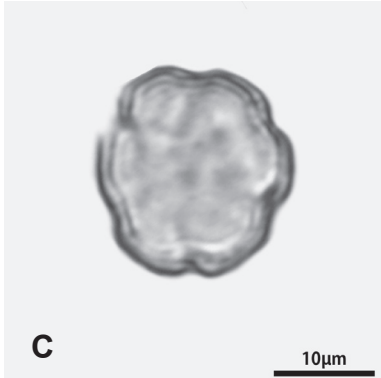
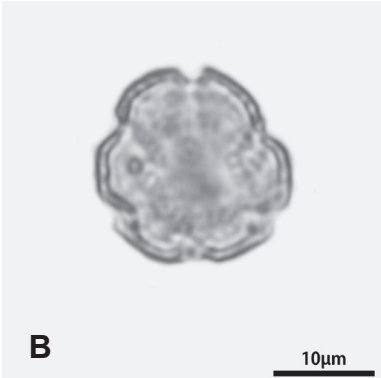
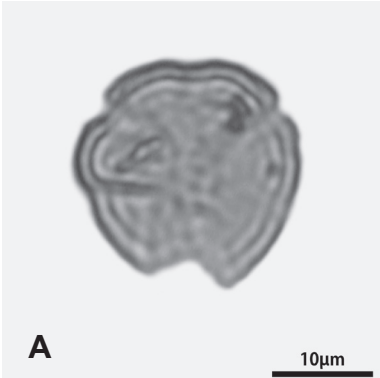
Abb. D: REM, Polansicht

Abb. E: REM, Polansicht

Abb. F: REM, Detail Colporus und Pseudocolpus

Abb. G: REM, Detail Colporus

Tafel 2



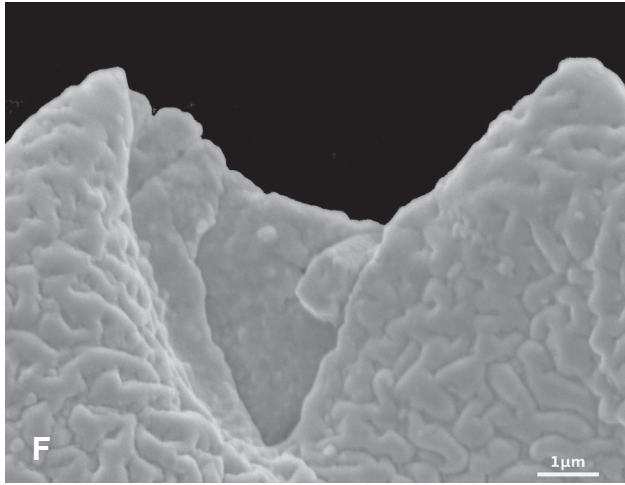
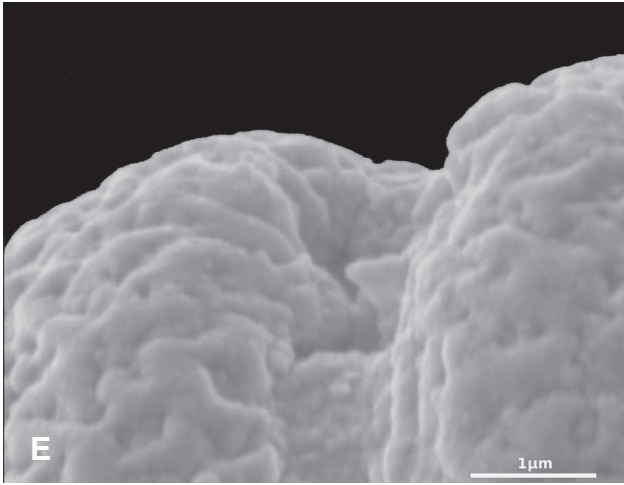
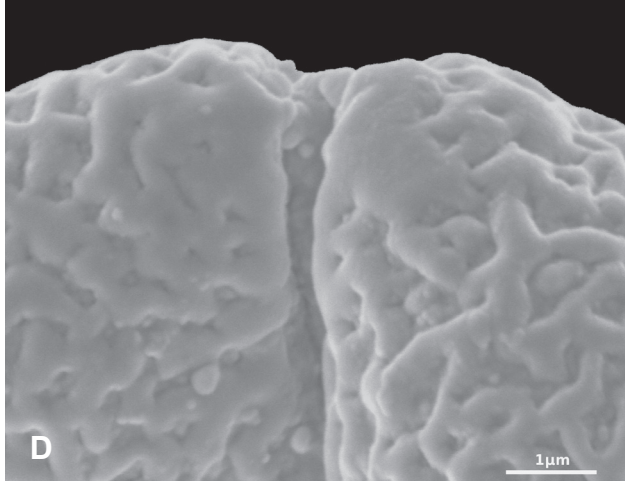
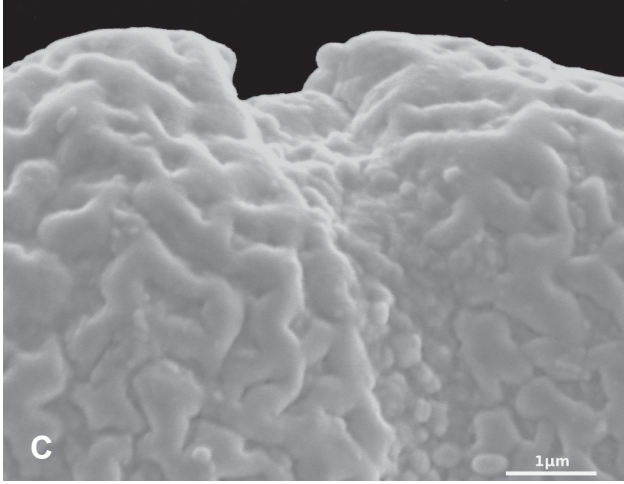
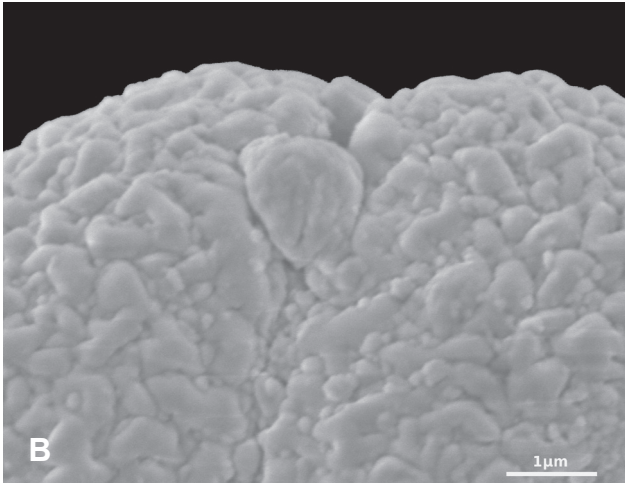
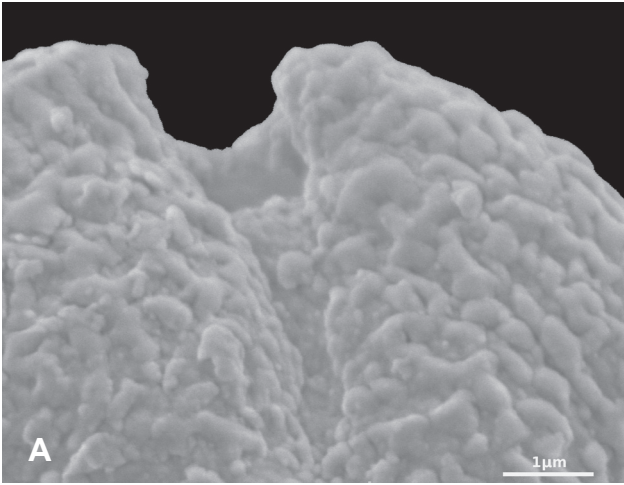
Tafel 3

Combretaceae gen. et spec. indet

Combretaceae (Flügelsamengewächse) Ordnung Myrtales

- Abb. A: REM, Detail Colporus
- Abb. B: REM, Detail Colporus
- Abb. C: REM, Detail Pseudocolpus
- Abb. D: REM, Detail Colporus
- Abb. E: REM, Detail Colporus
- Abb. F: REM, Detail Bruch

Tafel 3



Tafel 4

Combretaceae gen. et spec. indet

Combretaceae (Flügelsamengewächse) Ordnung Myrtales

Abb. A: REM, Detail Skulptur

Abb. B: REM, Detail Skulptur

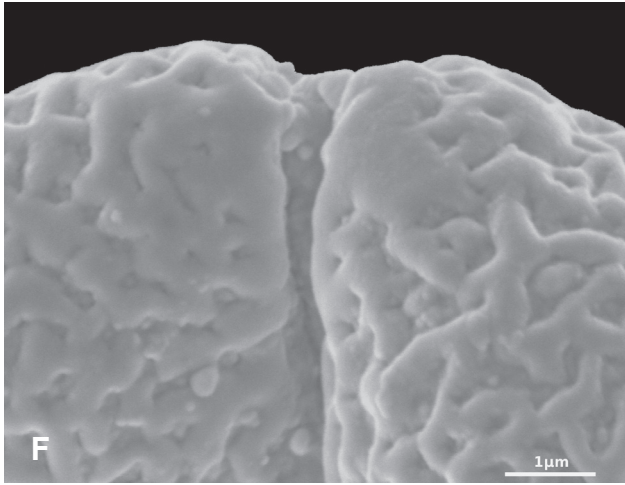
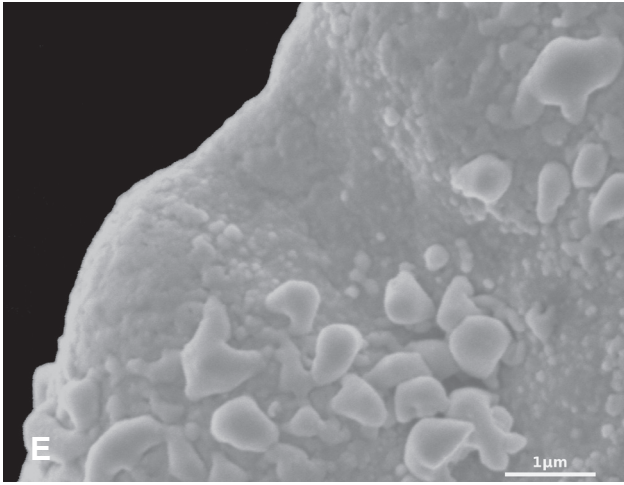
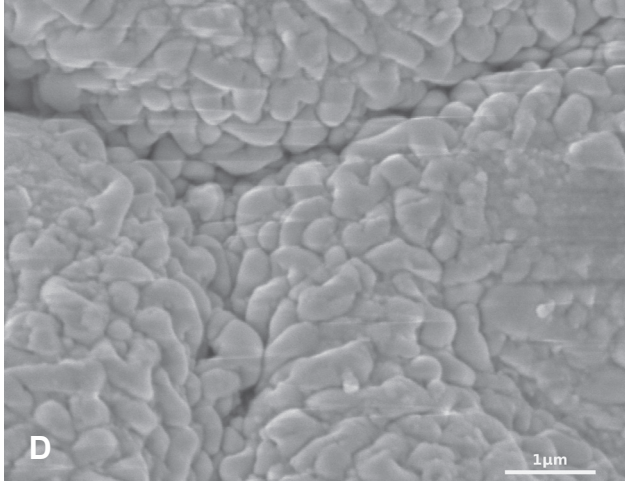
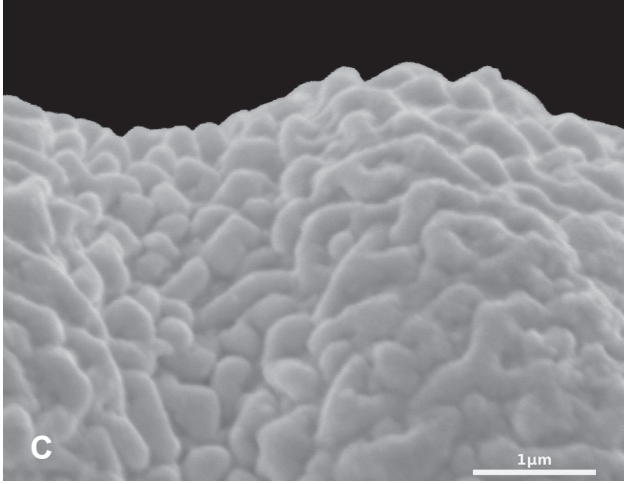
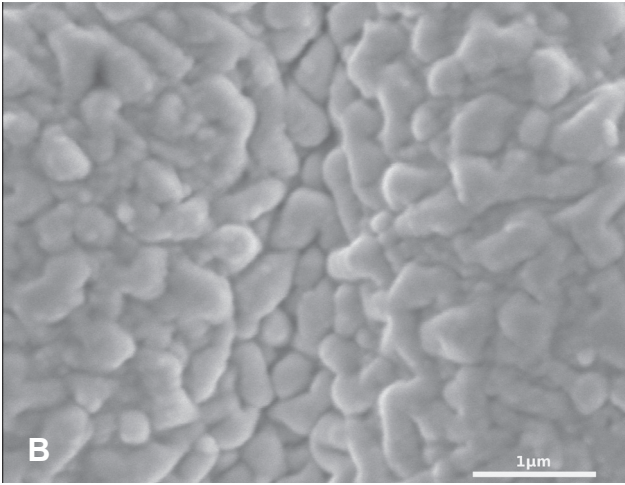
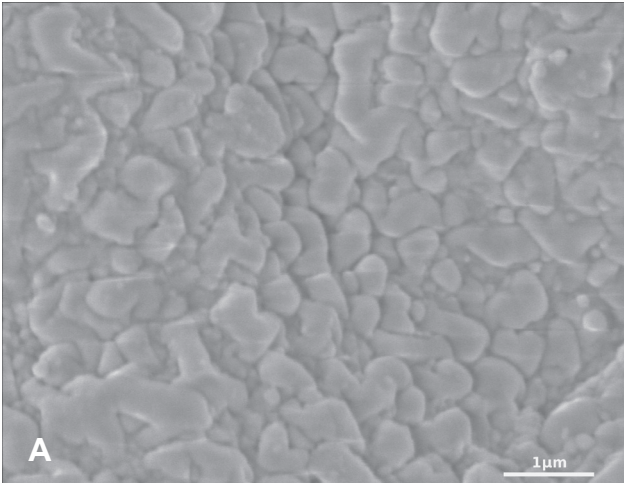
Abb. C: REM, Detail Skulptur im Bereich des Pseudocolpus

Abb. D: REM, Detail Skulptur im Bereich des Apocolpium

Abb. E: REM, Detail Skulptur im Bereich des Pseudocolpus
mit Ubischkörpern

Abb. F: REM, Detail Skulptur im Bereich des Endoporus

Tafel 4



Tafel 5

Eotrigonobalanus sp.

Fagaceae (Buchengewächse) Ordnung Fagales

Abb. A: LM, Äquatorialansicht

Abb. B: LM, Äquatorialansicht

Abb. C: LM, Äquatorialansicht

Abb. D: LM, Äquatorialansicht

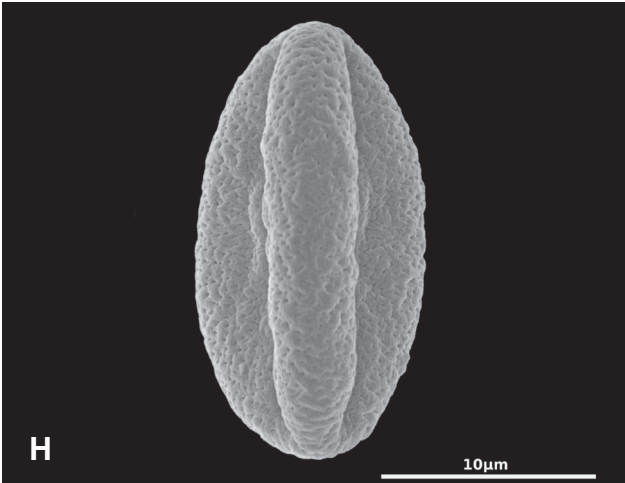
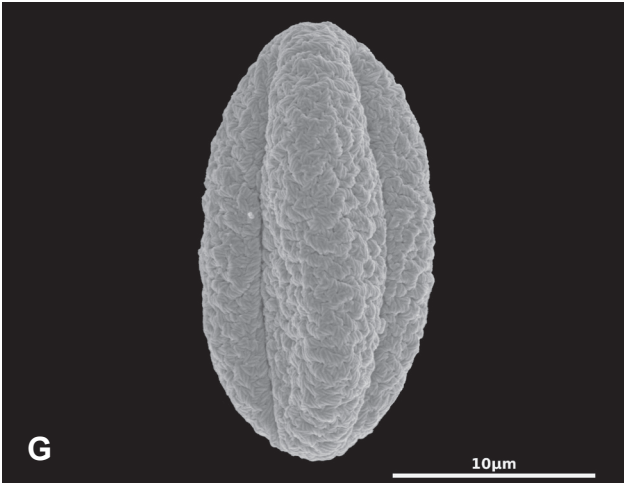
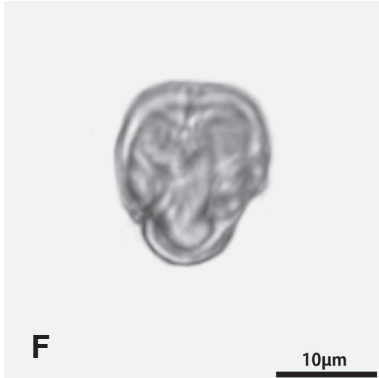
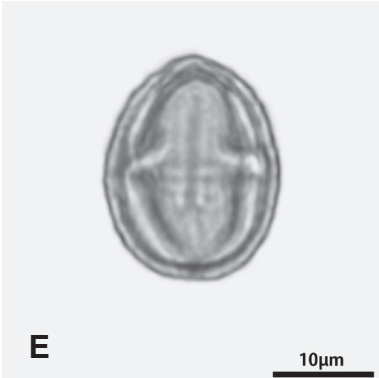
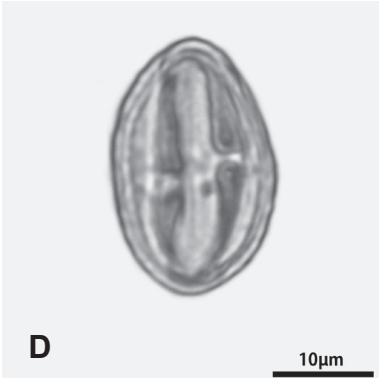
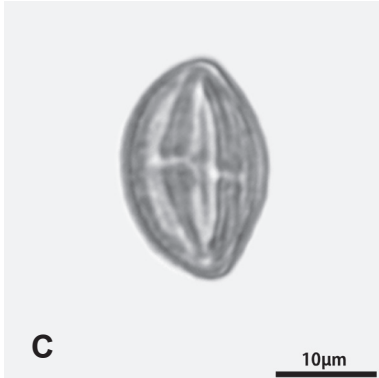
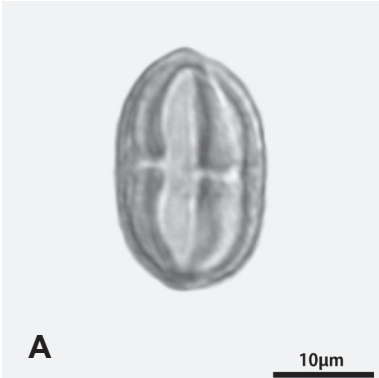
Abb. E: LM, Äquatorialansicht

Abb. F: LM, Polansicht

Abb. G: REM, Äquatorialansicht

Abb. H: REM, Äquatorialansicht

Tafel 5



Tafel 6

Eotrigonobalanus sp.

Fagaceae (Buchengewächse) Ordnung Fagales

Abb. A: LM, Äquatorialansicht

Abb. B: LM, Äquatorialansicht

Abb. C: LM, Polansicht

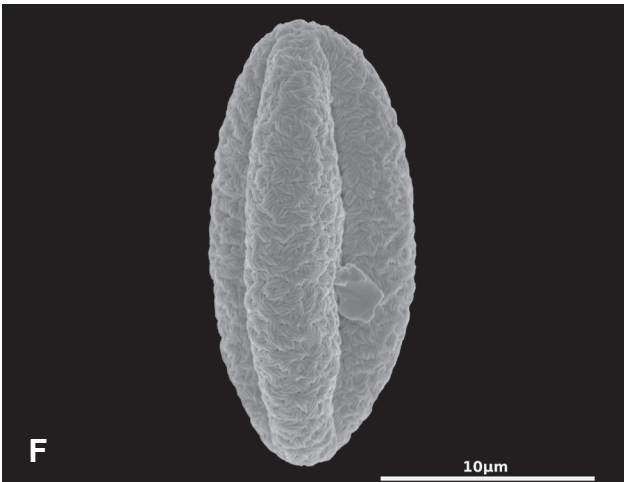
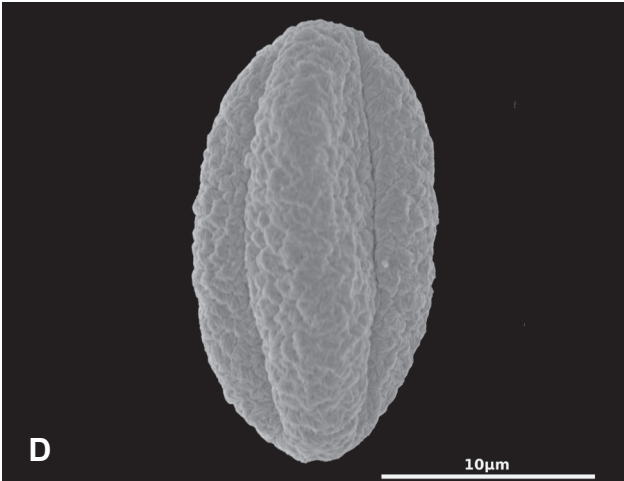
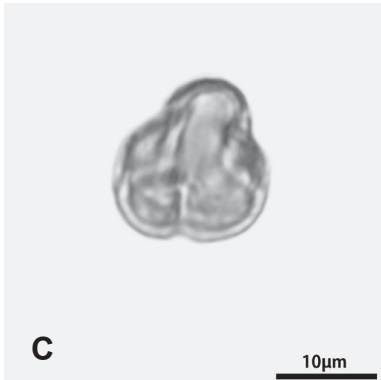
Abb. D: REM, Äquatorialansicht

Abb. E: REM, Äquatorialansicht

Abb. F: REM, Äquatorialansicht

Abb. G: REM, Äquatorialansicht

Tafel 6



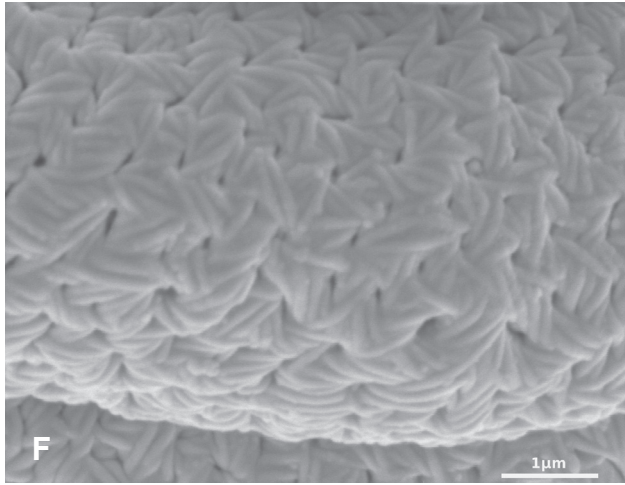
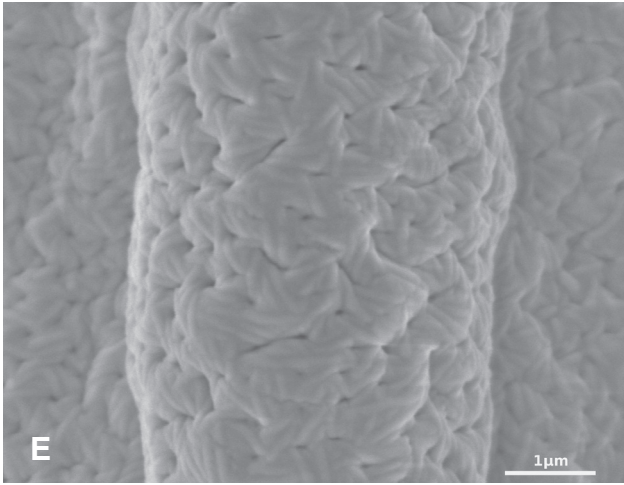
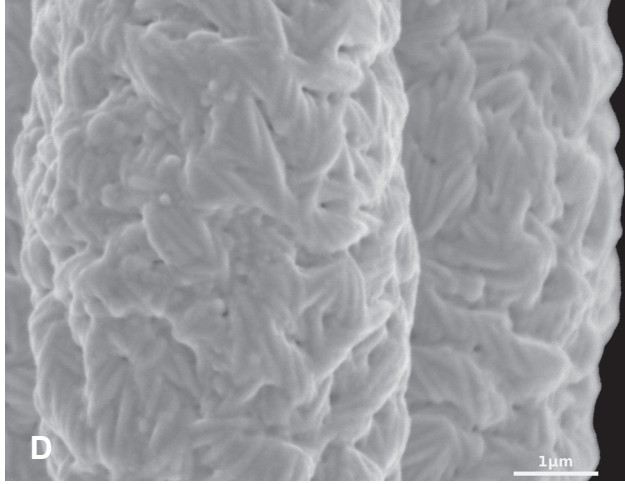
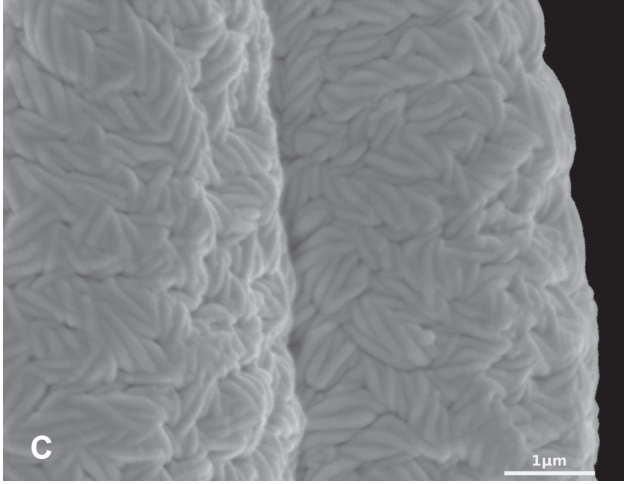
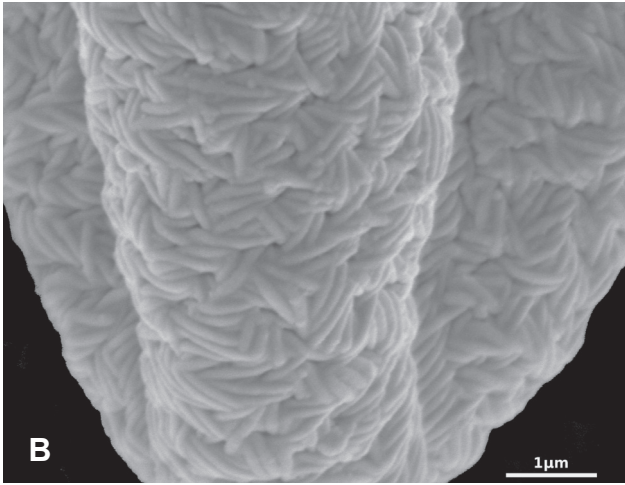
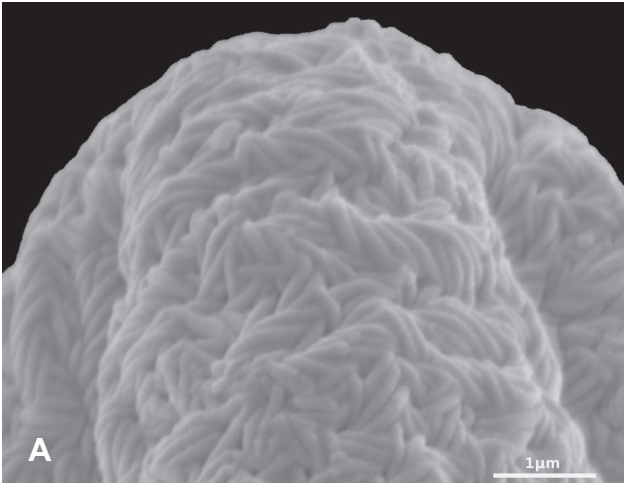
Tafel 7

Eotrigonobalanus sp.

Fagaceae (Buchengewächse) Ordnung Fagales

- Abb. A: REM, Detail Apocolpium
- Abb. B: REM, Detail Apocolpium
- Abb. C: REM, Detail Mesocolpium
- Abb. D: REM, Detail Mesocolpium
- Abb. E: REM, Detail Mesocolpium
- Abb. F: REM, Detail Mesocolpium

Tafel 7



Tafel 8

Eotrigonobalanus sp.

Fagaceae (Buchengewächse) Ordnung Fagales

Abb. A: REM, Detail Mesocolpium

Abb. B: REM, Detail Mesocolpium

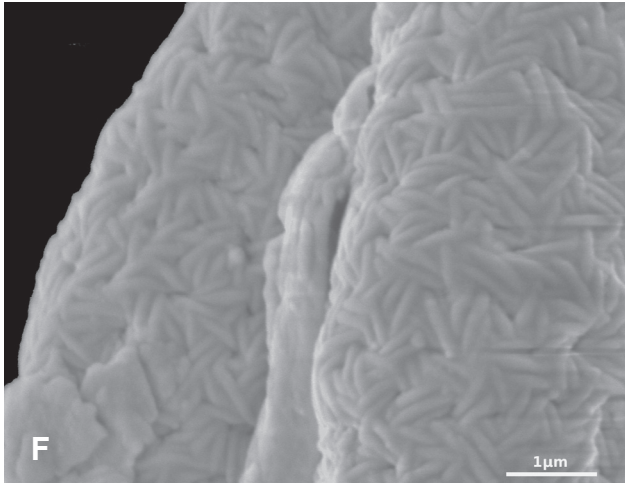
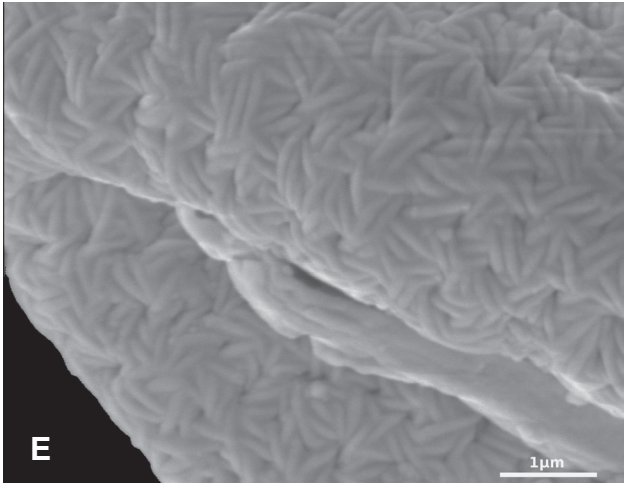
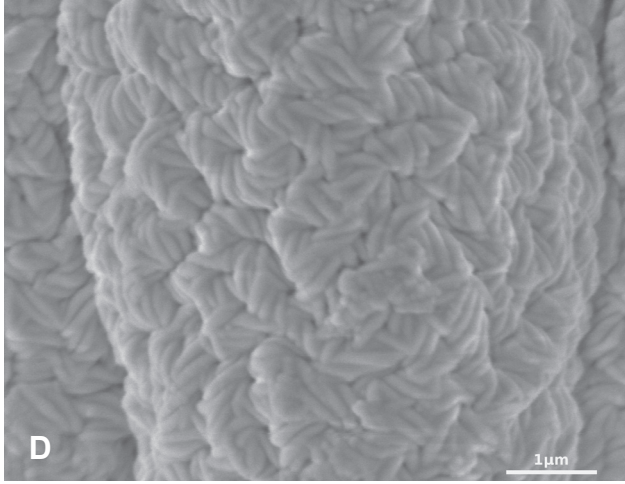
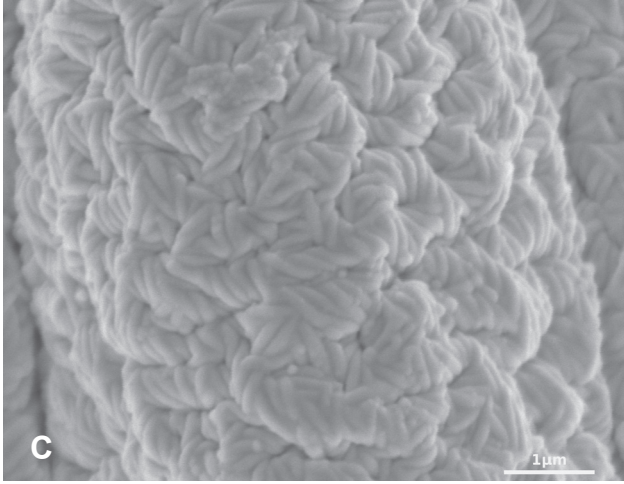
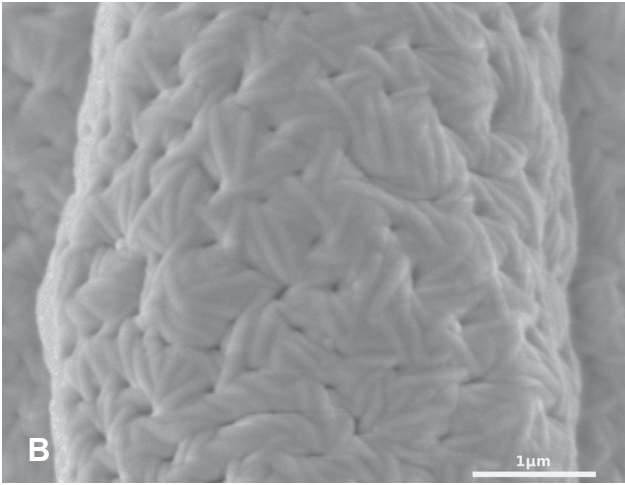
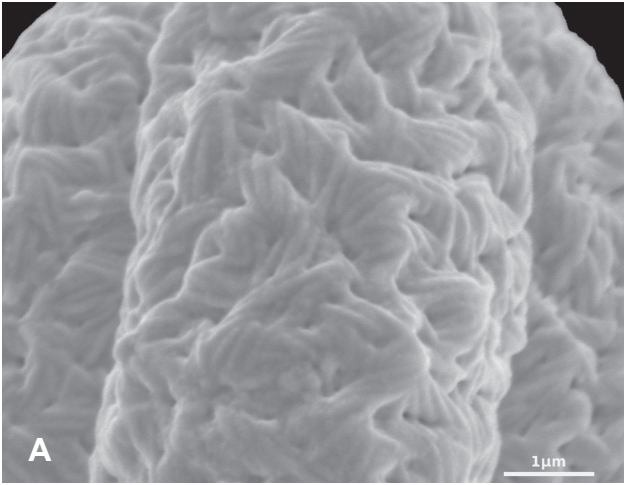
Abb. C: REM, Detail Mesocolpium

Abb. D: REM, Detail Mesocolpium

Abb. E: REM, Detail Colpusmembran

Abb. F: REM, Detail Colpusmembran

Tafel 8



Tafel 9

Hamamelidaceae gen. et spec. indet

Hamamelidaceae (Zaubernussgewächse) Ordnung Saxifragales

Abb. A: LM, Polansicht

Abb. B: LM, Polansicht

Abb. C: LM, Äquatorialansicht

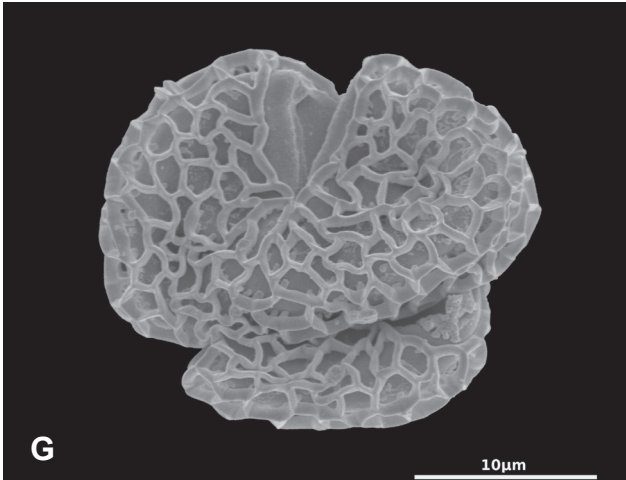
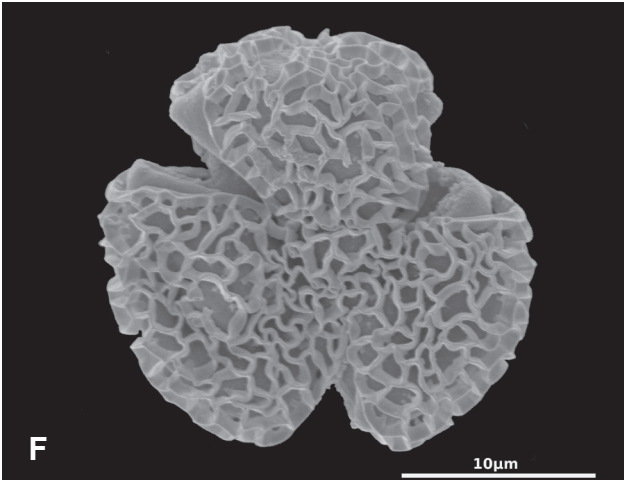
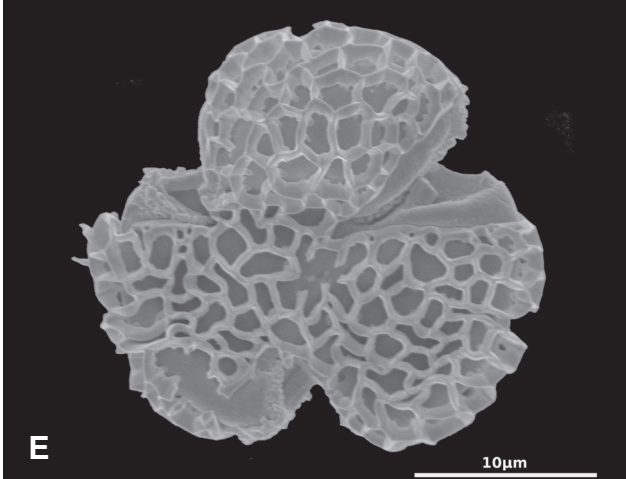
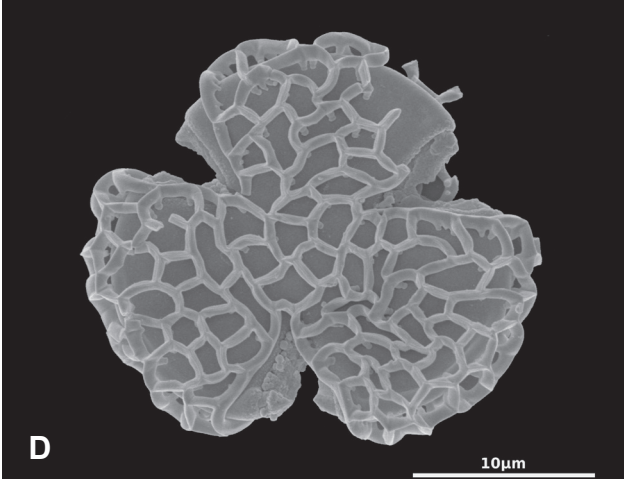
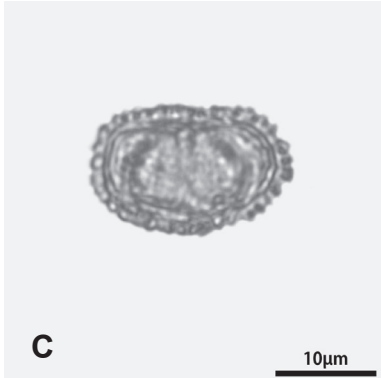
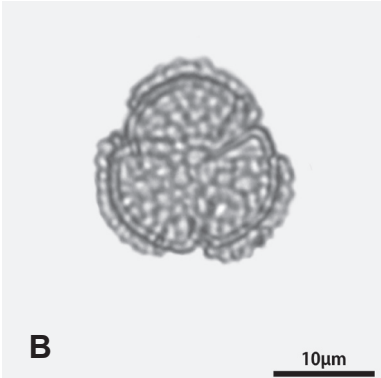
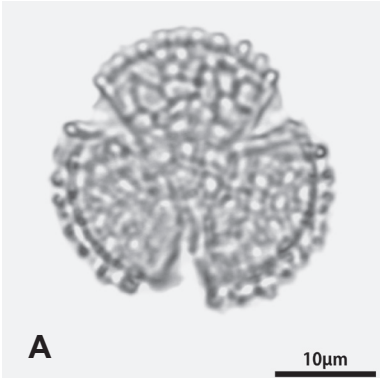
Abb. D: REM, Polansicht

Abb. E: REM, Polansicht

Abb. F: REM, Polansicht

Abb. G: REM, Polansicht

Tafel 9



Tafel 10

Hamamelidaceae gen. et spec. indet

Hamamelidaceae (Zaubernussgewächse) Ordnung Saxifragales

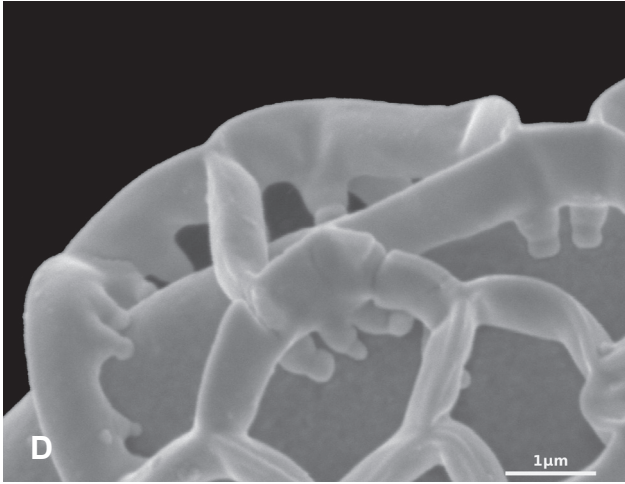
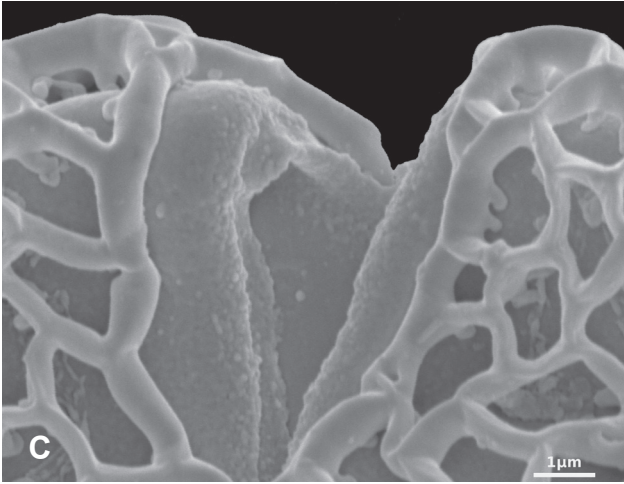
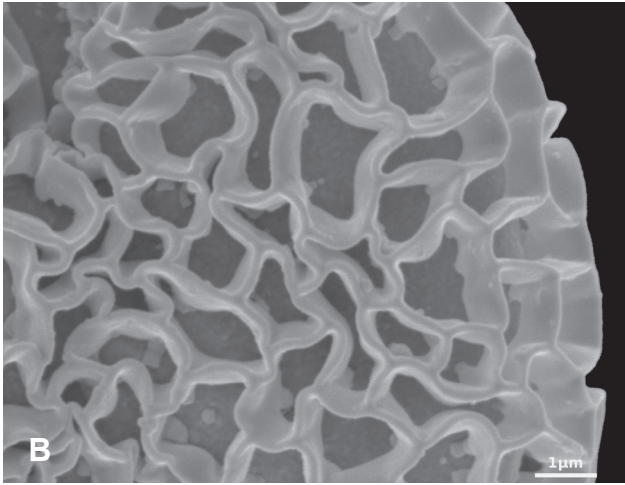
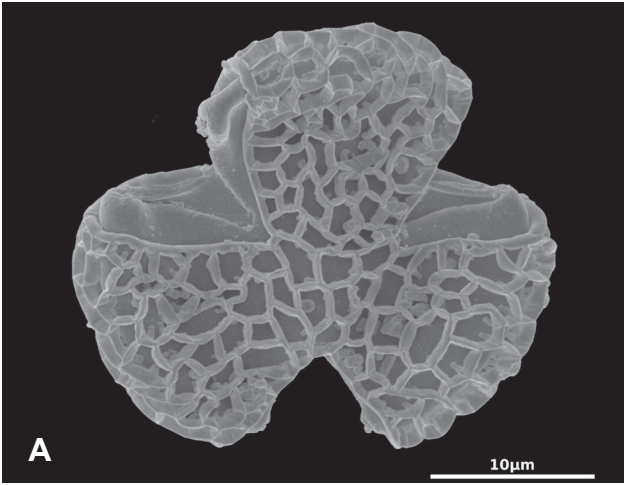
Abb. A: REM, Polansicht

Abb. B: REM, Detail Skulptur

Abb. C: REM, Detail Apertur

Abb. D: REM, Detail Skulptur

Tafel 10



Tafel 11

Hamamelidaceae gen. et spec. indet

Hamamelidaceae (Zaubernussgewächse) Ordnung Saxifragales

Abb. A: REM, Detail Skulptur

Abb. B: REM, Detail Skulptur

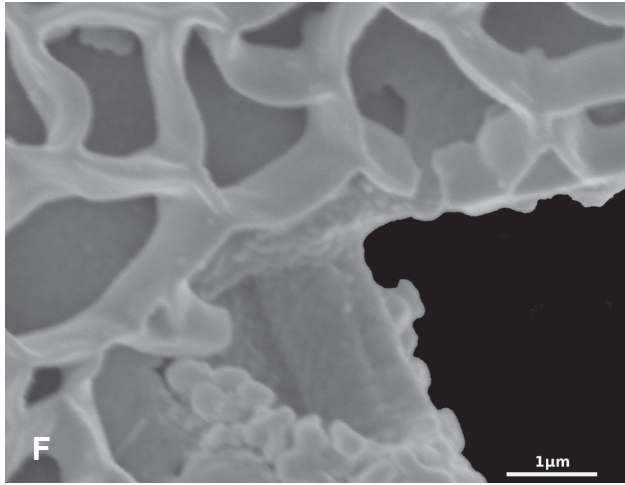
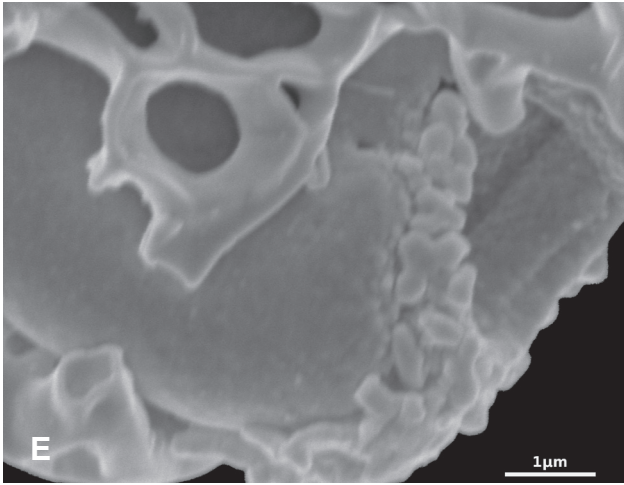
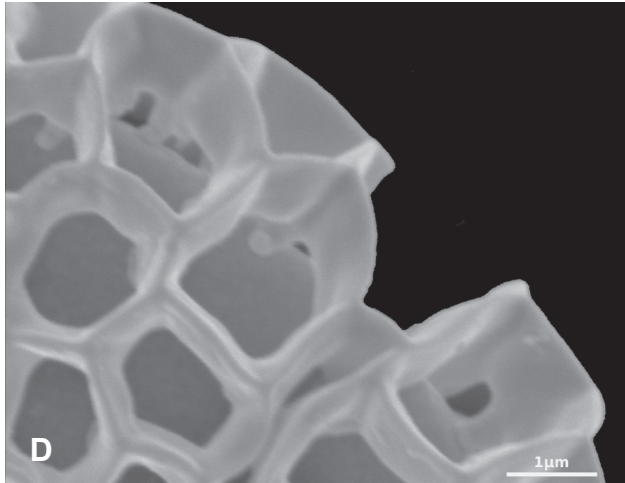
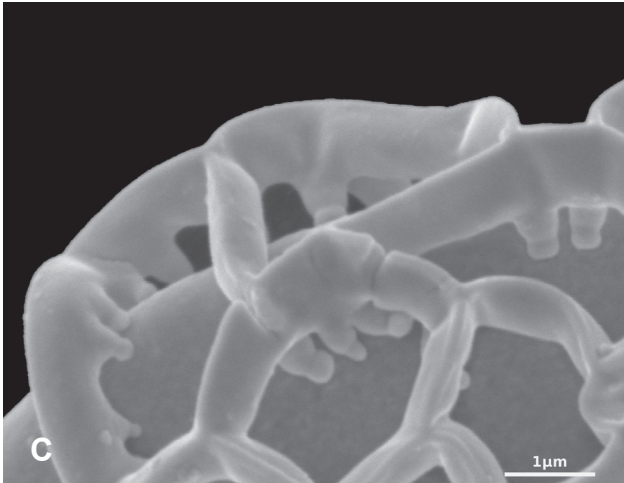
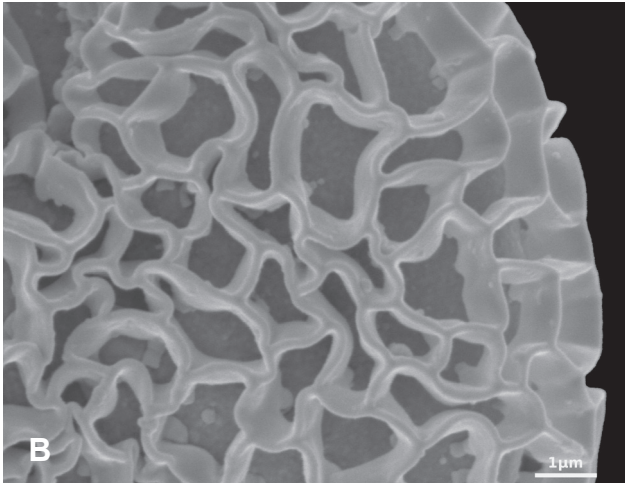
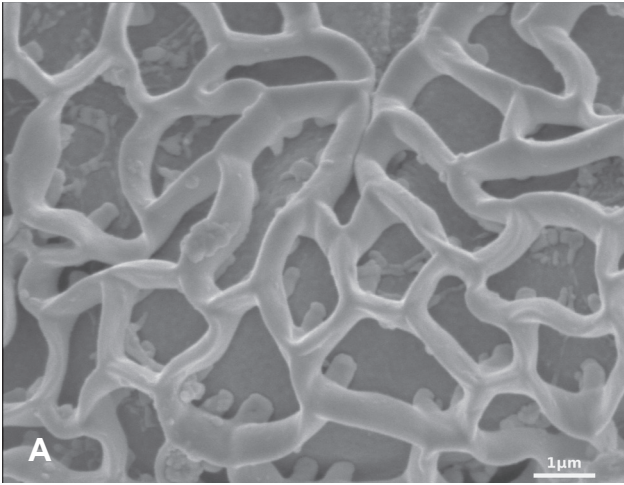
Abb. C: REM, Detail Skulptur

Abb. D: REM, Detail Skulptur

Abb. E: REM, Detail Apertur

Abb. F: REM, Detail Apertur

Tafel 11



Tafel 12

Hamamelidaceae gen. et spec. indet

Hamamelidaceae (Zaubernussgewächse) Ordnung Saxifragales

Abb. A: REM, Detail Apertur

Abb. B: REM, Detail Apertur

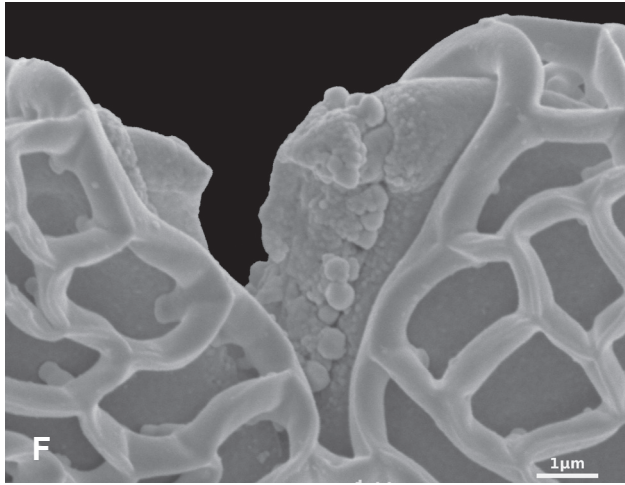
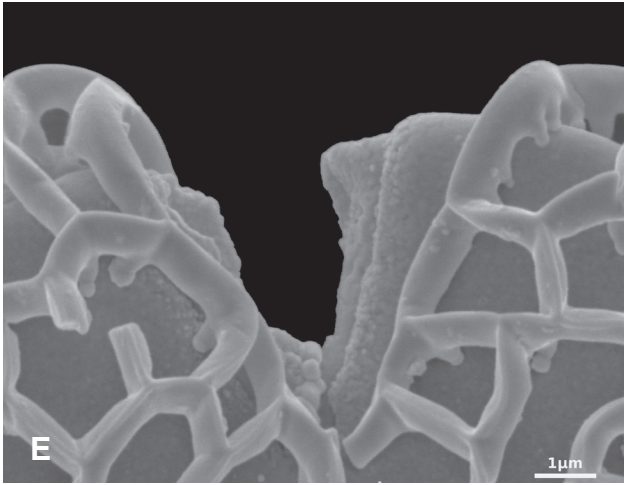
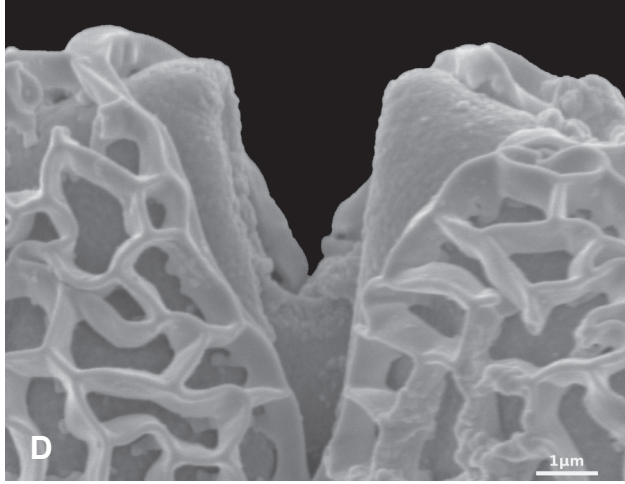
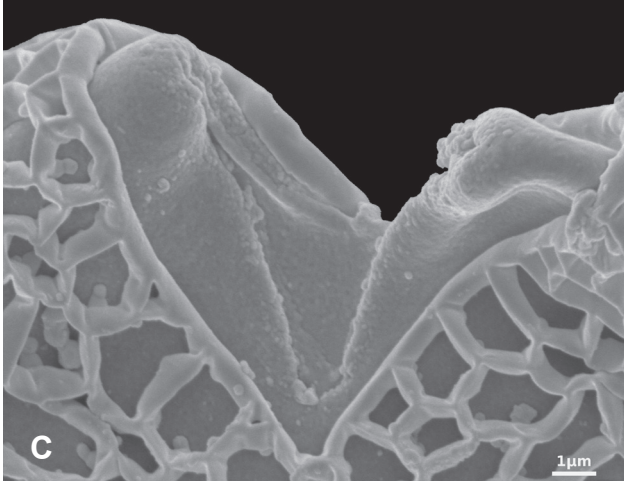
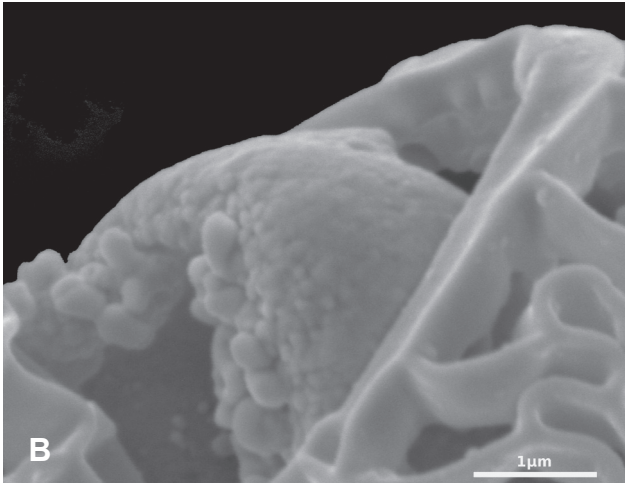
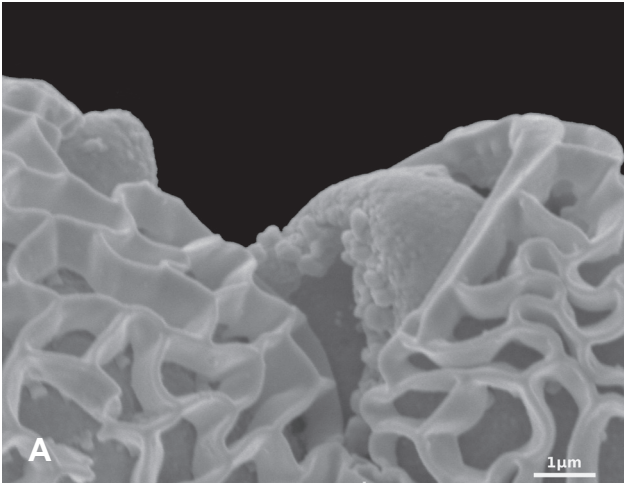
Abb. C: REM, Detail Apertur

Abb. D: REM, Detail Apertur

Abb. E: REM, Detail Apertur

Abb. F: REM, Detail Apertur

Tafel 12



Tafel 13

Moraceae gen. et spec. indet 1

Moraceae (Maulbeergewächse) Ordnung Rosales

Abb. A: LM, Polansicht

Abb. B: LM, Polansicht

Abb. C: LM, Polansicht

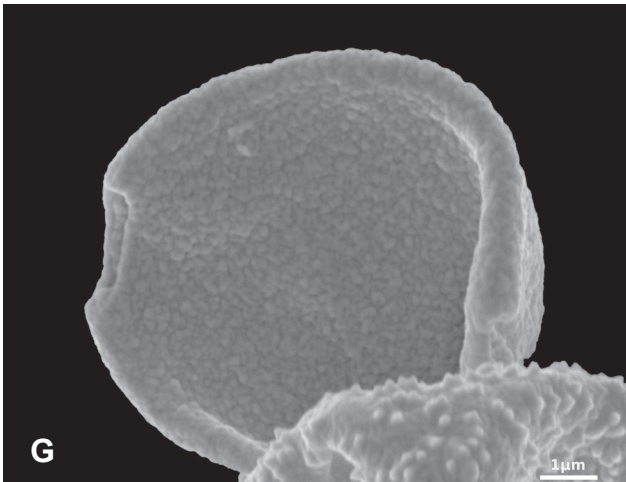
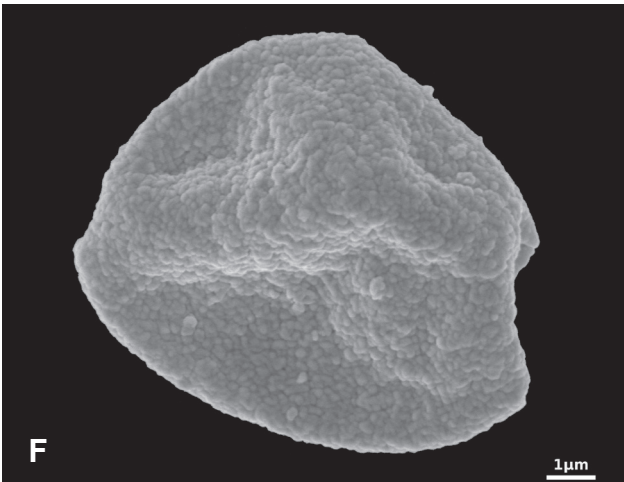
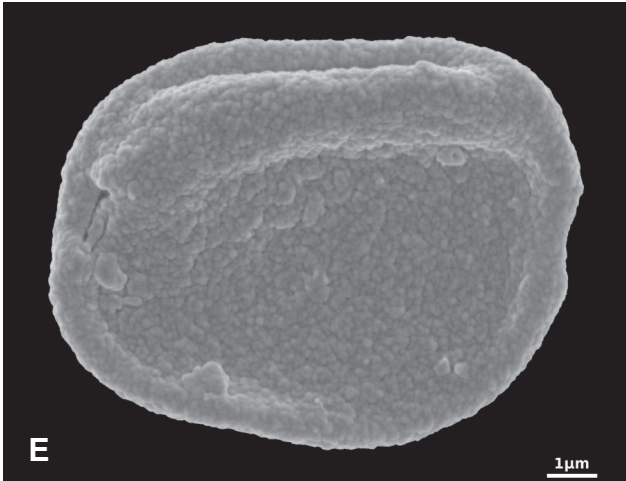
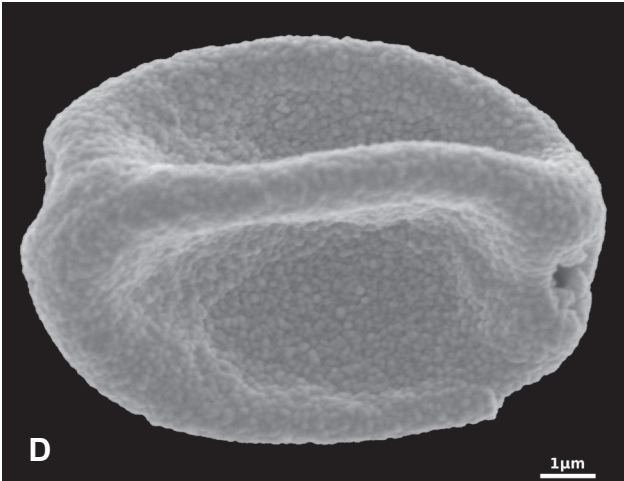
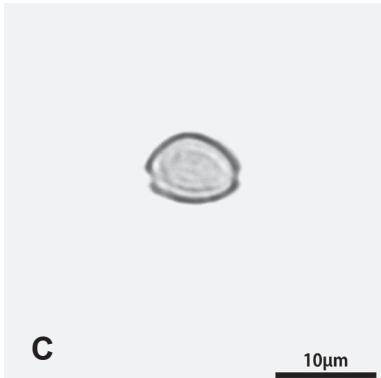
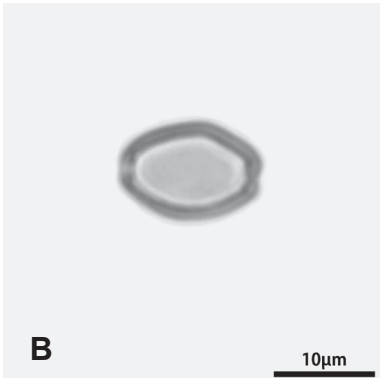
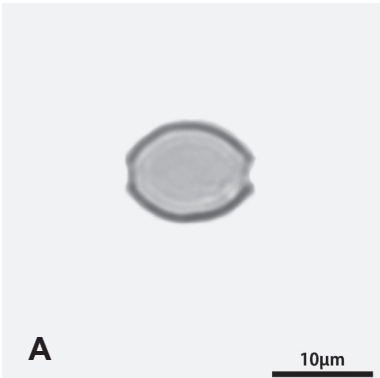
Abb. D: REM, Polansicht

Abb. E: REM, Polansicht

Abb. F: REM, Polansicht

Abb. G: REM, Polansicht

Tafel 13



Tafel 14

Moraceae gen. et spec. indet 1

Moraceae (Maulbeergewächse) Ordnung Rosales

Abb. A: REM, Detail Porus

Abb. B: REM, Detail Ornamentation

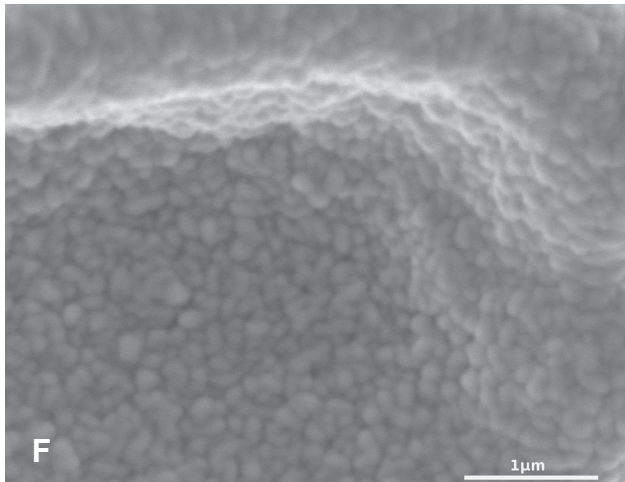
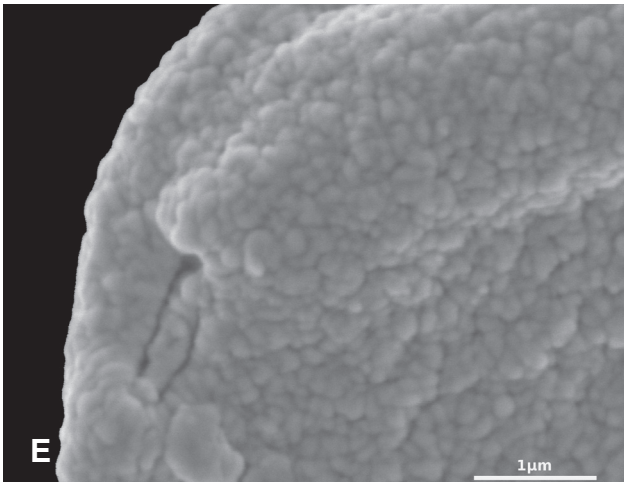
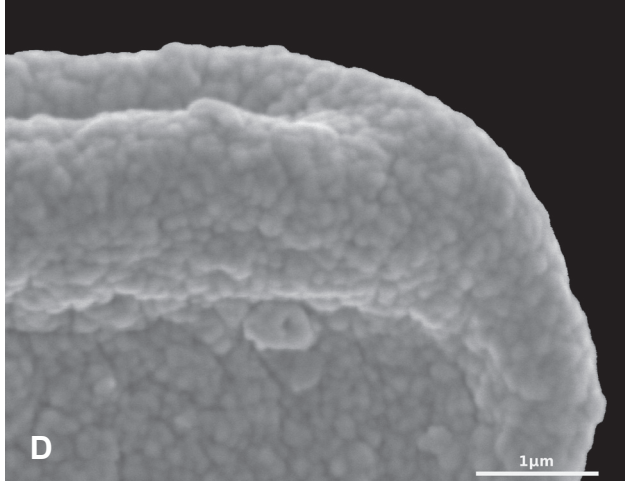
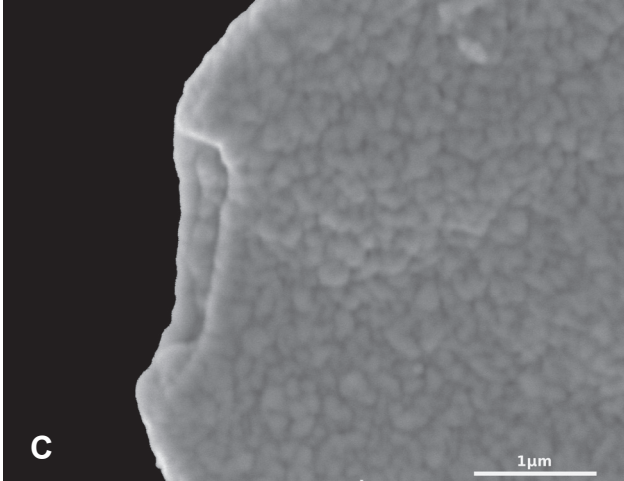
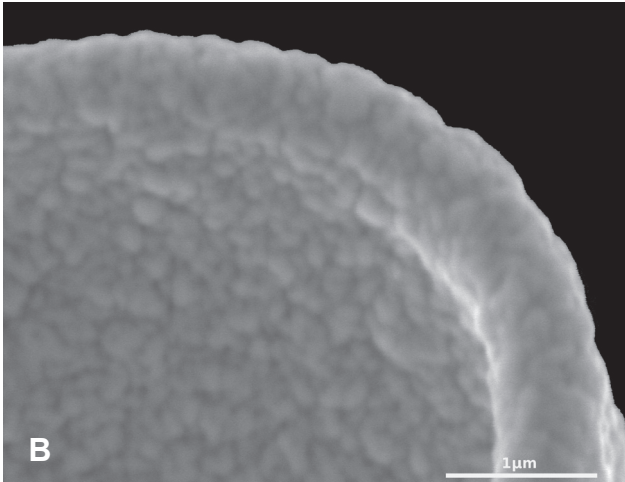
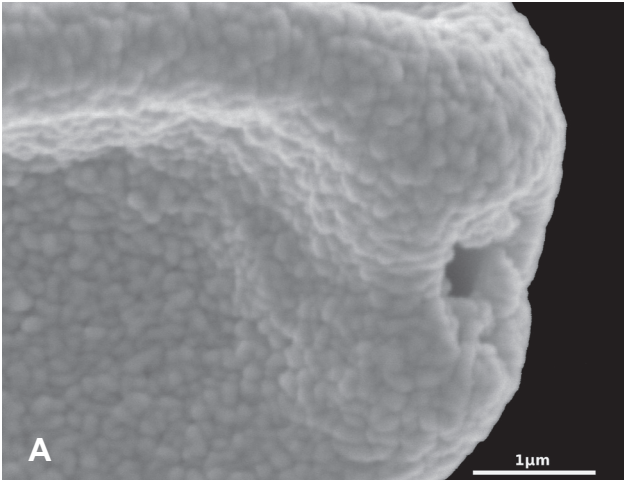
Abb. C: REM, Detail Porus

Abb. D: REM, Detail Ornamentation

Abb. E: REM, Detail Porus

Abb. F: REM, Detail Ornamentation

Tafel 14



Tafel 15

Moraceae gen. et spec. indet 1

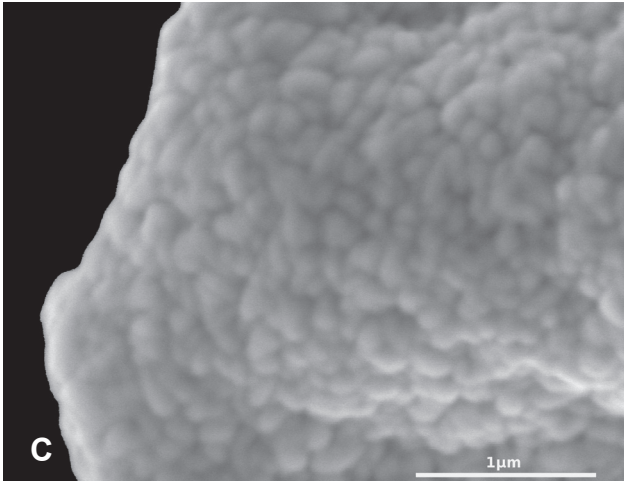
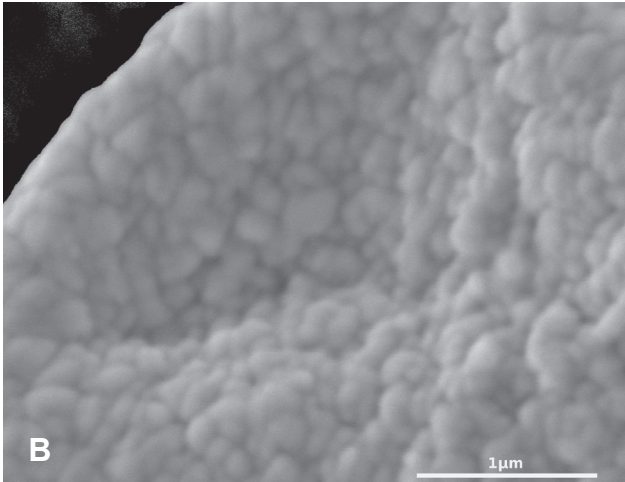
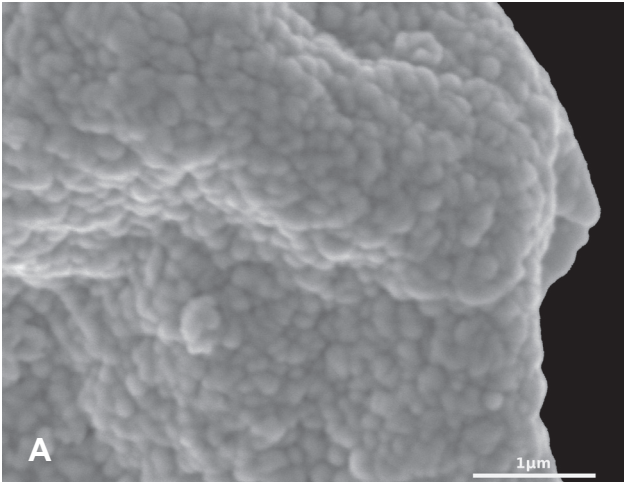
Moraceae (Maulbeergewächse) Ordnung Rosales

Abb. A: REM, Detail Ornamentation

Abb. B: REM, Detail Ornamentation

Abb. C: REM, Detail Ornamentation

Tafel 15



Tafel 16

Moraceae gen. et spec. indet 2

Moraceae (Maulbeergewächse) Ordnung Rosales

Abb. A: LM, Polansicht

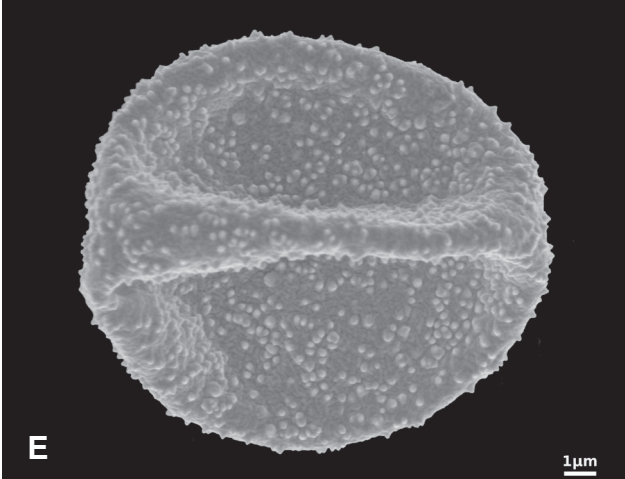
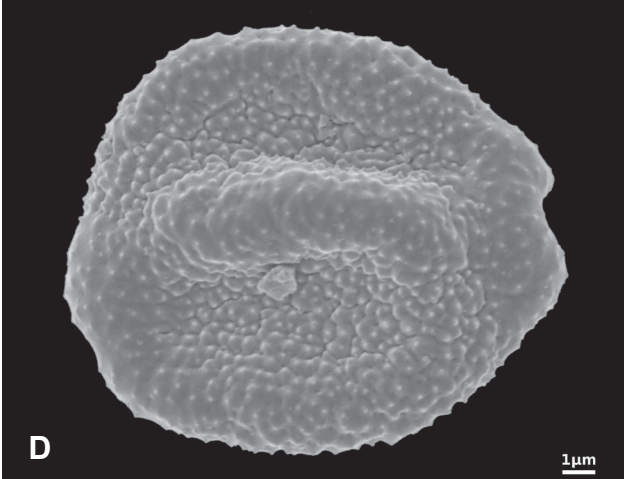
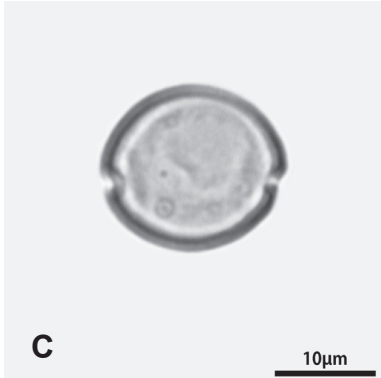
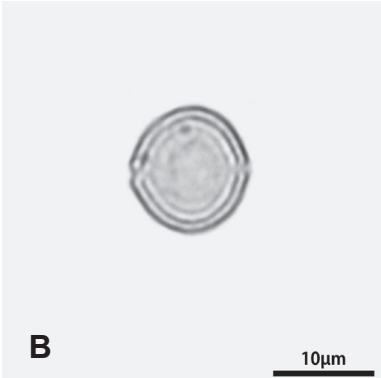
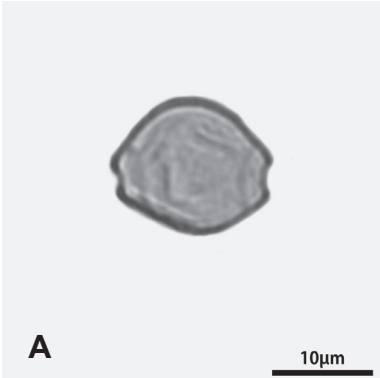
Abb. B: LM, Polansicht

Abb. C: LM, Polansicht

Abb. D: REM, Polansicht

Abb. E: REM, Polansicht

Tafel 16



Tafel 17

Moraceae gen. et spec. indet 2

Moraceae (Maulbeergewächse) Ordnung Rosales

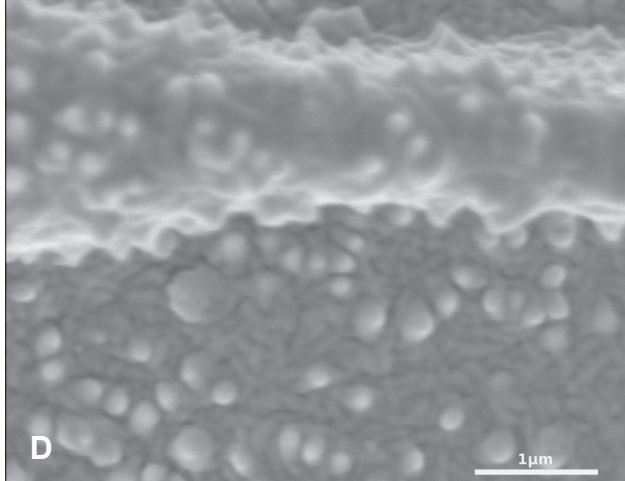
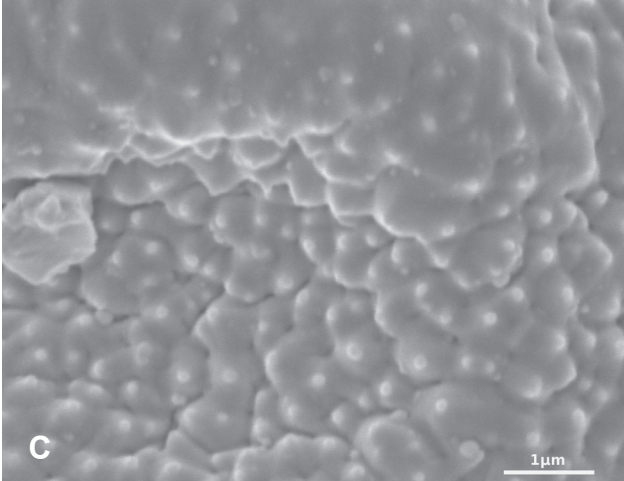
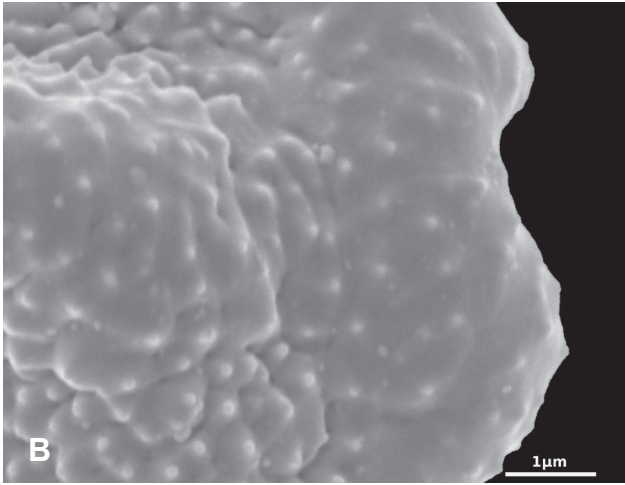
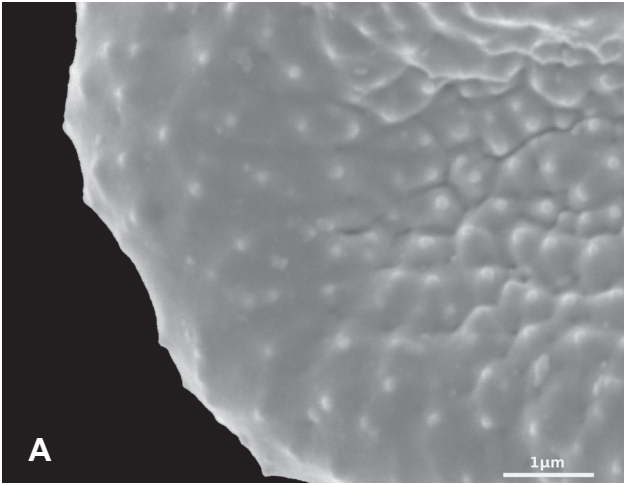
Abb. A: REM, Detail Ornamentation

Abb. B: REM, Detail Ornamentation

Abb. C: REM, Detail Ornamentation

Abb. D: REM, Detail Ornamentation

Tafel 17



ZUSAMMENFASSUNG

Vier Pflanzenfamilien, Combretaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae und Moraceae aus einer Pollenprobe von der Fundstelle Profen in Sachsen-Anhalt in Zentraldeutschland wurden pollenmorphologisch untersucht und beschrieben. Als Methode diente die Einzel-Korn Technik nach ZETTER 1989 und FERGUSON et al. 2007. Es handelt sich um eine kombinierte Untersuchung von Lichtmikroskop (LM) und Rasterelektronenmikroskop (REM). Mit Hilfe dieser Methode wurden die Pollenkörner dieser vier Pflanzenfamilien fotografiert und in Tafeln übersichtlich dargestellt. Diese Bildtafeln dienen als Grundlage für die Pollenanalyse, bei der die Pollenkörner nach zuvor erläuterten Kriterien bestimmt und die Ergebnisse beschrieben werden.

Für die pollenmorphologische Bestimmung gibt es ein System zur Gliederung der Pollentypen. Das Hauptkriterium ist die Zahl, Form und Lage der Keimöffnungen (Aperturen). Für die weitere morphologische Differenzierung der Pollenkörner wird die Skulptur ihrer Oberfläche (Sexine) herangezogen. Weitere wichtige Bestimmungsmerkmale sind die Form, Größe des Pollenkornes, sowie der Aufbau der Pollenwand. Leider sind nicht alle Pollentypen der unterschiedlichen Pflanzengattungen unterscheidbar. Jedoch liefert das REM wichtige Details, welche für die Bestimmung wichtig sind und eine genauere Differenzierung ermöglichen.

Einleitend beschäftigt sich diese Arbeit mit dem Thema Fossilisation und Einbettung von Pflanzenresten. Wie kommt es, dass manche Pflanzenteile so gut erhalten bleiben? Auch ist der Prozess der Inkohlung, dessen Ablauf beschrieben wird, sehr wichtig für die Fossilisation.

Eine weitere wichtige theoretische Grundlage dieser Arbeit ist die Beschreibung der vier Pflanzenfamilien. Die Verbreitung und Beschreibung der rezenten Pflanzenfamilien lässt gute Rückschlüsse auf die damaligen Vertreter zu. Die Systematik der Pflanzenfamilien, und die Beschreibung der Fossilfunde gibt weitere Einblicke, welche für die Arbeit wichtig sind.

Die Einzelkornmethode mit kombinierter Untersuchung von LM und REM ist eine sehr wichtige Methode für die Bestimmung von fossilen Pollenkörner. Diese Methode liefert deutlich mehr Informationen, als mit dem LM alleine verfügbar wären. Das REM kann das LM nicht ersetzen, aber es liefert wichtige Details der Pollenskulptur, welche eine Unterscheidung verschiedener Arten und Gattungen ermöglichen.

ABSTRACT

In the frame of this study, pollen of four plant families, namely Combretaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae and Moraceae from a middle-eocene pollen sample taken from a spot in Profen in Sachsen-Anhalt, Central Germany, were investigated and described in terms of pollen-morphology. The Single-Grain Technique according to ZETTER 1989 and FERGUSON et al. 2007 was applied. This method consists of a combined investigation of Lightmicroscopy (LM) and Scanning Electron Microscopy (SEM). By means of the Single-Grain Technique photos of representatives of the four plant families are taken and subsequently presented in plates. These plates serve as a basis for the analysis of the pollen, where the pollen grains are defined and categorized based on criteria explained before. At the end the results of the work are presented.

For the pollenmorphological investigation a system for the arrangement of the pollen-types exists. The main criteria is the number, shape and location of the apertures. For further morphological differentiation of the pollen grains the sculpture of the surface (ornamentation) is used. Other essential criteria for determination are the shape and size of the pollengrain and the structure of the pollenwall. But it is not possible to differentiate all types of pollen of the different genera. However the SEM provides a lot of important information, which is relevant for further differentiation.

Initially, this thesis deals with fossilisation and embedding of plants and its parts. How is it possible that some plants remain so well preserved? The process of incoaling, which is described in greater detail, plays a critical role for the fossilisation.

Another important theoretical aspect of this work is the description of the four plant families. The distribution und description of the recent families gives insight into the ancient fossil plants. The systematology of the plants and the description of the fossil records helps to understand more details which are crucial for this thesis.

In conclusion, the Single-Grain Technique with the combination of LM and SEM investigation is a very useful method for the determination of pollen grains. It provides the researcher with a lot of important information, which would not be available with the LM only. The SEM cannot substitute the LM but it provides many details of the pollen sculpture, which allows the distinction of different genera and species.