

Pavel Tomšovic:

Bemerkungen zum Feinbau des Sporoderms und zu seiner Terminologie

Der Bau des Sporoderms gehört zu den beständigsten Merkmalen der Spore (die Bezeichnung Spore wird hier im allgemeinen Sinne benützt, cf. ERDTMAN 1952 : 3). Alle Forscher weisen auf die Wichtigkeit des Baues des Sporoderms hin, ob sie sich mit der Grundlagenforschung der Pollenmorphologie befassen, oder mit deren verschiedenen Anwendungen. Äussere Einflüsse können die Entwicklung und deshalb auch den Bau des Sporoderms nur sehr wenig beeinflussen. Das normale Sporoderm entwickelt sich auch bei ausgesprochen abnormen Bedingungen (TISCHLER 1908, WODEHOUSE 1935 : 136, DRAHOWZAL 1936 u. a.). Die Bildung des Sporoderms wurde noch nicht ganz aufgeklärt, offenbar aber ist sie eng mit den Vorgängen des Stoffwechsels in der reifenden Spore und in umliegenden Geweben verbunden. Diese Vorgänge sind genetisch fest verankert und unterliegen fast keinen äusseren Einflüssen. Die Stratifikation des Sporoderms und die damit zusammenhängende Skulptur können deshalb als emphytische Merkmale (WODEHOUSE 1935) bezeichnet werden.

In der letzten Zeit wurden die Kenntnisse über den Bau des Sporoderms durch die Anwendung von verschiedenen besser ausgenützten oder neu eingeführten Methoden vertieft (z. B. LO-Analyse, normale und ultradünne Schnitte des Sporoderms, Phasenkontrast, Elektronenmikroskopie). Mit der Anwendung dieser und durch die Einführung weiterer Methoden, sowie durch die Heranziehung von Material aus weiteren systematischen Gruppen werden diese Erkenntnisse zunehmen. Dadurch wird eine kritische Bewertung bisheriger Kenntnisse und auch eine Durcharbeitung der gebrauchten Terminologie erforderlich werden, auf deren Grundlage sich die Erforschung des Sporoderms weiter entwickeln könnte. Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag oder eine vorläufige Studie zu einer solchen Bewertung sein, welche auf bis jetzt veröffentlichten Angaben beruht. Sie befasst sich vor allem mit den Mikrosporen der Phanerogamen (resp. Pollenkörnern). Der Bau des Sporoderms bei den Kryptogamen ist noch nicht soweit bekannt, dass einzelne morphologische Elemente mit solchen der Phanerogamen homologisiert werden könnten (ERDTMAN 1954).

Bei der Gliederung des Sporoderms in einzelne Schichten ist es nötig, sich klar zu machen, welche Charakteristik und welche Unterschiede jede einzelne Schicht gegenüber den anderen haben muss. Die Unterschiede sind von verschiedener Wichtigkeit. Als Hauptunterschied ist die verschiedene ontogenetische Herkunft zu bezeichnen; an der Entstehung der Schichten können nämlich verschiedene Gewebe und Zellen teilnehmen. An der reifen Spore kann man diesen Unterschied nicht bemerken; dazu ist eine Beobachtung in verschiedenen Stadien der Entwicklung der Spore nötig. Solche Beobachtungen führte man bisher verhältnismässig selten durch. Ein weiterer Unterschied, welcher an der reifen Spore feststellbar ist, ist die verschiedene stoffliche Zusammensetzung der Schichten. Diese Unterschiede äussern sich in der verschiedenen Farbe und Lichtbrechung an der nativen Spore,

an der gefärbten Spore in der verschiedenen Färbbarkeit, am besten aber im Verhalten der einzelnen Schichten gegen chemische Reagentien. Eine weitere Unterscheidung ist mit Hilfe verschiedener Ultrastrukturen möglich. Die zuverlässigsten Angaben über die Ultrastruktur werden durch das Elektronenmikroskop gewonnen, manchmal zeigen sich die Unterschiede auch in verschiedener Färbbarkeit. Beobachtungen des Sporoderms in Röntgenstrahlen waren erfolglos (AFZELIUS 1956). Das letzte Kriterium für die Unterscheidung der Schichten ist die Lage zueinander, welches meistens mit bestimmten morphologischen Merkmalen verbunden ist. Das heisst, dass die Schicht dadurch bestimmt ist, dass sie ober und unter einer anderen Schicht liegt, und weiter dadurch, dass sie bestimmte morphologische Elemente oder deren Teile enthält.

Was die Termini betrifft, welche zur Beschreibung der Stratifikation des Sporoderms benützt werden, wird heutzutage meistens das System ERDTMANS (1952 u. a.) angenommen. Diese Weise der Bildung von Bezeichnungen hat ihre Vor- und Nachteile. Die Vorteile dieser Terminologie sind die verhältnismässige Kürze der Termini und hauptsächlich der logische Aufbau des ganzen Systems. Das System, welches IVERSEN und TROELS-SMITH (1950) und manche andere benützen (es ist auf der älteren Terminologie von ERDTMAN 1943 begründet), ist einfacher und praktischer, während die neue ERDTMANSche Terminologie mehr theoretisch, aber den morphologischen Gegebenheiten eher entsprechend ist (SITTE 1957). Schon FRITZSCHE (1837 : 28) bemerkte bei der Bildung der Grundbezeichnungen, dass es nötig ist, einzelne Häute der Pollenkörner so zu bezeichnen, dass sie „bequem und wohlklingend“ sein und dass sie insbesondere eine leichte Kombination bei einer weiteren Unterteilung der Schichten ermöglichen sollen. Diesen Ansprüchen entspricht die ERDTMANSche Terminologie völlig. Eventuelle Ergänzungen und Revisionen sollten immer von dem erwähnten System ausgehen. Im allgemeinen aber ist die Priorität der Termini, wie allgemein in der Morphologie, nicht verbindlich. Das einzige Kriterium ist ihre von verschiedenen Standpunkten betrachtete Eignung.

Es ist noch nötig, die grammatische Form der Namen der Sporodermschichten zu erwähnen. Die ursprünglichen Termini, die FRITZSCHE benützte, hiessen Exine und Intine. FRITZSCHE erwog die Möglichkeit einer einfachen Übertragung in das Lateinische und die Weltsprachen. Die Lateinisierung auf „Exinium“ und „Intinum“ (STRASBURGER 1882) ist überflüssig, wie FISCHER (1890) bemerkt. Auch in der lateinischen Terminologie kann man die Grundform, sowie davon abgeleitete Bezeichnungen in der Form „*exina*, *ae*, *f*“ benützen. Diese Form steht den romanischen und germanischen Formen nahe, die mit der Silbe *-e* enden, und ist identisch mit den slawischen Formen mit der Endsilbe *-a*. Diese Form erlaubt auch eine leichte Bildung von Ableitungen.

Die ganze Sporenmembran wird mit dem passenden Terminus *Sporoderm* bezeichnet (BISCHOFF 1842 : 595, ERDTMAN 1952). Die beiden Hauptschichten des Sporoderms wurden zum ersten Mal von KOELREUTER (1761 : § 2) in seiner klassischen Arbeit über die sexuelle Fortpflanzung der Pflanzen unterschieden. Später wurden die zwei Schichten des Sporoderms durch eine Reihe von Forschern beobachtet (die wichtigsten sind BRONGNIART 1827 und MOHL 1834), ohne dass sie die Schichten anders als „innere“ und „äussere“ nannten. Die heute gebrauchten Termini Exine und Intine stammen von FRITZSCHE (1837). Die Benützung dieser Termini hat sich allgemein eingebürgert.

Als *Intine* wird die innerste Schicht des Sporoderms bezeichnet, die aus Pektinstoffen und Zellulose zusammengesetzt und in Säuren und Laugen löslich ist. Ausführlichere Angaben über das Verhalten der Intine gegenüber Chemikalien bringt FISCHER (1890 : 8). Die Detailbeobachtungen der Intine wurden vernachlässigt, weil sie weder bei den fossilen, noch bei den mazerierten

(azetolysierten) Sporen vorhanden ist. Die Intine ist eine typische Primärmembran, die ausschliesslich durch den Protoplasten der Spore gebildet wird. Die Zellulose ist als Fibrillennetz angeordnet, welches durch Pektine imprägniert ist (SITE 1953, ROWLEY 1959). ROWLEY 1959 hat in der Intine des Commelinaceen-Pollens ultramikroskopische Perforationen festgestellt. Die Intine ist eng mit den Lebenserscheinungen des Protoplasten der Mikrospore verbunden und nimmt an der Bildung des keimenden Pollenschlauches teil.

Bei manchen Pflanzen wurde eine zweischichtige Intine beschrieben (FRITZSCHE 1837, MANGIN 1889a, MÜLLER-STOLL 1948, 1956, ELLIOT 1951, KUPRIJANOVA 1955, 1956). Die innere Schicht hat die Eigenschaften der Intine, welche oben angeführt sind; KUPRIJANOVA (1955) nennt sie *Eu-intine*. Die äussere Schicht ist stärker, oft mit Verdickungen. Sie wird vorwiegend von Pektin gebildet, weswegen sie stark verquillt. FRITZSCHE (1837) nannte diese Schicht *Exintine*.

MANGIN (1889b) beschreibt eine Kallose-Substanz („substance calleuse“) zwischen Exine und Intine. Die Kallose nimmt an der Bildung der Pollenschlauchmembran teil; im ruhenden Pollenkorn wurde sie bis jetzt nicht gefunden.

Die äussere Schicht des Sporoderms, die *Exine*, ist im Gegensatz zur Intine in Säuren und Laugen unlöslich und färbt sich intensiv mit Anilinfarben (besonders mit basischen). Die Exine besteht aus Sporopolleninen, d. s. hochpolymerisierte Terpene ähnlich dem Kutin, aber von bisher unbekannter genauer Zusammensetzung (ausführlicher ZETSCHÉ 1932 u. a., KWIATKOWSKI et LUBLINER-MIANOWSKA 1957, MADER 1958). Andere Stoffe wurden in der Exine bis jetzt nicht nachgewiesen. Die EM-Aufnahmen zeigen keine Fibrillenultrastruktur, die für Cellulose charakteristisch ist.¹⁾ Auch polarisationsmikroskopische Untersuchungen (SITE 1959) ergaben dasselbe Resultat. AFZELIUS (1956) hält die Anwesenheit von Pektinstoffen in der inneren Schichte der Exine für möglich.

Die Geschichte der Unterscheidung und Bezeichnung einzelner Schichten der Exine ist verwickelt. FRITZSCHE (1837) bezeichnete die innere, homogene Schicht der Exine als „Membran“ und die äussere als „Überzug der Exine“ (bezieht sich auf eine Exine mit tektatem Aufbau). FISCHER (1890) unterschied wohl die beiden Schichten, beschrieb deren verschiedene Färbbarkeit und verschiedenes Verhalten gegen Chemikalien, aber er lehnte es ausdrücklich ab, ihnen eigene Bezeichnungen zu geben. Anderer Ansicht ist POTONIÉ (1934); er verwendet für die innere Schicht FRITZSCHEs Bezeichnung *Intexine*, für die äussere Schicht prägt er einen neuen Terminus *Exo-exine* (*Intexine* im ursprünglichen Sinne von FRITZSCHE, hat jedoch eine andere Bedeutung, siehe weiter unten). Die von früheren Autoren benützten Bezeichnungen wurden aber nicht weiter allgemein verwendet. Erst ERDTMAN (1943) bildete die Bezeichnungen *Ektexine* und *Endexine*, logisch, verständlich und bis jetzt von manchen Autoren benützt. Später änderte ERDTMAN (1948) diese Bezeichnungen ab und prägte die Kurzformen *Sexine* (*sculpturata exina*) und *Nexine* (*non sculpturata exina*), was wahrscheinlich auf die Notwendigkeit, weitere Schichten mit den Vorsilben *ekto-* und *endo-* zu bezeichnen, zurückging.

¹⁾ Die verschieden gute Widerstandsfähigkeit der Pollen- und Sporen-Exinen fossiler und rezenter Proben liess sich sowohl durch einen verschieden grossen Anteil anderer leicht zersetzbarer Stoffe, als auch durch verschieden hohen Polymerisationsgrad der Sporopollenine erklären.

FAEGRI (1956, 1957) befürwortet die Erhaltung der ursprünglichen Bezeichnungen aus dem Jahre 1943 und gibt dafür eine Reihe von Gründen an. Auch wenn die Gründe im wesentlichen richtig sind, bleibt hier die komplizierte Formung von Zusammensetzungen (es würden Bezeichnungen wie „Ektoektexine“ und andere entstehen), welche die Annahme der neuen ERDTMANSchen Terminologie unterstützt.

In der Nexine unterscheiden ERDTMAN und seine Mitarbeiter zwei verschiedene Schichten: die *Ektionexine*, meistens dick, mit schwächerer Lichtbrechung, und die *Endonexine*, meistens dünn, mit starker Lichtbrechung. Andere Autoren dagegen (FAEGRI 1956, 1957, KUPRIJANOVA 1956, VAN CAMPO 1957) halten die Nexine (= Endexine) für eine einfache Schicht. Zur Klärung dieser Frage wird es nützlich sein, den wirklich beobachteten Bau der Exine ohne Rücksicht auf die betreffende Terminologie zu behandeln. Vor allem wurde eine innere Schicht gefunden, in welcher nach EM-Untersuchungen das Sporopollenin eine lamelläre Ultrastruktur aufweist. Im äusseren Teil ist die Ultrastruktur des Sporopollenins körnig und kompakter (AFZELIUS, ERDTMAN et SJÖSTRAND 1954, AFZELIUS 1955, 1956)¹). Der äussere Teil färbt sich stärker mit Anilinfarben als der innere (FISCHER 1890, FAEGRI 1956, KUPRIJANOVA 1956). Weitere Aufklärung können einige angaben von AFZELIUS bringen. In den erwähnten Arbeiten wird ausschliesslich die Terminologie ERDTMANS benützt; an einigen Stellen bemerkt AFZELIUS jedoch, dass sich die Ektionexine durch ihre Ultrastruktur von der Endonexine unterscheidet, dagegen mit der Sexine übereinstimmt (z. B. AFZELIUS 1956 : 30). Auf diese Inkonsequenz weist FAEGRI (1956) hin und bemerkt, dass es erwünscht wäre, eine dritte Bezeichnung zu haben, welche die beobachtete Tatsache respektieren sollte. Mit Rücksicht auf die Kriterien zur Unterscheidung der Schichten, wie sie formuliert wurden, ist es nötig, die „Ektionexine“ derjenigen Schicht zuzuordnen, mit welcher sie in der Ultrastruktur übereinstimmt, das heisst der Sexine. Dann wäre die Nexine der Endonexine gleichzusetzen, sie wäre einschichtig, was mit der Konzeption von FAEGRI und KUPRIJANOVA übereinstimmen würde. Dasselbe geht aus SITTEs Schema hervor (1957, Abb. VI. 26). Nach dieser Revision würde die Sexine aus drei Schichten bestehen, die nur topographisch-morphologisch definiert werden: 1. die innere Schicht (die ehemalige Ektionexine ERDTMANS 1948), der Nexine eng anliegend; sie bildet den Grund der Skulpturelemente („foot layer“ FAEGRI 1956). 2. die mittlere Schicht, welche genau der Endosexine ERDTMANS entspricht. 3. die äussere Schicht welche genau der Ektosexine ERDTMANS entspricht.

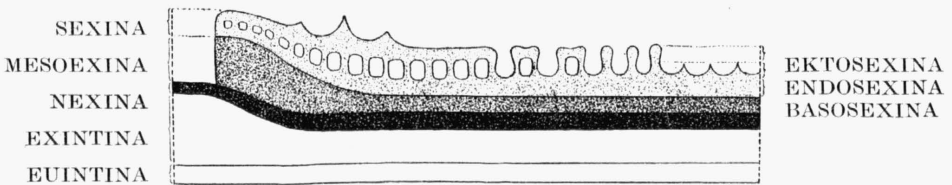


Abb. 1. Schematische Darstellung der Gliederung des Sporoderms

¹) SITTE (1959) setzt auf Grund von polarisationsmikroskopischen Beobachtungen voraus, dass auch das „granuläre“ Sporopollenin aus Lamellen zusammengesetzt ist, die aber feiner und dichter und daher schlechter unterscheidbar sind.

Der geänderten Einteilung der Exine muss auch die Terminologie angepasst werden. Die innerste Schicht kann weiter als *Nexine* im Sinne KUPRIJANOVA bezeichnet werden (= nexine ERDTMAN p. p., = endexine FAEGRI). Die äusseren Schichten werden unter der Bezeichnung *Sexine* zusammengefasst, auch im abgeänderten Sinne von KUPRIJANOVA (1956). Die Bezeichnungen *Ektosexine* und *Endosexine* bleiben im ursprünglichen Sinne von ERDTMAN erhalten. Es wäre noch die innere Schicht der Sexine, "foot layer" nach FAEGRI, Ektonexine nach ERDTMAN zu benennen. Weil sie keine internationale Bezeichnung hat, wird der Terminus *Basosexine* vorgeschlagen, welcher in Anlehnung an die ERDTMANSche Terminologie gebildet wird. Es ist möglich, dass die vorgeschlagene Lösung nicht für alle Typen des Sporoderms brauchbar sein wird. Sie entspricht aber wenigstens den Typen, für welche Angaben nach EM-Untersuchungen vorliegen. Die Gliederung des Sporoderms nur auf Grund der Lichtmikroskopie kann zu keiner endgültigen Lösung führen.

Eine weitere Untergliederung der Schichten, hauptsächlich der Ektosexine, ist noch nicht ausgearbeitet. Wahrscheinlich wird sie bei der weiteren Bearbeitung nötig sein, wenigstens bei einigen Gruppen der Phanerogamen mit einer kompliziert gebauten Sexine.

AFZELIUS (1955) stellte bei *Clivia miniata* in der äusseren der genannten Schichten einen Stoff fest, welcher gegen Säuren nicht widerstandsfähig ist. Ebenso fand ROWLEY (1959) einen ähnlichen Stoff bei den Commelinaceen; er vermutet, dass dieser Stoff seinen Ursprung im Tapetum hat. Einen ähnlichen Stoff bemerkte KUPRIJANOVA in den Höhlungen der tektaten Exine bei der Gattung *Gossypium*. Mit Rücksicht auf die chemische Verschiedenheit könnte dieser Stoff als selbständige Schicht gelten (AFZELIUS-Schicht nach KUPRIJANOVA 1956). Es handelt sich wahrscheinlich nur um Oel- oder Wachsüberzüge, die aber nicht als selbständige Schicht des Sporoderms bezeichnet werden können.

Die Sporen, die auch im reifen Zustande zu Tetraden verbunden bleiben, sind von einer selbständigen Membran umhüllt. Nach KUPRIJANOVA (1956) ist dies eigentlich die persistierende Membran der Pollenmutterzelle; sie wurde als *Synexine* bezeichnet. Obwohl sie sich nach KUPRIJANOVA durch ihre Eigenschaften der Exine nähert, muss sie mit Rücksicht auf ihre Herkunft als gleichwertige Schicht der Intine und Exine angereicht werden.

Eine völlig abweichende Stratifikation der Exine gibt JENTYSZ-SZAFEROWA (1928) für den Pollen von *Corylus*, *Myrica* und *Betula* an. Sie unterscheidet zwei starke Schichten (wahrscheinlich der Sexine und Nexine entsprechend) und drei dünnere, welche mit den starken nach dem Schema dünn—stark—dünn—stark—dünn wechsellagern. Die dünnen Schichten unterscheiden sich von den starken nur durch ihre grössere Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Chromsäure. Trotz der Verbesserung der Licht-Mikroskopie und der Anwendung der Elektronenmikroskopie wurde diese Anordnung bis jetzt nicht bestätigt. Eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen die Oxydation liesse sich durch eine grössere Dichte des Sporopollenins an den Oberflächen und der Trennungslinie der stärkeren Schichten erklären.

Ähnlich wird auch die Stratifikation des Sporoderms durch PFLUG (THOMSON-PFLUG 1953) beschrieben. Die Exine teilt er in Ekto- und Endexine ein, wobei aber jede Schicht aus mehreren Lamellen gebildet sein kann. Diese Lamellen sind entweder licht-optisch sichtbar (*lamellae conspicuae*) oder man kann sie nur mit dem Elektronenmikroskop feststellen (*lamellae oppressae*). Die Lamellen sind besonders in der Nähe von Poren und verstärkten Partien bemerkbar. (Auch ERDTMAN 1948 gibt für die Nexine drei Schichten an: Ekto-, Meso- und Endonexine, dabei ist die Mesonexine nur um die Poren sichtbar.)

Die Angaben der letzten Autoren weisen darauf hin, dass die lamelläre Ultrastruktur einiger Schichten der Exine, die durch EM-Untersuchungen festgestellt wurde, unter gewissen Umständen (chemische Behandlung, Fossilisation) optisch sichtbar werden kann. Das deutet auch PFLUG an, wenn er die Möglichkeit des Überganges der „lamellae oppressae“ in die „lamellae con-

spicuae“ und umgekehrt angibt. Diese Erscheinung wird wahrscheinlich durch die Quellung der Sporopollenine verursacht (MÜHLETHALER 1955).

Die äusserste Schicht des Sporoderms, *Perispor* oder *Perine*, wird verschieden gedeutet. Das liegt hauptsächlich an der ungenügenden Kenntnis der Entwicklung des Sporoderms. ERDTMAN (1948) benützt die Bezeichnung *Perine* für den Komplex der Sporodermispartien, welche durch die Tätigkeit des Periplasmodiums mit „perinogenen“ Tendenzen entstand. Ursprünglich wurde aber die Bezeichnung *Perispor* (*perisporium* RUSSOW 1872, *Perispor* FITTING 1900, HANNIG 1911 u. a., *perinium* STRASBURGER 1882, *epispor* TSCHISTIAKOFF 1877) nur zur Bezeichnung der äusseren Schichten der Sporenmembran von Pteridophyten und Bryophyten benützt, welche vom Periplasmodium produziert werden oder welche durch die Umwandlung der Primärmembranen der Spore entstehen. Es ist entweder locker, gefaltet oder liegt dem Exospor eng an. Allerdings wurde die Bezeichnung oft auch für die äusserste Schicht der Sporenmembran von Pteridophyten und Bryophyten ohne Rücksicht auf ihren Ursprung benützt. Einige Angaben (z. B. FITTING 1900) weisen auch darauf hin, dass sich das *Perispor* vom Exospor durch verschiedene stoffliche Zusammensetzung unterscheidet. Ob irgendwelche Elemente der Pollenmembran zur *Perine* (sensu ERDTMAN 1948) gehören, kann nur nach gründlicher Untersuchung der Ontogenese des Sporoderms entschieden werden. Über die Stoffe, welche die Perinenelemente bilden, gibt es keine Angaben. Die ganze Frage erfordert sowohl bei den Kryptogamen als auch bei den Phanerogamen weitere Forschung.

Zum Abschluss möchte ich eine Übersicht der wichtigen beschriebenen Schichten des Sporoderms (nebst einem Vorschlag zu seiner Einteilung) geben:

(Die Weise, in welcher die Termini und Synonymen angegeben sind, sowie auch die Abkürzungen, sind dieselben, wie sie in der Taxonomie, resp. Nomenklatur verwendet werden.)

I. Intina FRITZSCHE 1837

Die innerste Schicht des Sporoderms aus Pektin und Zellulose, in Säuren und Laugen löslich. Sie wird ausschliesslich durch den Sporenprotoplasten gebildet.

A. Euintina KUPRIJANOVA 1955

(= endintine ELLIOTT 1951)

Bei manchen Sporen die einzige Schicht der Intine, bei zweischichtigen Intinen die innere. Sie besteht aus Zellulosefibrillen, die mit Pektinstoffen imprägniert sind.

B. Exintina FRITZSCHE 1837

Bei zweischichtigen Intinen die äussere Schicht, stärker als die Euintine und ausschliesslich von Pektinen gebildet.

II. Exina FRITZSCHE 1837

Die äussere Schicht des Sporoderms, gebildet überwiegend vom Sporopolleninen, die gegen Säuren und Laugen widerstandsfähig sind. Ihre Entstehung ist bisher nicht genügend aufgeklärt.

A. Nexina ERDTMAN 1948 em. KUPRIJANOVA 1956

(= nexine ERDTMAN 1948 p. p., = endexine ERDTMAN 1943 p. p., = endonexine ERDTMAN 1948, = endexine FAEGRI 1956, 1957, = Intexine POTONIÉ 1934 non FRITZSCHE 1837, = Membran der Exine FRITZSCHE 1837, = mesine ROWLEY 1959)

Die ununterbrochene eng der Intine anliegende Schicht, mit geringer morphologischer Differenzierung (nur Verstärkungen oder dünnere Stellen). Sie besteht aus Sporopolleninen, welche eine lamelläre Ultrastruktur haben. Weil sie bei der Azetolyse etwas angegriffen wird, vermutet AFZELIUS (1956), dass sie auch Pektine oder andere wenig widerstandsfähige Stoffe enthält. Mit Anilinfarben färbt sie sich sehr schwach. Sie kommt im Sporoderm mancher Samenpflanzen vor. Manchmal kann sie überhaupt fehlen (ROWLEY 1959). Im extremen Fall kann die Exine allein aus der Nexine bestehen.

B. Mesexina ERDTMAN 1943

(= mesonexine ERDTMAN 1948, = mexina KUPRIJANOVA 1956, Intexine FRITZSCHE 1837 non POTONIÉ 1934)

Diese Schicht liegt der Nexine an und wurde nur bei einigen Dicotyledonen beobachtet. Nach KUPRIJANOVA (1956) färbt sie sich sehr intensiv mit Fuchsin, stärker als die Nexine und Sexine, und zeigt eine sehr grobe körnige Struktur, welche auch unter dem Lichtmikroskop sichtbar ist. Ihre Ultrastruktur und das Verhalten gegen Reagentien sind nicht bekannt. Daher wird sie vorläufig als gleichwertige Schicht zwischen die Nexine und Sexine eingeordnet.

C. Sexina ERDTMAN 1948 em. KUPRIJANOVA 1956

(= sexine + ektionexine ERDTMAN 1948, = ektexine FAEGRI 1956, = Exocexine POTONIÉ 1934, = Überzug der Exine FRITZSCHE 1837)

Der Komplex äusserer Partien der Exine, welche über der Nexine ev. über der Mesexine liegen, morphologisch reich differenziert. Sie kann in mehrere Schichten unterteilt sein und wird von Sporopolleninen körniger Ultrastruktur gebildet, welche kompakter als in der Nexine ist. Sie lässt sich mit Anilinfarben besser färben als die Nexine.

1. Basosexina mihi

(= ektionexine ERDTMAN 1948, = foot layer FAEGRI 1956)

Die unterste Schicht der Sexine, der Nexine eng anliegend. Sie bildet die Basis der höher liegenden Skulpturelemente oder Columellae. Oft ist sie sehr dünn, vielleicht fehlt sie in manchen Fällen überhaupt.

2. Endosexina ERDTMAN 1952

(= Isolierschicht POTONIÉ 1934)

Eine nicht geschlossene Schicht, zu der einfache Skulpturelemente, Basalteile der zusammengesetzten Skulpturelemente und das Tektum (sensu IVERSEN et TROELS-SMITH 1950) tragende Columellae gehören.

3. Ektosexina ERDTMAN 1952

Diese Schicht besteht aus den oberen Teilen der Pila (sensu ERDTMAN 1952) und jenen Skulpturen, welche durch Verschmelzung der Pila entstehen. Bei den komplizierten Sporen ist sie als \pm ununterbrochene Schicht (Tektum IVERSEN et TROELS-SMITH 1950 non ERDTMAN 1952, = Exolamelle POTONIÉ 1934, = tegillum ERDTMAN 1952) ausgebildet. Die Ektosexine enthält auch alle supraktekten Skulpturausbildungen, sofern sie nicht zur Perine gerechnet werden können.

III. Perina ERDTMAN 1948

(incl. Perispor RUSOW 1872, Episor TSCHISTIAKOFF 1877, Perinium STRASBURGER 1882)

Alle (äussersten) Teile des Sporoderms, die unzweifelhaft als Produkt des Periplasmodiums gelten können.

Die neuesten Arbeiten, welche sich mit der palynologischen Terminologie befassen (ANONYMUS 1958, ERDTMAN et VISHNU-MITRE 1958), weisen die Tendenz nach grösserer Vereinfachung der Terminologie auf, welche ihre Vereinheitlichung erleichtern soll. So betrachtet kann das vorgeschlagene System einer Kritik unterworfen werden. Dem Autor schwebte aber als leitendes Prinzip vor, dass die Terminologie nur ein Mittel des Ausdrucks beobachteter Tatsachen ist; sind die Tatsachen kompliziert, dann muss auch die Terminologie kompliziert sein.

Für die gefällige Durchsicht des Manuskripts, für wertvolle Bemerkungen, sowie für die Revision der deutschen Übersetzung bin ich Herrn Dozenten Dr. H. STRAKA (Kiel) verbunden. Für seine bereitwillige Hilfe erlaube ich mir meinen besten Dank auszusprechen. Frau Dozent Dr. B. PACLOVÁ (Praha) danke ich für die Beschaffung mir unzugänglicher Literatur.

Adresa autora: P. TOMŠOVIČ, Praha 15, Na dolinách 48.

Došlo: 13. VII. 1959.

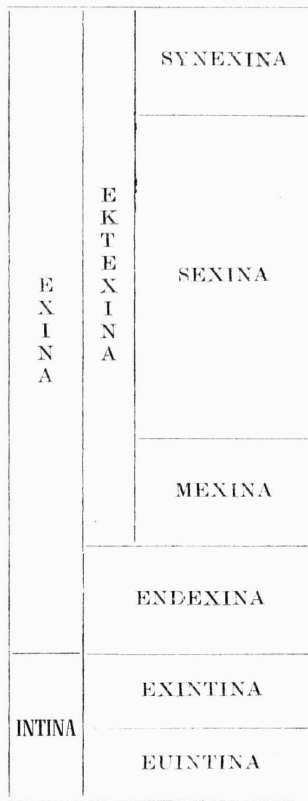
Literatur

- ANONYMUS (1958): Towards terminological unification in pollen and spore morphology. Grana palynol., Stockholm, 1/3 : 3—5.
- AFZELIUS, B. M. (1955): On the Fine Structure of the Pollen Wall in *Clivia miniata*. Bot. Not., Lund, 108 : 141—143.
- (1956): Electron-microscope investigation into exine stratification. Grana palynol., Stockholm, 1/2 : 22—37.
- AFZELIUS, B. M., ERDTMAN, G. et SJÖSTRAND, F. S. (1954): On the fine structure of the outer part of the spore, wall of *Lycopodium clavatum* as revealed by the electron microscope. Svensk bot. Tidskr., Stockholm, 48 : 155—161.
- BISCHOFF, G. W. (1842): Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde 2, p. 583 bis 1047, Nürnberg.
- BRONGNIART, A. (1827): Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogamiques. Ann. Sci. nat., Paris, 12 : 14—53, 145—172, 225—298.
- DRAHOWZAL, G. (1936): Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner. Österr. bot. Z., Wien, 85 : 241—269.
- ELLIOTT, C. G. (1951): Some notes on *Anthrotaxis*. Proc. Linn. Soc. New S. Wales, Sydney, 76 : 36—40.
- ERDTMAN, G. (1943): An Introduction to Pollen Analysis. 239 p., Waltham. (Neudruck 1952.)
- (1948): Did Dicotyledoneous Plants Exist in Early Jurassic Time? Geol. Fören. Stockholm Förhandl. 70 : 241—269.
- ERDTMAN, G. (1952): Pollen Morphology and Plant Taxonomy — Angiosperms. 539 p., Stockholm-Waltham.
- (1954): Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Bot. Not., Lund, 1954 : 65—81.
- ERDTMAN, G. et VISHNU-MITRE (1958): On terminology in pollen and spore morphology. Grana palynol., Stockholm, 1/3 : 6—9.
- FAEGRI, K. (1956): Recent trends in palynology. Bot. Rev., New York, 22 : 639—664.
- (1957): Morfologija pyl'cy dlja praktičeskich celej. (Pollenmorphologie für praktische Zwecke.) Bot. Žurnal, Moskva—Leningrad, 42 : 20—31.
- FISCHER, H. (1890): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollen. 72 p., Breslau.
- FITTING, H. (1900): Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella*. . . . Bot. Zeitung, Leipzig, 58 : 107—165.
- FREY-WYSSLING, A. (1959): Die pflanzliche Zellwand. Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- FRIITZSCHE, J. (1837): Über den Pollen. Mém. Acad. Sci. St. Petersburg (Sonderabdruck p. 1—112).
- HANNIG, E. (1911): Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicineen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, Jena, 103 : 321—346.
- IVERSEN, J. et TROELS-SMITH, J. (1950): Pollenmorfologiske definitioner og typer. Danm. geol. Unders. R. IV, København, 3/8 : 1—5.
- JENTYLS-SZAFER, J. (1928): La structure des membranes du pollen de *Corylus*, de *Myrica* et des espèces européennes de *Betula* et leur détermination à l'état fossile. Bull. Acad. polon. Sci. Lett., Cracovie, Cl. Sci. math. nat., Sér. B: Sci. nat. (Bot.) 1928 : 75—125.
- KOELREUTER, J. G. (1761—1766): Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.

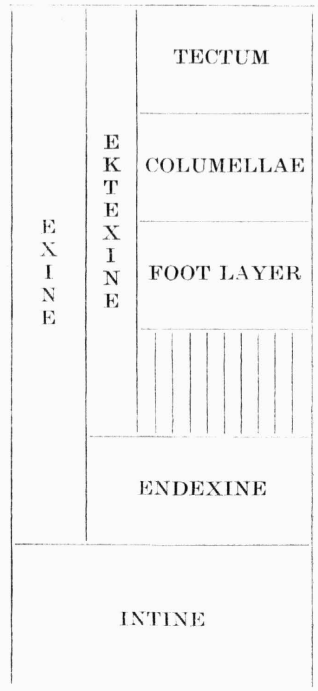
- KUPRIJANOVA, L. A. (1955): Palinologičeskije dannye k systematike bananov. (Palynologische Angaben zur Systematik der Bananen.) Dokl. Akad. Nauk SSSR, Moskva, 101 : 1131—1133.
- (1956): K voprosu o stroenii oboločki pylcevych zeren. (Zur Frage des Baues der Membranen der Pollenkörner.) Bot. Žurnal, Moskva—Leningrad, 41 : 1212—1216.
- KWIATKOWSKI, A. et LUBLINER-MIANOWSKA, K. (1957): Badania składu chemicznego pyłku. II. Badania blon pylkowych. (Investigation on the chemical composition of pollen. II. The study of the pollen membrans.) Acta Soc. Bot. Polon., Warszawa, 26 : 501—514.
- MADER, H. (1958): Cutin. — in Ruhland W.: Handbuch der Pflanzenphysiologie 10 : 270—281.
- MANGIN L. (1889a): Observations sur le développement du pollen. Bull. Soc. bot. France, Paris, 36 : 386—393.
- (1889b): Observations sur la membrane du grain de pollen mur. Bull. Soc. bot. France, Paris 36 : 274—284.
- MOHL, H. (1834): Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. 130 p., Bern.
- MÜHLETHALER, K. (1953): Untersuchungen über die Struktur der Pollenmembranen. Mikroskopie, Wien-München, 8 : 103—110.
- (1955): Die Struktur einiger Pollenmembranen. Planta, Berlin, 46 : 1—13.
- MÜLLER-STOLL W. (1948): Zytomorphologische Studien am Pollen von *Taxus baccata* und anderen Koniferen. Planta, Berlin, 35 : 601—641.
- (1956): Über das Verhalten der Exine nonaperturater Angiospermen-Pollen bei Quellung und Keimung. Grana palynol., Stockholm, 1/2 : 38—58.
- POTONTÉ, R. (1934): Zur Mikrobotanik der Kohlen und ihrer Verwandten. I. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen. Arb. Inst. Paläobot. Petrogr. Brennst., Berlin, 4 (separ. pag. 1—24).
- ROWLEY J. R. (1959): The fine structure of the pollen wall in the Commelinaceae. Grana palynol., Stockholm, 2/1 : 3—31.
- RUSSOW, E. (1872): Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histologie . . . der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwicklung der Sporen der Leitbündelkryptogamen . . . Mém. Acad. Sci. Pétersbourg, 7. sér., 19 : 1 (sec. Erdtman 1952).
- SITTE, P. (1953): Untersuchungen zur submikroskopischen Morphologie der Pollen- und Sporenmembranen. Mikroskopie, Wien-München, 8 : 290—299.
- (1957): Morphologie des Cutins und des Sporopollenins. — in TREIBER, E.: Die Chemie der Pflanzenzellwand, p. 439—445, Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- (1959): Polarisationsmikroskopische Untersuchungen an Sporodermis. Z. Naturforsch., Tübingen, 14b : 575—582.
- STRASBURGER, E. (1882): Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena.
- THOMSON, P. W. et PFLUG, H. (1953): Pollen und Sporen des mitteleuropäischen Tertiärs. Paleontographica, Stuttgart, Abt. B, 94 : 1—138.
- TISCHLER, G. (1908): Zellenstudien an sterilen Bastarden. Arch. exp. Zellforsch., Jena, 1 : 33 bis 151.
- TSCHISTIAKOFF, J. (1875): Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Kurze Notizen und vorläufige Mitteilungen über die Entwicklung der Sporen und des Pollens. Bot. Zeitung, Leipzig, 33 : 1.
- VAN CAMPO, M. (1954): Considérations générales sur les caractères des pollens et des spores et sur leur diagnose. Bull. Soc. bot. France, Paris, 101 : 250—281.
- (1957): Palynologie africaine I. Bull. Inst. fr. Afr. noire, Dakar, 19 : 659—678.
- WODEHOUSE, R. P. (1935): Pollen Grains. 574 p., New York—London.
- ZETSCHKE, F. (1932): Kork- und Cuticularsubstanzen. — in Klein: Handbuch der Pflanzenanatomie 3 : 205—239.



TOMŠOVIĆ 1960

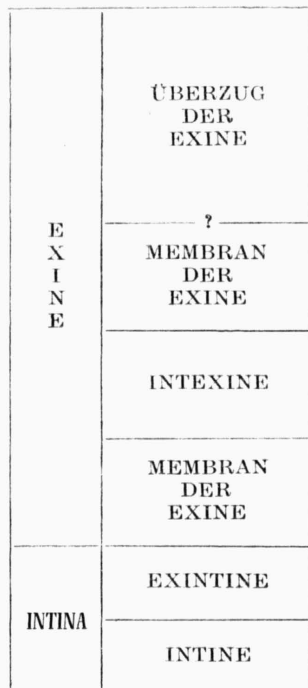
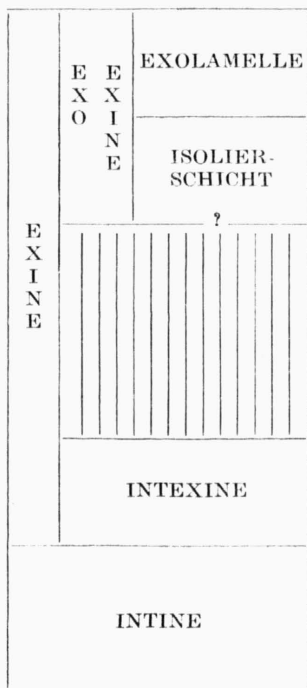
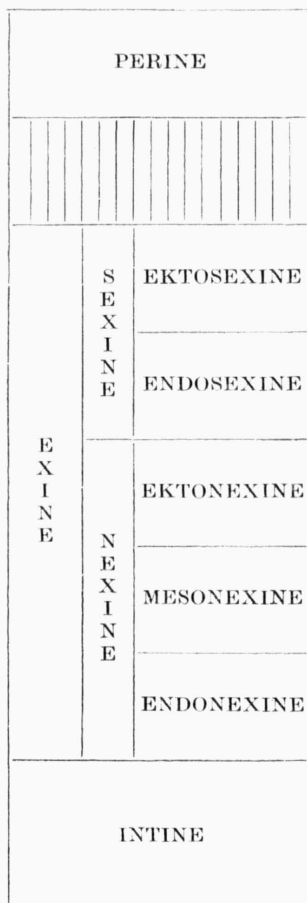


KUPRIJANOVA 1956



FAEGRI 1956

Abb. 2. Vergleich der Gliederung



ERDTMAN 1952
(z. Tauch 1948)

POTONIÉ 1934

FRITZSCHE 1837

des Sporoderms nach einigen Autoren