

# I. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen

Von ROBERT POTONIÉ in Berlin

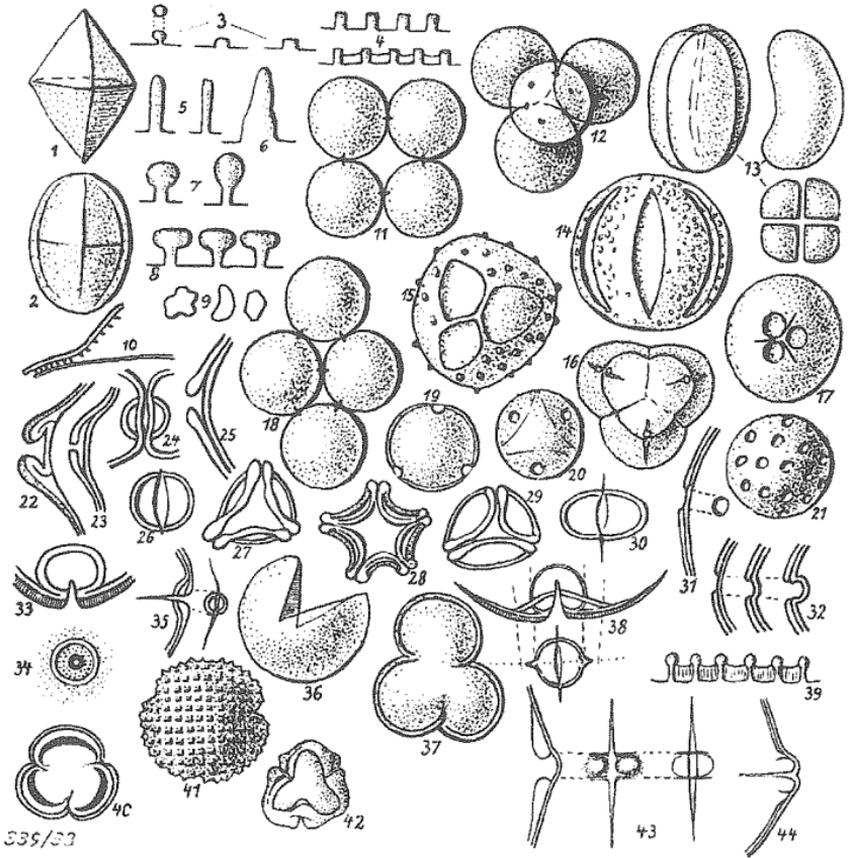
Hierzu Abb. 1—44, S. 6 und 7

Die allgemeine Morphologie der Sporen und Pollen wird im folgenden nur soweit behandelt, wie sie durch das bisher bekannte fossile Material belegt werden kann oder dazu in näherer Beziehung steht. Es hat sich dabei manches herausgestellt, was am rezenten Material noch nicht beobachtet worden ist. Dies liegt wohl daran, daß das fossile Material nach der üblichen, zu seiner Untersuchung notwendigen Präparation in einem Zustande vorliegt, der für das Studium des Exospors bzw. der Pollenexine ganz besonders geeignet ist. Vieles, was in den z. T. vorzüglichen Arbeiten über unseren Gegenstand, so namentlich in denjenigen von JULIUS FRITZSCHE, HUGO FISCHER und WODEHOUSE niedergelegt worden ist, wird also im folgenden nicht behandelt. Solche Dinge kommen meist nur dann zur Sprache, wenn ihre Beobachtung an den Fossilien wiederholt werden konnte.

## Form und Größe der Pollen

Die Form eines Pollenkorns ist im einfachsten Fall die einer Kugel. Dies gilt besonders klar bei den systematisch tiefer stehenden Arten. Daneben aber stehen Formen, die sich mehr oder weniger dem Ellipsoid nähern. Kugelig sind z. B. (abgesehen von Spezialisierungen) die Pollen vieler Coniferen. Kugelig oder ellipsoid diejenigen vieler Monocotyledonen. Eine Merkwürdigkeit bilden hier fadenförmige Pollen (*Zostera*). Bei den Dicotyledonen liegt den vielen hier erscheinenden Formabwandlungen in bei weitem den meisten Fällen die sechsflächige (trigonale) Bipyramide zugrunde (Abb. 1, vgl. *Pollenites euphorii*). Dies hängt mit der Anordnung der Pollen in der Pollenmutterzelle zusammen (Abb. 12). Seltener treten acht- usw. flächige (tetragonale usw.) Bipyramiden auf. Durch mehr oder minder starke Abrundung der Kanten und Ecken, sowie durch Zunahme der Flächenzahl nähern sich die Pollen dieses grundlegenden bipyramidalen Baues zum großen Teil wieder den ursprünglichen Kugel- oder Ellipsoidformen (Abb. 2). Es entstehen aber auch spindel-, walzen- und stabförmige Gestalten. Unter den Ellipsoiden finden sich vielfach ziemlich flache Linsen. Wo die Form des Dicotyledonenpollen nicht von der der Doppelpyramide abzuleiten ist, findet sich fast stets die Kugelform.

Bezogen auf die meist tetraedrische Anordnung der Pollenkörner in der Pollenmutterzelle besitzt jedes Pollenkorn einen inneren und einen äußeren Pol, d. h. eine proximale und eine distale Polar-Hemisphäre (WODEHOUSE 1929).



Erklärung siehe S. 7

1. Grundform des Dicotyledonen-Pollen.
2. Ableitung aus der Grundform.
- 3—9. Skulpturelemente der Exine.
10. Loslösung der Abieteen-Luftsäcke.
11. Tetragonal-Tetrade.
- 12, 16. Tetraeder-Tetrade (16 Ericaccen-Tetrade).
13. Quadvierling (Tetragonal-Tetrade) einer monoleten Spore.
14. Pollen mit Meridionalareen.
- 15, 17. Carbonische Sporen mit Y-Marke und Kontaktflächen.
18. Rhomboeder-Tetrade.
19. Pollen mit äquatorialen Exitus.
20. Desgl. mit subäquatorialen Exitus (vgl. *Carya*).
21. Pollen mit vielen Foveen z. B. von *Sagittaria*.
- 22, 23. Querschnitt des Porus vestibuli z. B. bei *Corplus*.
- 24, 26. Grundriß des Germinals von *Alnus*.
25. Porus vestibuli mit Lippen.
27. Arci bei *Poll. microexcelsus (Betula)*.
28. *Alnus*-Pollen mit Arci.
29. Desgl. *Pollenites plicatus*.
- 30, 33, 38. Grundriß und Querschnitt des Germinals von *Tilia*.
31. Fovea.
32. Entstehung des Porus vestibuli aus der Fovea.
34. Grundriß des Vestibulum-Germinals von *Corplus*.
35. Germinal von *Fagus*.
36. Pollen mit Fissura z. B. von *Taxodium*.
- 37, 40. Polansicht von Pollen mit Exinen-Rugae.
39. Kammförmige Exinensulptur.
41. Compositenpollen mit deutlicher Skulptur.
42. Pollen mit Intexinen-Rugae.
- 43, 44. Meridional-, Tangential- und Quer-Schnitt eines Germinal-apparats mit Äquatorialruga (z. B. bei *Sapota*).

- Hauptachse** Die Verbindungslinie der Pole wird als Hauptachse, die dazu senkrecht stehende Achse als die Äquatorialachse bezeichnet.
- Tetrade** Bei einigen Gattungen bleiben die aus einer Mutterzelle stammenden vier Tochterzellen als Pollentetrade (Vierlingskorn) beisammen (Ericaceae).
- Massula** Bei anderen bilden alle Nachkommen einer Urmutterzelle eine Massula (Pollenmasse) von 8, 12, 16, 32, 64 miteinander verbundenen Pollenzellen (Mimosae). Bei vielen Orchideen und den Asclepiadaceen werden sämtliche Körner eines Antherenfaches zu einem Pollin(ar)ium (einer einzigen Pollenmasse) verbunden.
- Größen** Die Größen der Pollenkörner sind bei den Insektenblütlern bedeutender als bei den Windblütlern. So finden wir bei den Gräsern etwa 20–80  $\mu$ , während die Insektenblütlern nicht selten bis zu 150  $\mu$  gehen. Der fadenförmige Pollen von *Zostera marina* ist etwa 2000  $\mu$  lang und 8  $\mu$  breit.
- Im lebenden Zustand ist der Inhalt des Pollen stark ausgetrocknet, so daß die Wandung oft Einfaltungen zeigt. Bei Befeuchtung quellen die Pollen auf und zeigen dann ein ganz anderes Bild.

### Die Pollenhaut

- Intine** Die Wand frischer Pollenkörner besteht aus zwei dicht übereinander liegenden, chemisch stärker voneinander unterschiedenen Partien, der Exine und der Intine (FRITZSCHE). Die Intine ist zart und geschmeidig und besteht vorwiegend aus pektinreicher Zellulose. Hierbei ist das Pektin besonders unter den Germinalien (s. dort) angereichert; es ist stark quellbar.
- Exine** Die Exine ist kräftiger, weniger schmiegsam und stark kutinisiert.
- Bei dem fossilen, aus dem Gestein in der beschriebenen Weise herauspräparierten Pollen ist die Intine nicht mehr feststellbar; auch der Versuch, sie mit Chlorzinkjod nachzuweisen, mißlingt.
- Die Exine besteht aus mehreren Schichten. JENTYS-SZAFER (1928) hat deren bei *Corylus* und *Betula* 5, bei *Myrica* 3 unterschieden. An dem fossilen Material sind oft aufs deutlichste zwei Schichten zu erkennen. Sie heben sich zum Teil auch in der Farbe voneinander ab, nehmen Farbstoffe verschieden stark an und sind durch eine oft recht deutliche feine Linie voneinander getrennt. MANGIN hat bei *Spartium junceum* schon 1889 eine besonders deutlich zweischichtige Exine festgestellt. Das fossile Material beweist jetzt, daß die Gliederung in zwei Hauptschichten sich in sehr vielen Fällen durchführen läßt. Wenn eine der beiden Hauptschichten (am fossilen Material ohne weitere Präparation als der üblichen) gelegentlich als aus wiederum zwei deutlicheren Schichten zusammengesetzt angesprochen werden konnte, so war die diese Subschichten oder Lamellen voneinander trennende Linie stets viel weniger deutlich.
- Lamellen** Gut unterscheidbar und durch die schärfere Linie voneinander getrennt sind also beim fossilen Pollen häufig zwei Schichten der Exine: die Exo-exine und die Int-exine.
- Exo-exine**  
**Int-exine** Der Terminus Intexine stammt von FRITZSCHE (1832). H. FISCHER hält ihn für überflüssig (s. seine S. 15), da nur bei *Cucurbita* zwei deutlich voneinander unterscheidbare Häute vorhanden seien. Der berühmte Deckel oder Pfropfen der Keimapparate des Cucurbitapollen sitze in der äußeren Haut.

Wir werden sehen, daß der Bau des Keimapparates seine Besonderheiten auch sonst vielfach gerade dem Vorhandensein der zwei Hauptschichten der Exine verdankt, und daß wir am Keimapparat meist besonders klar entscheiden können, was als Exoexine und was als Intexine zu bezeichnen ist. Eine klare Beschreibung vieler Verhältnisse der Pollenexine ist schlecht möglich ohne begriffliche Trennung der beiden Hauptschichten der Exine.

H. FISCHER hat also nicht recht, wenn er schreibt:

„Alle diejenigen Fälle aber, wo frühere Beobachter, wie Fritzsche, Mohl, Meyen, Schacht, mehr als zwei Pollenhäute gesehen haben wollen, beruhen auf Täuschung.“

Die Exine von *Spartium junceum* hat nach MANGIN (1889) trotz ihrer geringen Dicke zwei Schichten. Wenn das Pollenkorn quillt und die Pektinanhäufung unter dem Exitus wirksam wird, dissociiert sich die Exoexine und macht den Weg für einen kleinen Hügel der Intexine frei.

Vielfach unterscheiden sich die beiden Schichten auch noch deutlich dadurch, daß die Exo-exine eine mikroskopisch erkennbare Struktur besitzt, die Int-exine aber nicht.

Im folgenden wird die Struktur der Exoexine scharf von deren Skulptur unterschieden. Dies ist für die Beschreibung bestimmter, uns vorliegenden Exemplare unbedingt notwendig. Dennoch muß gesagt werden, daß Struktur und Skulptur ineinander übergehen. Vielfach ist man geneigt, bei weniger gedehnten Pollenhäuten von Strukturen zu sprechen und erkennt dann, wie sich die Struktur bei starker Dehnung der Exoexine in Skulpturelemente auflöst. Man könnte also definieren, daß die Exoexine bei den skulpturierten Pollenhäuten derjenige Teil sei, der aus den Strukturelementen besteht. Die Strukturelemente können denn auch, wie wir sehen werden, seitlich noch miteinander zusammenhängen oder aber aus voneinander ganz unabhängigen Erhebungen bestehen.

Als Strukturen werden, so weit wie möglich, nur die durch gewisse Zeichnungen des optischen Querschnittes der Exine sich ausdrückenden Eigentümlichkeiten der Zellwand bezeichnet. Meistens zeigen sich diese Strukturen im Querschnitt der Exine in Form von vielen dicht nebeneinander stehenden, radial gerichteten Stäbchen, die im Gegensatz zu dem zwischen ihnen liegenden Raum die Eigenschaft haben, Farbstoffe wie Fuchsin, Gentianaviolett usw. stark anzunehmen. H. FISCHER und andere erkannten diese Stäbchen als winzige Säulchen, die zwischen zwei Lamellen stehen und diese auseinander halten. So entsteht in der Exine eine luftdurchsetzende isolierende Schicht. Am fossilen Material sind diese Verhältnisse oft ausgezeichnet erkennbar. So z. B. oft sehr gut bei der fossilen Abieteenexine. Diese zeigte einen Bau, bei dem man allerdings bei oberflächlicher Betrachtung sagen würde, es sei hier ausnahmsweise die Intexine, die die soeben erwähnte Säulchenstruktur aufweise. Auf einer ziemlich dünnen innersten Lamelle (die der fossil nicht vorhandenen Intine aufsaß) befindet sich nämlich eine recht kräftige Säulchenschicht, die nach außen von einer kräftigen Exolamelle abgeschlossen wird. Wegen des kräftigen Baus der Exolamelle ist man versucht, diese allein für die Exoexine zu halten und die Säulchenschicht zusammen mit der innersten Lamelle als Endoexine zu erklären. Daß diese Auffassung unrichtig sein würde, zeigt der bisher noch nicht klar erkannte Bau der Luftsäcke der Abieteenpollen. Diese Luftsäcke entstehen dadurch, daß sich die Exo-

Struktur

Stäbchen

Isolier-  
schicht

Exolamelle

Luftsäcke

lamelle zusammen mit der hierbei einschrumpfenden Stäbchenschicht von der innersten Lamelle loslöst und aufbläht (Abb. 10). Es ist also festzuhalten, daß wir eine Exoexine von einer Intexine unter anderem deshalb unterscheiden wollen, weil sich im Querschnitt der Exine (abgesehen von evtl. vorhandenen ganz zarten Tangentiallinien, die die Subschichten oder Lamellen voneinander abgrenzen) eine tangentielle Trennungslinie oft deutlicher hervorhebt. Wo man sich diese Trennungslinie bei den Abieteenpollen zu denken hat, ist zunächst nicht erkennbar. Die Grenze der beiden Hauptschichten der Exine liegt aber wohl da, wo besonders gern Loslösungen erfolgen; d. h. bei den Abieteenpollen unterhalb der Stäbchenschicht. Für diese Annahme spricht die Tatsache, daß die Struktur bei allen bisher bekannten fossilen Exinen sich immer in der Exoexine befindet. Die Abieteenexine macht somit keine Ausnahme. Sie fällt nur dadurch auf, daß die nicht struicrte äußere Lamelle der Exoexine besonders dick ist. Daß sich bei der Ausbeutelung der Luftsäcke tatsächlich die gesamte Stäbchenschicht von der hier also ziemlich dünnen Innenexine loslöst, geht daraus hervor, daß die die Luftsäcke gegen die Zelle des Pollenkorns begrenzende Wand keine Struktur mehr aufweist, also nur noch aus dem zuerst als innerste Lamelle bezeichneten Wandteil besteht. Wir müssen daher diesen Wandteil als Intexine bezeichnen. Die den Luftsack nach außen begrenzende Wand zeigt im Querschnitt unverändert die Exolamelle; ihr hängen nach innen kleine Unebenheiten an, die eingeschrumpften Reste der Stäbchenschicht. Der Luftbeutel ist also nichts anderes als eine beträchtliche Ausweitung der gaserfüllten Isolierschicht. Er ist dieser Schicht homolog. Betrachtet man die Exine der Abieteenpollen in der Aufsicht, so zeigen sich die Querschnitte der Stäbchen in einer Anordnung, die den Eindruck hervorruft, als handele es sich in ihnen um die Maschen (Lumen) eines recht regelmäßigen Netzes, das aber im Relief nicht vorhanden ist. Wir haben es eben mit einer Struktur und nicht mit einer Skulptur zu tun.

In allen solchen Fällen, aber auch dann, wenn im Querschnitt keine Stäbchen zu erkennen sind, wo jedenfalls in der Aufsicht der Exine punktierte bis gefleckte Muster bemerkbar werden, ohne daß eine Skulptur vorhanden wäre, spricht man von **Punktierung** oder **Fleckung** (Maculierung).

**Punktierung**  
**Maculierung**

**punctatus**

Als **Punktiert** (in der Formel  $p = punctatus$ ) wurde die Exine möglichst nur dann bezeichnet, wenn es bis zu etwa 400facher Vergrößerung nicht möglich war, für die einzelnen Strukturelemente ein Maß anzugeben; sobald die Elemente bei der genannten Vergrößerung gemessen werden konnten, wurde von einer gefleckten Exine gesprochen (in der Formel  $m = maculatus$ ).

**maculatus**

Die Aufsicht der Außenhaut des Luftbeutels der Abieteenpollen erweckt den Eindruck eines (gegenüber der übrigen Oberfläche) gröberen und unregelmäßigen Netzwerks bis Liniensystems, wobei die einzelnen Linien oft recht ungenau begrenzt sind und unregelmäßige Flächen bis Netzmaschen zwischen sich lassen. Dieses Bild wird verständlich, wenn man es auf die an der Innenseite der Beutelwand haftenden eingeschrumpften Reste der Stäbchenschicht bezieht, die durch die Aufblähung des Beutels auseinandergerückt sind. Die grobe Netzstruktur entsteht also durch die auf Maschenlinien angeordneten Unebenheiten auf der Innenseite der Außenwand des Beutels; es handelt sich in dieser Netzstruktur um eine aus der Struktur der Exine hervorgegangene **Innenskulptur** der äußeren Beutelwand.

**Innen-**  
**skulptur**

Nur die als Relief an der Oberfläche der Exine hervortretenden Formelemente sind als Skulpturen zu bezeichnen. **Skulptur**

Oberbegriff für Struktur und Skulptur ist Muster oder Verzierung. **Muster  
Verzierung**

Eine mit Struktur versehene Exine kann somit eine glatte Oberfläche haben, d. h. sie braucht keine Skulptur aufzuweisen.

Die Skulpturelemente bestehen aus oft sehr regelmäßig angeordneten, mehr oder weniger weit vorspringenden Unebenheiten der Exoexine. So gibt es mehr oder minder dicht nebeneinander stehende oder in bestimmter Weise gruppierte Körnchen (Grana, Abb. 3), Wärrchen (Verrucae, Abb. 9), Stacheln (Spinac, Abb. 6 u. 41), Stäbchen, (Bacula, Abb. 5), Keulen (Pila, Abb. 7) zum Teil recht verschiedener Gestalt und Größe. Es kommen auch Kombinationen verschiedener Skulpturelemente vor, so z. B. eine Granulierung oder Maculierung zwischen Stacheln. Die Grana sind meist mehr oder weniger rundlich bis kugelig, die Verrucae von unregelmäßigerem Umriss. Sehr beachtenswert sind die Pila. Bei *Pollenites margaritatus* stehen sie z. B. so dicht aneinander, daß die Köpfe der Keulen sich fast berühren (Abb. 8) und in der Aufsicht den Eindruck eines Netzwerks machen. Durch diesen dichten Zusammenschluß entsteht unterhalb der Köpfe eine isolierende Luftschicht, in der die Stiele der Köpfe stehen. H. FISCHER erörtert an Beispielen, daß die Köpfe, bzw. die oberen Enden der Skulpturelemente (z. B. durch Querbalken) zusammenhängen können; in manchen Fällen verschmelzen sie sogar zu einer fast einheitlichen Haut; das ist unsere Exolamelle. Hierdurch ist erkennbar, in welcher Weise die mit Stäbchen erfüllten Isolierschichten der Exoexine mit den Skulpturen morphologisch verwandt sind. FISCHER zeigt weiter, daß manchmal sogar zwei Isolierschichten übereinander liegen können. **Skulptur-  
elemente**  
  
**Grana  
Verrucae  
Pila**

Eine häufige Art der Anordnung der oben genannten Skulpturelemente ist die der Cristae. Das sind aus manchmal sogar seitlich miteinander verbundenen Keulen, Stäbchen usw. aufgebaute Zäune oder Kämme, die sich zu Netzwerken (Reticula cristata) usw. zusammenschließen können (Abb. 39). **Cristae**  
**Reticulum  
cristatum**

Vielfach bestehen auch die „Reticula“ nur aus glatten Striemen oder Leisten (Muri). Wir haben dann das Reticulum simplex. In beiden Fällen wird die Exine als reticulat bezeichnet. Die Umrisslinie des Kornes erscheint in diesem Falle bastionisch (Abb. 4), wobei (bei nicht zu großen Lumen) die Bastionzinken durch „Häute“ miteinander verbunden scheinen (Abb. 4 unten). Sind die Striemen oder Leisten nicht netzig angeordnet, so ist die Exine cicatricos, dies aber nur dann, wenn die zwischen den einzelnen Muri liegenden Rinnen ebenso breit oder breiter sind als die Muri; im umgekehrten Fall ist die Exine canaliculat. Die Maschen der Netzwerke sind als Lumen zu bezeichnen. Werden die Maschen oder Lumen eines Netzwerkes größer und sind sie dabei sehr regelmäßig angeordnet, so spricht WODEHOUSE (1928) von Lacunen; je nach ihrer Lage belegt er die Lacunen mit besonderen Namen. Die Polarlacune liegt auf dem Pol, die Circumpolarlacunen umgeben die Polarlacune, in der Polarlacuna liegt das Germinal; wir möchten uns deshalb lieber des allgemeineren **Muri**  
**Reticulum  
simplex  
reticulat  
bastionisch  
cicatricos**  
  
**canaliculat**  
**Lumen**  
  
**Lacunen**

**Germinal-lacuna** Ausdrucks *Germinallacuna* bedienen. (Wegen weiterer Einzelheiten vgl. man die vorzügliche Darstellung von WODEHOUSE 1928, z. B. S. 933).

**Interlacunar-leisten** Die die Lacunen voneinander trennenden Leisten nennt WODEHOUSE *Interlacunarleisten* (hier wären *Interlacunarcristae* von *Interlacunarmargina* zu unterscheiden).

**Scrobiculi** Werden die Lumen sehr klein und die Streifen zwischen den Lumen breiter als die Lumen, so werden die Lumen zu *Scrobiculi*. Oft erfordert es einige Aufmerksamkeit, ob es sich um eine echte Netzskulptur handelt oder aber um eine Punktierung, Fleckung, Körnelung oder Bewarzung. Die Lücken zwischen den Punkten, Flecken, Körnchen und Warzen machen nämlich (namentlich bei sehr regelmäßiger Anordnung dieser Elemente und bei oberflächlicher Betrachtung) vielfach den Eindruck von Striemen oder Leisten, durch die mehr oder minder große Netzlumen voneinander getrennt zu sein scheinen. Über die wahren Verhältnisse kann man sich ein Bild machen, wenn man darauf achtet, ob die Umrißlinie des Mikrofossils glatt oder differenziert ist. Weiter gelangt man zu einwandfreien Beobachtungsergebnissen, wenn man sich binokularer, mikroskopischer Untersuchung bedient.

In vielen Fällen ist die Exine um die ganze Pollenzelle herum von gleicher Dicke. Von den andersartigen Fällen sei als Beispiel auf die Abieten hingewiesen. Hier ist die Wand bei denjenigen Formen, die Luftsäcke tragen, auf der einen Seite der Zelle merklich dünner als auf der anderen. Auf dem zwischen den beiden Luftsäcken verbleibenden schmalen Streifen ist die Wandstärke die geringste.

## Der Keimapparat

(Germinalapparat)

Die Keimung des Pollenkorns erfolgt dadurch, daß die Intine sich durch die Exine drängt, ausstülpt und durch Wachstum zum Pollenschlauch verlängert.

Im einfachsten Fall ist für diesen Vorgang auf der Exine keine besondere Stelle vorgesehen, so z. B. nicht bei vielen Coniferen wie *Taxus*, *Larix*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Cupressus* und *Juniperus*. Alle diese haben einfach kugelige Pollen mit allseitig gleichartig ausgebildeter Exine. Sie stimmen hierin mit gewissen Pteridophyten sporen überein. Die allseitig gleichartige Exine ist jedoch bei den Pteridophyten sporen im allgemeinen ziemlich selten. Meist weisen diese Sporen im Gegensatz zu den Pollen eine dreistrahlige Marke, die Y-Marke auf, die von den Dehizensleisten mit den Dehizensfurchen gebildet wird (Abb. 15 u. 17) und der Keimung dient. Auch bei den Bryophyten finden wir diesen Bauplan. Neben ihm steht bei den Pteridophyten als seltener Form die einstrahlige Dehizensleiste.

**Y-Marke**

**Dehizensleiste und -furchen**

Mit dem Schritt zu den Samenpflanzen sehen wir dann bei deren systematisch tiefer stehenden Vertretern, so bei den Cycadophyten, zunächst nur einfache kugelige Pollenkörner ohne erkennbaren Keimungsapparat. Immerhin zeigt sich beim reifen eingetrockneten Korn eine Meridionalfalte, die aber bei der Quellung verschwindet und deren Ort dann nicht mehr erkennbar ist. Das Fehlen der Y-Marke ist hier als ein Merkmal des Fortschritts zu betrachten.

Die in der Pollenmutterzelle in Vierlingen lagernden Pollen vermögen sich im Gegensatz zu den Y-Sporen bei ihrer Auseinanderlösung vollständig zu glätten. Die vollkommene, möglichst kleine Kugel ist für die Übertragung durch den Wind geeigneter als viele Sporenformen. Der Pollen muß im Gegensatz zu den Sporen vom Wind höher emporgehoben werden, um die Blüten zu erreichen. Auch jene schon besprochene, bei den Gymnospermen erstmalig häufiger auftretende Besonderheit scheint der besseren Schwebbarkeit des Pollenkorns zu dienen, nämlich die Herausbildung von Luftsäcken.

Andeutungsweise findet sich diese Neuerung schon bei einer Spore aus dem Ruhrcarbon, *Sporites pustulatus* (Loose, vorliegendes Heft, Taf. 7, Fig. 4). Bei dieser Art erscheinen drei zwischen den Strahlen der Y-Marke stehende beutelähnliche Gebilde.

Erst bei den Angiospermen treten wieder an bestimmten Stellen der Zellenhaut liegende Keimapparate oder Germinalien auf. Diese sind jedoch den Dehizensfurchen der Sporen nicht homolog. Es wird sich aber zeigen, daß sie zu den Dehizensmarken in Beziehung stehen. Daher auch ist die bei den Pollen am häufigsten auftretende Zahl der Keimapparate ebenfalls die Dreizahl.

Germinal-  
apparat  
Keim-  
apparat

Bemerkenswert ist auch, daß mit dem Auftreten der Germinalien die Dicke der Exine im allgemeinen zunimmt.

Das Vorherrschen von gerade drei Keimstellen ist auf die Tatsache zurückzuführen, daß auch die Pollen in der Pollenmutterzelle meist zu vieren lagern, eine T e t r a e d e bilden, und zwar gewöhnlich derart, daß sie nach dem T e t r a e d e r angeordnet sind (Abb. 12). Die Pollen z. B. der Ericaceen bleiben nach der Reife in dieser Anordnung meist fest miteinander verbunden (Abb. 16). Dasselbe gilt von manchen Sporen (s. vorliegendes Heft, Taf. 1, Fig. 6).

Tetrade  
Tetraeder-  
tetrade

Bei vier zum Tetraeder zusammengestellten Kugeln berührt jede die drei anderen an drei Punkten (Abb. 12). Diese drei Kontaktpunkte bilden ein gleichschenkliges Dreieck (das in der proximalen Polarhemisphäre liegt). Auf ihnen entstehen bei den systematisch höheren Pollen die Germinalapparate, die dann aus der proximalen Polarhemisphäre auf den Äquator wandern.

Kontakt-  
punkte

Bei den Pteridophytensporen ebenso wie bei den Pollen ist nun der Vierling nicht in allen Fällen nach dem Tetraeder gestellt. Die Mittelpunkte der vier Zellen können sich in der Mutterzelle auch in einer Ebene anordnen (Abb. 11), so daß die Zellen z. B. einem Quader einbeschrieben sind. WODEHOUSE (1929) spricht deshalb vom Tetragonalvierling. Dieser Vierling ist für die Monocotyledonen bezeichnend. In seinem Fall berührt jede Pollenzelle nur zwei der zum selben Vierling gehörenden Körner. Das bedeutet, daß zunächst nur die Möglichkeit zur Ausbildung von zwei Germinalapparaten gegeben ist. WODEHOUSE u. a. haben aber gezeigt, daß in diesem Fall gegenüber von jedem Kontaktpunkt weitere Germinalapparate angelegt werden können, so daß Pollen mit vier Germinalien zu entstehen vermögen. Bei *Corylus* und anderen Arten gibt es denn auch bi-, tri- und tetragerminale Pollen; dies erklärt sich daraus, daß in der Pollenmutterzelle beide Arten der Pollenanordnung vorkommen.

Tetragonal-  
tetrade

Wie in dem einen Fall zwei Germinalien auf vier vermehrt werden können, so im anderen Fall drei auf sechs usw.; so erklären sich die multigerminalen Pollenarten. Umgekehrt kann, wie bei den Monocotylen, statt mehrerer nur ein Germinalapparat zur Ausbildung gelangen. Hierbei ist zu beachten, daß die

Pollenmutterzelle in manchen Fällen nur ein Pollenkorn hervorbringt, also selbst zum Pollenkorn wird.

Rhomboeder-  
tetraede

Ein weiterer Spezialfall der Anordnung des Pollenvierlings ist der des Rhomboedervierlings (Abb. 18). NÄGELI bezeichnet ihn als halbtetrahedral. Es dürfte klarer sein, mit WODEHOUSE (1929) von rhomboidaler Anordnung zu sprechen. Durch die Rhomboedertetraede wird verständlich, wie ein und dieselbe Pollenmutterzelle Pollen mit verschieden vielen Germinalien zu liefern vermag.

Auch die in einer Ebene angeordneten Vierlinge kommen bei Pollen vor, die nach der Reife zusammenhängend verbleiben; *Catalpa bignonioides* z. B. zeigt sowohl reife Pollen, die im Verband der Tetraedertetraede aneinander haften, als auch solche, bei denen die vier im Zusammenhang verbliebenen Pollen in einer Ebene liegen. Bei den Ericaceen kommt die zuletzt genannte Anordnung selten vor.

Massulae

Pollenfäden

Noch nicht beobachtet wurden in fossilem Zustand Pollenmassen wie die der Mimosen, bei denen sich jede der Vierlingzellen des weiteren noch ein- oder zweimal teilt, so daß Massulae aus 8 oder 16 Pollen entstehen, die nach der Reife zusammenbleiben. Derartiges gehört zu den Ausnahmen. Die Regel ist die sich nach der Reife auseinanderlösende Tetraede.

Ebenfalls fossil noch unbekannt sind Pollenfäden, bei denen die Pollen in einer Reihe angeordnet sind (*Halophila*).

Obwohl bei ein und derselben Art sowohl der Tetraeder- als auch der Quadervierling vorkommen kann, ist doch die Tetraederanordnung die ältere Form. Die bilateral symmetrischen, mehr oder weniger bohnenförmigen Sporen (mit nur einer ungefähr geradlinigen, längs der Konkavseite der „Bohne“ verlaufenden Dehizensmarke, Abb. 13) treten nämlich im Karbon gegenüber den radiär gebauten (mit drei Y-förmig gestellten Dehizensmarken, Abb. 15) noch stark in den Hintergrund. Unter den tertiären Pteridophytensporen dagegen sind viele bilateral gebaute vorhanden. Wollte man bei den bilateralen Sporen den proximalen Pol entsprechend demjenigen der radiären Sporen bezeichnen, so müßte man ihn in die Mitte der Dehizensmarke legen.

Poren-  
pfropfen  
Deckel

DODGE (1924) hat bei dem Basidiomyceten *Gymnosporangium* gezeigt, daß die Porenpfropfen oder Deckel an den Stellen entstehen, wo die Sporen einander berühren.

Wir werden sehen, daß sich der Keimapparat (das Germinal) zumeist nur als eine Stelle kennzeichnet, wo die Exine geschwächt ist.

In der Pollenmutterzelle ist jede der vier Tochterzellen des Tetraedervierlings mit den drei anderen durch breite Kanäle verbunden, so daß im ganzen sechs Kanäle vorhanden sind (WODEHOUSE 1929). Alle diese Kanäle gehen von den Mitten der Flächen aus, die durch den gegenseitigen Druck der wachsenden Körner entstehen. (Im letzten Stadium vor der endgültigen Trennung bleiben die Zellen durch Grübchen miteinander verbunden.)

In der Regel ist an normalen Körnern nur ein geringer oder gar kein Hauch von Oberflächenskulptur und keine Andeutung der Lage der Keimporen zu bemerken, ehe nicht die Teilung und Abrundung der Tochterzellen vollkommen ist.

Die das Germinal zumeist kennzeichnende Schwächung der Exine kann beim fertigen Pollenkorn auf zwei verschiedenen Wegen erreicht werden, die wiederum eine Reihe von Abwandlungen zulassen:

1. kann auf der Keimstelle die Exoexine wegfallen,
2. kann die ganze Exine, also Exo- und Intexine stark reduziert sein (oder fehlen?), so daß der Inhalt der Pollenzelle nur noch durch die fossil nicht mehr erhaltene Intine gegen außen abgeschlossen ist (*Pollenites simplex*).

Der von DODGE erwähnte Fall gehört wahrscheinlich zu Typus 1. Hier bildet die Haut wie bei *Cucurbita* einen auswerfbaren Pfropfen. Wir werden sehen, daß es Homologa dieses Pfropfens gibt, und zwar in Form von kleinen Exoexinenresten, die sich auf der durch Zerfall der Exoexine gebildeten Schwächungsstelle der Exine, also auf der Keimstelle vom Typus 1 vorfinden. Der Keimapparat von *Cucurbita* kann also als ein Spezialfall vom Typus 1 aufgefaßt werden.

Typus 1 ist ein recht häufiger. Seine Herausbildung wird verständlich, wenn man vom Bau gewisser karbonischen Pteridophytensporen ausgeht. Diese Sporen waren, wie gesagt, zumeist nach dem Tetraeder angeordnet. In manchen Fällen kann man sie sogar noch in der Kohle in dieser Lage vorfinden. Die Kontaktpunkte haben sich bei ihnen meist zu beträchtlichen Kontaktflächen vergrößert (Abb. 15). Diese Kontaktareen sind proximal von den Strahlen der Y-Marke begrenzt, distal von den Bogenlinien oder „Bogenleisten“. Diese Curvaturae verlaufen oft schön bogenförmig mit einem zum proximalen Pol hin offenen Bogen (man vergl. auch *Sporites rugosus* R. POTONIÉ, IBRAHIM & LOOSE 1932, Taf. 20, Fig. 59).

Kontaktaree  
Area  
contagionis  
Kontakt-  
fläche  
Curvatura  
Bogenlinie

Bemerkenswert an den Kontaktareen ist, daß es sich in ihnen (wenigstens bei einer ganzen Anzahl der karbonischen Sporenformen) genau ebenso wie bei den Keimstellen vom Typus 1 der Pollen um Schwächungsstellen des Exospors bzw. der Exine handelt, und zwar durch Unterdrückung der äußersten Wandteile des Exospors. Dies kommt deutlich dadurch zum Ausdruck, daß die bei den karbonischen Pteridophytensporen oft besonders ausgeprägte Skulptur der Oberfläche des Exospors im Bereich der Kontaktflächen durch die enge Aneinanderpressung stark geschwächt oder ganz unterdrückt ist. (Abb. 15. Man vergleiche auch POTONIÉ, IBRAHIM & LOOSE 1932, Taf. 15, Fig. 14; Taf. 16, Fig. 25; Taf. 18, Fig. 33; Taf. 20, Fig. 57; sowie vor allem WICHER, vorliegendes Heft Taf. 8, Fig. 19, 20, 23, 27). Entsprechend dieser Tatsache ist die Exoexine auf den Kontaktflächen der Ericaceentetraden ebenfalls stark unterdrückt (vgl. *Pollenites ericius*).

Exospor

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei denjenigen Abwandlungen des Typus 1 des Keimapparats der Pollen, die uns drei große primäre Meridionalareen vorweisen (Abb. 14). Diese Meridionalareen können etwa als die Oberflächen von Kugelsektoren bezeichnet werden, reichen aber mit ihren Spitzen nicht bis an die Pole des im Idealfall kugelförmigen Pollenkorns heran. Die Hauptübereinstimmung mit den Kontaktareen der karbonischen Sporen besteht darin, daß auch die Meridionalareen infolge Fortfalls der äußeren Exinenpartien (nämlich der Exoexine) die auf dem Pollenkorn im übrigen vorhandene Oberflächenskulptur (oder auch die Struktur der Exoexine) vermissen lassen. Distal sind ihre Spitzen (zum Unterschied von den Kontaktareen) etwas vom Pol abgerückt, proximal haben sie sich bis zu einer entsprechenden Stelle in der Nähe des dortigen Pols (also über den Äquator hinaus) verlängert. Hierbei ist zu beachten, daß schon bei den Sporen die Curvatura manchmal mit einer in ihrer Mitte befindlichen Spitze (Abb. 15) in

Primäre  
Meridional-  
area

Exoexine

proximaler Richtung vorstrebt. Weiter hat sich die Meridionalarea gegenüber der Kontaktarea verschmälert und die letztere proximal begrenzende Y-Marke ist weggefallen. Alles in allem ist klar ersichtlich, daß die Kontaktareen der Sporen den Meridionalareen der Pollen homolog sind.

Sehr einleuchtend sind auch die Beziehungen für diejenigen Fälle, wo die Pollen nicht drei große, meridional gestreckte Arcen, sondern nur drei kleine, meist äquatorial gestellte Foveae (Abb. 31) aufweisen; das sind kreisförmige Zonen der Exinenschwächung durch Fortfall der Exoexine. Hier ist auf karbonische Sporenformen mit kleineren, z. T. fast kreisförmigen Kontaktareen hinzuweisen (Abb. 17). KIDSTON hat solche Sporen zuerst beschrieben, ohne indessen auf die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung ihres Bauplanes hinzuweisen. Man vergleiche z. B. seine *Triletes III* auf Taf. III, Fig. 3. Die Beziehung derartiger Kontaktareen zu den Foveae der Pollen ist offensichtlich. Während sich die Y-Marke glättete, sind die Kontaktpunkte auseinander gerückt und stehen nun als Foveae zumeist äquatorial (Abb. 19). Daß sie diese Wanderung wirklich durchgeführt haben, wird durch diejenigen Pollentypen nahegelegt, bei denen die drei Germinalien den Äquator noch nicht ganz erreicht haben, so daß sie subäquatorial stehen. Dieser Fall ist z. B. bei der Juglandacee *Carya ovata* verwirklicht (vgl. z. B. SEARS, 1930, Taf. III, Fig. 33). Sie hat in dieser Hinsicht in *Pollenites simplex* (POTONIÉ 1931, Fig. 4) ein miozänes Gegenstück. Hier allerdings sind die Foveae wohl schon zum Porus simplex geworden (Abb. 20), d. h. es ist nicht nur die Exoexine, sondern die ganze Exine durchbrochen. Nach H. FISCHER (1890) dürfte eigentlich nur dieser als Porus simplex bezeichnete Germinalapparat als Keimpore angesprochen werden. FISCHER schlägt nämlich vor, „nur die wirklichen Löcher der Außenhaut (also doch wohl der gesamten Exine) als Keimporen zu bezeichnen“. Spätere Autoren sind von diesem Vorschlag vielfach abgewichen, und dies nicht nur im Hinblick auf den weiter unten zu besprechenden Porus vestibuli; dieser durchbricht die Exine nicht; trotzdem hat auch FISCHER ihn als Keimpore bezeichnet, weil sein Bau damals noch nicht klar war.

Sub-  
äquatoriale  
Exitus

Porus  
simplex

Keimpore

Sekundär-  
falten

Wahrscheinlich begünstigt durch die subäquatoriale Lage der Pori zeigt *Pollenites simplex* drei Sekundärfalten (Abb. 20), die dadurch entstanden sind, daß die Exine im Sediment von Pol zu Pol zusammengedrückt worden ist. Solche mit dem Erhaltungszustand zusammenhängenden Falten sind als Sekundärfalten zu bezeichnen. Sie bestehen bei *P. simplex* aus zwischen den Pori am Äquator beginnenden Kreisbogenstücken, die zu den Pori hin offen sind.

Erwähnt sei noch, daß KIDSTON bei seinem *Triletes II* Kontaktareen beobachtete, deren jede drei oder vier kleinere Gruben aufwies (Taf. III, Fig. 2 c).

Wo die Germinalien der Pollen nicht zum Äquator wanderten, sondern nur wenig oder gar nicht auseinander rückten, sind an der jedem der Primärgerminalien gegenüber liegenden Pollenwand Secundärgerminalien ausgebildet worden, so daß wir Pollen mit 6, 12 usw. Germinalien vorfinden (man vertieft auch die oben gegebenen Ausführungen über die von der sich segmentierenden Pollenmutterzelle ausgehenden Formen). Im extremsten Fall kann dann das Pollenkorn dicht mit einer großen Zahl von Germinalien bedeckt sein, deren Ränder wegen der dichten Zusammendrängung polygonal sind.

Primär-  
germinal  
Sekundär-  
germinal

Diesen Typus kann man sich unmittelbar von dem mit den drei noch gar nicht auseinander gerückten Primärfoveen gekennzeichneten Typus ableiten. Die polygonalen Leisten zwischen den Primärfoveen können dann mit der Y-Marke der Sporen verglichen werden.

Sowohl bei den Pteridophytensporen als auch bei den Pollenformen können die Kontaktflächen bald größer bald kleiner sein.

Bei den Sporen kann der Zusammenhang nach der Reife erhalten bleiben (z. B. z. T. bei den Lycopodiales) oder die Tetraden können sich voneinander lösen. Nach der Auseinanderlösung können die Oberflächen der Sporen sich vollkommen ausgleichen, so daß keine Spur des ehemaligen Kontaktes mehr erkennbar bleibt oder aber es bleiben mehr oder weniger große Kontaktflächen erkennbar, oft auch nur die Y-Marke.

Bei den Pollen sind die Verhältnisse ganz ähnlich. Es bleibt aber bei der Auseinanderlösung zumeist nichts mit der Y-Marke vergleichbares bestehen. Die Spuren des Kontaktes können vollständig verschwinden. Wenn sie aber in Form der Germinalien verbleiben, können sie sich sekundär in mannigfaltiger Weise umwandeln und ergänzen.

Diejenigen Pollentetraden, die bei der Reife nicht auseinanderfallen, bieten uns gutes Vergleichsmaterial. Hier haben wir in erster Linie der Ericaceen gedacht. Aus den Kontaktpunkten ihrer jugendlichen Pollentetrade bilden sich große Kontaktflächen. Diese umfassen den größten Teil der proximalen Polar-Hemisphäre und rücken mit ihrer distalen Grenze (also mit der Bogenlinie) sehr nahe an den Äquator heran. Wo sich die Curvaturae dem Äquator am meisten nähern, liegen dicht außerhalb von ihnen die Exitus oder Keimpunkte (Abb. 16), das sind diejenigen engeren Stellen des oft ziemlich ausgedehnten Germinalapparates, wo die Keimung erfolgen wird. Der von H. FISCHER eingeführte Begriff „Austrittsstelle“ ist ein allgemeinerer. FISCHER (1890, S. 16) regte an „die verdünnten Teile der Exine als Austrittsstellen . . . zu bezeichnen“. Hierzu ist zunächst zu sagen, daß der Austritt des Pollenschlauchs vielfach nur an einem bestimmten Punkt innerhalb der Verdünnung der Exine erfolgt. Weiter ist es oft zweckmäßig, den besonderen Bau des Germinals durch die im folgenden definierten Begriffe näher zu bezeichnen.

Exitus  
(Keim-  
punkte)  
Austritts-  
stellen

Denkt man sich bei den Ericaceen die vier Körner voneinander getrennt und ihre Druckflächen ausgeglichen, so entsprechen die Körner im wesentlichen denen der meisten Dicotyledonen-Körner.

WODEHOUSE (1929) folgert daher:

„Obviously in this case the position of the furrows and apertures (Keimpunkte) is determined by the tetrahedral arrangement of the grains in the tetrad group, and is therefore a haptotypic character“.

In manchen Fällen lösen sich die Tetraden der Ericaceenpollen in Zwillinge auf. Es verschwinden dann im Gegensatz zu gewissen trileten Pteridophytensporen sofort die nicht mehr in Funktion befindlichen Kontaktflächen. Ein Hinweis auf das sekundäre der Abplattung bei den Ericaceen.

Von jedem der Exitus der Ericaceentetrade verläuft in Richtung auf den freien, also distalen Pol jeder der Pollenzellen eine Keimfurche (Abb. 16), der Sulcus (s. unten). Er stellt die Gegenlinie jenes Weges dar, den die Keimstelle aus der proximalen Hemisphäre zum Äquator zurück-

gelegt hat. Dementsprechend zeigen sich bei den einzeln auftretenden trisulcenen Körnern die Sulci als meridionale Furchen, die sich bezeichnenderweise nicht im Pole treffen, sondern polwärts nur mehr oder weniger bis zum Kontaktpunkt reichen, also bis zu jeder Stelle gehen, wo sich der Exitus gebildet haben könnte. Nur in einigen Fällen scheinen sich die Sulci in den Polen zu berühren (Myrtaceae) und bilden eine der Y-Marke den triletten Sporen der Pteridophyten ähnliche Zeichnung. Zeigt doch bei den Pteridophyten die Y-Marke ebenfalls Furchen, die der Keimung dienen und deshalb Dehnsfurchen genannt werden. Die Dehnsfurchen können aber nach den an Hand der Ericaceen angestellten Überlegungen nicht als Homologa der Sulci betrachtet werden. Während die Sulci der Ericaceen mitten über die Kontaktflächen verlaufen, bilden die Dehnsfurchen der triletten Pteridophyten-sporen die meridionalen Grenzen der Kontaktflächen. Diese meridionalen Grenzen sind bei den Pollen (abgesehen von den in Tetraedern verbleibenden Pollen) nicht mehr erkennbar, weil sich bei den Pollen die Kontaktflächen nach der Auseinanderlösung der vier Körner vollständig ausgleichen oder umgestalten.

#### Fovea

Der einfachste Fall des stark lokalisierten Keimungsapparates ist nach alledem die Fovea.

Die Fovea entsteht dadurch, daß die Exoexine ein kleines kreisförmiges Grübchen erhält, dessen Boden wohl meist von der Intexine gebildet wird (Abb. 31). So besteht z. B. der Keimungsapparat von *Sagittaria* sp. (aus dem Saproel des Ahlbecker Seegrunds) aus vielen kleinen flachen kreisförmigen Grübchen, die gleichmäßig auf der Oberfläche der kugeligen Pollenzelle verteilt sind und durch Schwächung der Exoexine entstehen (Abb. 21). Manchmal ist nicht erkennbar, ob die Exoexine an den Stellen der Foveae wirklich geschwächt ist (vgl. *Pollenites multistigmus*, Grube Cecilie). Die Foveae erscheinen dann lediglich als kleine Dellen der ganzen Exine.

In der Fovea läge also ein Fall desjenigen Germinalapparates vor, der von H. Fischer und anderen als „Austrittsstelle“ bezeichnet wird.

#### Austrittsstelle

Ähnliche Germinalapparate finden sich bei den Chenopodiaceen und Caryophyllaceen.

Als tertiäres Beispiel sei noch *Pollenites stigmus* aus der miozänen Braunkohle genannt. Bei *P. stigmus* finden sich auf dem intexinösen Boden der Foveae da und dort einige ihm anhaftende kleine Fetzen der Exoexine. Man erkennt somit, daß die Foveae hier dadurch entstehen, daß sich die Exine weit und die Exoexine infolge der Dehnung auf gewissen, sich besonders weitenden kreisförmigen Flächen zerfällt. Bei *Cucurbita* liegt der Boden der Fovea nicht bloß. Hier bildet sich in der Exoexine eine feine kreisförmige Ablösungslinie und der innerhalb dieses Ablösungskreises befindliche kleine Exoexinenteil verbleibt zunächst als „Porenpfropfen“. Die Exoexinreste in der Fovea von *P. stigmus* usw. sind also dem Porenpfropfen homolog.

Unmittelbar an den Fovea-Apparat lehnen sich Ausbildungen des Germinalapparates wie wir sie z. B. bei *Juglans* und *Carpa* vorfinden. Als fossiles Beispiel wurde *Pollenites simplex* erwähnt. Bei dieser fossilen Form sind sowohl Exo- als auch Intexine durchbohrt, so daß wirklich ein echter Porus, ein Porus simplex, vorhanden ist. Es muß aber gesagt werden, daß es nicht immer leicht ist, festzustellen, ob es sich um einen echten Porus oder aber um eine scharf eingeprägte Fovea handelt, bei der der Boden nur aus

einem dünnen Häutchen von Intexine besteht. Es fragt sich sogar, ob nicht beim frischen Material stets oder meist solche dünne Schicht von Intexine vorhanden ist, die beim fossilen Material durch die Fossilisation oder sogar erst bei der Präparation fortgefallen ist. Es würde dann der Polleninhalte des lebenden Kornes auch unter den Exitus niemals ausschließlich von der Intine gegen außen abgeschlossen werden. Immerhin passen gewisse, am fossilen präparierten Material beobachtbare Zustände zu der Definition des *Porus simplex*, einer Definition, die von den bisherigen Autoren auf die Termini Keimporen und Austrittsöffnungen bezogen wurde. Dieselben Autoren haben aber diese Termini von vorn herein, aber z. T. unbewußt, in einem weiteren Sinne gebraucht. So haben sie namentlich den sogleich zu besprechenden *Porus vestibuli* mit einbegriffen.

Keimporen  
Austritts-  
öffnungen

Der *Porus vestibuli* entsteht dadurch, daß sich der exoexinöse Rand der Fovea über deren intexinösem Boden zusammenschicht (Abb. 32). Der Rand der Delle sieht dann aus wie ein *Porus* (*Porus vestibuli* genannt, Abb. 22), der in einen von der Intexine umgebenen kleinen Vorraum führt, in das *Vestibulum*.

Porus  
vestibuli

Eine genauere Untersuchung des Keimapparates z. B. schon von *Corplus* zeigt, daß hier der Keimapparat bereits zu dem z. T. stark differenzierten Typus des *Vestibulum-Apparates* gehört (z. B. bei *Corplus* sp. aus dem Sapropel des Ahlbecker Seegrunds). Hier ist die Exoexine in allen Teilen der Haut durch eine stärkere Trennungslinie deutlich von der Intexine geschieden. Vielleicht löst sich die Intexine am Keimapparat von der Exoexine sogar ein wenig los (Abb. 23), was aber nicht sicher ist. Auch so würde aus der Fovea ein deutlicher *Porus vestibuli* entstehen, der die Außenexine durchbrechen würde und in einen kleinen, mehr oder weniger linsenförmigen Vorraum führen würde. Dieser Eindruck wird jedenfalls vielfach erweckt, er kann aber auch bei einem Apparat, wie ihn Abb. 22 zeigt, bei gewissen optischen Querschnitten auftreten. Der Vorraum, das *Vestibulum*, ist bei *Corplus* in manchen Fällen noch sehr klein, kann aber in anderen Fällen schon deutlich wahrgenommen werden. Eine das *Vestibulum* und den Zellraum des Pollenkornes verbindende Öffnung ist nicht vorhanden. Wohl aber ist die Intexine hier manchmal dünner als in ihren übrigen Teilen. Der *Porus* führt also nur von außen in das *Vestibulum*. Abb. 34 zeigt den Keimapparat von *Corplus* sp. bei senkrechtem Blick auf die Oberfläche der Exine. Der *Porus* erscheint als kleiner Punkt. In einiger Entfernung verlaufen um den *Porus* zwei einander parallele Kreise. Der Durchmesser des Innenkreises ist etwa dreimal so groß wie der des *Porus*. Nicht immer läßt sich der äußere Kreis deutlich erkennen; er läuft in nur kleinem Abstand um den ersten herum. Einige zeichnerische Ansätze zur Erklärung des *Vestibulumapparates*, allerdings ohne Text, geben DOKTUROWSKY & KUDRJASCHOW (1924).

Vestibulum

Vestibulum-  
Apparat

Insbesondere H. FISCHER definierte als Keimpore eine Durchbrechung der gesamten Exine. Nach dieser Definition dürfte man den *Porus vestibuli* nicht als Keimpore bezeichnen, da er nur die Exoexine durchbricht. Aus den Beispielen FISCHER's geht jedoch hervor, daß FISCHER auch die *Pori vestibuli* zu den Keimporen rechnet.

Der den *Porus* unmittelbar umgebende Rand der Exoexine ist der Porenring oder *Annulus*. Vielfach ist der Porenring bei *Corplus* sp. ein wenig nach außen gebuchtet. Man spricht in diesem Fall von den Lippen des *Porus* (Abb. 25). Bei *Alnus* ist diese Bildung kräftiger. In den extremsten

Annulus

Lippen

Fällen wird von Schnabel oder Schornstein gesprochen. Ähnliche Bildungen erscheinen auch bei den nicht als Poren anzusprechenden Arten der Exitus und werden in gleicher Weise bezeichnet.

Oft, und so auch bei *Corplus*, wird der dem Vestibulum dienende Raum nur durch die Lippenbildung gewonnen. Die Intexine ist also in solchen Fällen unterhalb des Vestibulums nicht zum Innenraum der Pollenzelle eingebuchtet, sondern mehr oder minder eben bis mehr oder weniger schwach nach außen gebuchtet (Abb. 22, 23 u. 25).

Eine Besonderheit in der Differenzierung des Germinalapparates ist darin gegeben, daß schon bei *Corplus* der Porus manchmal nicht völlig kreisrund, sondern in meridionaler Richtung etwas gestreckt ist. Der Zusammenschub der Porusränder erfolgte wie bei den Längsfalten schon etwas mehr in äquatorialer Richtung. Die kleine gelegentliche Streckung des Porus bei *Corplus* weist bereits auf die bei anderen Arten sich herausbildende, deutlich gestreckte Rimula.

Bei *Alnus* ist bereits in klarer Form ein kleiner länglicher Schlitz (eine Rimula) feststellbar (Abb. 26). Blickt man senkrecht auf die Exine, so zeigt sich sogar, daß die meridional gestreckte Rimula hier schon so lang ist, daß sie beiderseits ein wenig über den Innenkreis hinausgeht.

Die Rimula ist als ein Spezialfall des Porus vestibuli aufzufassen. Deshalb sei die Umrandung der Rimula ebenfalls als Porenring bezeichnet.

Der Porenring, also der Exoexinenstreifen unmittelbar um die Keimpore, ist bei *Alnus* deutlich verdickt und zu einem Schnabel vorgeschoben.

Wir nennen das Bild des Germinals oder Keimapparates bei senkrechtem Blick auf die Exine seine Aufsicht, seinen Grundriß oder seinen Tangentialschnitt. Im Grundriß des Germinals von *Alnus* erkennt man, daß der verdickte Rand der Rimula sich an deren beiden Enden in Form von je zwei divergierenden Bögen fortsetzt (Abb. 24). In diesen Bögen oder Arci handelt es sich aber nicht so sehr um Zellwandverdickungen als um bogenförmige Kanten, die durch schwache Ausknickung der Exine entstehen. Die Bögen schwingen zu den benachbarten Germinalien hinüber und sind auch in der Polansicht des Pollepkorns als bezeichnende Merkmale gut zu erkennen (Abb. 28). Alle den Bogenkanten von *Alnus* homologen Falten werden als Arci bezeichnet, so auch die geknickten Bögen von *Pollenites plicatus* (Abb. 29), sowie die z. T. fast geradlinigen Kanten von *P. microexcelsus* (Abb. 27), deren Geradlinigkeit durch die schwache Bauchung der äquatorialen Teile der Exine ermöglicht wird.

Besonders deutlich sind Vestibulum und Rimula bei *Tilia* ausgebildet.

Im Grundriß des Germinals geht die langgestreckte Rimula von *Tilia* weit über den das Vestibulum begrenzenden Doppelkreis hinaus. (Daß der Doppelkreis auch bei den vorigen Arten als Grenze des Vestibulums aufzufassen ist, ist nicht gesagt. Dort kann auch die Lippenbildung bei gewissen Stellungen der Mikrometerschraube einen derartigen optischen Querschnitt hervorrufen.) Die Rimula ist bei *Tilia* ganz deutlich nur innerhalb des Doppelkreises ein offener Schlitz, der einen Ausgang aus dem Vestibulum darstellt, außerhalb des Doppelkreises setzt sich die Rimula beiderseits nur noch als schmale kleine Furche, als Sulcus fort, der in die Exoexine einschneidet (Abb. 30). Die auf die Pole weisenden, an ihren Enden zugespitzten Sulci enden bei *Tilia* noch sehr weit von den Polen entfernt. Sie sind aber im Wesen

Rimula

Porenring

Aufsicht,  
Grundriß,  
Tangential-  
schnitt des  
Germinals  
ArcusKeimfurche  
Sulcus

nichts anderes als die langen Furchen so vieler in dieser Richtung differenzierten Pollenarten, deren Furchen bis dicht an die Pole herangehen und von denen Übergänge vorhanden sind bis zu jenen breiten Meridionalareen, die bei dem fossilen Pollenkorn bald flach ausgebreitet, bald scharf eingefaltet auftreten. Somit gibt es keine Grenze zwischen einfachen Sulci und kleinen eingefalteten Meridionalareen.

Hier muß eingefügt werden, daß die Sulci und die eben genannten sich an diese anlehenden Differenzierungen des Germinalapparats ganz allgemein als Falten oder Rugae bezeichnet werden. H. Fischer sagt (1890, S. 16): „einfach als Falten“ sind die Austrittsstellen dann zu bezeichnen, wenn „sie langgestreckt sind und am trockenen Korne scharf eingefaltet“. Im weiteren wird sich ergeben, durch welche besonderen Termini die jeweilige Eigenart der Rugae näher zu bezeichnen ist.

Falten  
Rugae

Auch das Vestibulum von *Tilia* ist sehr auffällig ausgestaltet. Erfolgte die Gewinnung des Vorraums bei *Corylus* und noch mehr bei *Alnus* im wesentlichen durch Lippen- bzw. Schnabelbildung, so hier durch tiefe Einbuchtung der Innenexine nach innen, und zwar durch besonders deutliche Ausprägung einer Quetschfalte (ruga compressa). Diese Einrichtung ist im optischen Querschnitt des Keimapparates erkennbar (Abb. 33). In Fällen deutlicherer Ausbildung der Quetschfalten erkennt man, wie die Intexine zunächst bis unmittelbar unter den Rand der Rimula geht, sich dort so weit wie möglich umbiegt, sich vollkommen an die Wand legt (Quetschfalte) und dann zum anderen Rand der Rimula hinüberschwenkt. Stellt man den optischen Querschnitt des Keimungsapparates möglichst genau auf die Mitte der Rimula ein (Abb. 38 oben), so zeigt sich das Vestibulum weniger tief aber breiter. Diese Verhältnisse kommen auch in der Aufsicht des Keimungsapparates zum Ausdruck (Abb. 38 unten). Dem soeben besprochenen optischen Querschnitt durch die Mitte der Rimula entspricht die punktierte Linie der Abb. 38 unten. Es zeigt sich bei Abb. 38 unten, daß der das Vestibulum begrenzende Doppelkreis zwei auf dem Äquator des Kornes einander gegenüber stehende und auch äquatorial gerichtete kleine spitze Buchten (Zipfelchen) aufweist.

Quetschfalte  
Ruga  
compressa

Diese „Zipfel“ sind bei *Tilia* sehr unbedeutend und oft kaum zu bemerken. Es handelt sich in ihnen um die Herausbildung einer äquatorial gerichteten Faltung der Exine, einer Querfalte. Alle hiermit verwandten, später zu besprechenden Erscheinungen werden als Äquatorialrugae bezeichnet.

Querfalte  
Äquatorial-  
ruga

Als Beispiel einer im Prinzip nicht abweichenden Differenzierung des Keimapparates sei *Fagus* genannt (Abb. 35). Namentlich in der Aufsicht (Abb. 35 rechts) ist erkennbar, daß die Rimula hier weit über das Vestibulum hinaus bis nahe an die Pole des Pollenkorns heran durch scharfe Sulci verlängert ist. Diese Sulci stellen bereits deutlichere kleine Einfaltungen dar, die sich bei der Quellung des Kornes teils durch die Glättung der Falte, wesentlich aber durch die Dehnung der Intexine in Meridionalareen verwandeln.

Sehr lehrreich zum Verständnis vieler der bisher besprochenen Baupläne des Germinalapparates ist der Erhaltungszustand, der als *Pollenites megadolium digitatus* beschrieben worden ist (vorlieg. Heft Taf. 4, Fig. 33, 34; Taf. 6, Fig. 31). Es ist hier eine lange schmale Meridionalruga vorhanden, die wegen nur geringer Einfaltung und wegen ihrer Schmalheit als Sulcus

bezeichnet sei. In der Mitte des Sulcus befindet sich ein stark differenzierter Keimpunkt oder Exitus. Wie dieser differenzierte Erhaltungszustand des Exitus entsteht, zeigt uns die als *Pollenites sinuatus* abgebildete Form (vorlieg. Heft Taf. 4, Fig. 32; Taf. 5, Fig. 4, 5). Hier wird die Meridionalruga im Exitus von einer sehr deutlich ausgebildeten Äquatorialruga gekreuzt. Diese Äquatorialruga besteht bei *P. megadolium sinuatus* aus einer leicht nach innen gebuchteten Delle, die vom Sulcus überquert und so in zwei Hälften zerlegt wird. Es scheint, daß die Exine im Bereich der Delle dünner ist, es konnte jedoch nicht festgestellt werden, ob die Haut hier nur aus Intexine besteht. Wenn sich bestätigen sollte, daß es sich um einen weniger dicken Wandteil handelt, würden wir von einer *Tenuitas* sprechen können.

Tenuitas

Hier sei eingefügt, daß beim rezenten Pollen die Intine ganz allgemein unter den Exitus deutlich verdickt ist. Sie enthält hier besonders viel von dem stark quellbaren Pektin, daß die Sprengung der Exinenschwächung herbeiführt. Man kann auch sagen, die äußerste, besonders pektinreiche Lamelle der Intine unter dem Germinal ist zu einem Kissen verdickt.

Nach MANGIN (1889) ist die pektinreiche Schicht der Intine unter den Exitus z. B. von *Cytisus laburnum* sehr deutlich ausgeprägt. FRITZSCHE (1832), der die pektinreiche Verdickung der Intine nicht ganz richtig erkannte, gelangte zur Aufstellung des Begriffs Zwischenkörper.

Bei stärker aufgeblähten Exemplaren, wie bei dem Erhaltungszustand *Pollenites megadolium* (vorliegendes Heft, Taf. 6, Fig. 30), ist die *Tenuitas* nach außen gewölbt, so daß der Exitus von einem Hügel eingenommen wird, über den der Sulcus in Form einer Rinne hinweggeht. Bei den rezenten Verwandten der besprochenen Pollen bläht und glättet sich der Hügel bei der Quellung stark aus, so daß er nicht mehr vom Sulcus geteilt wird (ähnliches vergl. bei Abb. 43, 44). Betrachten wir nun weiter die Erhaltungszustände, bei denen die *Tenuitas* nicht nach außen sondern nach innen gebeult ist. Hier kann sich die Einbuchtung mehr und mehr vertiefen, indem sich Ober- und Unterrand der *Tenuitas* einander nähern und die unter ihnen entstehende Vertiefung mehr und mehr überdachen (vorliegendes Heft, Taf. 4, Fig. 33, 34). Es entsteht der Exitus *digitatus*. Die Überdachung vollzieht sich nämlich derart, daß die ober- und unterhalb der *Tenuitas* rechts und links vom Sulcus befindlichen Exoexinenteile sich wie vier Finger oder Papillen einander nähern. Der Vorraum, den die vier Finger abschließen, kann dann bis zu einem gewissen Grade mit dem Vestibulum von *Tilia* und anderen Arten verglichen werden, nur ist bei *Tilia* die Äquatorialruga so gut wie noch nicht vorhanden. Sehr ähnliche Verhältnisse wie bei *Pollenites megadolium* finden sich bei *P. pompeckji* (vorliegendes Heft, Taf. 3, Fig. 26, 35), genau dieselben Verhältnisse bei vielen anderen Formen, wie z. B. bei dem mit *Castanea* zu vergleichenden *P. exactus* (vorliegendes Heft, Taf. 2, Fig. 35; Taf. 6, Fig. 22).

Exitus  
digitatus

Bei einigen tertiären Erhaltungszuständen (z. B. *P. pseudocruciatus*, vorliegendes Heft, Taf. 6, Fig. 13), die große Ähnlichkeit mit der oben als Beispiel herangezogenen subfossilen *Fagus* sp. aus dem Ahlbecker Seegrund haben, verläuft in einiger Entfernung um den Sulcus eine mehr oder weniger deutliche Linie. Diese begrenzt den Sulcus beiderseits begleitende wallartige Ausbuchtungen der Exine, die Wülste oder Altituden. Wir haben also hier schon einen Fall vor uns, der ausgesprochener zu den Falten oder Rugae gehört, und zwar, da es sich um eine meridional gestellte Falte handelt,

Wülste  
Altituden

zu den *Meridionalrugae* oder Längsfalten. Quillt das Pollenkorn auf, so weichen die Ränder des Sulcus auseinander, die Furche verbreitert sich und wird schließlich unter Dehnung der Intexine zur breiten sekundären *Meridionalarea*, die an beiden Enden, also polwärts mehr oder weniger zugespitzt ist. Der Boden der *Meridionalarea* wird somit von der gedehnten Intexine gebildet; er ist meist völlig glatt, da nur die *Exocxine* eine Skulptur besitzt.

Längsfalten  
Meridional-  
rugae  
Sekundäre  
Meridional-  
area

Bei der subfossilen *Fagus* sowie bei den tertiären, dem *Fagus*-Pollen morphologisch oder systematisch nahestehenden Pollenformen zeigen die Erhaltungszustände die *Meridionalarea* nie in ausgebreitetem Zustande.

Es gibt aber auch Arten, die in fossilem Zustand stets nur eine breite und lange *Meridionalarea* vorweisen, und zwar ohne differenzierten Keimapparat. So sehen wir z. B. bei den der Gattung *Acer* morphologisch nahestehenden Pollenarten lediglich drei schlichte *Meridionalareen*, deren Spitzen nahe bis an die Pole gehen und die auf dem Äquator, d. h. da, wo die Differenzierung des Keimapparats liegen würde, eine beträchtliche Breite haben. Manchmal sind solche Pollenhäute in sagittaler Richtung vollkommen zusammengedrückt, wobei die die *Meridionalareen* ausfüllenden Intexinenhäute zerrissen und zum Teil ganz verloren gegangen sind. Mit nur einer einzigen schlichten *Meridionalarea* sind z. B. die Pollenarten vieler *Liliaceen* ausgerüstet. Es ist also vielleicht zweckmäßig, die im fossilen Erhaltungszustand zu beobachtenden ausgebreiteten *Meridionalareen* als primäre (z. B. bei den *Liliaceen*) von den fossil nicht ausgedehnten sekundären *Meridionalareen* zu unterscheiden (z. B. bei den *Fagaceen*). Die primären *Meridionalareen* sind schon am recenten frischen eingetrockneten Pollenkorn in breiterer Fläche vorhanden. Sie sind hier völlig nach innen eingefaltet, so daß besonders diese Einrichtung den Namen Falte oder *Ruga* verdient, genauer handelt es sich um eine *Intexinenruga*.

Primäre  
Meridional-  
area

Intexinen-  
ruga

Die sekundäre *Meridionalarea* erreicht eine größere Breite erst durch die Quellung und dies unter starker Beteiligung einer Dehnung der Intexine. Wo hier die Dehnung nicht zu weit fortgeschritten ist, zieht sich die Intexine beim Trocknen oder beim Nachlassen inneren Druckes wieder zusammen.

Es ist wahrscheinlich ein besonderer Entwicklungsgang, der zur primären *Meridionalarea* führt.

Betrachten wir zunächst den aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen voranzustellenden Fall des Pollenkorns mit drei primären *Meridionalareen*. Dieser Fall zeigt von allen bekannten Pollentypen beim Vergleich mit den triletten, mit Kontaktflächen versehenen Sporen des Karbon die deutlichsten Homologien mit diesen Sporen. Die *Meridionalareen* können ohne weiteres als Kontaktflächen aufgefaßt werden, die sich sekundär über den Äquator hinaus verlängert haben. Die mit Struktur oder Skulptur versehenen meridionalen Streifen zwischen den *Meridionalareen* würden dann in ihrem proximalen Teil der Y-Marke homolog sein; sie haben allerdings die Dehizensfurchen eingebüßt; deren Funktion wurde von den *Meridionalareen* übernommen. Die Dehizensfurchen sind also den *Meridionalareen* analog.

Wir führten als Pollen ohne jeden Keimapparat Arten wie *Taxus*, *Larix*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Cupressus* und *Juniperus* an. Soweit der Pollen dieser Arten näher untersucht wurde, zeigte sich, daß die Exine bei stärkerer Quellung des frischen Pollenkorns doch nicht in völlig regelloser Weise zerplatzt.

**Fissura**

Es entsteht vielmehr ein oft recht scharfer geradliniger Riß, eine *Fissura* (Abb. 36). Eine dementsprechende Abbildung von *Cupressus* gibt bereits Furtzsch (1832, Taf. 1, Fig. 16). Für gewisse fossile Pollen ist diese Fissur sehr bezeichnend, es sei nur auf den wohl einer der genannten Gattungen nahestehenden *Pollenites hiatus* hingewiesen. Schwächung der Exoexine auf einem der Fissur entsprechenden Streifen kann ebenfalls zur Herausbildung der primären Meridionalarea geführt haben.

**Schlichter  
Sulcus  
Sulcus  
simplex**

Andererseits haben wir hier auch den Weg, der zu gewissen noch nicht besprochenen Pollenformen mit schlichtem Sulcus (*S. simplex*) geführt haben könnte. Der schlichte Sulcus, d. h. die gewöhnliche Furche, weist in ihrer Äquatorialregion keine Differenzierung auf; ihr fehlt jeder besondere Apparat, sie könnte in manchen Fällen ein Übergangsstadium zur Meridionalarea gewesen sein.

Auch auf der Linie der schlichten Sulci kann die Exine (sowohl beim lebenden trockenen Pollenkorn als auch beim fossilen Erhaltungszustand) stark gefaltet sein (Abb. 37 u. 40), und zwar so, daß die Sulci nach innen rücken und der äquatoriale Querschnitt des Pollenkorns dreilappig wird. In diesem Fall liegt eine *Exinenruga* vor. Sie muß von der *Intexinenruga*, einer Einfaltung wesentlich der Meridionalarea, unterschieden werden (Abb. 42).

**Exinenruga**

In einigen Fällen zeigt der Sulcus simplex insofern eine kleine Besonderheit, als er äquatorial ein nach außen oder innen gewendetes Knie, einen *Geniculus* aufweist. Weiter kann die Furche äquatorial ein wenig breiter sein, d. h. eine Art *Rimula* bilden. Hiermit entfernen wir uns bereits vom Sulcus simplex und finden auch auf diesem Wege den Anschluß an die Formen mit *Vestibulum*apparat und langen Sulci.

**Geniculus****Zusammenfassung.**

Vergleiche die einleitenden Worte dieser Abhandlung.

**Schrifttum.**

Wegen der in der vorstehenden Abhandlung erwähnten Literatur vergl. das Literaturverzeichnis der folgenden Arbeit „Zur Mikrobotanik des eozänen Humodils des Geiseltals“.

Register hierzu am Schluß der nächsten Arbeit.