



universität
wien

DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Pollenmorphologische Untersuchung (LM, REM)
an ausgewählten Gattungen der Fundstelle
Brandon Lignite, Vermont, USA“

verfasst von / submitted by

Hannah Hackl

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

Wien, 2017 / Vienna, 2017

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

A 190 344 445

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

Lehramtsstudium UF Englisch und
UF Biologie und Umweltkunde

Betreut von / Supervisor:

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

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	3
2.1 Fundstelle der Pollenprobe	3
2.2 Arbeitsmethode	3
3 Beschreibung der untersuchten Pflanzenfamilien	7
3.1 Iteaceae (Ord. Saxifragales)	7
3.2 Rhamnaceae (Ord. Rosales)	10
3.3 Fagaceae (Ord. Fagales)	12
3.4 Onagraceae (Ord. Myrtales)	15
3.5 Lythraceae (Ord. Myrtales)	17
3.6 Thymelaeaceae (Ord. Malvales)	19
3.7 Malvaceae (Ord. Malvales)	22
3.8 Tilioideae (Ord. Malvales)	23
3.9 Nyssaceae (Ord. Cornales)	25
3.10 Sapotaceae (Ord. Ericales)	27
3.11 Ebenaceae (Ord. Ericales)	30
3.12 Theaceae (Ord. Ericales)	33
3.13 Ericaceae (Ord. Ericales)	37
3.14 Eucommiaceae (Ord. Garryales)	40
3.15 Araliaceae (Ord. Apiales)	42
4 Palynologie	45
4.1 Pollenmorphologie	45
4.2 Pollenterminologie	46
5 Ergebnisse: Beschreibung der Pollenkörner	49
6 Diskussion	56
7 Literatur	57
8 Abbildungsverzeichnis	61
 ANHANG	63
Bildtafeln	64
Abstract	98
Zusammenfassung	98

1 Einleitung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist die pollenmorphologische Beschreibung ausgewählter Pollentypen aus einer Probe aus dem Brandon Lignite in Vermont, USA. Die Probe stammt aus einer Sedimentansammlung, deren Alter auf das Unter-Miozän, also etwa 20 Mio. Jahre, geschätzt wird.

Die Pollenmorphologie stellt heute eine wichtige taxonomische Methode dar. Mit ihrer Hilfe wird unter anderem die systematische Einteilung des Pflanzenreiches bearbeitet. Die Analyse von Pollenkörnern gewann im Laufe der letzten zwei Jahrhunderte immer größere Bedeutung. In den Jahren 1832 (FRITZSCHE) und 1834 (MOHL) wurden erstmals rezente Pollen mikroskopisch untersucht und beschrieben. Im Jahr 1836 beobachtete GÖPPERT erstmals fossile Pollenkörner und 1916 wurde vom schwedischen Geologen LENNART VON POST das erste Pollendiagramm veröffentlicht. Zu Beginn zielte die Pollenanalyse auf die Weiterentwicklung der Klimalehre des Quartärs ab. Später wurden mit ihrer Hilfe die Grundzüge der holozänen Waldgeschichte erkundet. (JACOMET & KREUZ, 1999) So gewann die Pollenanalyse im Laufe der Zeit immer mehr an Bedeutung für die unterschiedlichsten Gebiete. Aus diesem Grund, aber auch aufgrund der großen Weiterentwicklung im Bereich mikroskopischer Instrumentarien, führten die Engländer HYDE und WILLIAMS 1943 eine eigene Bezeichnung für dieses Spezialgebiet der Botanik ein. Seitdem gibt es den Begriff der Palynologie, welcher die „Wissenschaft von der lebenden und fossilen Sporen- und Pollengeneration der Pflanzen in Grundlagenforschung und Anwendungsbereichen“ bezeichnet. (KLAUS, 1987)

Zu Beginn der Arbeit wird die Fundstelle, aus welcher die Pollenprobe stammt, genauer beschrieben, weiters wird die Arbeitsmethode näher erläutert. Für die Untersuchung der Pollenkörner wurde die Einzel-Korn Technik nach ZETTER (1989) und FERGUSON et al. (2007) verwendet, die eine lichtmikroskopische (LM) sowie eine rasterelektronenmikroskopische (RM) Analyse vorsieht. Im darauffolgenden Kapitel werden die Pflanzenfamilien, welchen die ausgewählten Pollentypen angehören, in Bezug auf die Systematik, ihre allgemeinen Merkmale und ihre Verbreitung beschrieben. Die ausgewählten Pollen stammen von folgenden Pflanzenfamilien: Iteaceae, Rhamnaceae, Fagaceae, Onagraceae,

Lythraceae, Thymelaeaceae, Malvaceae, Tilioidae, Nyssaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Theaceae, Ericaceae, Eucommiaceae und Araliaceae. Bei Pollentypen, die nach der LM- und RM-Untersuchung einer Gattung zugeordnet werden konnten, erfolgt eine Beschreibung der jeweiligen Pflanzengattung. Für die ausreichende Dokumentation der Gestalt und der Keimstellen der Pollenkörner, sind die Pollenmorphologie und Terminologie, um diese beschreiben zu können, von großer Bedeutung. Aus diesem Grund gibt Kapitel 4 einen kurzen Überblick über den Aufbau von Pollenkörnern, gefolgt von den Termini, die in der vorliegenden Arbeit verwendet werden. Im letzten Kapitel werden schließlich die Ergebnisse der pollenmorphologischen Untersuchung der ausgewählten Pollentypen dargestellt. Die Bildtafeln der beschriebenen Pollenkörner sind dem Anhang zu entnehmen.

Für die Beschreibung der Pflanzenfamilien und -gattungen wurden vor allem die jeweiligen Bände aus der Buchreihe „The Families and Genera of Vascular Plants“ sowie die „Angiosperm Phylogeny Website“ von STEVENS (2012) als Literatur herangezogen. Die abgebildeten Stammbäume und Verbreitungskarten stammen alle von dieser Website. In Bezug auf die Systematik der Pflanzenfamilien wurde zusätzlich CRONQUIST (1981) herangezogen, sodass veranschaulicht werden kann, wie sich die Klassifizierung des Pflanzenreichs durch neue Erkenntnisse immer wieder verändern kann. Außerdem ist die Einteilung in das System nicht immer eindeutig. Aus diesem Grund finden sich gelegentlich unterschiedliche Auffassungen in Bezug auf die Taxonomie bestimmter Arten.

Die Bildtafeln wurden im Rahmen dieser Arbeit alle selbst angefertigt. Die mit dem Lichtmikroskop und Rasterelektronenmikroskop erzeugten Bilder wurden mit dem Fotobearbeitungsprogramm Gimp 2.8 bearbeitet und in weiterer Folge in Tafeln angeordnet.

2 Material und Methoden

2.1 Fundstelle der Pollenprobe

Die untersuchten Pollenkörner stammen aus einer Probe aus der Fundstelle Brandon Lignite in Vermont, USA. „Brandon Lignite“ ist die Bezeichnung für eine Ansammlung von Braunkohle, fossilreichem Lehm und damit verbundenen Sanden und Kaoliniten, fünf Kilometer östlich von Brandon, in Forestdale, Vermont. Diese Sedimentansammlung füllt einen Abhang im tieferliegenden paläozoischen Grundgestein aus. Die aufgedeckte Oberfläche des fossilhaltigen Sediments ist etwa 12 Meter lang und zwei Meter breit. Diese sichtbare Fläche ist der Querschnitt eines senkrechten, tafelförmigen Gebildes aus Braunkohle und Lehm. (HAGGARD & TIFFNEY, 1997) In den fossilreichen Ablagerungen wurden Pollenkörner, Holz, Früchte und Samen von mindestens 80 Arten von Farnen, Gymnospermen und Angiospermen gefunden (TRAVERSE, 1994 & TIFFNEY, 1994 – zitiert in: HAGGARD & TIFFNEY, 1997). Untersuchungen der Funde lassen das Alter der Ablagerungen auf das frühe Miozän, ca. 20 Millionen Jahre, schätzen (HAGGARD & TIFFNEY, 1997). Die gefundenen Megafossilien umfassen beinahe ausschließlich verholzte Arten und stammen zur Gänze von dikotylen Pflanzen. Dieses Wissen war hilfreich bei der Bestimmung der fossilen Pollenkörner und Sporen. Die größte Ähnlichkeit mit der „Brandon Lignite“-Flora hat die rezente nordamerikanische Vegetation in Buchten und nicht-alluvialen Sümpfen im nördlichen, zentralen und westlichen Florida. Die fossilen Pflanzenfunde aus der Fundstelle Brandon Lignite deuten auf ein, für den Breitengrad der nördlich-temperaten USA, außergewöhnlich warmes Klima hin. (TRAVERSE & BARGHOORN, 1953)

2.2 Arbeitsmethode

Aufbereitung der Pollenprobe

Damit die Pollenkörner mikroskopisch untersucht werden können, muss die Probe zuerst technisch aufbereitet werden. Hierfür wird die Probe mittels eines Mörsers zu einem Pulver zermahlen. Um die Sedimentkomponenten in der Probe zu verringern, wird sie mit Säuren und Laugen behandelt. Diese chemische Behandlung löst unerwünschte und störende Materialkomponenten auf. Zwischen den einzelnen Behandlungsschritten wird der Rückstand, der das Pollenmaterial

enthält, durch wiederholtes Auswaschen und Abzentrifugieren von den gelösten Stoffen getrennt. Infolgedessen kommt es zu einer konzentrierten Ansammlung der Pollenkörner und Sporen im verbleibenden Material. Diese chemische Aufbereitung der Pollenprobe ist dank der hohen Widerstandsfähigkeit der Sporopollenine der Exine möglich. Dennoch sollten nur die tatsächlich erforderlichen Behandlungsschritte durchgeführt werden, damit das Risiko einer nachträglichen Pollenzerstörung möglichst gering gehalten werden kann. Die notwendige Behandlung ist von der Ausgangssubstanz abhängig. Kalkhaltige Proben werden zum Beispiel mit verdünnter Salzsäure gekocht. Wenn jedoch keine Karbonate entfernt werden müssen, wird dieser Behandlungsschritt ausgelassen. Auf die Acetolyse, das Kochen mit Essigsäureanhydrid und Schwefelsäure, zur Beseitigung des organischen Materials als abschließenden Schritt darf allerdings nicht verzichtet werden. Zum Schluss wird der pollenhaltige Rückstand mit Glycerin vermischt und in verschließbare Röhrchen gegeben. In dieser Form kann die Pollenprobe archiviert werden und ist so lange haltbar. (JACOMET & KREUZ, 1999)

Bestimmung der Pollenkörner

Nachdem die Probe aus der Fundstelle Brandon Lignite mit Salzsäure und Flusssäure behandelt sowie einer Acetolyse unterzogen worden ist, wurden von dem archivierten Pollenmaterial Ausstrichpräparate auf Objektträgern angefertigt. Mehrere dieser Präparate wurden unter einem Lichtmikroskop mit Kreuztisch reihenweise durchsucht. Hierbei wurden bestimmte Pollentypen von besonderem Interesse ausgewählt und mithilfe eines nasalen Haares, welches an einer Präpariernadel befestigt war, in einen Glycerintropfen auf einen eigenen Objektträger überführt. Von den auf diese Weise gesammelten Pollentypen wurden 15 Pflanzenfamilien ausgewählt, die im Rahmen der Diplomarbeit untersucht und beschrieben wurden. Folgende Pflanzenfamilien wurden selektiert: Iteaceae, Rhamnaceae, Fagaceae, Onagraceae, Lythraceae, Thymelaeaceae, Malvaceae, Tilioidae, Nyssaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Theaceae, Ericaceae, Eucommiaceae und Araliaceae. Die Objektträger mit den jeweiligen Pollentypen wurden beschriftet und in Schutzhüllen aufbewahrt.

Die weitere Untersuchung der ausgewählten Pollentypen wurde nach der Einzel-Korn Technik nach ZETTER (1989) und FERGUSON et al. (2007) durchgeführt. Diese Technik basiert auf einer Kombination aus einer lichtmikroskopischen (LM) und rasterelektronenmikroskopischen (REM) Untersuchung. Die durchgeführten Arbeitsschritte werden im Folgenden erläutert.

Lichtmikroskopische Untersuchung

Bei der lichtmikroskopischen Untersuchung wurde mit dem LM Nikon Eclipse gearbeitet. Die Pollenkörner der ausgewählten Pflanzenfamilien wurden einzeln mit der Vergrößerung des 60er-Objektivs fotografiert. Um eine gute Qualität der lichtmikroskopischen Fotos sicherstellen zu können, war es hierbei wichtig, dass die Pollen einerseits überall mit Glycerin überdeckt waren, andererseits jedoch nicht zu tief im Glycerintropfen lagen. Aus diesem Grund wurden die Pollenkörner mithilfe des nasalen Haares an einer geeigneten Stelle im Glycerintropfen platziert. Da das Pollenmaterial nicht mit einem Deckglas bedeckt war, war dies problemlos möglich. Auf diese Weise konnten die Pollen auch unterschiedlich positioniert und fotografiert werden. Von den Pollenkörnern wurden jeweils eine Pol- sowie eine Äquatorialansicht angefertigt. Je nach Form der Pollen war dies jedoch nur beschränkt möglich, weswegen nicht von allen Pflanzenfamilien beide Ansichten vorhanden sind. Nachdem die lichtmikroskopischen Aufnahmen abgeschlossen waren, konnte mit der Vorbereitung des Pollenmaterials für die REM-Untersuchung begonnen werden.

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung

Um die Pollenkörner rasterelektronenmikroskopisch untersuchen zu können, mussten sie auf REM-Aluminium-Tischchen transferiert werden. Zuvor wurden die Tischchen durch das Einritzen der jeweiligen Pflanzenfamilie mit einer Nadel beschriftet und mit Ethanol gesäubert. Anschließend wurden die Pollenkörner von den Objektträgern auf die REM-Aluminium-Tischchen in einen Tropfen Ethanol absolut übertragen. Der Alkohol bewirkt, dass die an den Pollenkörnern anhaftenden Glycerinreste entfernt werden. Um das Pollenmaterial vor Verschmutzung zu schützen, wurden die Tischchen in einer dafür vorgesehenen Box aufbewahrt. Im letzten Arbeitsschritt vor der Betrachtung im REM wurden die Tischchen besputtert. Bei diesem Vorgang wird eine sehr feine Goldschicht auf die

Pollenprobe aufgetragen, welche einerseits bewirkt, dass der Elektronenstrahl des REMs nicht zu tief in die Pollenkörner eindringt und genügend Sekundärelektronen aus der Goldschicht ausschlägt und andererseits, dass das Objekt entladen wird. Nur so können störungsfreie rasterelektronenmikroskopische Bilder angefertigt werden. Für die REM-Untersuchung wurde ein JEOL 6400 verwendet. Von den Pollenproben wurden jeweils Übersichtsbilder sowie Detailaufnahmen gemacht.

Aufbereitung der Aufnahmen

In einem nächsten Schritt wurden die LM- und REM-Bilder mit dem Bildprogramm GIMP 2.8 bearbeitet. Um die Pollenkörner gut zur Geltung zu bringen wurde den Bildern ein einheitlicher Hintergrund zugewiesen. Die lichtmikroskopischen Bilder erhielten einen hellgrauen Hintergrund, die rasterelektronenmikroskopischen Bilder einen schwarzen Hintergrund. Anschließend wurde auf den LM-Aufnahmen ein Maßstabbalken eingefügt, damit die Größe der Pollenkörner abgeschätzt und verglichen werden kann. Bei den REM-Bildern war bereits automatisch ein Maßstabbalken vorhanden, welcher im Rahmen der Bildbearbeitung lediglich besser sichtbar gemacht wurde. Zum Schluss wurden aus den bearbeiteten Bildern Tafeln angefertigt. Diese zeigen die ausgewählten Pollenkörner im LM und REM in Übersicht sowie im REM in Detailansichten.

3 Beschreibung der untersuchten Pflanzenfamilien

In diesem Kapitel werden alle Pflanzenfamilien beschrieben, aus denen die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Pollentypen stammen. Die besagten Familien werden in ihre zugehörige Ordnung gestellt, welche kurz, die Systematik betreffend, beschrieben wird. Daran anschließend wird die Familie in Bezug auf die Systematik, ihre allgemeinen Merkmale und ihre Verbreitung charakterisiert. Wenn die ausgewählten Pollentypen einer Gattung zugeordnet werden konnten, folgt auf die Beschreibung der Familien eine Charakterisierung der jeweiligen Gattung.

3.1 Iteaceae (Ord. Saxifragales)

Systematik

Ein untersuchter Pollentyp stammt aus der Familie der Iteaceae, innerhalb der Ordnung der Saxifragales. Diese Ordnung umfasst folgende 16 Familien: Altingiaceae, Aphanopetalaceae, Cercidiphyllaceae, Crassulaceae, Cynomoriaceae, Daphniphyllaceae, Grossulariaceae, Haloragaceae, Hamamelidaceae, Iteaceae, Paeoniaceae, Penthoraceae, Peridiscaceae, Pterostemonaceae, Saxifragaceae und Tetracarpaeaceae. (STEVENS, 2012)

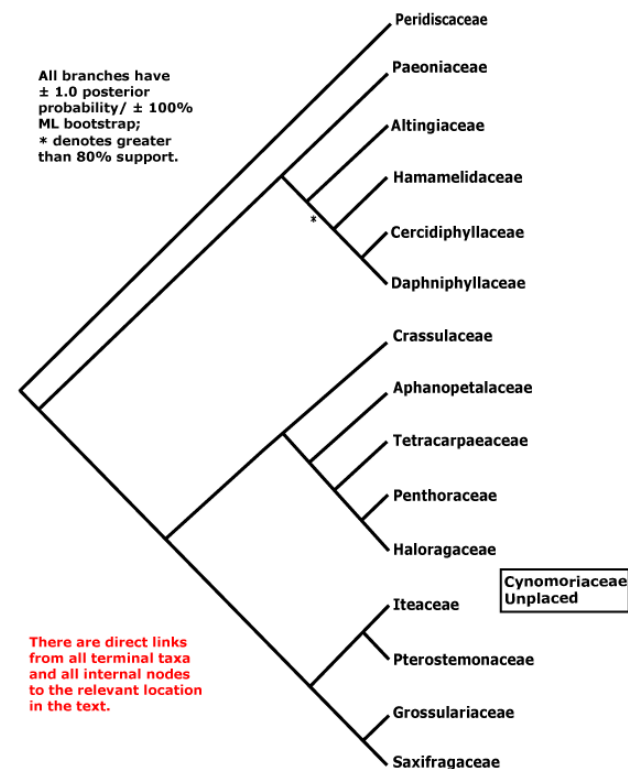


Abb. 1 Stammbaum der Ordnung Saxifragales (STEVENS, 2012)

(2007a) enthält die Ordnung ebenfalls 16 Familien, doch wird anstatt der Familie der Cynomoriaceae die Familie der Vitaceae inkludiert.

Nach KUBITZKI (2007b) beinhaltet die Familie der Iteaceae nur eine Gattung, namens *Itea*, mit 27 Arten. STEVENS (2012) zählt hingegen zwei Gattungen und 21 Arten zur Familie. Neben *Itea* mit 18 Arten nennt er noch die Gattung *Pterostemon* mit drei Arten (STEVENS, 2012).

Allgemeine Merkmale

In der Familie der Iteaceae befinden sich Bäume und Sträucher und einige wenige Kletterpflanzen. Die Blätter sind fiedernervig und gesägt oder selten ganzrandig und die Stipeln, wenn vorhanden, sind sehr klein und subulat. Die Infloreszenzen sind vielblütig und bilden endständige oder achselständige Rispen oder Trauben. Die kleinen regelmäßigen Blüten sind entweder zwittrig oder polygam. Die Basis der fünf Kelchblätter ist zu einer kurzen spiralförmigen oder kegelförmigen Röhre verwachsen, die an die Basis des Fruchtknotens angewachsen ist. Die Kelchblätter und die fünf Kronblätter sind ausdauernd. Die fünf Staubblätter befinden sich am Rand der ringförmigen Nektarscheibe und stehen wechselständig zu den Kronblättern. Das Vorhandensein einer Nektarscheibe lässt auf eine Befruchtung durch Insekten schließen. Zwei verwachsene Fruchtblätter bilden einen fast oberständigen oder teilweise unterständigen Fruchtknoten. Als Frucht wird eine wandspaltige Kapsel mit ausdauerndem Perianth gebildet. (KUBITZKI, 2007b)

Verbreitung

Die Familie ist vorwiegend im gemäßigten und tropischen Süden und Südosten Asiens vom Himalaya über China, Japan und Java bis zu den Philippinen verbreitet. Hier kommt sie vor allem in Habitaten der kollinen und montanen Stufe, und in einzelnen Fällen sogar in einer Höhenlage von 3 000 Metern, vor. Eine Art ist in Ost-, Zentral- und Südafrika verbreitet, wo sie in immergrünen Waldrandgebieten, in flussnahen Talwäldern, in Felsspalten und an Wasserverläufen in Höhenlagen zwischen 900 und 2 300 Metern wächst. Eine andere Art ist aus dem Osten Nordamerikas bekannt. Dort besiedelt sie feuchte bis nasse Gebiete, bevorzugt Küstenebenen. (KUBITZKI, 2007b)

Gattung *Itea*

Der beschriebene Pollentyp aus der Familie der Iteaceae stammt von der Gattung *Itea*. Wie zuvor beschrieben zählen KUBITZKI (2007b) und STEVENS (2012) die Gattung *Itea* zur Familie der Iteaceae. Im Vergleich dazu stellt CRONQUIST (1981) eine bedeutend differente Klassifizierung der Gattung auf. Er inkludiert *Itea* in die Familie der Grossulariaceae innerhalb der Ordnung Rosales. Diese Ordnung umfasst 24 Familien, unter anderem auch die Familie Saxifragaceae. Die Familie der Grossulariaceae nach CRONQUIST (1981) beinhaltet 350 Arten in 25

Gattungen, wobei die Gattung *Itea* mit 20 Arten die viertgrößte Gattung bildet. (CRONQUIST, 1981)

Die angeführte Beschreibung der Familie der Iteaceae basiert auf KUBITZKI (2007b), der in der Familie der Iteaceae *Itea* als einzige Gattung identifiziert. Aus diesem Grund korrespondieren die Beschreibung und Verbreitung der Familie mit jenen der Gattung *Itea*.



Abb. 2 Verbreitung der Gattung *Itea* (STEVENS, 2012)

3.2 Rhamnaceae (Ord. Rosales)

Systematik

Die Familie der Rhamnaceae gehört zur Ordnung der Rosales, die neben dieser Familie noch folgende acht Familien enthält: Rosaceae, Barbeyaceae, Dirachmaceae, Elaeagnaceae, Ulmaceae, Cannabaceae, Moraceae und Urticaceae (STEVENS, 2012). Nach CRONQUISTS Klassifizierung (1981) gehört die Familie der Rhamnaceae hingegen zur Ordnung der Rhamnales, die außerdem noch die zwei Familien Leeaceae und Vitaceae beinhaltet. Die Familie der Rhamnaceae umfasst etwa 925 Arten in 52 Gattungen und wird in drei Gruppen unterteilt:

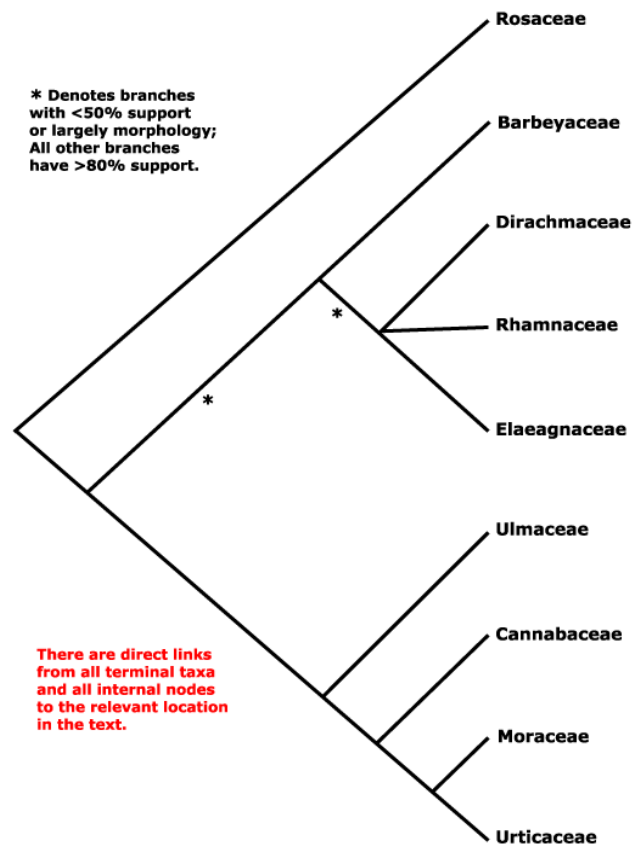


Abb. 3 Stammbaum der Ordnung Rosales (STEVENS, 2012)

Rhamnoideae, Ampeloziziphoideae und Ziziphoideae. Auf dem nächsten Level wird die Familie der Rhamnaceae in elf Triben gruppiert. (MEDAN & SCHIRAREND, 2004)

Allgemeine Merkmale

Die Familie der Rhamnaceae umfasst immergrüne und laubabwerfende, oft dornige Bäume, Sträucher, Schlingpflanzen, Lianen und wenige Kräuter. Die einfachen und bestielten Blätter sind wechselständig oder gegenständig, ganzrandig oder gezähnt und besitzen kleine Stipeln. Die Infloreszenzen sind vorwiegend zymös. Die Zymen sind meist achselständig, entweder gestielt, stiellos oder zu Faszikeln reduziert. Die Blüten sind klein, regelmäßig und zwittrig oder eingeschlechtig. Die Anzahl der Kelch- und Kronblätter liegt zwischen vier und fünf, wobei die Kronblätter meist kleiner sind als die Kelchblätter. Die vier bis fünf Staubblätter sind mit ihren dünnen Filamenten mit der Basis der Kronblätter verwachsen. Die Lage des Fruchtknotens reicht von oberständig bis unterständig. Innerhalb der Familie werden

unterschiedlichste Früchte gebildet, darunter geflügelte oder nicht geflügelte Schließfrüchte, schizokarpe Spalt- und Bruchfrüchte, Kapseln, selten auch explosionsartig aufplatzende Streufrüchte und mehr oder weniger fleischige Steinfrüchte. (MEDAN & SCHIRAREND, 2004)

Die Bestäubung in der Familie erfolgt hauptsächlich durch Insekten, wobei Hymenoptera und Diptera dominieren. Mit zunehmender Länge der Blütenröhre nehmen die Besuche von Lepidoptera zu. Die Ausbreitung der Früchte und Samen innerhalb der Familie der Rhamnaceae ist sehr variabel. Es gibt Dokumentationen über die Ausbreitung durch Tiere, darunter Vögel, Säugetiere und Insekten, wie zum Beispiel Ameisen, aber auch durch den Wind, das Meerwasser oder Regenwasser. Bei manchen Arten werden die Samen auch durch das explosive Aufspringen der Frucht ausgebreitet. (MEDAN & SCHIRAREND, 2004)

Verbreitung

Die Familie der Rhamnaceae ist weltweit verbreitet. Die bewohnten Habitate reichen von tropischen Regenwäldern bis zu mäßig trockenen Regionen und von der Höhe des Meeresspiegels bis zur Baumgrenze. Es ist eine leichte Präferenz für tropische und subtropische Gebiete zu erkennen. Die Mehrheit der Arten der Familie sind Waldbewohner, manche Taxa kommen jedoch auch außerhalb der Tropen an extrem trockenen Standorten in offener Vegetation vor. (MEDAN & SCHIRAREND, 2004)



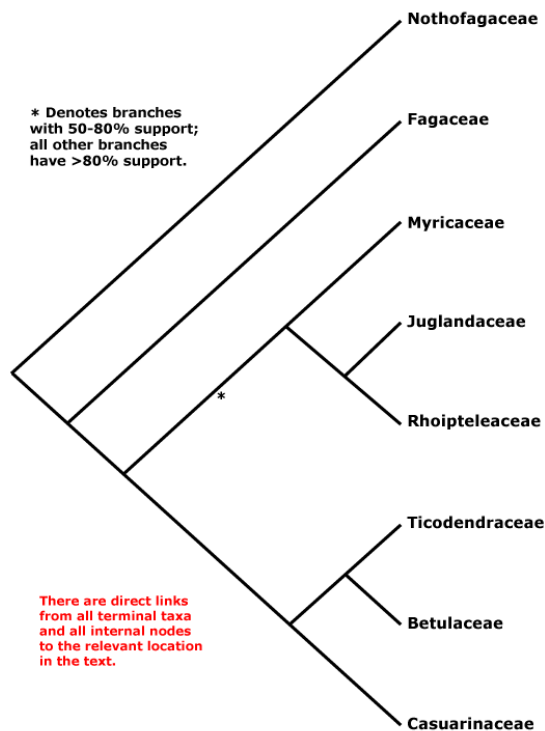
Abb. 4 Verbreitung der Familie der Rhamnaceae (STEVENS, 2012)

Die Gruppe der Rhamnoideae ist in tropischen und in nördlichen, gemäßigten Gebieten verbreitet. Die Unterfamilie Ampeloziziphoideae kommt in Kuba, im Norden Südamerikas und Madagaskar vor. Arten der Gruppe der Ziziphoideae finden sich

auf allen Kontinenten in tropischen und warmen, gemäßigten Regionen.
(STEVENS, 2012)

3.3 Fagaceae (Ord. Fagales)

Systematik



Ein weiterer untersuchter Pollentyp stammt aus der Familie der Fagaceae. Diese Familie gehört zur Ordnung der Fagales, die neben den Fagaceae noch folgende Familien umfasst: Nothofagaceae, Betulaceae, Myricaceae, Juglandaceae, Rhoipteleaceae, Ticodendraceae und Casuarinaceae (STEVENS, 2012). Auch CRONQUIST (1981) stellt die Familie in die Ordnung Fagales, in welcher er jedoch nur die drei Familien Balanopaceae, Fagaceae und Betulaceae zusammenfasst.

Abb. 5 Stammbaum der Ordnung Fagales
(STEVENS, 2012)

Die Familie der Fagaceae beinhaltet 620 bis 750 Arten in etwa acht Gattungen (KUBITZKI, 1993). In Bezug auf die Klassifikation der Familie der Fagaceae gibt es unterschiedliche Ansichten. Während STEVENS (2012) die Familie in die zwei Unterfamilien Fagoideae und Quercoideae teilt, sind es nach FORMAN (1964) drei Unterfamilien. Neben den bereits genannten Unterfamilien fügt FORMAN (1964) noch die Unterfamilie Castaneoideae hinzu.

Allgemeine Merkmale

Die Familie der Fagaceae enthält sommergrüne, wintergrüne oder immergrüne Holzgewächse. Die ungeteilten Blätter sind ganzrandig bis tief gelappt oder gezähnt. (MAI, 1995) Die freien Stipeln sind meist abfallend, selten ausdauernd. Die Infloreszenzen sind meist hängende, selten aufrechtstehende Kätzchen oder

reduzierte Ähren, Köpfchen oder verkürzte Trugdolden oder auch nur Einzelblüten. Die Blüten sind gewöhnlich eingeschlechtig. Die männlichen Blüten stehen einzeln oder in Gruppen mit dichasialer Verzweigung. Sie sind entweder bestielt oder stiellos und das Perianth ist glocken- oder röhrenförmig ausgebildet. Die weiblichen Blüten sind ebenfalls entweder einzeln oder in dichasialen Clustern angeordnet. Jede Blüte oder jedes Dichasium ist von einer Cupula umgeben. Die Blütenhülle ist meist regelmäßig gelappt, manchmal aber auch nur schwach entwickelt und der Fruchtknoten ist unterständig. (KUBITZKI, 1993) Als Frucht bildet die Familie eine einsamige Schließfrucht aus. Bei allen Gattungen sind die Früchte einzeln oder gruppenweise von einer Achsenwucherung umgeben. Diese Wucherung umgibt die Frucht entweder teilweise oder ganz und erlaubt stets eine gattungstypische Zuordnung. (MAI, 1995)

Verbreitung

Die Holzgewächse der Familie der Fagaceae sind in temperaten und subtropischen Wäldern auf beiden Erdhemisphären verbreitet, wobei auf der Südhemisphäre gegenwärtig nur eine Gattung vorkommt (MAI, 1995).



Abb. 6 Verbreitung der Familie der Fagaceae (STEVENS, 2012)

Die Familie der Fagaceae ist eine sehr alte Familie - bereits in der Kreide wurden mehrere Arten auf beiden Hemisphären nachgewiesen. Primär waren die Fagaceae in Laurasien verbreitet. An ihrer Basis stehen mehrere ausgestorbene Gattungen, wie zum Beispiel *Eotrigonobalanus*. (MAI, 1995)

Gattung *Eotrigonobalanus*

Der beschriebene Pollentyp stammt von der Gattung *Eotrigonobalanus*. Die Familie der Fagaceae umfasste, wie viele andere Pflanzenfamilien, in der späten Kreide

mehr Gattungen als heute. Die hier untersuchte Gattung *Eotrigonobalanus* ist eine der ausgestorbenen Entwicklungslinien und folglich nicht in der gegenwärtigen Klassifikation inkludiert. (DENK et al., 2012)

Zur Beschreibung der ausgestorbenen Gattung *Eotrigonobalanus* wird die Arbeit von VELITZELOS, KVAČEK und WALTHER (1999) herangezogen. Sie dokumentierten den ersten Nachweis von *Eotrigonobalanus furcinervis* in Griechenland. Die Auswertung der gefundenen Blatabdrücke zeigte, dass an allen drei Fundorten *Eotrigonobalanus* mit verschiedenen Blattformen dominierte. Ihrer Beschreibung zufolge variierten die Blätter von *Eotrigonobalanus furcinervis* stark in ihrer Form, Größe und Randausbildung. Die Blätter besaßen einen kräftigen und kurzen Blattstiel. In Bezug auf die Blattform waren die lanzettlichen bis lanzettlich-linealen Blätter am häufigsten, manchmal kamen auch obovale bis ovale Blätter vor. Die Funde enthielten überwiegend ganzrandige Blätter, die teilweise zur Spitze hin eine seichte, weite Wellung bis Zähnung des Randes aufwiesen. Weniger oft zeigten die Blätter auch eine buchtige Zähnung mit weit gerundeten Zahnbuchten. Bezüglich der Wuchsform von *Eotrigonobalanus* deuten die Funde von mächtigen verkieselten Stammresten auf einen mehr oder weniger großen waldbildenden Baum hin. Durch vorsichtige Rekonstruktionen könnte sogar auf eine Höhe von 15 bis 25 Metern geschlossen werden. Dies würde bedeuten, dass *Eotrigonobalanus* zur obersten Baumschicht gehörte und folglich unter extremer Sonneneinstrahlung stand, was eine Erklärung für die lanzettlichen, stark buchtig gezähnten Blätter sein könnte. (VELITZELOS et al., 1999)

Eotrigonobalanus war im Paläogen auf der Nordhalbkugel weit verbreitet und erreichte seine größte Häufigkeit im späten Eozän (DENK et al., 2012).

3.4 Onagraceae (Ord. Myrtales)

Systematik

Die Familie der Onagraceae mit 656 Arten in 22 Gattungen gehört zur Ordnung der Myrtales, welche insgesamt etwa 11 731 Arten in 380 Gattungen und neun Familien umfasst. Neben der Familie der Onagraceae beinhaltet die Ordnung noch folgende Familien: Alzateaceae, Lythraceae, Combretaceae, Myrtaceae, Crypteroniaceae, Penaeaceae, Vochysiaceae und Melastomataceae.

(STEVENS, 2012)

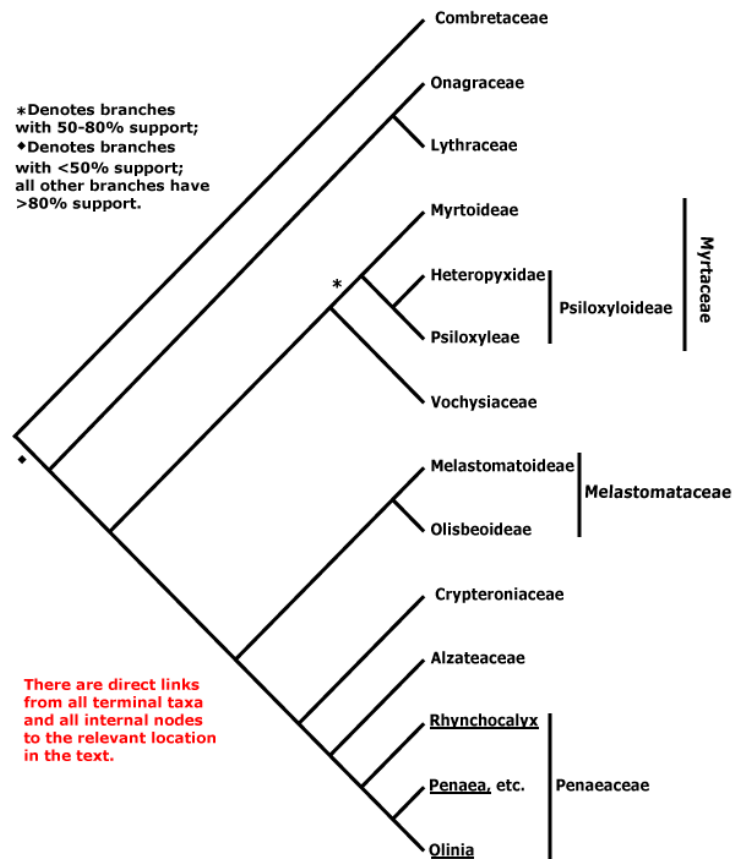


Abb. 7 Stammbaum der Ordnung Myrtales (STEVENS, 2012)

Auch nach CRONQUISTS Klassifizierung (1981) befinden sich die Onagraceae in der Ordnung der Myrtales, in der er jedoch 12 Familien inkludiert. Innerhalb der Familie identifiziert er etwa 675 Arten in 17 Gattungen. (CRONQUIST, 1981) Die Familie der Onagraceae wird in die zwei Unterfamilien Jussiaeoideae und Onagroideae unterteilt. Während die Unterfamilie Jussiaeoideae nur eine Gattung enthält, umfasst die letztere die restlichen 21 Gattungen. (STEVENS, 2012) WAGNER, HOCH und RAVEN (2007) teilen die Familie ebenfalls in zwei Unterfamilien. Jedoch benennen sie die zweite Unterfamilie, neben Onagroideae, Ludwigioideae, welche *Ludwigia* als einzige Gattung enthält (WAGNER et al., 2007).

Allgemeine Merkmale

Die Onagraceae umfassen ein- oder mehrjährige Kräuter, Sträucher und vereinzelt auch Bäume. Manche Arten kommen auch als Epiphyten vor. Die einfachen

gestielten oder ungestielten Blätter sind gegenständig, wechselständig oder quirlständig angeordnet und besitzen manchmal kleine Stipeln. Die Blattränder sind ganzrandig oder oft auch gezähnt bis fiederspaltig. Die Infloreszenzen bestehen entweder aus Einzelblüten, Rispen, Trauben oder Ähren. Die radiärsymmetrischen oder zygomorphen Blüten sind in den meisten Fällen zwittrig. Oft besitzen die Blüten ein gut entwickeltes nektar-produzierendes Hypanthium, das jedoch auch fehlen kann. Die grünen oder kronblattartigen Kelchblätter sind verwachsen, selten auch frei. Die genagelten Kronblätter sind meist frei, vereinzelt fehlend. Die Staubblätter sind vorwiegend in zwei Wirteln angeordnet und die Fruchtblätter sind zu einem unterständigen Fruchtknoten verwachsen. Als Frucht wird eine lokulizide Spaltkapsel, eine Beere oder eine Nuss ausgebildet. (BYNG, 2014) Die Pflanzen der Familie der Onagraceae sind entweder wind- oder insektenbestäubt (WATSON & DALLWITZ, 1992) oder auch autogam (HEYWOOD et al., 2007). Eine Besonderheit innerhalb der Familie der Onagraceae sind die Viscinfäden an den Pollenkörnern (BYNG, 2014). Diese dienen dazu, große Mengen an Pollenkörnern zusammenzuhalten, wodurch die Bestäuber bei einem Blütenbesuch mehr Pollen aufgeladen bekommen (CRUDEN & JENSEN, 1979).

Verbreitung

Die Familie der Onagraceae ist weltweit in temperaten und subtropischen Gebieten verbreitet (CRONQUIST, 1981). Besonders häufig kommen sie im Westen Nordamerikas und Mexiko vor (PUNT et al., 2003).



Abb. 8 Verbreitung der Familie der Onagraceae (STEVENS, 2012)

Gattung *Ludwigia*

Der untersuchte Pollentyp aus der Familie der Onagraceae konnte der Gattung *Ludwigia* zugeordnet werden. Diese Gattung ist die einzige der Unterfamilie

Ludwigioideae und umfasst etwa 82 Arten. Die Pflanzen der Gattung besitzen Stipeln und ihre Blüten sind gewöhnlich vier- bis fünfzählig, sie können jedoch prinzipiell zwischen drei- und siebenzählig sein. Charakteristisch für *Ludwigia* ist, dass die Sepalen nach der Anthese und auch während der Fruchtzeit bestehen bleiben. Die Blütenröhre beziehungsweise das Hypanthium fehlt bei der Gattung *Ludwigia*. Die Blüten öffnen sich am Tag und werden hauptsächlich von Bienen, manchmal auch von Fliegen oder Schmetterlingen, bestäubt. (HEYWOOD et al., 2007)

Die Gattung ist in tropischen Gebieten auf beiden Hemisphären verbreitet, mit besonders großem Vorkommen in Nord- und Südamerika. Manche Arten von *Ludwigia* kommen auch als endemische Arten in Afrika und Asien vor. (HEYWOOD et al., 2007)

3.5 Lythraceae (Ord. Myrtales)

Systematik

Ein weiterer Pollentyp stammt aus der Familie der Lythraceae, die ebenfalls zur Ordnung der Myrtales gehört. Die Familie umfasst etwa 600 Arten in 31 Gattungen. Die einzige vollständige Klassifikation stammt von KOEHNE (1903), der einige früher akzeptierte Gattungen beseitigte und die Familie dadurch limitierte. Die weggelassenen Gattungen, darunter *Sonneratia*, *Duabanga* und *Punica*, wurden in anderen Klassifikationen als Unterfamilien der Familie der Lythraceae behandelt. (GRAHAM, 2007) Da die Systematik der Lythraceae von KOEHNE (1903) die einzige vollständige darstellt, wird diese in der vorliegenden Arbeit verwendet. Er unterteilt die Familie in zwei Triben mit jeweils zwei Subtriben. Tribus Lythraee enthält die Subtriben Lythrinae und Diplusodontinae und Tribus Nesaeae umfasst die Subtriben Nesaeinae und Lagerstroemiinae. (KOEHNE, 1903)

Allgemeine Merkmale

Die Familie umfasst vorwiegend Holzgewächse, wobei die Mehrheit der Gattungen aus kleinen bis großen Sträuchern und kleinen Bäumen besteht. Die einfachen ganzrandigen Blätter sind meist gegenständig, selten auch quirlständig oder alternierend. Manche Arten besitzen Nebenblätter. Die entweder offenen oder geschlossenen Blütenstände bilden Zymen, Trauben, Ähren und Rispen, in seltenen Fällen sind es auch nur Einzelblüten und es werden Vorblätter

ausgebildet. Die meist geruchlosen Blüten sind radiärsymmetrisch oder manchmal auch leicht oder vollständig zygomorph und glocken- bis röhrenförmig. Die dreieckigen bis eiförmigen Kelchblätter sind halb so lang wie die Blütenröhre. Die frühzeitig abfallenden Kronblätter stehen alternierend zu den Kelchblättern und sind knitterig, fiedernervig und häufig genagelt. Die Staubblätter haben die doppelte Anzahl der Kelch- beziehungsweise Kronblätter und sind in zwei Wirteln angeordnet. Gelegentlich sind sie auf einen Wirtel reduziert. Das Gynoeceum ist synkarp und bildet einen meist oberständigen, seltener auch halb-unterständigen bis unterständigen, Fruchtknoten. Die Frucht ist eine trockene dünn- bis dickwandige Kapsel, die von der Blütenröhre umgeben ist. Selten ist sie ledrig und beerenähnlich. (GRAHAM, 2007)

Die meisten Arten innerhalb der Familie sind entomophil und werden von einer Vielzahl von kleinen bis großen Bienen, Schmetterlingen, tagaktiven Faltern und Kolibris besucht. Bei wenigen nachtblühenden Arten erfolgt die Bestäubung durch Fledermäuse. Manche Arten sind selbstbefruchtend, doch die meisten Blüten sind protandrisch, um dies zu vermeiden. Bei sieben Arten wurde eine genetische Selbstinkompatibilität dokumentiert. (GRAHAM, 2007) Adaptive Strukturen zur Ausbreitung sind auffällige Merkmale der Lythraceae Samen. Viele Arten zeigen Anpassungen an die Ausbreitung durch Wasser, wobei der Auftrieb durch eine kleine Größe, ein geringes Gewicht und eine bootsähnliche, scheibenförmige oder linsenförmige Form erreicht wird. Die mit dem Wind verbreiteten Samen sind sehr leicht und besitzen Flügel und eine große Oberfläche. Manche Arten bilden auch attraktive, leuchtend gefärbte Früchte oder saftige rote Samen aus und werden somit durch Tiere, beispielsweise durch Vögel, ausgebreitet. Eine Besonderheit der Samen ist die Fähigkeit Schleim zu produzieren. Sobald der Samen nass wird, absorbiert das Trichom Wasser und schwillt an. In weiterer Folge bricht eine runde Kappe in der Zellwand auf und das Trichom wird ausgestülpt. Während sich das Trichom anschließend verlängert, gibt es den Schleim ab. (GRAHAM & GRAHAM, 2014)

Verbreitung

Die Familie der Lythraceae ist weltweit in den Tropen und Subtropen verbreitet. Manche Arten kommen auch in temperaten Regionen vor. Die bewohnten Habitate sind sehr divers und reichen von aquatischen bis xerischen Gebieten. Die meisten

Gattungen kommen als Mesophyten bis Semi-Xerophyten, zum Beispiel in offenen Waldstücken, an Waldrändern, in halbimmergrünen Tropenwäldern, in Graslandschaften, auf steinigen Feldern oder entlang von Flüssen, vor. Andere von Lythraceae besiedelten Habitate umfassen Sumpfgebiete oder temporäre Wasseransammlungen, ozeanische Ufergebiete, Mangroven und Wattenmeere. Die Arten der Familie bewohnen Höhenlagen, die vom Meeresspiegel bis zu Höhen von 3 000 Metern reichen. (GRAHAM, 2007)



Abb. 9 Verbreitung der Familie der Lythraceae (STEVENS, 2012)

3.6 Thymelaeaceae (Ord. Malvales)

Systematik

Die Familie der Thymelaeaceae gehört zur Ordnung Malvales, die außerdem noch folgende Familien umfasst: Neuradaceae, Sphaerosepalaceae, Bixaceae mit drei Unterfamilien, Cistaceae, Sarcolaenaceae, Dipterocarpaceae mit drei Unterfamilien, Cytinaceae, Muntingiaceae und Malvaceae mit neun Unterfamilien (STEVENS, 2012). Nach CRONQUISTS (1981) Klassifizierung beinhaltet die Ordnung der Malvales fünf Familien und zwischen 3 000 und 3 500 Arten. Die fünf Familien sind Elaeocarpaceae, Tiliaceae, Sterculiaceae, Bombacaceae und Malvaceae (CRONQUIST, 1981). CRONQUIST (1981) zählt die Familie der Thymelaeaceae somit nicht zur Ordnung Malvales, sondern zur Ordnung Myrtales.

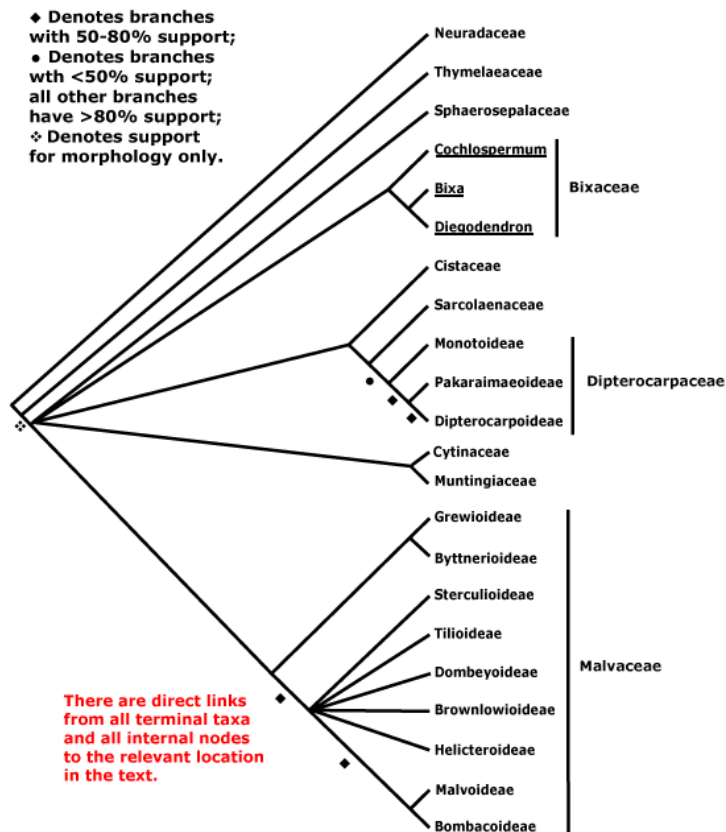


Abb. 10 Stammbaum der Ordnung Malvales (STEVENS, 2012)

Die Familie der Thymelaeaceae beinhaltet etwa 900 Arten in 50 Gattungen und wird in drei Unterfamilien unterteilt: Thymelaeaoideae mit etwa 42 Gattungen, Octolepidoideae mit etwa acht Gattungen und, seit kurzem bestätigt, die Unterfamilie Tepuianthoideae mit einer Gattung (ROGERS, 2009). Die Unterfamilie Tepuianthoideae galt früher als eigene Familie, die Tepuianthaceae in der Ordnung der Malvales (KUBITZKI & CHASE, 2003). Nach CRONQUISTS Klassifizierung (1981) zählte die Familie der Thymelaeaceae vier Unterfamilien: Gonystyloideae, Aquilarioideae, Synandrodaphnoideae und Thymelaeoideae.

Allgemeine Merkmale

In der Familie der Thymelaeaceae befinden sich meist giftige, immergrüne und auch laubabwerfende Bäume, Sträucher, Lianen sowie wenige Kräuter. Die Blätter sind entweder wechselständig oder gegenständig angeordnet und können gestielt oder stiellos sein. Sie sind einfach und ganzrandig und besitzen keine Stipeln. (HERBER, 2003) Der Blütenstand innerhalb der Familie ist sehr variabel gestaltet. Er reicht von Einzelblüten bis hin zur Anordnung in Trauben, Körbchen, Dolden und auch Faszikeln. Manche Arten sind stammblütig und manche besitzen

Involukralblätter. Die meist radiärsymmetrischen oder selten auch zygomorphen Blüten sind größtenteils zwittrig und nur manchmal eingeschlechtig. Die schuppen- und kronblattartigen Kelchblätter sind vorwiegend röhrenförmig und verwachsen, in wenigen Fällen auch frei. Die Kronblätter sind ebenfalls schuppenförmig und entweder frei, reduziert oder fehlen vollständig. Die Staubblätter sind in ein oder zwei Wirteln gegenständig zu den Kelchblättern angeordnet. Es gibt zahlreiche Stamina, nur bei einer Gattung liegt die Anzahl bei einem Stamen bis zwei Stamina. Die Filamente sind frei oder am Perianth befestigt. Die Fruchtblätter sind zu einem oberständigen Fruchtknoten verwachsen, welcher manchmal kurz gestielt ist. Die Frucht der Thymelaeaceae ist entweder eine lokulizide Kapsel, eine Steinfrucht, eine Beere oder eine Achäne. (BYNG, 2014)

Es wird angenommen, dass die Bestäubung der Thymelaeaceae vorwiegend durch Insekten erfolgt. Trotzdem gibt es nur wenige dokumentierte Observationen von Bestäubern. Unter diesen Observationen befinden sich Bienen, Falter, Fliegen, Käfer, Schmetterlinge und Vögel. Bei manchen Arten wird auch von Windbestäubung berichtet. (HERBER, 2003) Die unterschiedlichen Fruchttypen innerhalb der Familie lassen auf verschiedenste Ausbreitungsmechanismen, wie zum Beispiel durch Tiere oder den Wind, schließen.

Verbreitung

Die Familie der Thymelaeaceae ist weltweit, besonders aber im tropischen Afrika und in Australien, verbreitet (BYNG, 2014). Die Unterfamilie Octolepidoideae kommt in Malesien, im Südwesten und Norden Australiens, in Neukaledonien und in der Pazifik-Region bis zu den Fidschi-Inseln vor. Eine Gattung der Octolepidoideae ist im tropischen Afrika und in Madagaskar heimisch. Die Unterfamilie der Thymelaeoideae hat ein weltweites Vorkommen, mit Präferenz für die Subtropen. Auch in mediterranen und tropischen Gebieten sind sie häufig. Regionen mit hoher Thymelaeoideae-Diversität befinden sich in Australien und Südafrika. (HERBER, 2003) Die Unterfamilie Tepuianthoideae ist im Bergland von Guayana und im Nordosten Südamerikas verbreitet (STEVENS, 2012).

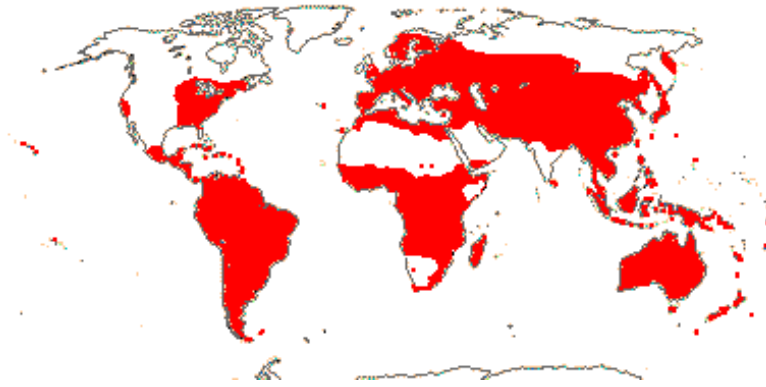


Abb. 11 Verbreitung der Familie der Thymelaeaceae (STEVENS, 2012)

3.7 Malvaceae (Ord. Malvales)

Systematik

Die Familie der Malvaceae, die auch innerhalb der Ordnung der Malvales zu finden ist, enthält mehr als 4 300 Arten in 243 Gattungen. Sie wird in folgende neun Unterfamilien unterteilt: Byttnerioideae, Grewioideae, Tilioideae, Brownlowioideae, Helicteroideae, Sterculioideae, Dombeyoideae, Bombacoideae und Malvoideae. (BAYER & KUBITZKI, 2003) Früher galten Sterculiaceae, Tiliaceae, Bombacaceae und Malvaceae als eigenständige und eng miteinander verwandte Familien. Später wurden sie in der erweiterten Familie der Malvaceae zusammengefasst. (JUDD & MANCHESTER, 1997) Wie bereits erwähnt, wurden die genannten Familien nach CRONQUISTS (1981) Einteilung auch als eigenständige Familien behandelt, aus diesem Grund war die Familie der Malvaceae kleiner und umfasste im Vergleich nur 1 500 Arten in 75 Gattungen.

Allgemeine Merkmale

Die Familie der Malvaceae beinhaltet Bäume, Sträucher, Kräuter und vereinzelt auch Schlingpflanzen. Die einfachen oder zusammengesetzten Blätter sind meist wechselständig angeordnet und besitzen häufig gut entwickelte Stipeln. Der Blattrand ist entweder ganzrandig, gezähnt, gelappt, oder handförmig gespalten. Der Blattstiel ist oft an beiden Enden verdickt. Die Pflanzen der Familie bilden entweder Einzelblüten oder einen zymösen Blütenstand. Manche Arten sind auch stamm- oder astblütig. Deckblätter können vorhanden sein oder fehlen. Sind Deckblätter vorhanden, wird häufig ein Außenkelch aus drei Deckblättern gebildet. Die größtenteils zwittrigen Blüten der Malvaceae sind radiärsymmetrisch oder selten auch zygomorph. Die Sepalen sind verwachsen oder frei. Vorwiegend sind

sie gefächert, sie können aber auch dachziegelartig angeordnet oder kronblattartig sein. Die Petalen sind gekrümmt und frei oder fehlen. Die Filamente der Staubblätter sind frei oder verwachsen und häufig besitzen sie ein Androgynophor. Der Fruchtknoten ist oberständig und manchmal gestielt. Die Fruchtblätter sind entweder verwachsen oder frei. Die Malvaceae bilden eine Kapsel oder Spaltfrucht, in seltenen Fällen auch eine Beere oder Flügelnuss. (BYNG, 2014)

Die Bestäubung innerhalb der Familie der Malvaceae ist sehr divers. Abhängig von der Größe, Form, Farbe und vom Geruch der Blüten können folgende Bestäuber vorkommen: Bienen, Fliegen, Schmetterlinge, Nachtfalter, Schwärmer, Motten, Käfer, Fledermäuse, Vögel und auch der Wind. Die Ausbreitung der Samen erfolgt durch Wind, Wasser oder Tiere, wie zum Beispiel Ameisen, Vögel oder Säugetiere. Bei der Tierausbreitung kommen Endozoochorie sowie Epizoochorie vor. (BAYER & KUBITZKI, 2003)

Verbreitung

Die Familie der Malvaceae zeigt eine weltweite Verbreitung. Besonders häufig kommt sie in den Tropen vor. (BYNG, 2014)

3.8 Tilioideae (Ord. Malvales)

Systematik

Ein weiterer Pollentyp stammt aus der Unterfamilie Tilioideae innerhalb der Familie der Malvaceae (BAYER & KUBITZKI, 2003). Nach CRONQUISTS Klassifizierung (1981) wird sie als eigene Familie mit dem Namen Tiliaceae behandelt. CRONQUIST (1981) identifiziert in dieser Familie 50 Gattungen und 450 Arten. In dieser Arbeit wird die von BAYER und KUBITZKI (2003) herangezogene Klassifizierung verwendet. Die Unterfamilie Tilioideae umfasst die Gattungen *Tilia* und *Craigia*. *Tilia* beinhaltet ungefähr 23 und *Craigia* etwa 17 Arten. (BAYER & KUBITZKI, 2003)

Allgemeine Merkmale

Die Unterfamilie Tilioideae umfasst Bäume mit einfachen, vorwiegend gezähnten und oft behaarten Blättern. Die achselständigen Infloreszenzen bestehen aus drei bis vielen Blüten und bilden gewöhnlich ein Dichasium. Die radiärsymmetrischen Blüten bestehen aus getrennten Sepalen, schmalen und eiförmigen Petalen und

zahlreichen Staubblättern. Der Fruchtknoten ist meist fünffächrig. Als Frucht wird eine ein- oder zweisamige Nuss oder eine geflügelte Kapsel gebildet. (BAYER & KUBITZKI, 2003)

Verbreitung

Die Arten der Unterfamilie Tilioideae sind auf der Nordhemisphäre und in Zentralamerika verbreitet (STEVENS, 2012).



Abb. 12 Verbreitung der Unterfamilie Tilioideae (STEVENS, 2012)

Gattung *Tilia*

Der untersuchte Pollentyp wurde der Gattung *Tilia* zugeordnet. Diese Gattung enthält Bäume mit sympodialer Wuchsform. Die meist herzförmigen und selten gelappten Blätter sind leicht gezähnt und besitzen oft behaarte Domatien. Die Infloreszenzen sind achselständig und bestehen aus drei bis unzähligen Blüten mit einem auffallenden flügelähnlichen Tragblatt. Die fünf bis sieben Kelchblätter sind frei oder nahezu frei und fallen frühzeitig ab. Die zahlreichen Staubblätter sind entweder frei oder in Büscheln mit den Kronblättern angeordnet. Die in der Mitte gelegenen Stamina sind manchmal steril. Als Frucht wird eine Schließfrucht gebildet. (BAYER & KUBITZKI, 2003)

Die Gattung ist in gemäßigten bis subtropischen Gebieten der nördlichen Hemisphäre bis nach Mexiko verbreitet (BAYER & KUBITZKI, 2003).

3.9 Nyssaceae (Ord. Cornales)

Systematik

Weitere in dieser Arbeit beschriebene fossile Pollenkörner aus der Probe stammen aus der Familie der Nyssaceae. Diese Familie gehört zur Ordnung der Cornales, die noch folgende weitere Familien enthält: Loasaceae, Hydrangeaceae, Cornaceae, Curticiaceae, Grubbiaceae und Hydrostachyaceae. (STEVENS, 2012) Nach CRONQUISTS (1981) Klassifizierung gehört die Familie der Nyssaceae ebenfalls zur Ordnung Cornales. Die Ordnung der Cornales umfasste nach seiner Einteilung jedoch die vier Familien

Alangiaceae, Nyssaceae, (STEVENS, 2012)

Cornaceae und Garryaceae mit insgesamt etwa 150 Arten (CRONQUIST, 1981). Die Familie der Nyssaceae beinhaltet 22 Arten in den fünf Gattungen *Camptotheca*, *Davidia*, *Diplopanax*, *Mastixia* und *Nyssa* (STEVENS, 2012).

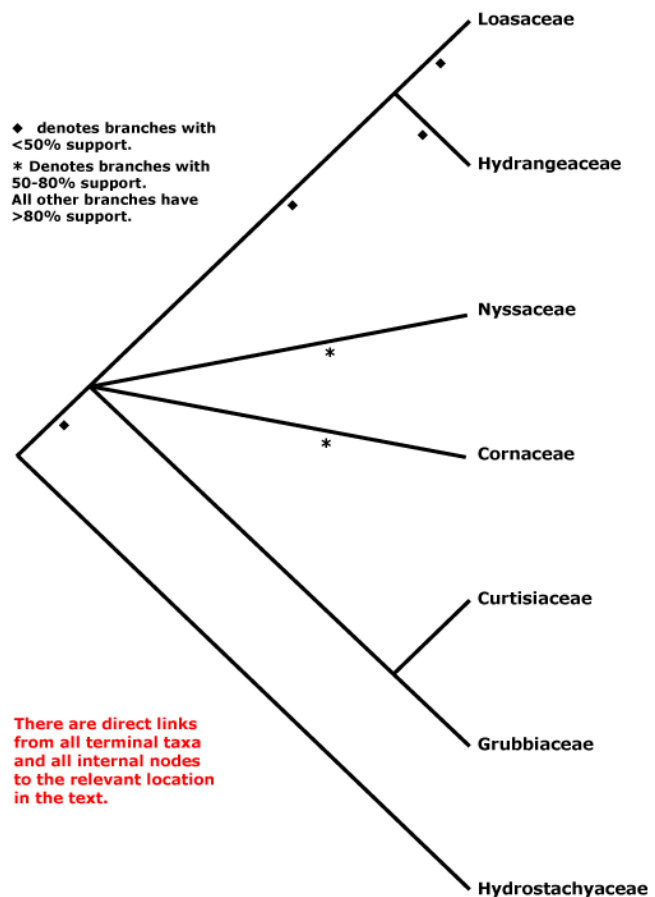


Abb. 13 Stammbaum der Ordnung Cornales (STEVENS, 2012)

Allgemeine Merkmale

Die Familie der Nyssaceae enthält Bäume und Sträucher mit spiral angeordneten Blättern. Die Blattränder sind gesägt oder ganzrandig. Die kleinen vier- bis fünfzähligen Blüten sind zwittrig oder eingeschlechtig. Es kommen in der Familie andromonözische und diözische Pflanzen vor. Der Kelch ist auffallend klein und die Kronblätter sind schuppenartig überlappend oder ohne zu überlappen angeordnet. Die vier bis 26 Staubblätter sind oft in zwei Wirteln angeordnet und das Gynözeum besteht aus fünf bis zehn Fruchtblättern. Als Frucht bildet die Familie eine Steinfrucht. (STEVENS, 2012)

Verbreitung

Die Familie der Nyssaceae ist vor allem in Ostasien verbreitet. Außerdem kommt sie noch in Indo-Malesien und im Osten Nordamerikas vor. (STEVENS, 2012)



Abb. 14 Verbreitung der Familie der Nyssaceae (STEVENS, 2012)

Gattung *Nyssa*

Der Pollentyp aus der Familie der Nyssaceae stammt von der Gattung *Nyssa*, welche acht Arten umfasst (KUBITZKI, 2004a). KUBITZKI (2004a) platziert die Gattung *Nyssa* jedoch nicht in einer eigenen Familie, sondern inkludiert sie in die Familie der Cornaceae innerhalb der Ordnung der Cornales. Die Familie der Cornaceae umfasst sieben Gattungen und etwa 110 Arten. Neben *Nyssa* enthält diese Familie noch die Gattungen *Camptotheca*, *Davidia*, *Mastixia*, *Diplopanax*, *Cornus* und *Alangium*. (KUBITZKI, 2004a) In dieser Arbeit wird jene Klassifizierung herangezogen, nach welcher *Nyssa* zur Familie der Nyssaceae gehört.

In der Gattung *Nyssa* befinden sich polygam-diözische laubabwerfende Bäume mit wechselständigen Blättern. Die gestielten Infloreszenzen sind achselständig. Die männlichen Blüten sind entweder in kurzen Trauben oder Körbchen angeordnet und die weiblichen Blüten stehen einzeln oder in Trauben mit wenigen Blüten. Bei den männlichen Blüten sind die Kelchblätter winzig und die fünf bis zehn Kronblätter überlappen schindelartig. Die acht bis 15 Staubblätter sind in den männlichen Blüten meistens in zwei getrennten Wirteln angeordnet und das Gynözeum ist zurückgebildet. In den zwittrigen und weiblichen Blüten ist die Blütenröhre mit dem Fruchtknoten verwachsen und es gibt entweder weniger Staubblätter als in den männlichen Blüten oder diese sind unvollständig entwickelt oder fehlen vollständig. Die Steinfrucht von *Nyssa* ist schwarzblau oder seltener auch violett oder rot. Die saftigen Früchte von *Nyssa aquatica* und *N. sylvatica* werden durch verschiedene

Vögel, darunter zum Beispiel die Weißkehlammern oder Spottdrosseln, ausgebreitet. Auch viele Tetrapoden spielen eine wichtige Rolle bei der Ausbreitung und Bären, Waschbären, Füchse und Beutelratten sind ebenfalls bekannte Fresser der Früchte. Bei Arten, die in überfluteten Gebieten leben, wie *N. sylvatica*, *N. aquatica* und *N. ogeche*, ist die Wasserausbreitung sehr erfolgreich. In Bezug auf die Bestäubung deutet das Vorhandensein von Nektarien auf Entomophilie hin. (KUBITZKI, 2004a)

Von den acht Arten der Gattung *Nyssa* sind drei im Südosten Nordamerikas, eine in Costa Rica und vier im Osten und Südosten von Asien, bevorzugt in überfluteten Gebieten, verbreitet (KUBITZKI, 2004a).

3.10 Sapotaceae (Ord. Ericales)

Systematik

Die Familie der Sapotaceae gehört zur Ordnung der Ericales. Diese Ordnung umfasst folgende Familien: Balsaminaceae, Marcgraviaceae, Tetrameristaceae, Polemoniaceae, Fouquieriaceae, Lecythidaceae, Sladeniaceae, Pentaphylacaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Primulaceae, Mitrastemonaceae, Theaceae, Symplocaceae, Styracaceae, Diapensiaceae, Sarraceniaceae, Roridulaceae, Actinidiaceae, Clethraceae, Cyrillaceae, und Ericaceae. Die 22 Familien beinhalten 346 Gattungen und 11 545 Arten. (STEVENS, 2012)

Im Vergleich dazu besteht die Ordnung der Ericales nach CRONQUIST (1981) nur aus acht Familien und etwa 4 000 Arten. Laut seiner Klassifikation befinden sich folgende Familien in der Ordnung der Ericales: Cyrillaceae, Clethraceae, Grubbiaceae, Empetraceae, Epacridaceae, Ericaceae, Pyrolaceae und Monotropaceae (CRONQUIST, 1981). Nach CRONQUIST (1981) gehört die Familie der Sapotaceae nicht zur Ordnung der Ericales. Er stellt sie hingegen in die Ordnung der Ebenales, welche fünf Familien und etwa 1 750 Arten beinhaltet (CRONQUIST, 1981).

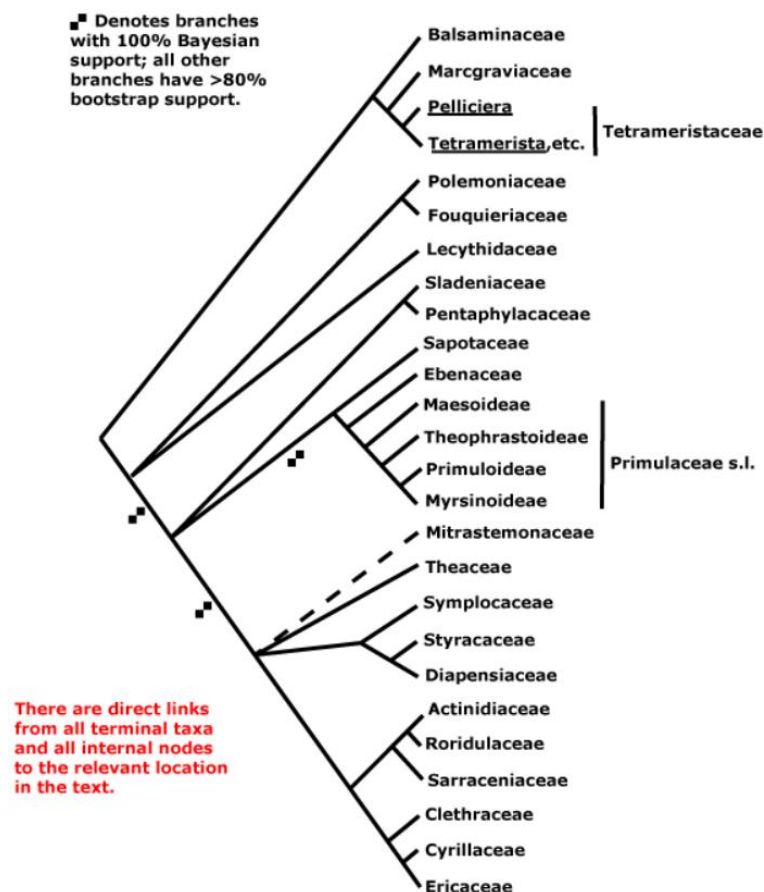


Abb. 15 Stammbaum der Ordnung Ericales (STEVENS, 2012)

Die Familie wird, wie heute weitgehend anerkannt, in die drei Unterfamilien Sarcospermatoideae, Sapotoideae und Chrysophylloideae unterteilt (SWENSON & ANDERBERG, 2005). Die Familie umfasst gegenwärtig 54 Gattungen und ungefähr 1 290 Arten (BYNG, 2014). CRONQUIST (1981) zufolge gab es diese Einteilung in Unterfamilien nicht und es waren etwa 70 Gattungen und etwa 800 Arten in der Familie der Sapotaceae bekannt.

Allgemeine Merkmale

Innerhalb der Familie der Sapotaceae befinden sich Bäume und Sträucher, meist mit sympodialer Verzweigung. Eine Besonderheit ist der Milchsaft, der sich in fast allen Arten im Stamm befindet. Die Blattstellung ist vorwiegend wechselständig, entweder spiralig oder distich. Weniger häufig findet sich eine gegenständige oder wirtelige Anordnung. Die einfachen Blätter sind ganzrandig oder in seltenen Fällen stachelig-gezähnt. Vereinzelt befinden sich an den Blattstängeln ganz kleine Stipeln. Die radiärsymmetrischen Blüten der Sapotaceae sind entweder zwittrig oder eingeschlechtig, wobei monözische und diözische Pflanzen vorkommen. Bei

den meisten Arten sind die Blüten in Faszikeln arrangiert. Es gibt jedoch auch Individuen mit achselständigen Einzelblüten und auch Kauliflorie oder Ramiflorie sind bei manchen Arten zu finden. Bei der Familie der Sapotaceae gibt es zwei unterschiedliche Kelchtypen. Beim uniseraten Kelch sind die freien oder teilweise verwachsenen Sepalen in einer Reihe angeordnet. Die Anzahl der Sepalen variiert je nach Art zwischen vier und 12. Der biserate Kelch besteht aus zwei Reihen mit je zwei, drei oder vier freien Sepalen. Diese Art des Kelchs ist charakteristisch für die Gattungen *Isonandreae* und *Mimusopeae*. Die Anzahl der Sepalen ist sehr beständig und folgt den Gattungslinien. Die Krone kann je nach Gattung sehr unterschiedlich gestaltet sein. Der untere Teil der Kronblätter ist entweder zu einem Becher oder einer Röhre verwachsen. Die Röhre kann kürzer, gleich lang oder auch länger als die Sepalen sein. Die Anzahl der Kronblätter liegt zwischen vier und 18 und sie sind entweder ganz, gelappt, teilweise gespalten oder bis zur Basis gespalten. Die Position der Staubblätter variiert innerhalb der Familie. Bei manchen Arten sind sie in der unteren oder oberen Hälfte der Kronröhre oder auch an der Basis der Lappen fixiert. Je nach Anzahl sind sie in einer Reihe oder mehreren Reihen angeordnet und stehen entweder gegenüber den Petalen oder alternierend zu ihnen. Zwischen den Staubblättern befinden sich reduzierte, sterile Stamina, sogenannte Staminodien. Der Fruchtknoten ist oberständig und besteht aus einem bis 15(-30) verwachsenen Fruchtblättern. Die Frucht der Sapotaceae ist bei den meisten Arten eine Beere, manchmal jedoch auch eine Streufrucht oder Kapsel. (PENNINGTON, 2004)

Die Bestäubung der Sapotaceae-Arten erfolgt vorwiegend durch Insekten, in manchen Fällen auch durch Fledermäuse. Die Größe und Beschaffenheit der Frucht variieren stark und stehen in Zusammenhang mit dem Agenten, der für die Ausbreitung der Samen sorgt. Primaten sind die wichtigsten Ausbreiter. Sie wählen Früchte mit weichem fleischigem Perikarp sowie welche mit hartem lederartigem Perikarp. Manche Arten werden durch Fledermäuse ausgebreitet. Diese besitzen große Beeren mit weichem Perikarp. Auch Vögel zählen zu den Ausbreitern mancher Arten, obwohl sie die Samen häufig zerstören. (PENNINGTON, 2004)

Verbreitung

Die Familie der Sapotaceae ist überall in den feuchten Tropen von Zentral- und Südamerika, Afrika, Madagaskar und Asien östlich des Pazifiks verbreitet.

Während in Afrika und Asien die Diversität am größten ist, befindet sich im Amazonasgebiet und Malesien die höchste Artenkonzentration. In Südamerika ist die Familie der Sapotaceae in einer breiten Schneise von Guayana bis zum östlichen Fuß der Anden mit einer hohen Diversität und Individuenhäufigkeit vertreten. Auch Madagaskar und Neukaledonien sind besonders gattungs- und artenreich und beherbergen zahlreiche endemische Arten. Die Mehrheit der Arten ist auf niedere Regenwälder unter 1 000 Meter beschränkt. Obwohl die meisten Pflanzen der Familie Gebiete beleben, die nicht überflutet werden, gibt es eine erhebliche Anzahl an Arten, die periodisch oder permanent geflutete Wälder besiedelt. Manche Gattungen dehnen ihren Lebensraum auch bis in die Savanne aus. (PENNINGTON, 2004)



Abb. 16 Verbreitung der Familie der Sapotaceae (STEVENS, 2012)

3.11 Ebenaceae (Ord. Ericales)

Systematik

Ein weiterer beschriebener fossiler Pollentyp stammt aus der Familie der Ebenaceae. Diese Familie gehört ebenfalls zur Ordnung der Ericales und umfasst 553 Arten in vier Gattungen. Die Familie der Ebenaceae wird in die zwei Unterfamilien Lissocarpoideae und Ebenoideae unterteilt. Die Unterfamilie Lissocarpoideae beinhaltet die Gattung *Lissocarpa* und die Unterfamilie Ebenoideae umfasst die Gattungen *Diospyros*, *Euclea*, und *Royena*. Die Gattung *Diospyros* ist mit mehr als 500 Arten die größte innerhalb der Familie. (STEVENS, 2012) Nach WALLNÖFER (2004) befinden sich in der Familie der Ebenaceae hingegen nur die zwei Gattungen *Diospyros* und *Euclea* mit insgesamt 500 bis 600 Arten. Im Vergleich dazu steht CRONQUISTS Klassifizierung (1981). Diese stellt die Familie der Ebenaceae nicht in die Ordnung der Ericales, sondern in die

Ordnung der Ebenales, zu der CRONQUIST (1981) auch die zuvor beschriebene Familie der Sapotaceae zählt. CRONQUIST (1981) identifiziert in der Familie der Ebenaceae etwa 450 Arten in folgenden fünf Gattungen: *Diospyros*, *Euclea*, *Rhaphidanthe*, *Royena* und *Tetraclis*.

Allgemeine Merkmale

Die Familie der Ebenaceae besteht hauptsächlich aus immergrünen und diözischen, selten monözischen oder polygamen, Bäumen oder Sträuchern. Die einfachen und meist ganzrandigen Blätter sind hauptsächlich gegenständig, wechselständig oder zweizeilig angeordnet. Die Blätter sind meistens bestielt und besitzen keine Stipeln. Die achselständigen Infloreszenzen sind Zymen, Faszikeln, traubenähnlich oder rispenförmig. Die regelmäßigen, drei- bis fünf-, selten auch achtzähligen Blüten sind gewöhnlich eingeschlechtig, weniger häufig auch zwittrig. Die Kelchblätter sind meist verwachsen. Die leicht bis tief gelappten Kronblätter kommen in gleicher Anzahl vor wie die Kelchblätter und sind ebenfalls verwachsen. Die männlichen Blüten besitzen vorwiegend 12 bis 20, vereinzelt auch weniger als 12 oder bis zu 100 Staubblätter, die meist an der Basis der Kronröhre befestigt sind. Das Gynözeum ist häufig reduziert und besitzt auch keine Samenanlage. In seltenen Fällen kann es auch zur Gänze fehlen. In den weiblichen Blüten sind die Anzahl sowie die Form der Staubblätter reduziert, selten können sie auch fehlen. Das Gynözeum mit oberständigem Fruchtknoten ist synkarp und besteht aus zwei bis acht Karpellen. Die Früchte sind Beeren, meist mit fleischigem Endokarp. (WALLNÖFER, 2004)

Bei mehreren Arten der Familie erfolgt die Bestäubung durch Bienen (WALLNÖFER, 2004). Auch Käfer, Fliegen und Wespen wurden als Besucher von männlichen und weiblichen Blüten von *Diospyros pentamera* in Australien beobachtet (IRVINE & ARMSTRONG, 1990 – Zitiert in: WALLNÖFER, 2004). Eine andere Art, *Diospyros hispida*, blüht in der Nacht und wird von kleinen Nachtfaltern bestäubt (SILBERBAUER-GOTTSBERGER & GOTTSBERGER, 1988 – Zitiert in: WALLNÖFER, 2004). Die Ausbreitung der Früchte und Samen erfolgt durch verschiedene Vögel und Säugetiere. Bei manchen Arten, die entweder in periodisch überfluteten Gebieten oder fluss- beziehungsweise küstennahe wachsen, ist auch eine Ausbreitung durch Wasser möglich. (WALLNÖFER, 2004)

Verbreitung

Die Familie der Ebenaceae ist hauptsächlich im Tiefland der tropischen und in geringerer Anzahl auch der subtropischen Regionen der Welt verbreitet. Nur vereinzelt kommen Arten in höher gelegenen und warm-gemäßigten Gebieten vor. (WALLNÖFER, 2004) Die Verbreitungskarte zeigt die Ausdehnung der Arten aus der Unterfamilie der Ebenoideae.



Abb. 17 Verbreitung der Unterfamilie Ebenoideae (STEVENS, 2012)

Gattung *Diospyros*

Die untersuchten Pollen gehören zu Gattung *Diospyros*. Die meisten Arten dieser Gattung sind kleine bis mittelgroße Bäume im Unterholz von Wäldern. Nur wenige Arten werden zu großen Bäumen mit ausladendem Kronendach. Die einfachen Blätter von *Diospyros* sind gewöhnlich wechselständig und ganzrandig. Die Infloreszenzen sind meist zymös oder bei männlichen Blüten und Einzelblüten auch in Faszikeln angeordnet. Die männlichen Blüten sind in den meisten Fällen kleiner als die weiblichen und unterscheiden sich auch hinsichtlich der Form. Der Kelch ist variabel mit drei bis acht gelappten Kelchblättern oder becherförmig und ganzrandig. Die Anzahl der Staubblätter ist innerhalb der Gattung sehr unterschiedlich und liegt zwischen zwei und 100. Der Fruchtknoten ist oberständig, die Frucht von *Diospyros* ist eine Beere. (WALLNÖFER, 2004)

Die Gattung *Diospyros* ist auf allen Kontinenten verbreitet. Von den 500 bis 600 Arten sind etwa 200 bis 300 in Asien und im Pazifik-Gebiet zu finden, etwa 95 Arten in Madagaskar, 94 Arten in Afrika, etwa 100 Arten in Amerika und 15 Arten in Australien. (WALLNÖFER, 2004)

3.12 Theaceae (Ord. Ericales)

Systematik

Weitere im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Pollen stammen aus der Familie der Theaceae, innerhalb der Ordnung der Ericales (STEVENS, 2012). Die Familie besteht aus etwa neun Gattungen und bis zu 460 Arten (PRINCE, 2007). Eine sehr gegensätzliche Klassifizierung erarbeitete CRONQUIST (1981). Er stellt die Familie der Theaceae in die Ordnung Theales. Basierend auf seiner Klassifizierung beinhaltet die Familie 40 Gattungen und 600 Arten in vier Unterfamilien: Theoideae, Ternstroemioidae, Bonnetioidae und Asteropeioidae. (CRONQUIST, 1981) Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familie der Theaceae sind noch nicht gänzlich geklärt (STEVENS et al., 2004a). Während TSOU (1998) die Familie der Theacea in zwei Unterfamilien teilt, stellen PRINCE und PARKS (2001) eine Klassifizierung mit drei Unterfamilien auf. Beide Einteilungen werden im Folgenden kurz beschrieben.

Aufgrund von Unterschieden bezüglich der Perianth Phyllotaxis, dem Zeitpunkt der Differenzierung in Sepalen und Petalen und der Entwicklung des Andrözeums und Gynözeums unterteilte TSOU (1998) die Familie in die Unterfamilien Camellieae und Gordonieae. Die Unterfamilie Camellieae enthält die Gattungen *Camellia* s.l., *Polyspora*, *Pyrenaria* s.l. und *Sinopyrenaria*. Die Unterfamilie Gordonieae wird in zwei Untergruppen unterteilt, darunter die Stewartiinae, welche die Gattungen *Hartia* und *Stewartia* beinhaltet, und die Gordoniinae, welche die Gattungen *Apterosperma*, *Franklinia*, *Gordonia* s.s. und *Schima* umfasst. Diese Klassifizierung wird auch durch die Chromosomenanzahl und embryologische Daten unterstützt. (TSOU, 1998)

Da morphologische und anatomische Studien zu gegensätzlichen Erkenntnissen führten, analysierten PRINCE und PARKS (2001) molekulare Daten und stellten aufgrund der erhaltenen Ergebnisse eine Klassifizierung mit den drei Unterfamilien Theeae, Gordonieae und Stewartieae auf. Die Unterfamilie Theeae enthält die Gattungen *Camellia*, *Pyrenaria*, *Polyspora*, *Laplacea* und *Apterosperma*. In der Unterfamilie Gordonieae werden die Gattungen *Gordonia*, *Franklinia* und *Schima* zusammengefasst. Stewartieae, die dritte Unterfamilie, beinhaltet die Gattung *Stewartia*. (PRINCE & PARKS, 2001)

Allgemeine Merkmale

In der Familie der Theaceae befinden sich Bäume und Sträucher, die für gewöhnlich immergrün, manchmal aber auch laubabwerfend, sind. Die Blätter sind einfach und gezähnt, selten auch ganzrandig. Sie sind wechselständig angeordnet und haben keine Stipeln. Sie besitzen häufig Sklereide und an den einzelnen Blattoberflächen befinden sich abfallende drüsenartige Spitzen. Die zwittrigen, radiärsymmetrischen Einzelblüten sind achselständig, groß und auffällig. Der Calyx besteht aus fünf oder mehr überlappenden Sepalen, die je nach Art verwachsen oder frei sind. In der Corolla befinden sich fünf, selten zahlreiche, Petalen, die ebenfalls frei oder verwachsen sein können. In Bezug auf die Unterscheidung in Kron-, Kelch- und Vorblätter bei den verschiedenen Pflanzen der Theaceae gibt es Unterschiede. Während sie bei einigen Gattungen, darunter zum Beispiel *Camellia*, stufenweise ineinander übergehen, sind sie bei anderen Gattungen, wie zum Beispiel *Schima*, klar unterscheidbar. Die 20 oder mehr Staubblätter sind meistens frei und oft mit der Basis der Krone verwachsen. Eine Besonderheit ist das Vorhandensein von Pseudopollen. Die Fruchtblätter sind verwachsen und bilden einen oberständigen Fruchtknoten. Die Pflanzen der Familie der Theaceae bilden längsseitig öffnende oder aufplatzende Kapseln oder auch Steinfrüchte. (STEVENS et al., 2004a)

In Bezug auf die Bestäubung und Ausbreitung gibt es in der Familie der Theaceae noch Unklarheiten. Die Familie produziert keinen Nektar und der Pollen wird als „Belohnung“ für die Bestäuber gesehen. Die Funktion des Pseudopollens ist jedoch noch nicht vollständig geklärt. Die Ausbreitung der geflügelten Samen erfolgt hauptsächlich durch den Wind. Folglich können diese weiter ausgebreitet werden als ungeflügelte Samen wie beispielsweise jene von *Franklinia* und *Camellia*. (STEVENS et al., 2004a)

Verbreitung

Die Arten der Familie der Theaceae sind in den nördlichen Regionen mit gemäßigtem Klima verbreitet. Sie kommen aber auch in tropischen Gebieten, vor allem in Südostasien, mit zahlreichen Arten im immergrünen Regenwald vor. (STEVENS et al., 2004a) Die folgenden Karten zeigen die genaue Verbreitung der drei Unterfamilien Theeae, Gordoneae und Stewartieae (STEVENS, 2012).

Die Arten der Unterfamilie Theeae sind in Südostasien, in Malesien und im tropischen Amerika zu finden (STEVENS, 2012).



Abb. 18 Verbreitung der Unterfamilie Theeae (STEVENS, 2012)

Die Unterfamilie Gordonieae ist ebenfalls in Südostasien, im Westen Malesiens und im Südosten der USA verbreitet (STEVENS, 2012).



Abb. 19 Verbreitung der Unterfamilie Gordonieae (STEVENS, 2012)

Die Unterfamilie Stewartieae kommt in Ostasien und im Osten von Nordamerika vor (STEVENS, 2012).



Abb. 20 Verbreitung der Unterfamilie Stewartieae (STEVENS, 2012)

Gattung *Gordonia*

Der Pollentyp wurde der Gattung *Gordonia*, die zur Unterfamilie Gordonieae gehört, zugeordnet. Die Anzahl der Arten innerhalb der Gattung wird auf zwischen 20 und 65 geschätzt. *Gordonia* umfasst immergrüne Bäume mit zweizeiliger oder spiraliger Blattstellung. Die ledrigen Blätter sind ganzrandig oder gesägt. Die Pflanzen der Gattung besitzen zwei bis sieben abfallende Vorblätter an der Spitze des Blütenstiels. Die Blüte besteht aus fünf unsymmetrischen Kelchblättern und fünf bis zehn Kronblättern. Die Staubblätter sind an der Basis der Corolla befestigt. Der Fruchtknoten ist meist fünf-, manchmal auch drei- oder zehnfächrig. Als Frucht wird eine zylindrische Kapsel ausgebildet. (STEVENS et al., 2004a)

In Bezug auf die Verbreitung der Gattung *Gordonia* wird vermutet, dass etwa sechs Arten in China, sieben bis 35 Arten in anderen Regionen Südostasiens, drei bis 25 Arten in den Tropen der Neuen Welt und eine Art in den USA vorkommen (STEVENS et al., 2004a).

3.13 Ericaceae (Ord. Ericales)

Systematik

Ein Teil der fossilen Pollenkörner aus der Probe stammt aus der Familie der Ericaceae, innerhalb der Ordnung Ericales. Diese Familie beinhaltet etwa 4 010 Arten in etwa 126 Gattungen und wird in folgende acht Unterfamilien unterteilt: Enkianthoideae, Monotropeoideae, Arbutoideae, Cassiopoideae, Ericoideae, Harrimanelloideae, Styphelioideae und Vaccinioideae (STEVENS, 2012). Im Vergleich dazu steht CRONQUISTS Klassifizierung (1981). Er gliedert die Familie in die vier Unterfamilien Ericoideae, Rhododendroideae, Arbutoideae und Vaccinioideae.

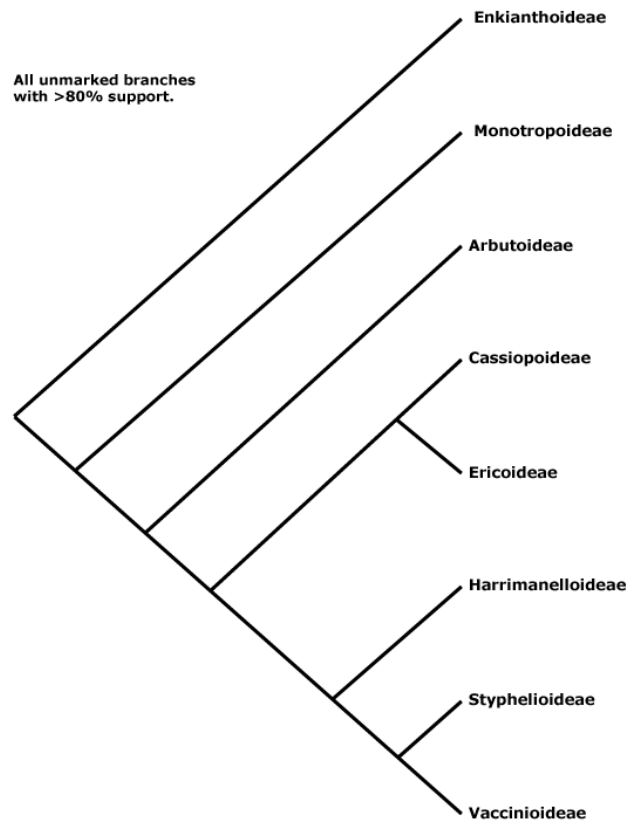


Abb. 21 Stammbaum der Familie der Ericaceae (STEVENS, 2012)

Jedoch gab es Debatten, da manche AutorInnen eine kleine Unterfamilie (Epigaeoideae) hinzufügten und die Unterfamilie Arbutoideae in Vaccinioideae inkludierten (CRONQUIST, 1981).

Allgemeine Merkmale

Die Familie umfasst immergrüne, aber auch laubabwerfende, Sträucher, seltener auch Kletterpflanzen, Lianen, Kräuter oder Bäume, von denen manche als Epiphyten vorkommen. Die Blattstellung ist spiralig, gegenständig oder quirlständig. Die stipellosen Blätter sind vorwiegend ganzrandig oder gesägt, vereinzelt sind sie nadelähnlich. In seltenen Fällen kommt es zu einem revoluten Einrollen des Blattrandes. Die Ericaceae besitzen einen endständigen oder achselständigen, meist razemösen, Blütenstand. Nur wenige Pflanzen der Familie tragen Einzelblüten. Sie weisen meist paarige Vorblätter auf, die jedoch manchmal auch fehlen können. Die gewöhnlich auffälligen Blüten sind zwittrig, nur selten eingeschlechtig, und meist radiärsymmetrisch, manchmal auch zygomorph. Die

Kelchblätter sind an der Basis verwachsen und ihre Anzahl liegt zwischen zwei und sieben, beträgt in den meisten Fällen aber vier oder fünf. Die Kronblätter sind meistens verwachsen, nur selten frei, und ihre Anzahl gleicht jener der Kelchblätter. Die Anzahl der Staubblätter beträgt zwischen zwei und 16, wobei es am häufigsten fünf oder zehn sind. Sie stehen frei von der Corolla und sind nur selten verwachsen. Mit wenigen Ausnahmen produzieren die Pflanzen Nektar. Ihr Fruchtknoten kann oberständig bis unterständig sein und besteht aus vier bis fünf Karpelle. Als Frucht bilden die Ericaceae Beeren, Steinfrüchte oder Kapseln aus. Die Ausbreitung der Samen erfolgt in der Familie der Ericaceae vor allem durch den Wind oder durch Tiere. (STEVENS et al., 2004b)

Verbreitung

Die Familie der Ericaceae ist beinahe weltweit verbreitet und hat ihre größte Dichte und wahrscheinlich auch höchste Diversität in aktiven und jungen geologischen Gebieten mit hohem Relief mit mediterranen Klimaverhältnissen oder mit gemäßigtem bis tropischem Klima mit hohem Niederschlag. Diese Bereiche beherbergen die Mehrheit der Arten der Familie. (STEVENS et al., 2004b)



Abb. 22 Verbreitung der Familie der Ericaceae (STEVENS, 2012)

Gattung *Rhododendron*

Der beschriebene Pollentyp stammt aus der Gattung *Rhododendron*. Diese Gattung gehört zur Unterfamilie Ericoideae, welche wiederum in fünf Triben unterteilt wird. Diese fünf Triben sind: Bejarieae, Rhodoreae, Phyllodoceae, Empetreae und Ericae. Tribus Rhodoreae enthält neben der hier untersuchten Gattung *Rhododendron* noch die Gattungen *Therorhodon*, *Diplarche* und *Menziesia*. Die Gattung *Rhododendron* wird in acht Untergattungen unterteilt und

umfasst etwa 850 Arten. (STEVENS et al., 2004b) Diese Untergattungen sind: *Azaleastrum*, *Candidastrum*, *Hymenanthus*, *Mumeazalea*, *Pentanthera*, *Rhododendron*, *Therorhodion* und *Tsutsusi* (GOETSCH et al., 2005).

Die Gattung *Rhododendron* enthält immergrüne, seltener auch laubabwerfende, Sträucher und vereinzelt auch Bäume. Die Blätter sind meist spiralig angeordnet, selten auch pseudo-wirtelig, wirtelig oder gegenständig. Der Blattrand der einfachen Blätter ist vorwiegend ganzrandig. Die Infloreszenzen sind meist Trauben, manchmal kommen auch Einzelblüten vor. Die größtenteils zygomorphen Blüten sind meist endständig und nur selten achselständig. Der Kelch ist bei *Rhododendron* oft zurückgebildet und nur rudimentär vorhanden. Die Krone ist innerhalb der Gattung sehr unterschiedlich ausgebildet. Die Form der Kronblätter kann von leicht gelappt bis hin zu vollständig getrennten Petalen reichen. Die Fruchtblätter sind zu einem oberständigen Fruchtknoten verwachsen. Die Frucht ist eine Kapsel, die doppelt so lang wie breit ist. Die Pollen der Gattung *Rhododendron* besitzen, wie auch die bereits beschriebene Familie der Onagraceae, Viscinfäden, die durch das Zusammenhalten der Pollenkörner zu einer effektiveren Bestäubung führen. (STEVENS et al., 2004b)

Die Unterfamilie Ericoideae, zu welcher die Gattung *Rhododendron* gehört, kommt in Südafrika, von Malesien bis Südostasien, auf der Nordhemisphäre und im südlichen Südamerika vor (STEVENS, 2012). Das Habitat der Gattung *Rhododendron* befindet sich in nördlich-gemäßigten Breiten in alpinen Gebieten sowie in Gebirgen (BYNG, 2014). Innerhalb der Familie der Ericaceae sind Massenaufkommen von eng verwandten Arten häufig. Auch sect. *Vireya* aus der Gattung *Rhododendron* kommt in Malesien mit etwa 285 Arten vor und bildet ein derartiges Massenaufkommen. (STEVENS et al., 2004b)

3.14 Eucommiaceae (Ord. Garryales)

Systematik

Die Familie der Eucommiaceae gehört zur Ordnung der Garryales. Diese Ordnung umfasst neben dieser Familie nur noch eine weitere, die Garryaceae. Die Eucommiaceae ist eine sehr kleine Familie mit nur einer Art, der *Eucommia ulmoides*, in der Gattung *Eucommia*. (STEVENS, 2012) CRONQUIST (1981) hingegen stellt die Familie der Eucommiaceae in die Ordnung der Eucommiales, welche nur diese eine Familie umfasst.

Allgemeine Merkmale

Die Familie enthält bis zu 20 Meter hohe laubabwerfende Bäume mit einfachen und gezähnten Blättern. Die bestielten Blätter sind wechselständig angeordnet, tragen keine Stipeln und enthalten Latexfäden, welche die Blätter bei einem Bruch zusammenhalten. Die Pflanzen der Familie der Eucommiaceae sind diözisch. Ihre eingeschlechtigen radiärsymmetrischen Blüten verfügen über Deckblätter, besitzen jedoch kein Perianth. Die männlichen Blüten sind in Gruppen angeordnet und tragen etwa 1,5 Zentimeter lange Staubblätter mit kurzen Filamenten. Die weiblichen Blüten sind achselständige Einzelblüten mit oberständigem Fruchtknoten aus verwachsenen Fruchtblättern. Als Frucht wird eine geflügelte Nuss ausgebildet. (BYNG, 2014)

Die Familie der Eucommiaceae kommt im Alter von sieben Jahren erstmalig in die Blüte und ist windbestäubt. Sie blüht Anfang Frühling, entweder kurz vor oder gleichzeitig mit dem Erscheinen der jungen Blätter. Die Ausbreitung der Früchte erfolgt wahrscheinlich ebenfalls durch den Wind. (ZHANG, 2016)

Verbreitung

Während die Familie früher auf der ganzen Nordhemisphäre verbreitet war, kommt sie heute nur noch in Bergwäldern in Zentral-China vor (STEVENS, 2012 & BYNG, 2014). Das heutige Verbreitungsgebiet ist auf der Verbreitungskarte rot gekennzeichnet, die grünen Punkte markieren die ungefähren Fundstellen von Fossilien, woraus auf frühere Vorkommen geschlossen werden kann (STEVENS, 2012).



Abb. 23 Verbreitung der Familie der Eucommiaceae (STEVENS, 2012)

Gattung *Eucommia*

Da die Familie der Eucommiaceae nur eine Gattung mit einer einzigen Art, *Eucommia ulmoides*, beinhaltet, entspricht die oben angeführte Beschreibung der Familie auch der Beschreibung der Gattung *Eucommia*.

3.15 Araliaceae (Ord. Apiales)

Systematik

Die Familie der Araliaceae gehört zur Ordnung Apiales, welche außer dieser noch folgende sechs Familien umfasst: Apiaceae, Griselinaceae, Myodocarpaceae, Pennantiaceae, Pittosporaceae, Torricelliaceae (STEVENS, 2012). Nach CRONQUISTS Klassifizierung (1981) enthält die Ordnung nur zwei Familien. Neben den Araliaceae gehört noch die Familie der Apiaceae dazu (CRONQUIST, 1981).

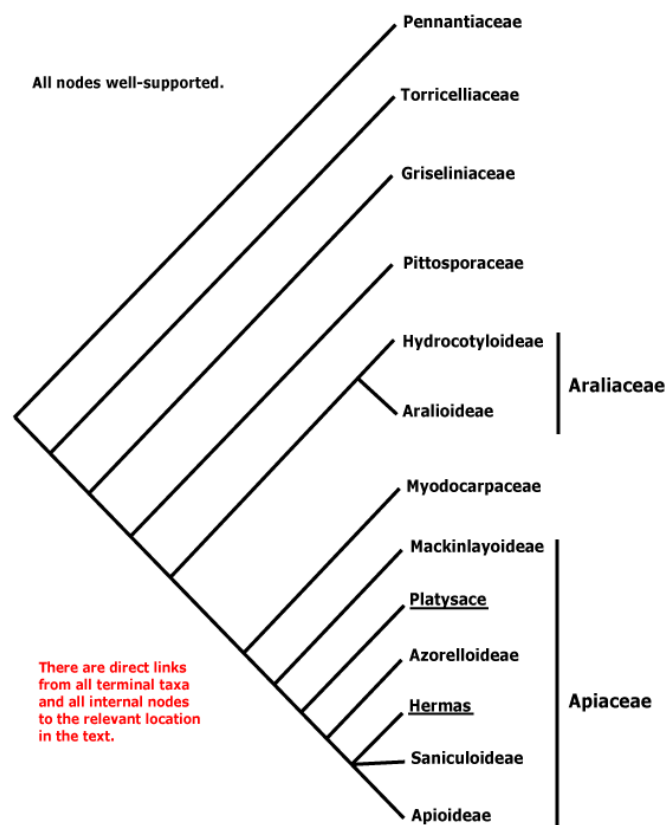


Abb. 24 Stammbaum der Ordnung Apiales (STEVENS, 2012)

Die Familie beinhaltet 43 Gattungen und 1 450 Arten (STEVENS, 2012). Die Taxonomie innerhalb der Gruppe ist noch nicht vollständig geklärt. STEVENS (2012) unterteilt die Familie in die zwei Unterfamilien Hydrocotyloideae und Aralioidae. Eine andere Gliederung schlugen PLUNKETT et al. (2004) vor. Sie beschreiben drei Hauptabstammungslinien, die auch weitgehend mit den Diversitätszentren der Familie übereinstimmen. Die ‚*Aralia*‘-, sowie die ‚Asian Palmate‘-Gruppe sind beide vorwiegend im Osten und Südosten Asiens verbreitet, während die ‚*Polyscias*-*Pseudopanax*‘-Gruppe hauptsächlich in den Pazifischen und Indischen Ozeanbecken vorkommt. (PLUNKETT et al., 2004)

Allgemeine Merkmale

Die Familie der Araliaceae umfasst kleine bis mittelgroße, vorwiegend immergrüne, Bäume oder Sträucher und vereinzelt auch Kletterpflanzen oder rhizomausbildende Kräuter. Die oftmals großen Blätter sind wechselständig angeordnet und gefiedert bis handförmig gelappt. Die Nebenblätter sind entweder klein und schwach entwickelt oder auffallend. Bei Arten mit Kletter-Habitat sind Luftpurzel umgestaltet, um sich damit an die vorhandenen Stützen zu klammern. Die Blütenstände sind Dolden, Köpfchen, Trauben oder Ähren. Die kleinen radiärsymmetrischen Blüten sind oft grün- oder weißlich und entweder zwittrig oder eingeschlechtig. Bei letzterem sind die Pflanzen meist diözisch. Nur selten kommen männliche, weibliche und zwittrige Blüten auf derselben Pflanze vor. Der Calyx ist klein und besteht aus vier oder fünf Sepalen, die mit dem Fruchtknoten verbunden sind. Die fünf- bis zehn, manchmal 12, Petalen sind frei oder teilweise verwachsen. Die Stamina sind frei, ihre Anzahl gleicht jener der Petalen und sie stehen wechselständig zu ihnen. Die Staubblätter sind an einer mehr oder weniger fleischartigen Nektarscheibe befestigt. Der Fruchtknoten, bestehend aus zwischen zwei und 12, am häufigsten jedoch zwischen fünf und zehn, verwachsenen Fruchtblättern, ist unterständig, nur selten oberständig, und die freien oder verwachsenen Griffel sind von der Nektarscheibe umgeben. Die Frucht ist eine Steinfrucht oder, weniger häufig, eine Beere. (HEYWOOD et al., 2007)

Bezüglich der Bestäubung bei den Arten der Familie der Araliaceae ist noch wenig dokumentiert (STEVENS, 2012). OLLERTON et al. (2007) beschrieben jedoch eine Vielzahl von Insektenbesuchern bei *Hedera helix*. Die phänotypisch generalisierten Blüten dieser Art produzieren große Mengen Nektar und blühen erst zwischen September und Oktober. Vielleicht gerade aufgrund der späten Blüte besuchen taxonomisch betrachtet sehr unterschiedliche Insekten die Pflanze. Zu den Blütenbesuchern zählen verschiedene Dipteren-Familien, Schmetterlinge und Falter, aber vor allem Faltenwespen. (OLLERTON et al., 2007) Auch über die Samenausbreitung ist nicht viel dokumentiert (STEVENS, 2012), jedoch ist beispielsweise bekannt, dass die nahrhaften Früchte in der Neuen Welt eine wichtige Nahrungsquelle für frugivore Vögel und auch Futter für Nestlinge, die sich als Adulte von Tierresten ernähren, sind (SNOW, 1981).

Verbreitung

Die Familie der Araliaceae kommt vor allem in tropischen, aber auch temperaten Gebieten, beinahe weltweit vor. Die größte Diversität zeigt die Familie im Osten und Südosten Asiens in den Becken des Pazifischen und Indischen Ozeans. Die Gebiete mit der größten Artenzahl befinden sich ebenfalls in der Indopazifik-Region sowie in Amerika. (HEYWOOD et al., 2007)



Abb. 25 Verbreitung der Familie der Araliaceae (STEVENS, 2012)

4 Palynologie

Für die Beschreibung von Pollenkörnern ist die Pollenmorphologie von großer Bedeutung. Außerdem wird eine für die Palynologie spezifische Terminologie benötigt. Aus diesem Grund liefert dieser Abschnitt zunächst einen kurzen Überblick über den Aufbau von Pollenkörnern, gefolgt von einer Auflistung der in dieser Arbeit verwendeten Begriffe.

4.1 Pollenmorphologie

Pollenkörner sind Mikrosporen, die den reduzierten männlichen Gametophyten beinhalten (KLAUS, 1987). Durch eine, nur wenige tausendstel Millimeter dicke, kompliziert aufgebaute Hülle beziehungsweise Pollenwand wird das Erbgut in den Pollenkörnern geschützt (JACOMET & KREUZ, 1999). Ein Pollenkorn besteht aus lebendem Zellinhalt und der Pollenwand, welche in zwei Schichten gegliedert wird. Der Zellinhalt hat für die Beschreibung der Pollen keine Bedeutung, unter anderem deswegen, weil er bei der Präparation und häufig auch bei der Fossilisation aufgelöst wird. Die innere Schicht der Pollenwand wird als Intine bezeichnet und besteht aus lamellären Schichten von Zellulose und Pektin. Bei der Keimung durchbricht die Intine die Keimstellen und bildet die Wand des Pollenschlauchs. Auch diese Schicht geht bei der Pollenpräparation und Fossilisation verloren. (KLAUS, 1987) Die äußere Schicht, die sogenannte Exine, ist aus Sporopollenin aufgebaut. Dank dieser widerstandsfähigen Wandsubstanz bleibt die Exinschicht über Jahrtausende erhalten. (JACOMET & KREUZ, 1999) Die Exine ist aufgrund ihrer unterschiedlichen Gestaltung und ihrer guten Erhaltungsfähigkeit für die Beschreibung und Bestimmung der Pollenkörner von großer Bedeutung. Es wird zwischen ihrer Struktur (innerer Wandaufbau) und ihrer Skulptur (aufgesetzte Ornamentationselemente) unterschieden. Die Exinschicht ist wiederum in zwei Schichten gegliedert. Innen befindet sich die sogenannte Nexine und darüber die Sexine. Die Sexine bildet die meisten Strukturdetails aus. An ihrer Basis kann sich eine Fußschicht befinden, die als Pedium bezeichnet wird. Darüber ist ein Kammersystem vorhanden, welches von Säulchen, den sogenannten Columellae, oder von geschlossenen Wänden gestützt sein kann. In manchen Fällen verdicken sich die Columellae an ihren Enden, sodass sie sich berühren und zu einer neuen Membran zusammenschließen. Dies wird als Tectum bezeichnet. Bei anderen

Pollenkörnern vereinigen sich die Enden der Columellae nicht, sondern bleiben offen und schließen sich seitlich zu einem netzförmigen Muster zusammen. Diese netzartige Struktur wird als Reticulum bezeichnet. Auf der Oberfläche der Exinschicht, dem Tectum, können Ornamentationselemente vorhanden sein, wie zum Beispiel Warzen und Dornen oder kleine grubenartige Vertiefungen bis Löcher. (KLAUS, 1987)

Neben der Struktur und Skulptur spielen auch die Form des Pollenkorns sowie die Lage, Anzahl und Form der Keimstellen eine wichtige Rolle bei der Beschreibung und Bestimmung. Bezüglich der Form wird zwischen prolat (Polachse länger als Äquatorialdurchmesser), oblat (Polachse kürzer als Äquatorialdurchmesser) und sphäroidal (Polachse und Äquatorialdurchmesser gleich lang) unterschieden. Die Keimstellen können sich an den Polen oder am Äquator befinden oder global über das ganze Pollenkorn verteilt sein. Für dikotyle Angiospermen sind äquatoriale Keimstellen charakteristisch. Ist die Keimstelle länglich und verläuft sie meridional, wird sie als Colpus bezeichnet. Ist sie jedoch porenförmig, ist von einem Porus die Rede. Colpus und Porus können auch in Kombination miteinander vorkommen, was als Colporus bezeichnet wird. (KLAUS, 1987)

Weitere Begriffe, die für die Beschreibung der im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Pollenkörner von Bedeutung sind, werden im nächsten Abschnitt erläutert.

4.2 Pollenterminologie

Die Beschreibung der Pollenkörner in dieser Arbeit wurde nach der Terminologie von Hesse et al. (2009) vorgenommen. Die verwendeten Begriffe werden im Folgenden alphabetisch aufgelistet:

Apertur	Region in der Pollenwand, die morphologische Unterschiede zur restlichen Pollenwand aufweist; Pollen- bzw. Keimöffnung
Äquator	Imaginäre Linie rund um das Pollenkorn zwischen proximalem und distalem Pol
Annulat	Pollenkorn mit Annulus

Annulus	Ringförmige Verdickung der Pollenwand rund um den Porus oder Ulcus
Atrium	Raum zwischen den auseinanderweichenden Exinschichten innerhalb der Apertur
Colporat	Pollenkorn mit Colporus
Colporus	Apertur zusammengesetzt aus einem Colpus (Ektoapertur) und einem Porus (Endoapertur)
Colpus	Längliche Apertur, die sich entweder in der Äquatorregion befindet oder regelmäßig am Pollenkorn verteilt ist
Colpusmembran	Exinschicht, welche den Colpus bedeckt
Columella	Stabähnliche Strukturelemente, die das Tectum tragen (pl. Columellae)
Diporat	Pollenkorn mit zwei Pori
Echinae	Spitze Ornamentationselemente, die länger und/oder breiter als 1 μm sind
Echinat	Pollenwand mit Echinae
Exine	Äußere Schicht der Pollenwand
Fossulae	Unregelmäßige Furchen/Rillen auf der Oberfläche der Pollenwand
Fossulat	Pollenwand mit Fossulae
Heterobrochat	Beschreibung eines Reticulum mit unterschiedlich großen Lumina
Heteropolar	Pollenkörner mit unterschiedlichen Polhälften
Lalongat	Endoapertur erstreckt sich äquatorial
Mesocolpus	Bereich zwischen den Aperturen
Monade	Ausbreitungseinheit bestehend aus einem einzigen Pollenkorn
Nexine	Innere unstrukturierte Schicht der Exine (zur Beschreibung im LM)
Oblat	Form eines Pollenkorns, dessen Polachse kürzer als der Äquatorialdurchmesser ist
Pantoporat	Pollenkorn mit Aperturen, die mehr oder weniger regelmäßig über die ganze Oberfläche verteilt sind

Perforat	Pollenwand mit Löchern, die im Durchmesser kleiner als 1 µm sind
Prolat	Form eines Pollenkorns, dessen Polachse länger als der Äquatorialdurchmesser ist
Reticulat	Pollenwand mit Reticulum
Reticulum	Netzstruktur, die von Exinelementen (Muri) gebildet wird und deren Lumina größer als 1 µm sind
Reticulum cristatum	Spezielle Form des Reticulum; Muri mit auffallenden/markanten Skulpturelementen
Rugulae	Längliche, unregelmäßig angeordnete Exinelemente, die länger als 1 µm sind
Rugulat	Pollenwand mit Rugulae
Sexine	Äußere strukturierte/skulpturierte Schicht der Exine (zur Beschreibung im LM)
Skulptur	Ornamentationselemente auf der Pollenoberfläche
Sphäroidal	Form eines Pollenkorns, dessen Polachse und Äquatorialdurchmesser +/- gleich lang sind
Tectat	Pollenkorn mit Tectum
Tectum	Äußerste und mehr oder weniger homogene Schicht der Ektexine
Tetrade	Ausbreitungseinheit bestehend aus vier Pollenkörnern
Tricolporat	Pollenkorn mit drei Colpori
Verrucae	Warzenähnliche Exinelemente, die größer als 1 µm und breiter als hoch sind
Verrucat	Pollenwand mit Verrucae
Viscinfäden	Acetolyse-resistente Fäden, die der Exinschicht entspringen

5 Ergebnisse: Beschreibung der Pollenkörner

Itea sp. (Iteaceae)

Tafel 1

Form: Monade, oblat, in Äquatorialansicht elliptisch, abgeflacht an den Polen

Größe: Länge der Polachse 10,5-15 µm, Äquatorialdurchmesser 18,5-26 µm

Apertur: diporat

Exine: Dicke der Exine 0,9-1,2 µm, Nexine dünner als Sexine, Exine aufgewölbt und verdickt im Bereich der Aperturen

Skulptur: schwach rugulat mit vereinzelt Perforationen

Bemerkung: TRAVERSE (1994) hat diesen Pollentyp mit *Iteapollis angustiporatus* (Schneider) Ziembinska-Tworzydło in Verbindung gebracht.

Rhamnaceae gen. et spec. indet

Tafel 2

Form: Monade, sphäroidal, in Äquatorialansicht zirkular, in Polansicht konkav triangular

Größe: Länge der Polachse 16,5-22 µm, Äquatorialdurchmesser 14,5-24 µm

Apertur: tricolporat, lange Colpi, Colpusmembran microrugulat bis microverrucat

Exine: Dicke der Exine 1,4-2,3 µm, Nexine dünner als Sexine, starke Aufwölbung der Sexine im Bereich der Keimstellen

Skulptur: im Mesocolpium perforat, fossulat, Apocolpiumbereiche und Bereiche um die Aperturen nur wenig bis keine Perforation

Eotrigonobalanus sp. (Fagaceae)

Tafel 3

Form: Monade, prolat, in Äquatorialansicht elliptisch, in Polansicht circular bis lobat

- Größe: Länge der Polachse 21,5-26 µm, Äquatorialdurchmesser 10,5-16,5 µm
- Apertur: tricolporat, Colpi lang und schmal, Endopori deutlich lalongat
- Exine: Dicke der Exine 1,5-1,9 µm, Sexine gleich dick wie Nexine oder etwas dicker
- Skulptur: rugulat, perforat, kurze Rugulae sind verdreht und verflochten und umgeben die Perforationen kreisförmig

***Ludwigia* sp. (Onagraceae)**

Tafel 4

- Form: Monade, oblat, in Äquatorialansicht elliptisch, in Polansicht konvex triangular
- Größe: Länge der Polachse 28,5-36 µm, Äquatorialdurchmesser 39-48 µm
- Apertur: tricolporat, Apertur annulat mit Atrium
- Exine: Dicke der Exine 1,5-1,8 µm, Nexine dünner als Sexine
- Skulptur: rugulat, Rugulae verlängert im Bereich der Aperturen, Viscinfäden vorhanden, Dicke der Viscinfäden 0,4-0,5 µm

Bemerkung: Dieser Pollentyp wurde von TRAVERSE (1951) anfangs als *Jussiaea champlainensis* beschrieben und dann zu *Corsinipollenites oculusnoctis* (Thiergart) Nakoman abgeändert (TRAVERSE, 1994).

Lythraceae gen. et spec. indet

Tafel 5

- Form: Monade, prolat, in Äquatorialansicht elliptisch, in Polansicht konvex triangular
- Größe: Länge der Polachse 26,5-29,5 µm, Äquatorialdurchmesser 20,5-24,5 µm
- Apertur: tricolporat, Colpi lang, Endopori lalongat, Nexine im Bereich der Endopori verdickt

Exine: Dicke der Exine 1,3-2 μm , Nexine dünner als Sexine, Verdickung der Mesocolpia („Ridge“)

Skulptur: rugulat bis verrucatus, im Bereich der Pole verlängerte Skulpturelemente (striat)

Bemerkung: Dieser Pollentyp ist mit der Gattung *Microdiptera* in Verbindung zu bringen. Samen aus dieser Gattung wurden ebenfalls als Fossilfunde aus dem Brandon Lignite beschrieben (TIFFNEY, 1981).

Thymelaeaceae gen. et spec. indet

Tafel 6

Form: Monade, sphäroidal, Umriss zirkulär

Größe: Durchmesser 27,5-38,5 μm

Apertur: pantopora

Exine: Dicke der Exine 3-4 μm , Nexine dünner als Sexine

Skulptur: Reticulum cristatum (Croton-Muster), die auf den Muri aufsitzenden Skulpturelemente sind tetraederförmig und sind rund um eine Apertur angeordnet, die einzelnen Tetraeder weisen eine kurz-striate Supraskulptur auf und zeigen im Zentrum tetraederförmige Spitzen

Malvaceae gen. et spec. indet

Tafel 7

Form: Monade, heteropolar, oblat, in Polansicht konvex triangular, in Äquatorialansicht elliptisch

Größe: Länge der Polachse 11,5-16 μm , Äquatorialdurchmesser 24,5-29,5 μm

Apertur: brevi-tricolporat, Nexine im Bereich der Endopori deutlich verdickt

Exine: Dicke der Exine 0,8-1 μm , Nexine dünner als Sexine

Skulptur: heterobrochat reticulat, Dicke der Muri 0,4-0,6 µm, Muri abgeflacht, deutliche Unterschiede zwischen den beiden Polseiten, Durchmesser der Brochi auf der distalen Polseite: 1,4-1,9 µm und auf der proximalen Polseite: 1,1-1,5 µm, Lumina dicht mit „free-standing“ Columellae gefüllt

Tilia sp. (Tilioideae)

Tafel 8

Form: Monade, heteropolar, oblat, in Polansicht konvex triangular, in Äquatorialansicht elliptisch

Größe: Länge der Polachse 20,5-28,5 µm, Äquatorialdurchmesser 36-47 µm

Apertur: brevi-tricolporat

Exine: Dicke der Exine 1,1-1,6 µm, Nexine dünner als Sexine, aber im Bereich der Aperturen bildet die Nexine eine breit ansetzende Verdickung

Skulptur: reticulat, Skulptur zeigt Unterschiede in der Maschengröße zwischen den beiden Polseiten, Durchmesser der Brochi auf der distalen Polseite: 1,3-2 µm und auf der proximalen Polseite: 0,8-1,3 µm

Bemerkung: Die Muri bei *Tilia sp.* sind höher als bei Malvaceae gen. et spec. indet. TRAVERSE (1951) benannte diesen Pollentyp *Tilia grandipollinia*. In seiner überarbeiteten Version änderte er den Namen auf *Intratropopollenites grandipollinus* (Traverse) Traverse, comb. nov. (1994).

Nyssa sp. (Nyssaceae)

Tafel 9

Form: Monade, oblat bis sphäroidal, in Polansicht konvex triangular, in Äquatorialansicht elliptisch bis zirkular

Größe: Länge der Polachse 22-29 µm, Äquatorialdurchmesser 29-37,5 µm

Apertur: tricolporat, sehr lange Colpi, Nexine im Bereich der Endopori und Colpi deutlich verdickt, Colpusmembran microrugulat bis microverrucat

Exine: Dicke der Exine 1,4-1,9 µm, Nexine dünner als Sexine

Skulptur: rugulat, verrucatus, fossulatus, perforatus, im Bereich der Colpi veränderte Skulptur: größer, verdickt und weniger Perforationen

Bemerkung: TRAVERSE (1951) beschrieb diesen Pollentyp in seiner ersten Arbeit als *Nyssa ingentipollinia*. Später änderte er diesen Namen zu *Nyssoidites ingentipollinus* (Traverse) Potonié (1951).

Sapotaceae gen. et spec. indet

Tafel 10-11

Form: Monade, prolat, in Äquatorialansicht elliptisch, in Polansicht quadrangulär

Größe: Länge der Polachse 36-46 µm, Äquatorialdurchmesser 24-32,5 µm

Apertur: tetracolporat, sehr lange und rund bis spitz zulaufende Colpi, Endopori lalongat, Colpusmembran microrugulat bis microverrucat

Exine: tectat, Dicke 2,5-4 µm, Nexine dünner als Sexine, aber im Bereich um Endopori verdickt, im Bereich der Endoaperturen wölbt sich Exine auf und bildet eine „Bridge“ über die Pori

Skulptur: rugulat, perforat, fossulatus, microverrucate Supraskulptur

Diospyros sp. (Ebenaceae)

Tafel 12

Form: Monade, prolat, in Äquatorialansicht elliptisch, in Polansicht zirkular-lobat

Größe: Länge der Polachse 41-50,5 µm, Äquatorialdurchmesser 25-35 µm

Apertur: tricolporat, sehr lange Colpi

Exine: Dicke der Exine 1,1-1,6 µm, Nexine dünner als Sexine

Skulptur: rugulat, perforat, fossulatus, Rugulae mit Supraskulptur (Segmentierung)

Gordonia sp. (Theaceae)

Tafel 13-14

Form: Monade, sphäroidal, in Polansicht konvex triangular, in Äquatorialansicht elliptisch bis zirkular

Größe: Länge der Polachse 30-33,5 µm, Äquatorialdurchmesser 29-35 µm

Apertur: tricolporat, lange und spitz zulaufende Colpi, grobe Endopori, Colpusmembran micro- bis nanoverrucat

Exine: Dicke der Exine 0,9-1,3 µm, Nexine dünner als Sexine

Skulptur: heterobrochat reticulat, im Bereich der Pole und der Colpi ist das Reticulum engmaschiger

Bemerkung: TRAVERSE (1951) hat diesen Pollentyp in seiner Arbeit als *Gordonia champlainensis* beschrieben. In seiner überarbeiteten Fassung hat er den Namen zu *Gordonipollenites champlainensis* (Traverse) Traverse, gen. nov., comb. nov. abgeändert (1994).

Rhododendron sp. (Ericaceae)

Tafel 15

Form: Tetraedertettrade, subglobular

Größe: Größe der Tettrade 45-58 µm

Apertur: tricolporat, Colpi spitz zulaufend, Colpusmembran nanoverrucat

Exine: Dicke der Exine 1,2-1,4 µm

Skulptur: verrucal, rugulat, Viscinfäden vorhanden, Dicke der Viscinfäden 0,28-0,55 µm

Bemerkung: Diesen Pollentyp benannte TRAVERSE (1951) in seiner ersten Arbeit *Rhododendron insleyana* und in seiner überarbeiteten Version (1994) *Ericaceopollenites insleyanus* (Traverse) Potonié.

***Eucommia* sp. (Eucommiaceae)**

Tafel 16

- Form: Monade, prolat, in Äquatorialansicht elliptisch, leicht abgeflacht an den Polen, in Polansicht circular bis lobat
- Größe: Länge der Polachse 28-30,5 µm, Äquatorialdurchmesser 19-23,5 µm
- Apertur: tricolporat, lange Colpi
- Exine: Dicke der Exine 1-1,3 µm, Nexine dicker als Sexine
- Skulptur: perforat, fossulat mit unregelmäßig verteilten Microechinae

***Araliaceae* gen. et spec. indet**

Tafel 17

- Form: Monade, prolat, in Äquatorialansicht elliptisch, in Polansicht triangular
- Größe: Länge der Polachse 28-32,5 µm, Äquatorialdurchmesser 19-26,5 µm
- Apertur: tricolporat
- Exine: Dicke der Exine 1,4-1,8 µm, Nexine dünner als Sexine
- Skulptur: heterobrochat reticulat bis microreticulat, im Bereich der Colpi tectat-perforat (Margo)

6 Diskussion

In dieser Diplomarbeit wurde das erste Mal der Versuch unternommen, ausgewählte Pollentaxa aus der Fundstelle Brandon Lignite licht- und rasterelektronenmikroskopisch darzustellen. Ein wichtiges Ergebnis ist, dass insbesondere die durch die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung zusätzlich gewonnenen Merkmale zu einer besseren und umfassenderen Beschreibung einzelner Taxa beitragen. Dadurch konnte auch eine sichere Zuordnung bestimmter Taxa durchgeführt werden.

So zeigt sich beispielsweise, dass die speziellen Merkmale der Onagraceae Pollenkörner eine Zuordnung zur Gattung *Ludwigia* erlauben. Außerdem macht die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung Merkmalsunterschiede zu der aus Europa beschriebenen Formgattung *Corsinipollenites oculusnoctis*, als welche TRAVERSE (1994) den Onagraceae Pollen aus der Fundstelle Brandon Lignite bezeichnete, deutlich. Ein weiteres gutes Beispiel liefert das in dieser Arbeit als Lythraceae gen. et spec. indet. beschriebene Pollentaxa. Wenn auch in diesem Fall eine genauere Zuordnung zu einer rezenten Lythraceae nicht möglich war, zeigen die Merkmale, dass diese Form identisch mit aus Europa beschriebenen Formen ist.

7 Literatur

- BAYER, C., & KUBITZKI, K. (2003): Malvaceae. – In: KUBITZKI, K., & BAYER, C. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume V: Flowering Plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 225-311.
- BYNG, J.W. (2014): The flowering plants handbook. A practical guide to families and genera of the world. Hertford, UK: Plant Gateway Ltd.
- CRONQUIST, A. (1981): An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press.
- CRUDEN, R.W., & JENSEN, K.G. (1979): Viscin threads, pollination efficiency and low pollen-ovule ratios. – In: American Journal of Botany 66 (8), 875-879.
- DENK, T., GRÍMSSON, F., & ZETTER, R. (2012): Fagaceae from the early Oligocene of Central Europe: Persisting new world and emerging old world biogeographic links. – In: Review of Palaeobotany and Palynology 169, 7-20.
- FERGUSON, D.K., ZETTER, R., & PAUDAYAL, K.N. (2007): The need for the SEM in palaeopalynology. – In: Comptes rendus – Palevol 6 (6), 423-430.
- FORMAN, L.L. (1964): *Trigonobalanus*, a new genus of *Fagaceae*, with notes on the classification of the family. – In: Kew Bulletin 17 (3), 381-396.
- GOETSCH, L., ECKERT, A.J., & HALL, B.D. (2005): The molecular systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): A phylogeny based upon RPB2 gene sequences. – In: Systematic Botany 30 (3), 616-626.
- GRAHAM, S.A. (2007): Lythraceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume IX: Flowering plants. Eudicots. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 226-246.
- GRAHAM, S.A., & GRAHAM, A. (2014): Ovary, fruit, and seed morphology of the Lythraceae. – In: International Journal of Plant Sciences 175 (2), 202-240.
- HAGGARD, K.K., TIFFNEY, B.H. (1997): The flora of the early Miocene Brandon Lignite, Vermont, USA. VIII. *Caldesia* (Alismataceae). – In: American Journal of Botany 84 (2), 239-252.
- HERBER, B.E. (2003): Thymelaeaceae. – In: KUBITZKI, K., & BAYER, C. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume V: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 373-396.
- HESSE, M., HALBRITTER, H., ZETTER, R., WEBER, M., BUCHNER R., FROSCH-RADIVO, A., & ULRICH, S. (2009): Pollen terminology: An illustrated handbook. Wien: Springer-Verlag.
- HEYWOOD, V.H., BRUMMITT, R.K., CULHAM, A., & SEBERG, O. (2007): Flowering plant families of the world. London: The Brown Reference Group PLC.
- IRVINE, A.K., & ARMSTRONG, J.E. (1990): Beetle pollination in tropical forests of Australia. – In: BAWA, K.S., & HADLEY, M. (Hrsg.): Reproductive ecology of tropical forest plants. Man Biosph. Ser. 7, 135-148. – Zitiert in: WALLNÖFER, B. (2004): Ebenaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 125-130.
- JACOMET, S., & KREUZ, A. (1999): Archäobotanik: Aufgaben, Methoden und Ergebnisse vegetations- und agrargeschichtlicher Forschung. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co.
- JUDD, W.S., & MANCHESTER, S.R. (1997): Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological,

- anatomical, palynological, and chemical characters. – In: *Brittonia* 49 (3), 384-405.
- KLAUS, W. (1987): Einführung in die Paläobotanik. Fossile Pflanzenwelt und Rohstoffbildung. Band I: Grundlagen – Kohlebildung – Arbeitsmethoden einschließlich Palynologie. Wien: Franz Deuticke Verlagsgesellschaft m. b. H.
- KOEHNE, E. (1903): IV. 216. Lythraceae. – In: ENGLER, A. (Hrsg.): Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- KUBITZKI, K. (1993): Fagaceae. – In: KUBITZKI, K., ROHWER, J.G., & BITTRICH, V. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume II: Flowering Plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 301-309.
- KUBITZKI, K., & CHASE, M.W. (2003): Introduction to Malvales. – In: KUBITZKI, K., & BAYER, C. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume V: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 12-16.
- KUBITZKI, K. (2004a): Cornaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 82-90.
- KUBITZKI, K. (2007a): Introduction to the groups treated in this volume. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume IX: Flowering plants. Eudicots. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1-20.
- KUBITZKI, K. (2007b): Iteaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume IX: Flowering plants. Eudicots. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 202-204.
- MAI, D.H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Villengang: Gustav Fischer Verlag Jena.
- MEDAN, D., & SCHIRAREND, C. (2004): Rhamnaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering Plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 320-338.
- OLLERTON, J., KILLICK, A., LAMBORN, E., WATTS, S., & WHISTON, M. (2007): Multiple meanings and modes: On the many ways to be a generalist flower. – In: *Taxon* 56 (3), 717-728.
- PENNINGTON, T.D. (2004): Sapotaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants, Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 390-421.
- PLUNKETT, G.M., WEN, J., & LOWRY, P.P. (2004): Intrafamilial classifications and characters in Araliaceae: Insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (trnL-trnF) sequence data. – In: *Plant Systematics and Evolution* 245, 1-39.
- PRINCE, L.M. (2007): A brief nomenclatural review of genera and tribes in Theaceae. – In: *Aliso* 24, 105-121.
- PRINCE, L.M., & PARKS, C.R. (2001): Phylogenetic relationships of Theaceae inferred from chloroplast DNA sequence data. – In: *American Journal of Botany* 88 (12), 2309-2320.
- PUNT, W., ROVERS, J., & HOEN, P.P. (2003): The northwest European pollen flora, 67. Onagraceae. – In: *Review of Palaeobotany and Palynology* 123, 107-161.
- ROGERS, Z.S. (2009): A world checklist of Thymelaeaceae (version 1). Missouri Botanical Garden, St. Louis; <http://www.tropicos.org/Project/Thymelaeaceae> (16.02.2017)

- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., & GOTTSBERGER, G. (1988): A polinização de plantas do cerrado. – In: Revista Brasil. Biol. 48, 651-663. – Zitiert in: WALLNÖFER, B. (2004): Ebenaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 125-130.
- SNOW, D.W. (1981): Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. – In: Biotropica 13 (1), 1-14.
- 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/>. (19.04.2017)
- STEVENS, P.F., DRESSLER, S., & WEITZMAN, A.L. (2004a): Theaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 463-471.
- STEVENS, P.F., LUTEYN, J., OLIVER, E.G.H., BELL, T.L., BROWN, E.A., CROWDEN, R.K., GEORGE, A.S., JORDAN, G.J., LADD, P., LEMSON, K., MCLEAN, C.B., MENADUE, Y., PATE, J.S., STACE, H.M., & WEILLER, C.M. (2004b): Ericaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants. Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 145-194.
- SWENSON, U., & ANDERBERG, A.A. (2005): Phylogeny, character evolution, and classification of Sapotaceae (Ericales). – In: Cladistics 21, 101-130.
- TIFFNEY, B.H. (1981): Fruits and seeds of the Brandon Lignite, VI. Microdiptera (Lythraceae). – In: Journal of the Arnold Arboretum 62, 487-516.
- TIFFNEY, B.H. (1994): Re-evaluation of the age of the Brandon lignite (Vermont, USA) based on plant megafossils. – In: Review of Palaeobotany and Palynology 82, 265-297. – Zitiert in: HAGGARD, K.K., TIFFNEY, B.H. (1997): The flora of the early Miocene Brandon Lignite, Vermont, USA. VIII. *Caldesia* (Alismataceae). – In: American Journal of Botany 84 (2), 239-252.
- TRAVERSE, A. (1951): The pollen and spores of the Brandon Lignite: A coal in Vermont of lower Tertiary Age. Ph.D. thesis. Harvard Univ., Cambridge, MA, 187 pp. (unpubl.). – Zitiert in: TRAVERSE, A. (1994): Palynofloral geochronology of the Brandon Lignite of Vermont, USA. – In: Review of Palaeobotany and Palynology 82, 265-297.
- TRAVERSE, A. (1994): Palynofloral geochronology of the Brandon Lignite of Vermont, USA. – In: Review of Palaeobotany and Palynology 82, 265-297.
- TRAVERSE, A., & BARGHOORN, E.S. (1953): Micropaleontology of the Brandon Lignite, an Early Tertiary Coal in Central Vermont: Preliminary Note. – In: Journal of Paleontology 27 (2), 289-293.
- TSOU, C.-H. (1998): Early floral development of Camellioideae (Theaceae). – In: American Journal of Botany 85 (11), 1531-1547.
- VELITZELOS, E., KVAČEK, Z., & WALTHER, H. (1999): Erster Nachweis von *Eotrigonobalanus furcinervis* (ROSSM.) WALTHER & KVAČEK (Fagaceae) in Griechenland. – In: Feddes Repertorium 110 (5-6), 349-358.
- WAGNER, W.L., HOCH, P.C., & RAVEN, P.H. (2007): Revised Classification of the Onagraceae. – In: Systematic Botany Monographs 83, 1-240.
- WALLNÖFER, B. (2004): Ebenaceae. – In: KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume VI: Flowering plants, Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 125-130.

- WATSON, L., & DALLWITZ, M.J. (1992 onwards): The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 13th March 2017, <http://delta-intkey.com/angio/www/onagrace.htm>. (18.03.2017)
- ZETTER, R. (1989): Methodik und Bedeutung einer routinemäßig kombinierten lichtmikroskopischen und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung fossiler Mikrofloren. – In: Courier Forschungsinstitut Senckenberg 109, 41-50.
- ZHANG, L.-B. (2016): Eucommiaceae. – In: KADEREIT, J.W., & BITTRICH, V. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants. Volume XIV: Flowering plants. Eudicots. Switzerland: Springer International Publishing, 193-196.

8 Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Stammbaum der Ordnung Saxifragales (STEVENS, 2012).....	7
Abb. 2 Verbreitung der Gattung Itea (STEVENS, 2012)	9
Abb. 3 Stammbaum der Ordnung Rosales (STEVENS, 2012)	10
Abb. 4 Verbreitung der Familie der Rhamnaceae (STEVENS, 2012)	11
Abb. 5 Stammbaum der Ordnung Fagales (STEVENS, 2012).....	12
Abb. 6 Verbreitung der Familie der Fagaceae (STEVENS, 2012)	13
Abb. 7 Stammbaum der Ordnung Myrtales (STEVENS, 2012).....	15
Abb. 8 Verbreitung der Familie der Onagraceae (STEVENS, 2012).....	16
Abb. 9 Verbreitung der Familie der Lythraceae (STEVENS, 2012).....	19
Abb. 10 Stammbaum der Ordnung Malvales (STEVENS, 2012)	20
Abb. 11 Verbreitung der Familie der Thymelaeaceae (STEVENS, 2012)	22
Abb. 12 Verbreitung der Unterfamilie Tilioideae (STEVENS, 2012).....	24
Abb. 13 Stammbaum der Ordnung Cornales (STEVENS, 2012)	25
Abb. 14 Verbreitung der Familie der Nyssaceae (STEVENS, 2012).....	26
Abb. 15 Stammbaum der Ordnung Ericales (STEVENS, 2012).....	28
Abb. 16 Verbreitung der Familie der Sapotaceae (STEVENS, 2012)	30
Abb. 17 Verbreitung der Unterfamilie Ebenoideae (STEVENS, 2012).....	32
Abb. 18 Verbreitung der Unterfamilie Theeae (STEVENS, 2012).....	35
Abb. 19 Verbreitung der Unterfamilie Gordonieae (STEVENS, 2012)	35
Abb. 20 Verbreitung der Unterfamilie Stewartieae (STEVENS, 2012)	35
Abb. 21 Stammbaum der Familie der Ericaceae (STEVENS, 2012).....	37
Abb. 22 Verbreitung der Familie der Ericaceae (STEVENS, 2012)	38
Abb. 23 Verbreitung der Familie der Eucommiaceae (STEVENS, 2012).....	41
Abb. 24 Stammbaum der Ordnung Apiales (STEVENS, 2012).....	42
Abb. 25 Verbreitung der Familie der Araliaceae (STEVENS, 2012)	44

ANHANG

Tafel 1

Itea sp.

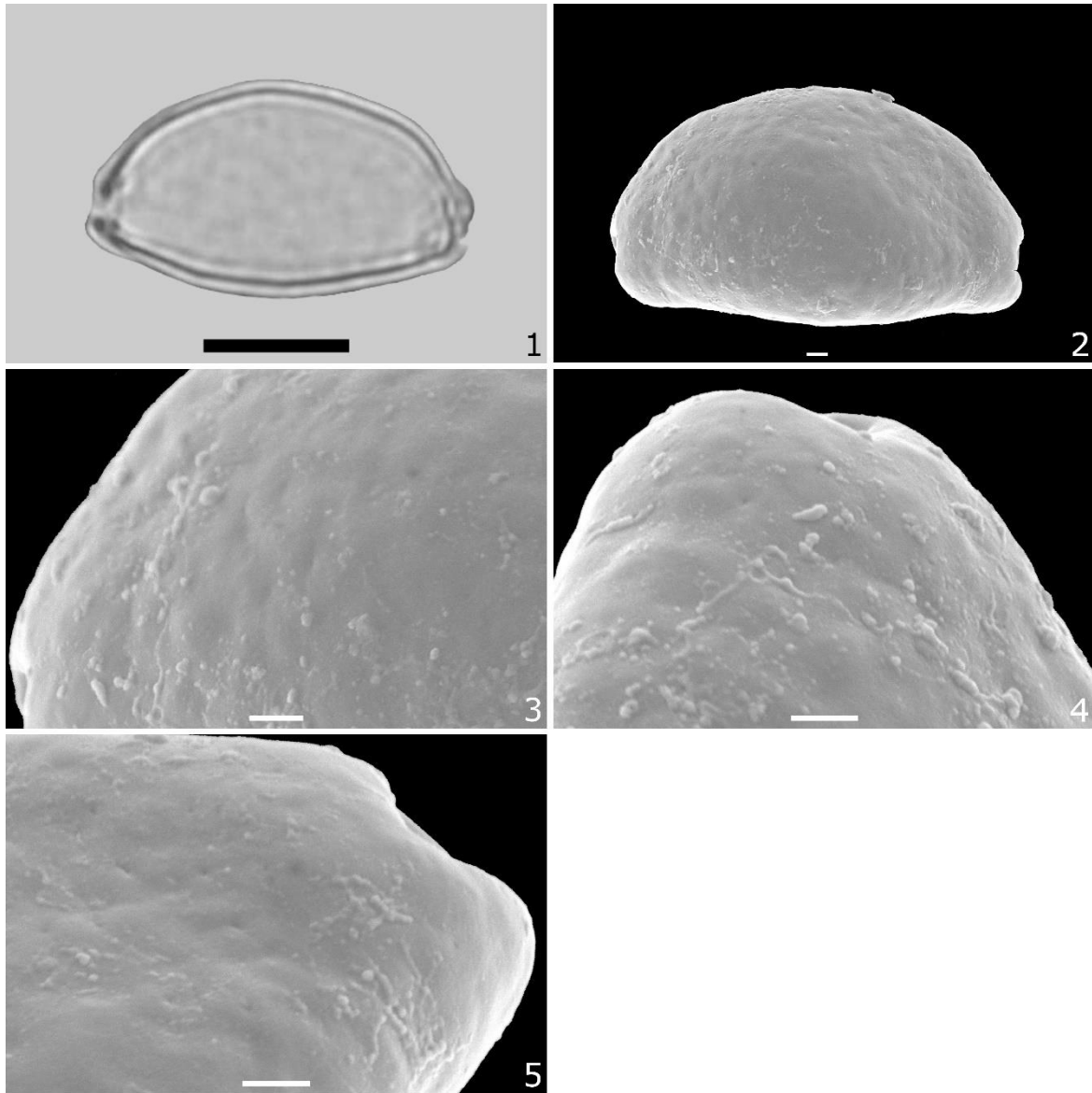
Iteaceae, Ordnung Saxifragales

- Abb. 1: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 2: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 3: REM, Detail Skulptur
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur, Porus
- Abb. 5: REM, Detail Skulptur, Porus

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 2, 3, 4, 5

Tafel 1



Tafel 2

Rhamnaceae gen. et spec. indet

Ordnung Rosales

Abb. 1: LM, Äquatorialansicht

Abb. 2: LM, Polansicht

Abb. 3: REM, Äquatorialansicht

Abb. 4: REM, Detail Skulptur im Mesocolpium

Abb. 5: REM, Detail Colpus am Äquator

Abb. 6: REM, Detail Skulptur im Bereich des Apocolpium

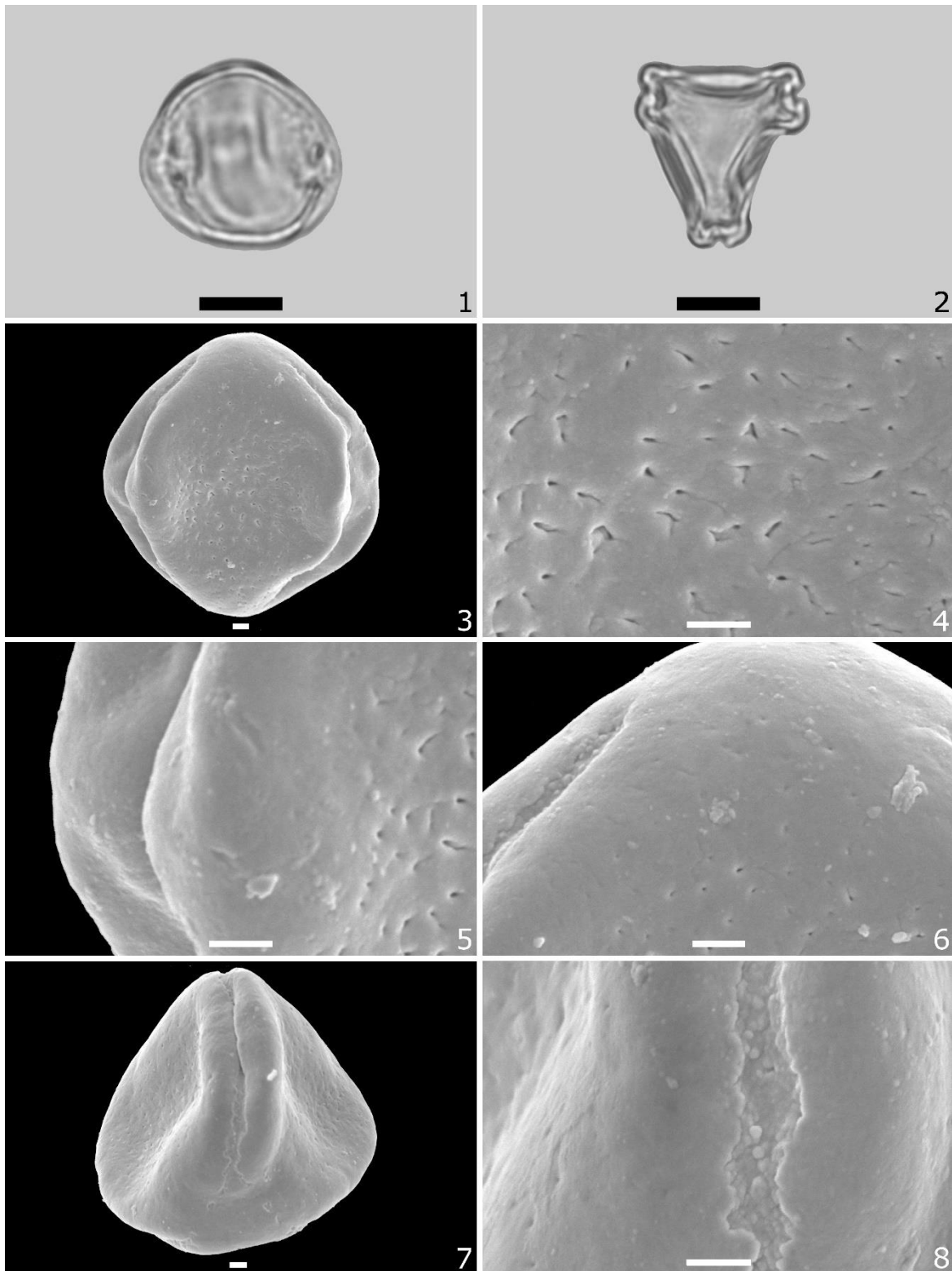
Abb. 7: REM, Polansicht

Abb. 8: REM, Detail Colpusmembran

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 3, 4, 5, 6, 7, 8

Tafel 2



Tafel 3

Eotrigonobalanus sp.

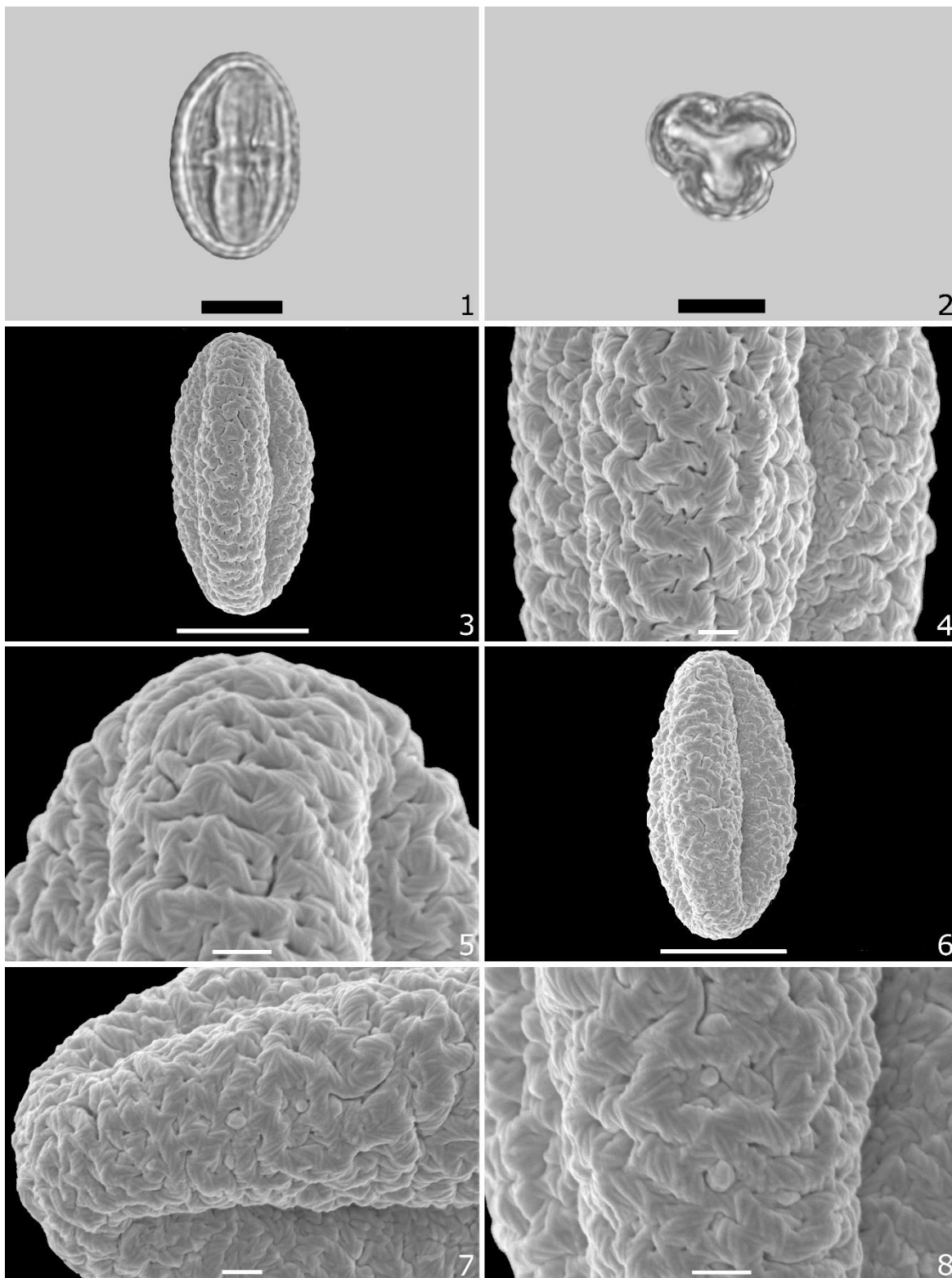
Fagaceae, Ordnung Fagales

- Abb. 1: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 2: LM, Polansicht
- Abb. 3: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur am Äquator
- Abb. 5: REM, Detail Skulptur am Pol
- Abb. 6: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 7: REM, Detail Skulptur am Äquator und Pol
- Abb. 8: REM, Detail Skulptur im Mesocolpium

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3, 6

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 7, 8

Tafel 3



Tafel 4

Ludwigia sp.

Onagraceae, Ordnung Myrtales

Abb. 1: LM, Polansicht

Abb. 2: LM, Äquatorialansicht

Abb. 3: REM, Polansicht

Abb. 4: REM, Detail Skulptur, Viscinfaden

Abb. 5: REM, Detail Porus, Viscinfäden

Abb. 6: REM, Detail Porus

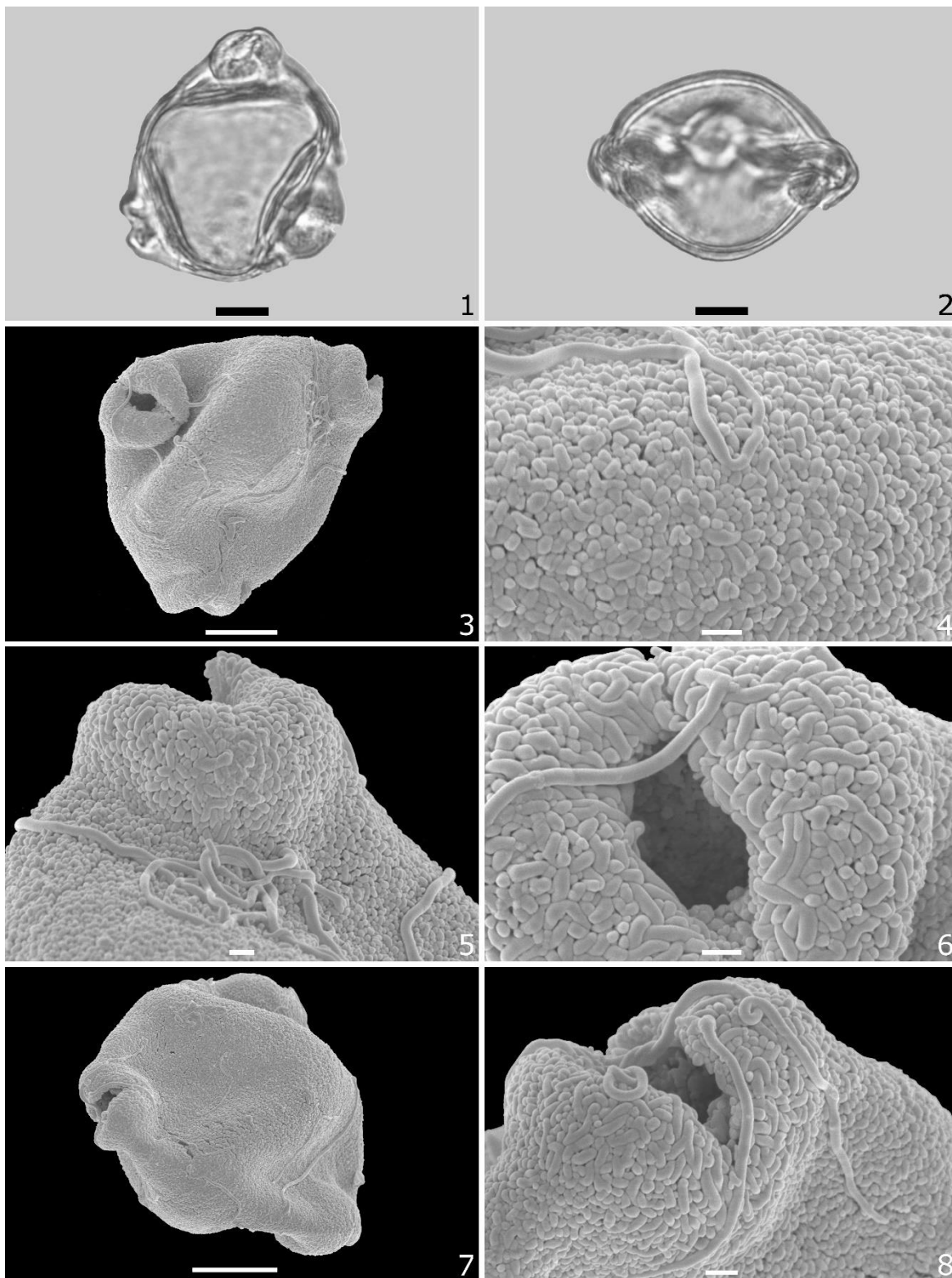
Abb. 7: REM, Polansicht

Abb. 8: REM, Detail Porus

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3, 7

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6, 8

Tafel 4



Tafel 5

Lythraceae gen. et spec. indet

Ordnung Myrtales

Abb. 1: LM, Äquatorialansicht

Abb. 2: LM, Polansicht

Abb. 3: REM, Äquatorialansicht

Abb. 4: REM, Detail Skulptur am Äquator, Porus

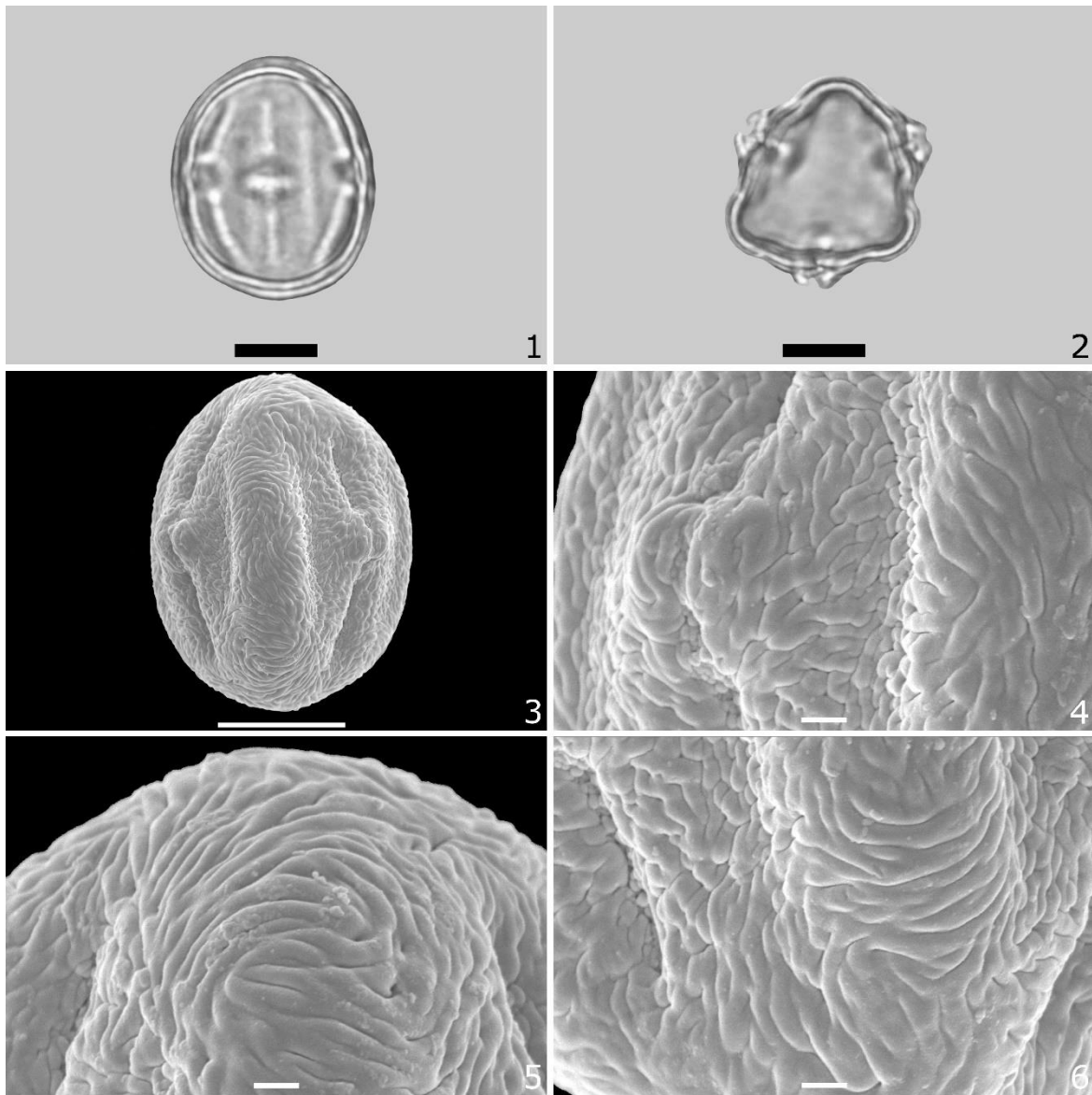
Abb. 5: REM, Detail Skulptur am Pol

Abb. 6: REM, Detail Skulptur am Pol

Maßstab balken: 10 μm in Abb. 1, 2, 3

Maßstab balken: 1 μm in Abb. 4, 5, 6

Tafel 5



Tafel 6

Thymelaeaceae gen. et spec. indet

Ordnung Malvales

Abb. 1: LM

Abb. 2: REM, Übersicht

Abb. 3: REM, Detail Skulptur

Abb. 4: REM, Detail Skulptur

Abb. 5: REM, Übersicht

Abb. 6: REM, Detail Skulptur

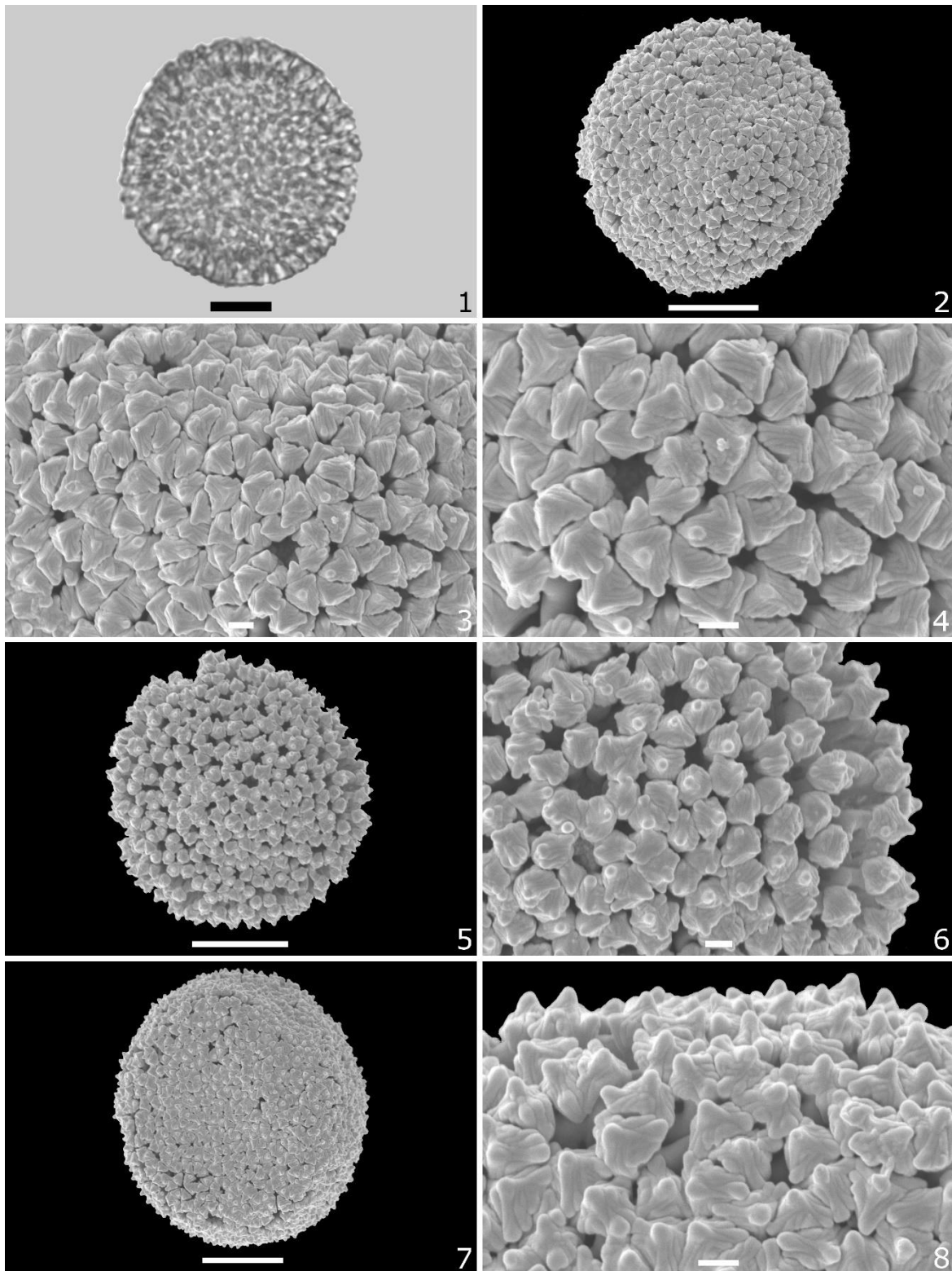
Abb. 7: REM, Übersicht

Abb. 8: REM, Detail Skulptur

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 5, 7

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 3, 4, 6, 8

Tafel 6



Tafel 7

Malvaceae gen. et spec. indet

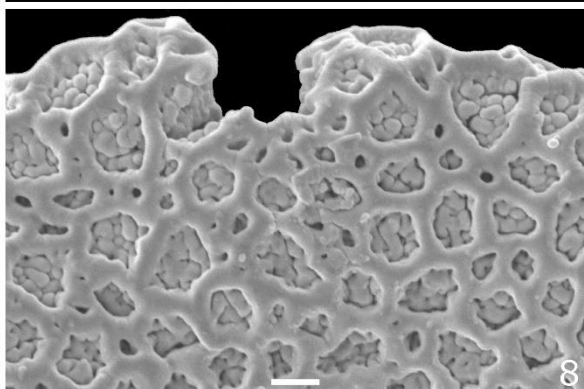
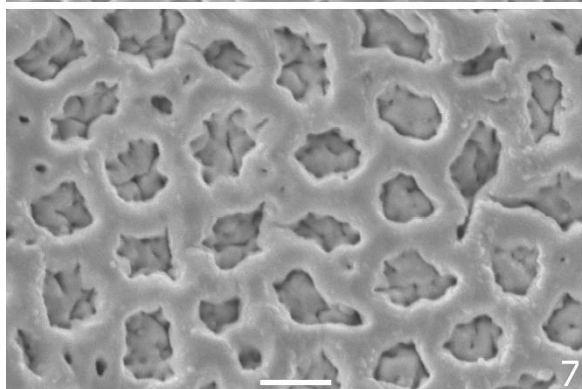
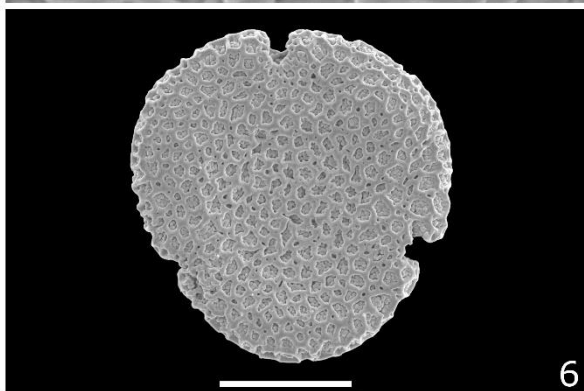
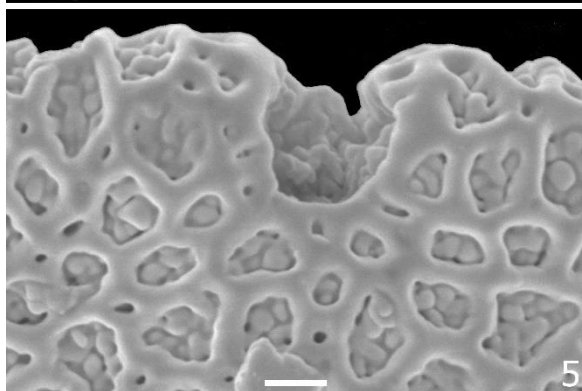
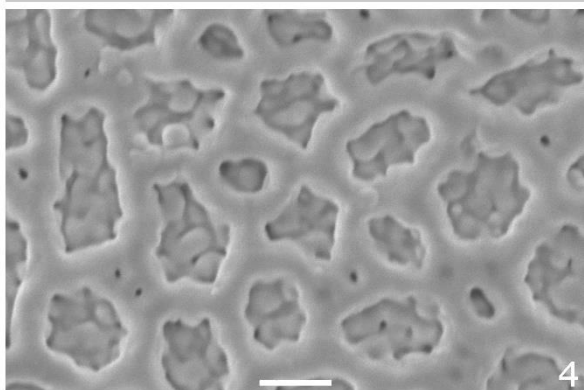
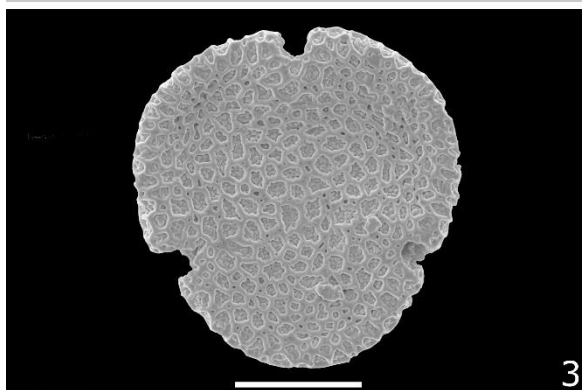
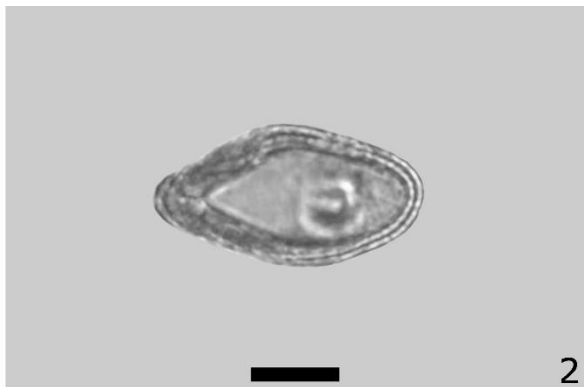
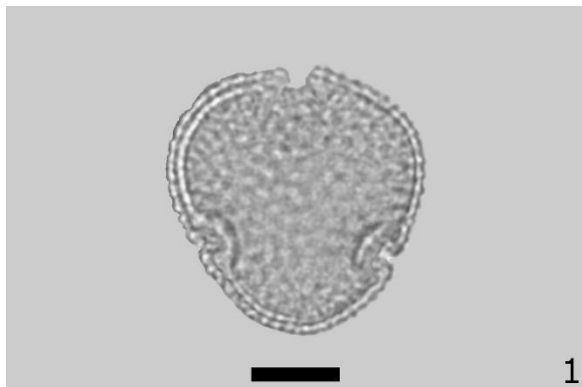
Ordnung Malvales

- Abb. 1: LM, Polansicht
- Abb. 2: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 3: REM, Polansicht, distal
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur, distal
- Abb. 5: REM, Detail Porus, distal
- Abb. 6: REM, Polansicht, proximal
- Abb. 7: REM, Detail Skulptur, proximal
- Abb. 8: REM, Detail Porus, proximal

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3, 6

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 7, 8

Tafel 7



Tafel 8

Tilia sp.

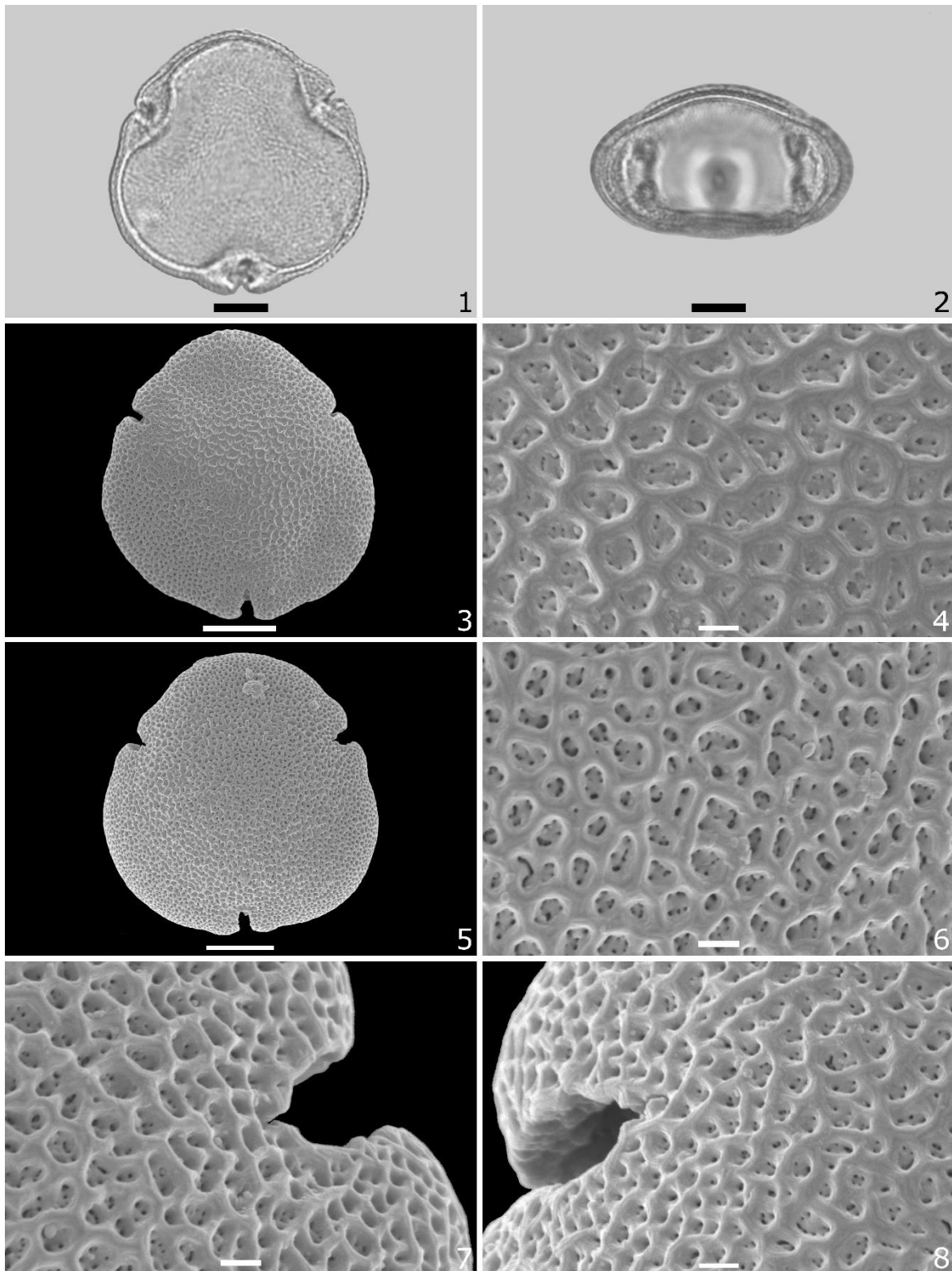
Tilioideae, Ordnung Malvales

- Abb. 1: LM, Polansicht, distal
- Abb. 2: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 3: REM, Polansicht, distal
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur, distal
- Abb. 5: REM, Polansicht, proximal
- Abb. 6: REM, Detail Skulptur, proximal
- Abb. 7: REM, Detail Skulptur im Bereich der Apertur
- Abb. 8: REM, Detail Skulptur im Bereich der Apertur

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3, 5

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 6, 7, 8

Tafel 8



Tafel 9

Nyssa sp.

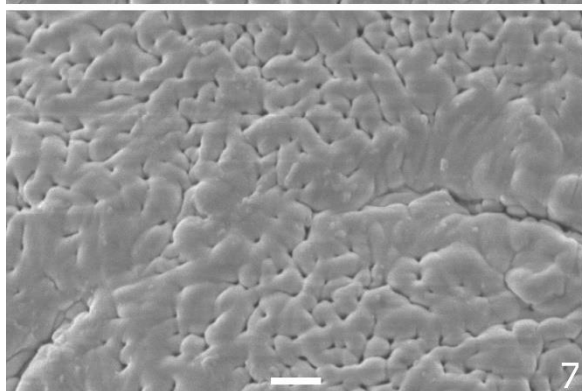
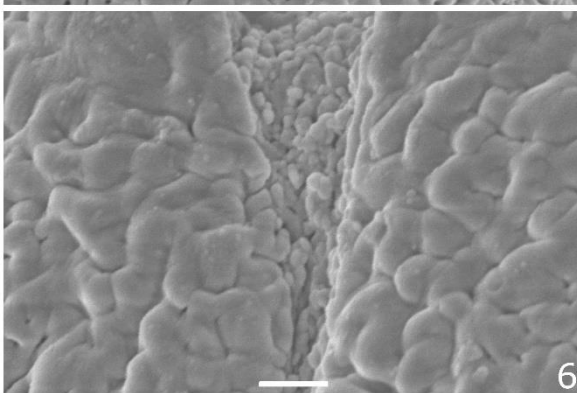
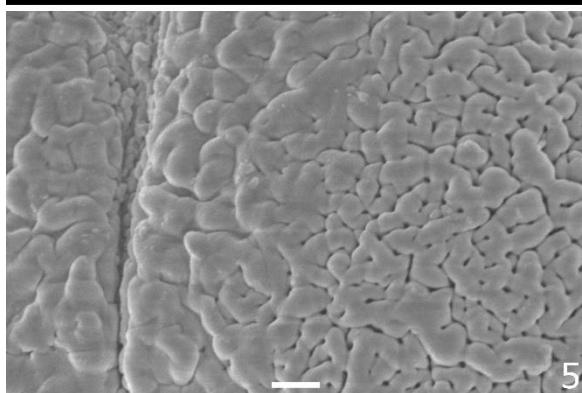
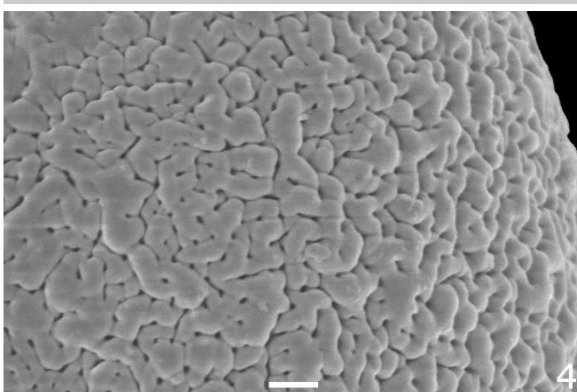
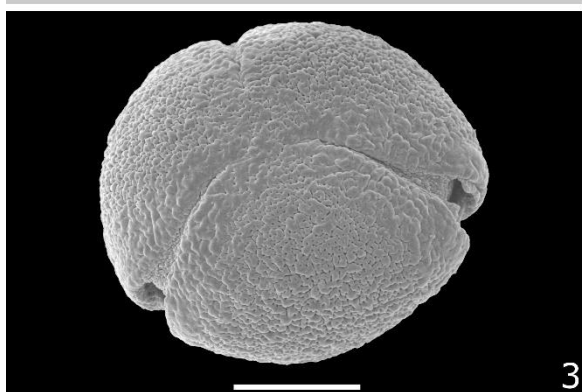
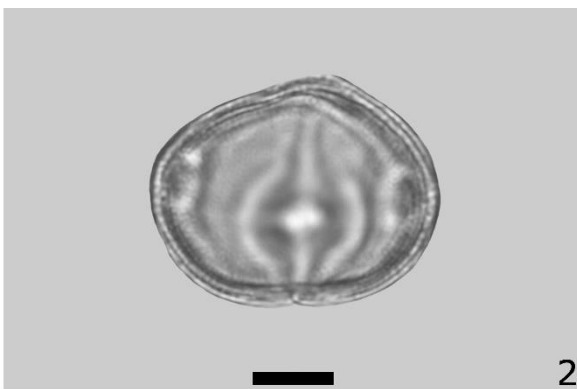
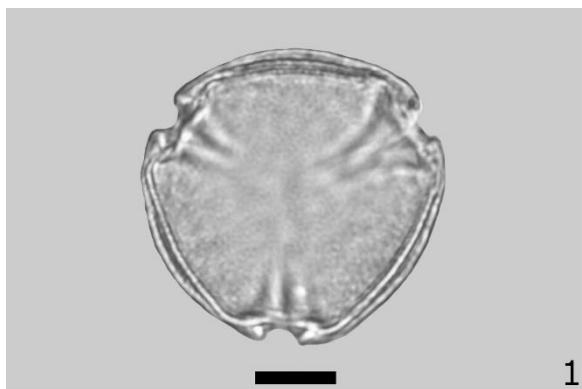
Nyssaceae, Ordnung Cornales

- Abb. 1: LM, Polansicht
- Abb. 2: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 3: REM, Polansicht
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur
- Abb. 5: REM, Detail Skulptur im Colpusbereich
- Abb. 6: REM, Detail Colpusmembran
- Abb. 7: REM, Detail Skulptur am Pol

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6, 7

Tafel 9



Tafel 10

Sapotaceae gen. et spec. indet

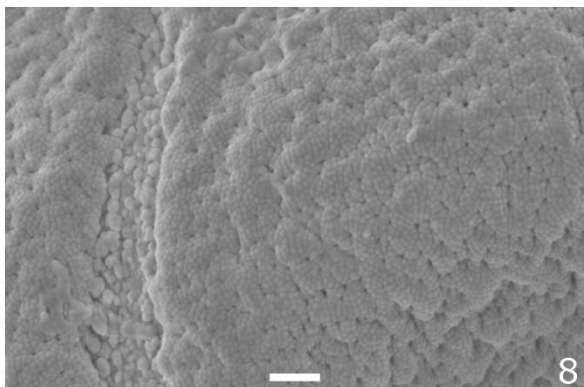
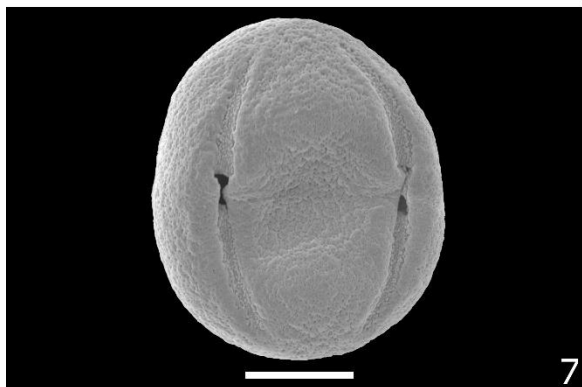
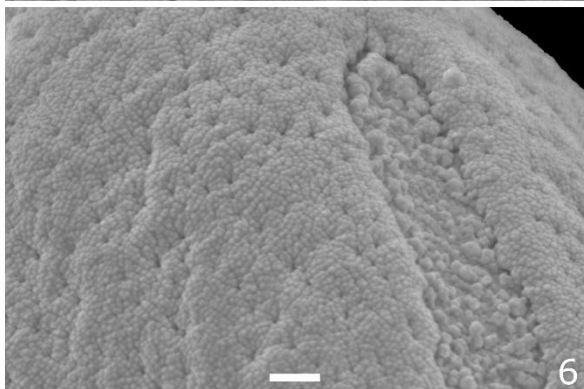
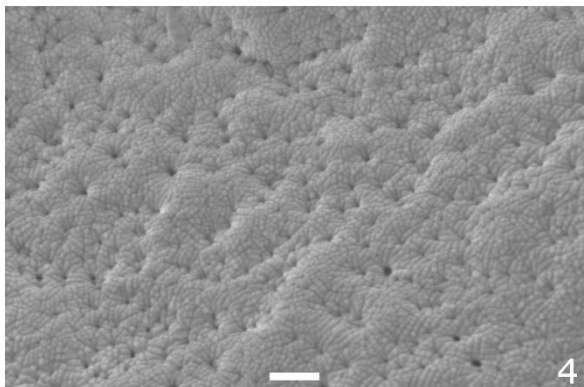
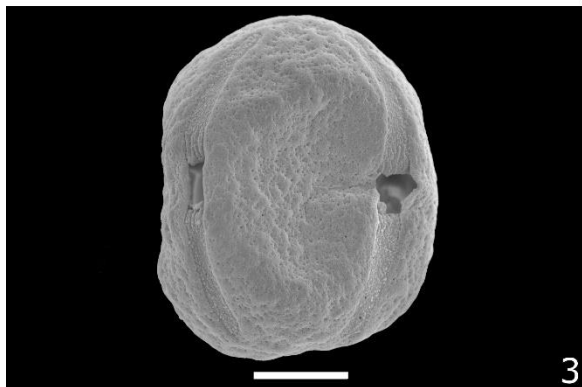
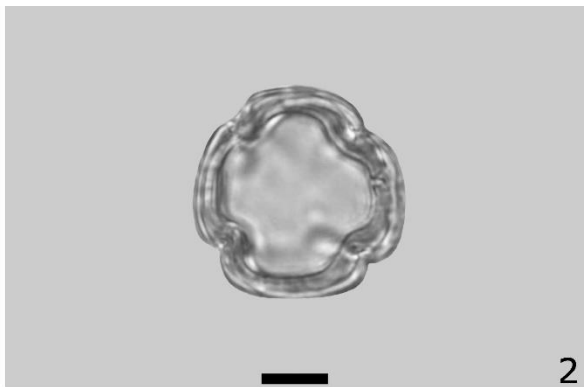
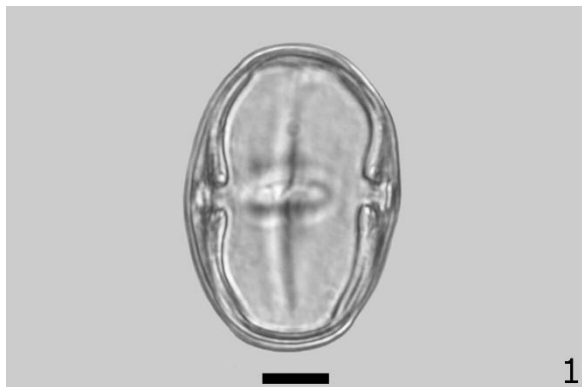
Sapotaceae, Ordnung Ericales

- Abb. 1: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 2: LM, Polansicht
- Abb. 3: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur
- Abb. 5: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 6: REM, Detail Colpusmembran
- Abb. 7: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 8: REM, Detail Colpusmembran

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3, 5, 7

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 6, 8

Tafel 10



Tafel 11

Sapotaceae gen. et spec. indet

Sapotaceae, Ordnung Ericales

Abb. 1: REM, Äquatorialansicht

Abb. 2: REM, Detail Porus

Abb. 3: REM, Äquatorialansicht

Abb. 4: REM, Detail Skulptur

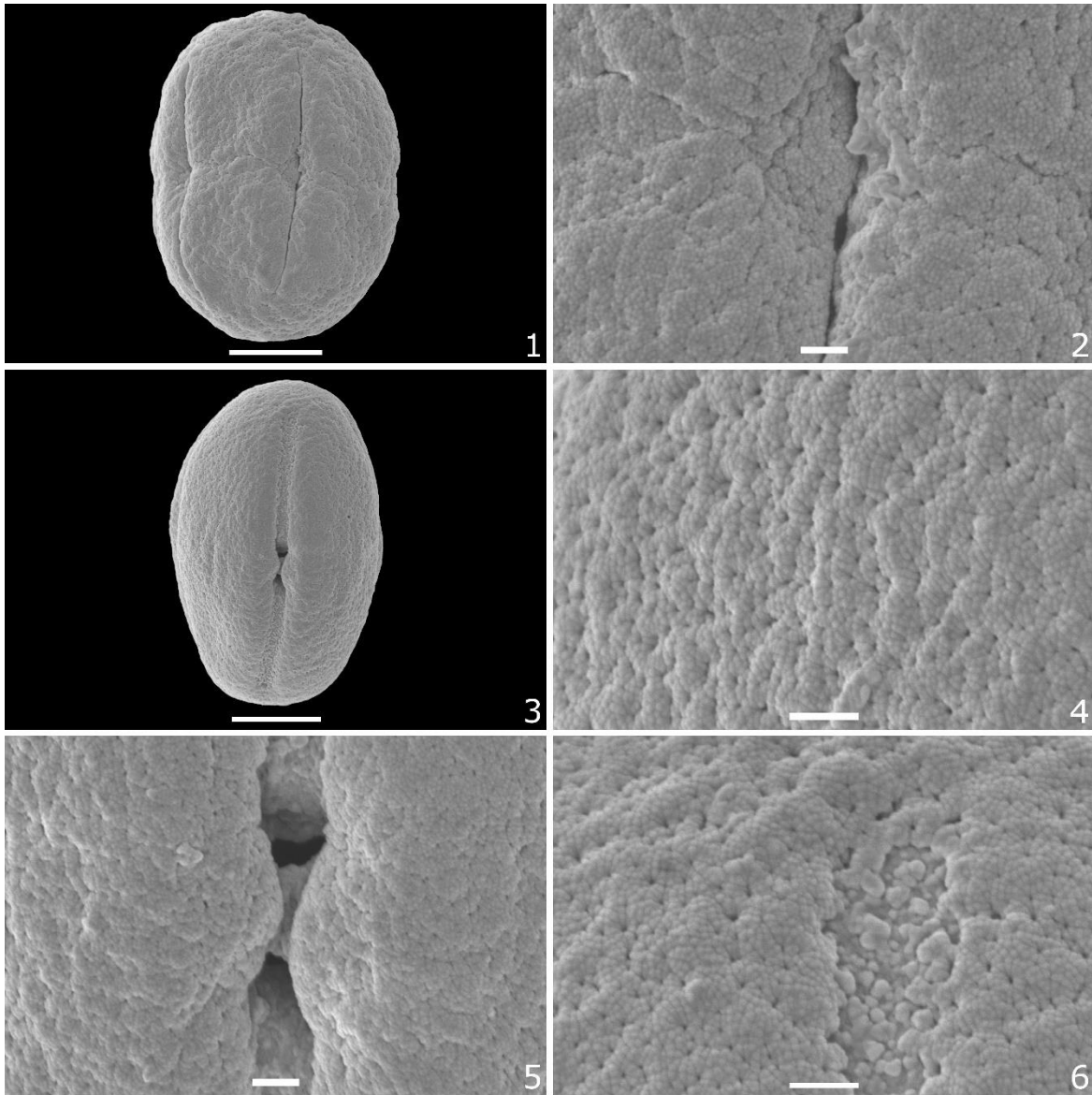
Abb. 5: REM, Detail Porus

Abb. 6: REM, Detail Colpusmembran

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 3

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 2, 4, 5, 6

Tafel 11



Tafel 12

Diospyros sp.

Ebenaceae, Ordnung Ericales

Abb. 1: LM, Äquatorialansicht

Abb. 2: LM, Polansicht

Abb. 3: REM, Äquatorialansicht

Abb. 4: REM, Detail Skulptur am Äquator, Colpus

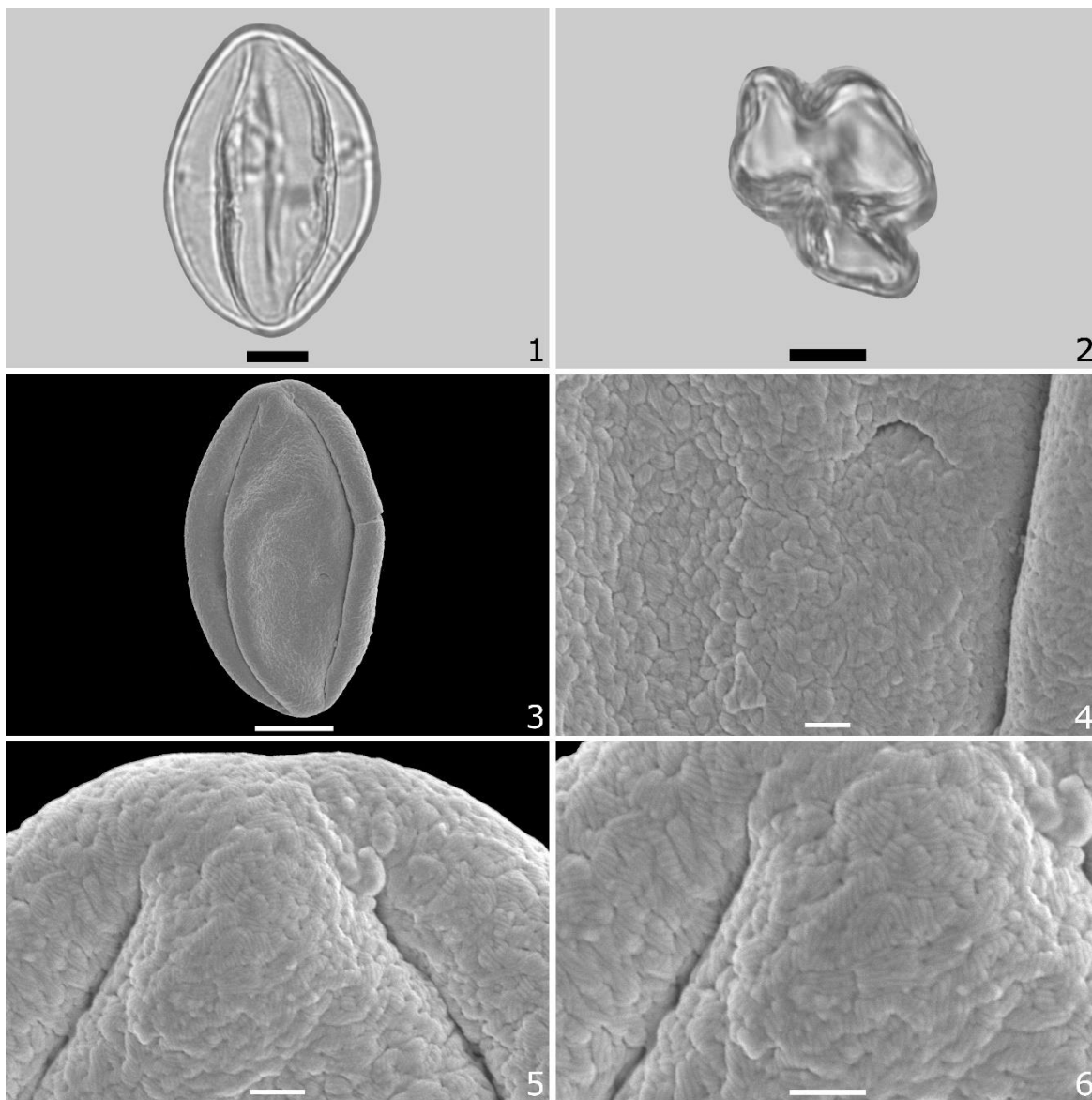
Abb. 5: REM, Detail Skulptur, Colpus

Abb. 6: REM, Detail Skulptur am Pol

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6

Tafel 12



Tafel 13

Gordonia sp.

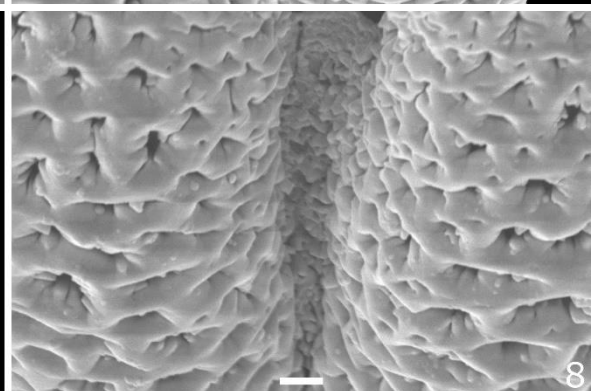
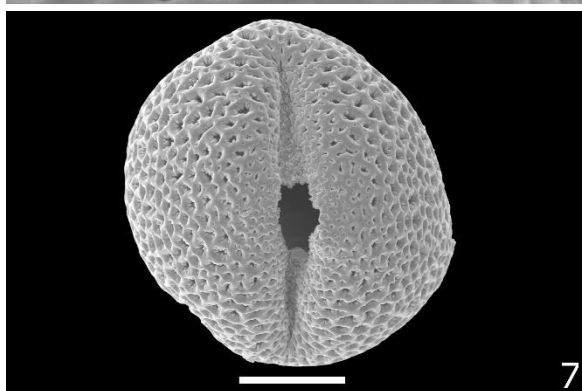
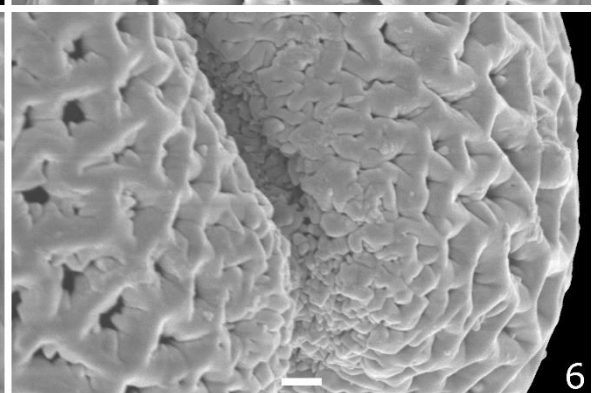
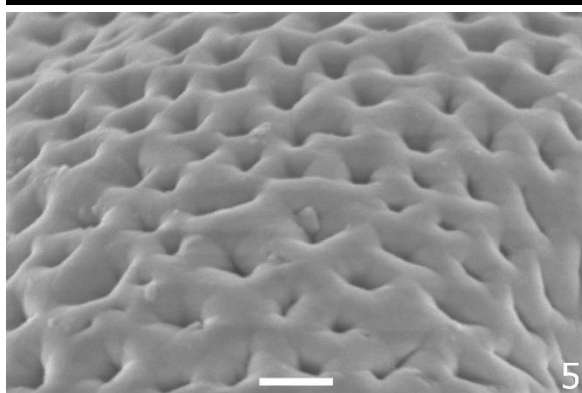
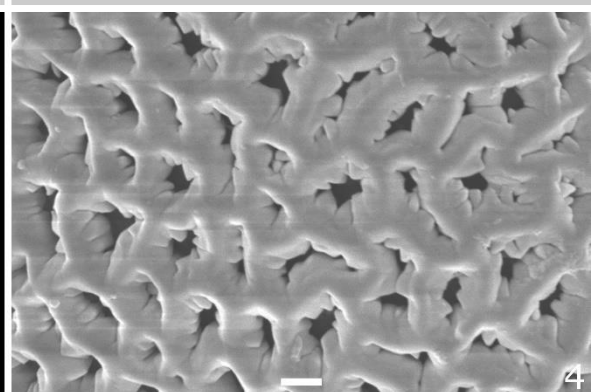
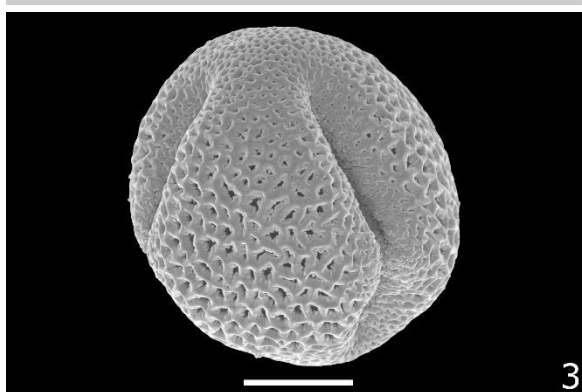
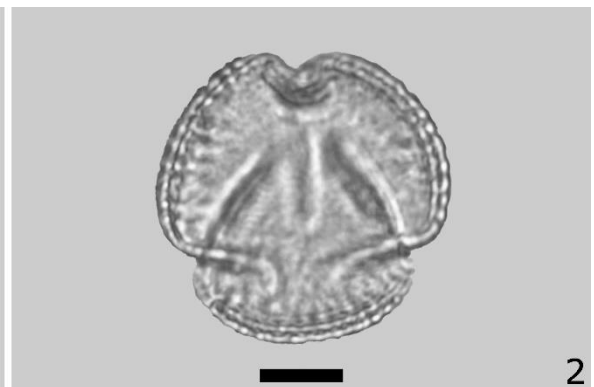
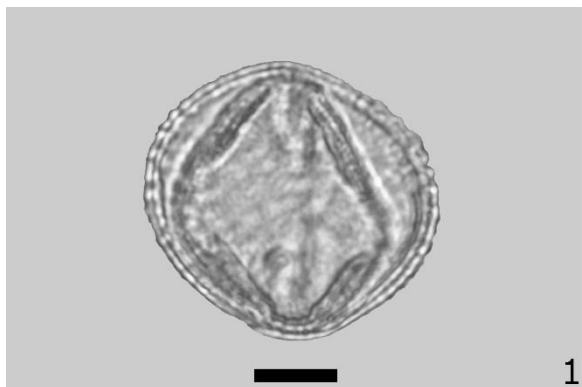
Theaceae, Ordnung Ericales

- Abb. 1: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 2: LM, Polansicht
- Abb. 3: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur am Äquator
- Abb. 5: REM, Detail Skulptur am Pol
- Abb. 6: REM, Detail Colpus und Porus
- Abb. 7: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 8: REM, Detail Colpus

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3, 7

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6, 8

Tafel 13



Tafel 14

Gordonia sp.

Theaceae, Ordnung Ericales

Abb. 1: REM, Polansicht

Abb. 2: REM, Detail Skulptur am Äquator

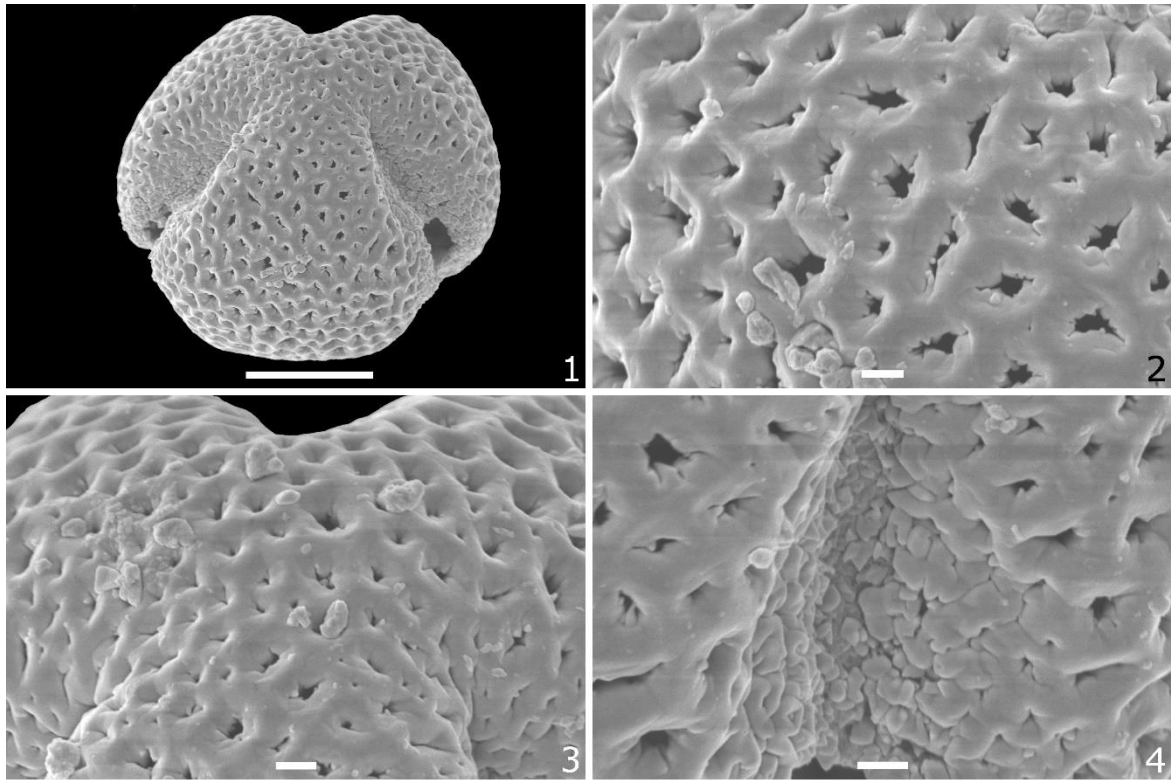
Abb. 3: REM, Detail Skulptur am Pol

Abb. 4: REM, Detail Colpus und Porus

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 2, 3, 4

Tafel 14



Tafel 15

Rhododendron sp.

Ericaceae, Ordnung Ericales

Abb. 1: LM, Äquatorialansicht

Abb. 2: LM, Polansicht

Abb. 3: REM, Polansicht

Abb. 4: REM, Detail Skulptur

Abb. 5: REM, Detail Colpus und Porus

Abb. 6: REM, Detail Skulptur mit Viscinfaden

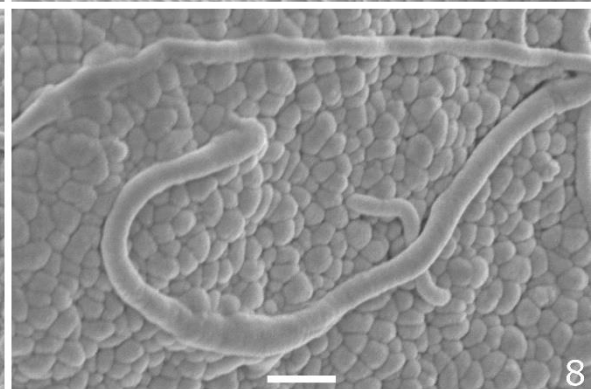
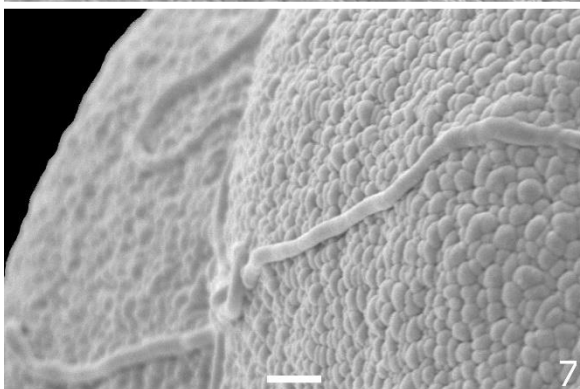
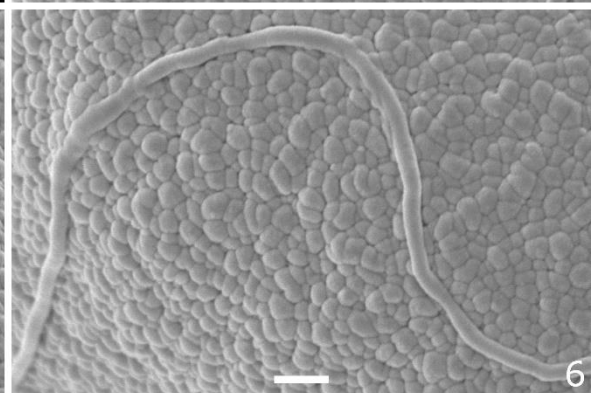
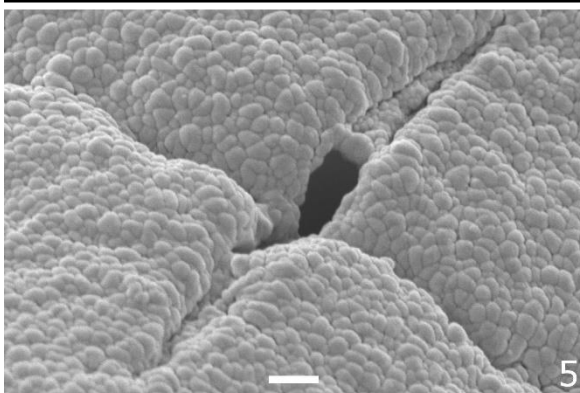
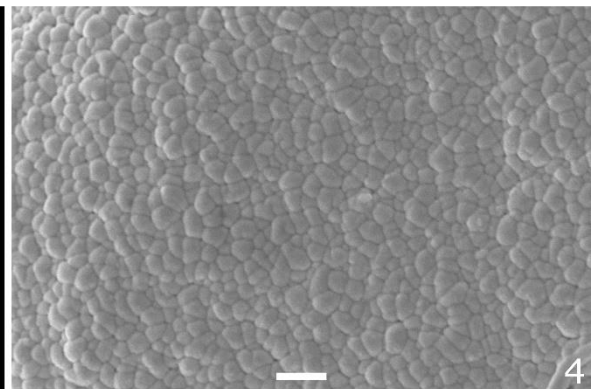
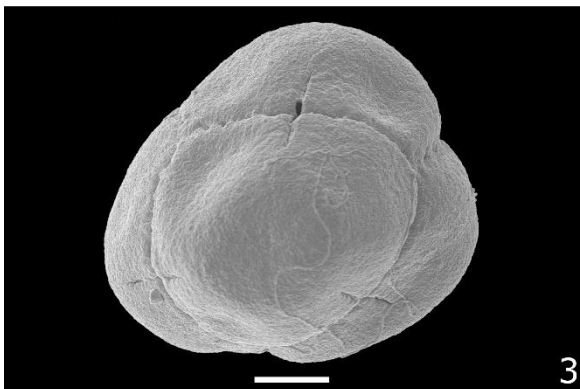
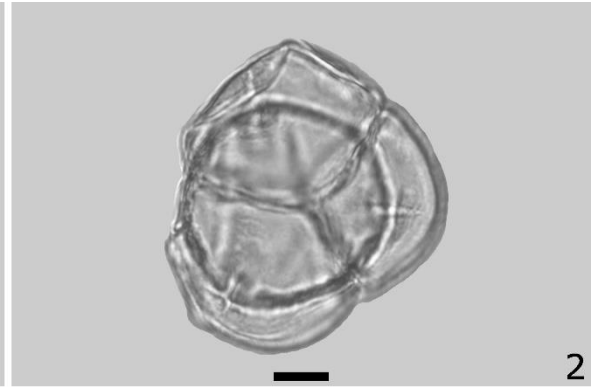
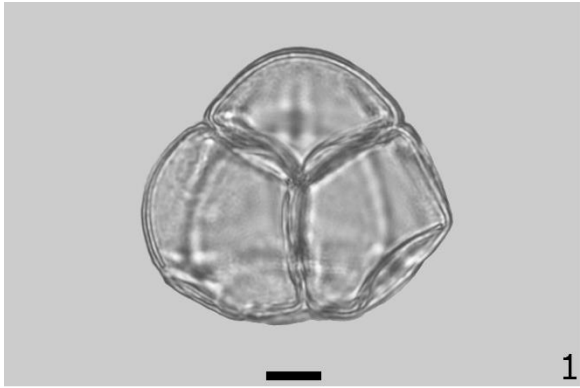
Abb. 7: REM, Detail Skulptur mit Viscinfaden

Abb. 8: REM, Detail Viscinfäden

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6, 7, 8

Tafel 15



Tafel 16

Eucommia sp.

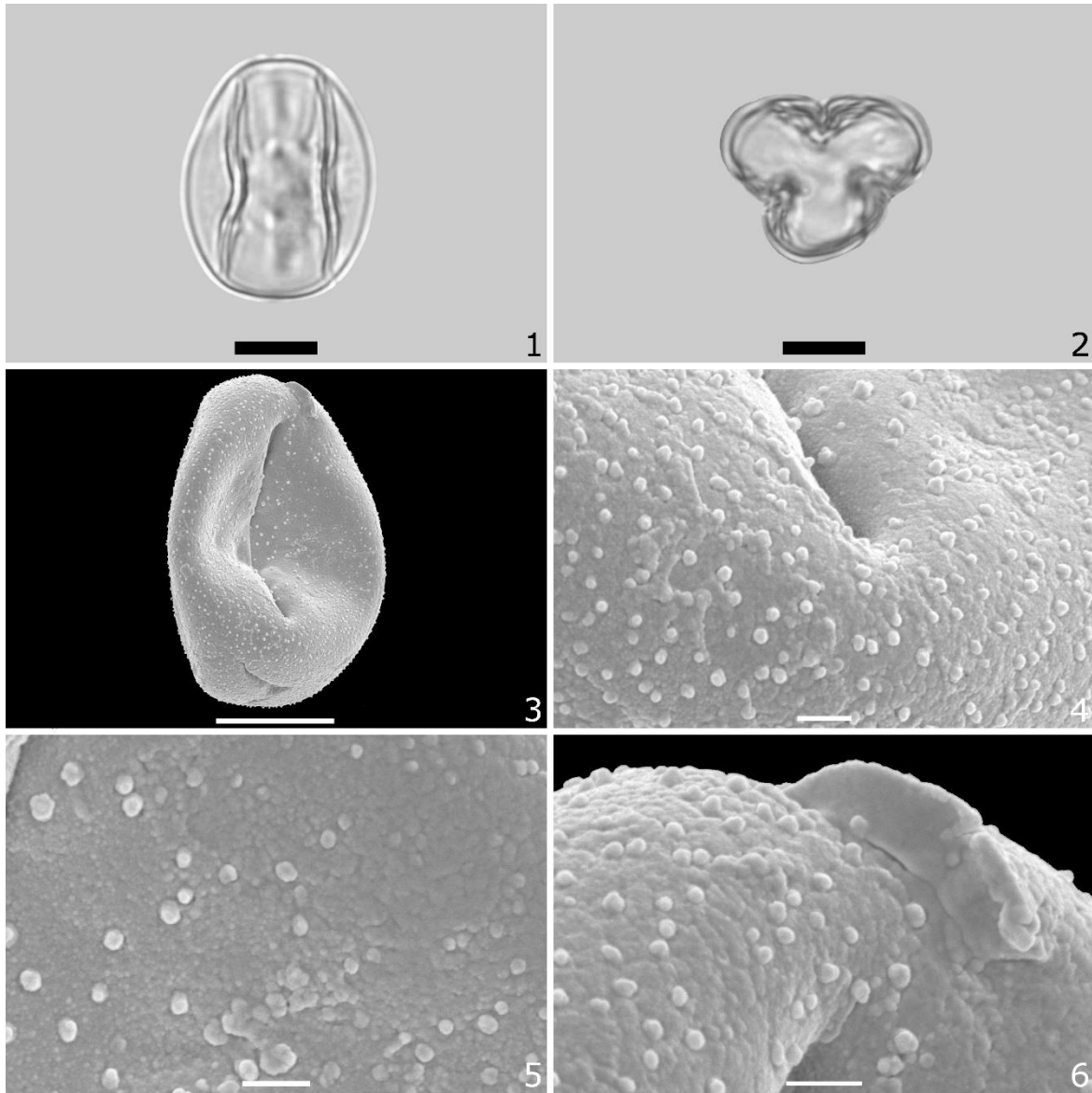
Eucommiaceae, Ordnung Garryales

- Abb. 1: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 2: LM, Polansicht
- Abb. 3: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur, Colpus
- Abb. 5: REM, Detail Skulptur
- Abb. 6: REM, Detail Pollenwand

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6

Tafel 16



Tafel 17

Araliaceae gen. et spec. indet

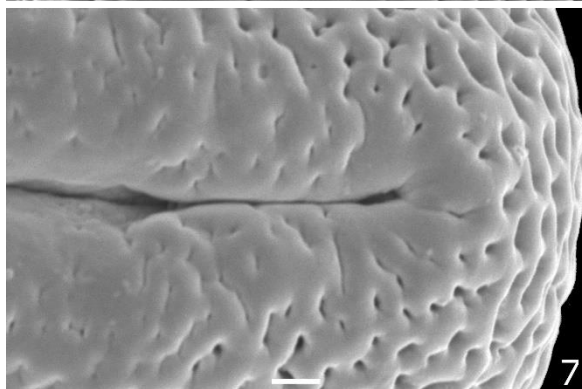
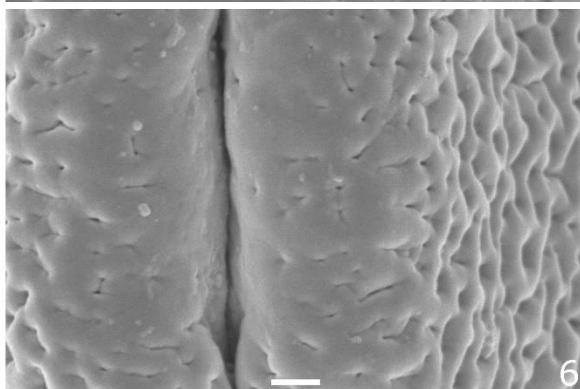
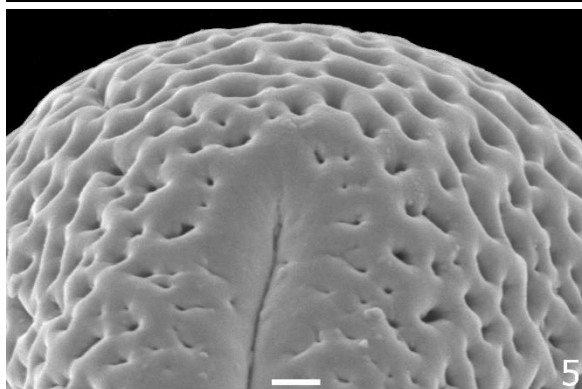
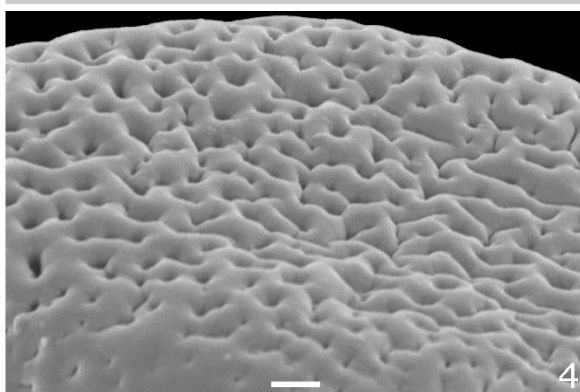
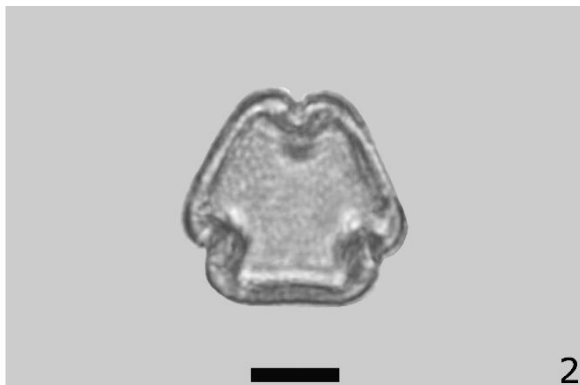
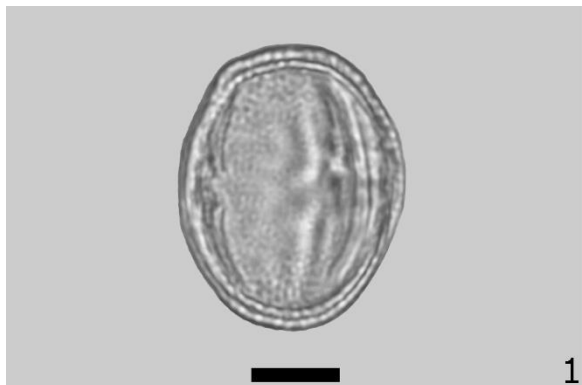
Araliaceae, Ordnung Apiales

- Abb. 1: LM, Äquatorialansicht
- Abb. 2: LM, Polansicht
- Abb. 3: REM, Äquatorialansicht
- Abb. 4: REM, Detail Skulptur
- Abb. 5: REM, Detail Pol mit Colpus
- Abb. 6: REM, Detail Colpus und Porus
- Abb. 7: REM, Detail Colpus

Maßstab balken: 10 µm in Abb. 1, 2, 3

Maßstab balken: 1 µm in Abb. 4, 5, 6, 7

Tafel 17



Abstract

The purpose of this thesis is to investigate and describe pollen of 15 different plant families, namely Iteaceae, Rhamnaceae, Fagaceae, Onagraceae, Lythraceae, Thymelaeaceae, Malvaceae, Tilioidae, Nyssaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Theaceae, Ericaceae, Eucommiaceae and Araliaceae. These pollen types were selected from a pollen sample, which was taken from the Brandon Lignite in Vermont, USA. The Brandon Lignite is a sedimentary assemblage, which is suggested to be Early Miocene in age (~20 Ma). To describe the pollen grains in terms of their morphology, the Single-Grain Technique according to ZETTER (1989) and FERGUSON et al. (2007) was applied. This technique consists of a combined LM (light microscopy) and SEM (scanning electron microscopy) investigation. The thesis begins with a characterisation of the habitat of the pollen sample and an explanation of the methods used. The following chapter provides a description of the plant families in regard to their classification, their general characteristics and their distribution. This is followed by a brief overview on pollen morphology and a list providing the terminology used for the description of the pollen. Results of the investigation are presented in the final chapter. In the Annex, edited pictures of the pollen grains, which are arranged in plates and were compiled for the purpose of this thesis, can be found.

Zusammenfassung

Ziele der vorliegenden Diplomarbeit sind die Untersuchung und Beschreibung von Pollenkörnern aus folgenden 15 Pflanzenfamilien: Iteaceae, Rhamnaceae, Fagaceae, Onagraceae, Lythraceae, Thymelaeaceae, Malvaceae, Tilioidae, Nyssaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Theaceae, Ericaceae, Eucommiaceae und Araliaceae. Die ausgewählten Pollentypen stammen aus einer Probe aus dem Brandon Lignite in Vermont, USA. Das Brandon Lignite ist eine Sedimentansammlung, von welcher angenommen wird, dass sie aus dem Unter-Miozän (~20 Mio.) stammt. Für die Beschreibung der Pollenkörner wurde die Einzel-Korn Technik nach ZETTER (1989) und FERGUSON et al. (2007) angewendet. Diese Technik besteht aus einer kombinierten lichtmikroskopischen (LM) und rasterelektronenmikroskopischen (REM) Untersuchung. Die Arbeit

beginnt mit einer Beschreibung des Fundortes der Pollenprobe und der verwendeten Methoden. Das darauffolgende Kapitel beschreibt die Pflanzenfamilien in Bezug auf ihre Systematik, ihre allgemeinen Merkmale sowie ihre Verbreitung. Anschließend folgen ein Überblick über den Aufbau eines Pollenkorns und eine Liste jener Termini, die für die Pollenbeschreibung in dieser Arbeit verwendet wurden. Das abschließende Kapitel präsentiert die Ergebnisse der Untersuchung. Im Anhang befinden sich die bearbeiteten und in Tafeln angeordneten Bilder der Pollenkörner, die im Rahmen dieser Diplomarbeit erstellt wurden.