

Linzer biol. Beitr.

9/2

181-201

31.3.1978

DER FEINBAU DER POLLENKLEBSTOFFE: PRÄPARATIVE PROBLEME
BEI DER STRUKTURERHALTUNG, GRUNDFRAGEN ZUR NOMENKLATUR
UND ZUR BEGRIFFSABGRENZUNG*¹)

Von Michael HESSE, Wien

Einleitung

Der vorliegende dritte Teil der laufenden Publikationsreihe beschäftigt sich mit terminologischen Fragen um sämtliche der Pollenverkittung dienenden Substanzen, also nicht nur mit dem seit KNOLL (1930) so bezeichneten "Pollenkitt". Außerdem werden gewisse Probleme der Strukturhaltung dieser Substanzen im Zuge der elektronenmikroskopischen Präparationstechniken diskutiert.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an 73 Angiospermenarten in Bezug auf Ontogenese, Feinstruktur und Verteilung des Pollenkitts auf der Exine bilden die Basis für diese Überlegungen; sie ist wohl breit genug, um dem

*¹) 3. Beitrag zur Reihe "Zur Entwicklungsgeschichte und Feinstruktur der Pollenklebstoffe nahe verwandter Pflanzensippen mit unterschiedlicher Bestäubungsart".

Vorwurf, die oben erwähnten Fragen würden nur theoretisch behandelt, zu entgehen. Andererseits werden eben durch solche Überlegungen allfällige Mißdeutungen nomenklatorischer und präparativer Natur vermieden.

Grundlagen, Nomenklaturfragen und Definitionen
zum Stichwort: "Pollenkitt"

Im Zuge eingehender Untersuchungen über den Problembereich "Pollenkitt" stellte sich deutlich zweierlei heraus. 1. Es wurde über dieses blütenbiologisch so wichtige Thema erstaunlich wenig publiziert, sodaß eine Vielzahl wichtiger Fragen ungelöst, ja sogar unerkannt blieben. 2. Bei Durchsicht dieser eher spärlichen Literatur besteht noch dazu ein terminologischer Wirrwarr und ein erstaunlicher Mangel an logischer Konsequenz in der Anwendung der einschlägigen Bezeichnungen. Diese Situation erforderte zwingend eine Klärung, ohne die ein volles Verständnis der Untersuchungsergebnisse (die in den anderen Teilen der Publikationsreihe veröffentlicht werden) nicht erwartet werden kann.

Bevor auf die in der Literatur gebräuchlichen Termini eingegangen wird, seien kurz die bis heute üblichen und zugleich ältesten Bezeichnungen (wenn man vom "Viscin" KERNERs, 1891, absieht) für pollenverkittende Substanzen erwähnt: der häufig verwendete "Pollenkitt" (KNOLL) und der damit + kongruente, aber seltener angewendete "Pollenklebstoff"^{*)}.

Allen pollenverkittenden Substanzen sind zwei nur auf den ersten Blick miteinander korrelierte Zwecke des "Klebens" gemeinsam: Einerseits sollen sie die einzelnen Pollenkörner miteinander zu größeren, eher lockeren Aggre-

*) Noch ohne Kenntnis des KNOLLschen Terminus prägte POHL (1930) die Bezeichnung "Kittstoffreste" für entsprechenden Substanzen auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen.

gaten verbinden resp. bei geöffneter Anthere das sofortige Herausfallen aller Pollenkörner durch Haften an der Loculuswand verhindern; andererseits - und dies mag das blütenbiologisch vielleicht wichtigere sein - sollen sie für eine ausreichende Haftung auf dem Körper des blütenbesuchenden Insekts sorgen.

Bei näherer Betrachtung erhellt aber ohne weiteres, daß die beiden Zwecke keineswegs einander bedingen, wie allenthalben fälschlicherweise angegeben wird. Die verschiedenen der Pollenverkittung dienenden Stoffe lassen sich nämlich unter Anwendung der beiden obigen Kriterien unschwer in zwei deutlich voneinander trennbare Gruppen einteilen:

1. Die öligen, dünne Überzüge über die Pollenkörner bildenden Substanzen bilden die größere Gruppe: sie gewährleisten die Pollenverkittung und haften durch ihre Klebrigkeit auf jedem Substrat. 2. Die kleinere Gruppe stellen die Viscinfäden gewisser Familien (Onagraceen, Ericaceen) dar. Sie sorgen zwar ebenso für die Pollenverkittung, unterscheiden sich aber im zweiten Punkt ganz wesentlich von den öligen Stoffen: sie "kleben" nämlich überhaupt nicht, insbesondere nicht auf glatten Flächen, auch fremder (von Pollenkitt befreiter) Pollen haftet nicht! (BOWERS, 1931; eigene Beobachtungen). Die Haftung am behaarten Insektenkörper kommt offensichtlich nur durch das Herumschlingen der Viscinfäden um die Haare zustande.

Über den Chemismus ist nur wenig bekannt. Sämtliche pollenverkittende Substanzen sind hydrophober Natur. Sie bestehen entweder aus lipiden Komponenten (fette Öle, z.T. artspezifische Carotinoide u.a.) oder im Falle der Viscinfäden vermutlich aus Sporopolleninen; in seltenen Fällen sollen sie eine "plasmatische" Natur aufweisen (POHL, 1932, für Philodendron selloum), was insoferne zweifelhaft ist, als sich im Zuge der eigenen Untersuchungen herausgestellt hat, daß "echte" cytoplasmatische Reste zusammen mit Polysacchariden, Proteinen u.a. häufige Beigaben der lipiden Klebstoffe sind. Bei näherer Untersuchung erweisen sich al-

le Klebstoffe als keineswegs einheitlich; insbesondere die lipiden Substanzen sind schon vom ultrastrukturellen Aufbau her äußerst variabel und inhomogen.

In der Literatur werden nun unter den beiden + kongruenten Begriffen "Pollenklebstoff" (TROLL, 1928) und "Pollenkitt" (KNOLL, 1930), jedoch besonders unter dem letzteren, offensichtlich mehrere Substanzen verstanden und zusammengefaßt, die zwar ähnliche Funktion, aber unterschiedliche Herkunft und verschiedene Strukturen aufweisen. Diese Diskrepanz ist offenbar in der Literatur nicht oder nur unzulänglich bekannt; im Erkennen dieser Situation bürgerten sich in der Literatur für einige ganz bestimmte Erscheinungsbilder (also nicht etwa "Sorten" oder "Abarten", denn dann wäre ja solches Vorgehen gerechtfertigt!) von Klebstoffen mehrere, + fest umrissene Bezeichnungen ein, die ohne der nötigen Kritik nebeneinander verwendet werden; vielleicht hat auch deshalb der Problembereich noch bei weitem nicht die ihm zustehende Beachtung erfahren.

Im Folgenden werden nun alle in der Literatur nebeneinander verwendeten Bezeichnungen für pollenverkittende Substanzen vorgeführt. Dabei sollen Überschneidungen und Widersprüche aufgezeigt werden, und nach dem Versuch einer Klärung des Geltungsbereiches der jeweiligen Termini eine neue, umfassende Definition des Begriffes Pollenkitt vorgeschlagen werden.

1. KNOLL verstand unter seinem Begriff "Pollenkitt", der sich in der Literatur allgemein durchgesetzt und fest eingebürgert hat, "... alle jene Substanzen, welche eine Verbindung der Pollenkörner zu Klumpen bewirken ... ohne Rücksicht darauf, ob solche Stoffe während der Anthese flüssig bleiben oder bald erstarren, oder ob sie beim Austreten aus dem Antherenfach bereits fest sind". Wie klar ersichtlich ist, verstand KNOLL unter seiner Bezeichnung "Pollenkitt" ausdrücklich nicht nur + dünnflüssige, ölige Substanzen, sondern auch zähe, klebrige Breie (als Beispiel

führt er die Kittstoffe der Pollinien von Cypripedium an) und sogar fadenziehende, äußerst klebrige Stoffe (er nennt das "Viscin" von Oenothera, vgl. dazu aber die Feststellung zur "Klebrigkeit" weiter oben!). KNOLLS "Pollenkitt" ist meiner Meinung nach zu weit gefaßt: KNOLL war noch nicht bekannt, daß sich die Viscinfäden gewisser Familien in Herkunft, Bau, Funktion und Chemismus ganz wesentlich von den Überzüge bildenden lipiden Substanzen unterscheiden; eine solche Kontamination muß unbedingt vermieden werden, um nicht Verwirrung zu stiften. Diesem Umstand trugen nach KNOLL die Autoren weitgehend Rechnung: besonders HESLOP-HARRISON (1968), aber auch ECHLIN (1971b), DICKINSON & LEWIS (1973) und DICKINSON (1973) prägten einen anderen Pollenkitt-Begriff: sie verstehen darunter ausschließlich lipide (d.h. unter anderem Lipide = ölige, fettähnliche Stoffe, und möglicherweise gattungs- oder artspezifische Carotinoide enthaltende), + flüssige Überzüge über die Pollenkörner bildende, intensiv gefärbte (da eben carotinoidhaltige) Substanzen. Keiner der genannten Autoren hat sich allerdings mit diesem Bedeutungswandel näher auseinandergesetzt, obwohl HESLOP-HARRISON (1968) und ECHLIN (1971b) sich auf die ursprüngliche Bezeichnung KNOLLS berufen (kurioserweise nennen DICKINSON & LEWIS, 1973, und DICKINSON, 1973, fälschlicherweise TROLL, 1928, als "Vater" des Ausdrucks "Pollenkitt"!)."Pollenkitt" i.S. KNOLLS ist eben inkongruent mit "Pollenkitt" i.S. HESLOP-HARRISONs.

2. Die nur selten verwendeten Termini "cemento pollinico" (TAPPI & MONZANI, 1955) bzw. "pollen cement" (HESLOP-HARRISON, 1968; STANLEY & LINSKENS, 1974) sind wohl nur Übersetzungen des deutschen Namens "Pollenkitt".

3. Die Vielschichtigkeit des nur scheinbar simplen Begriffes "Pollenkitt" (hier im ursprünglichen, KNOLLSchen Sinn verwendet) und des ganz unverbindlichen Terminus "Pollenklebstoff" stellte sich drastisch durch die ersten diesbezüglichen Feinstrukturuntersuchungen heraus; vor allem wurde

die strukturelle Heterogenität deutlich, die schließlich zur Einengung des KNOLLschen "Pollenkitts" durch HESLOP-HARRISON (1968) und ECHLIN (1971b) auf ausschließlich lipide, carotinoidhaltige Substanzen führte. In der Folge erwies es sich jedoch als nötig, das vielgestaltige, heterogene Stoffgemisch, das aus den degenerierenden Tapetumzellen resultiert und zumindest teilweise am Exineaufbau mitbeteiligt ist, zu kennzeichnen und vor allem von dem rein lipiden Pollenkitt i.S. HESLOP-HARRISONs (1968) abzugrenzen. Zur Kennzeichnung solcher Stoffgemische modifizierten ECHLIN & GODWIN (1968, 1969) den schon von ROWLEY & ERDTMAN (1967) eingeführten Terminus "tryphine"^{*)}, ohne allerdings eine präzise Definition zu geben. Auf diese Diskrepanz weist auch LEUENBERGER (1976) hin; er trägt jedoch selbst zur Konfusion bei, indem er "tryphine" ausdrücklich im Sinne ERDTMANs (1969)(sic!) verwendet (welcher jedoch diesen Begriff nicht definiert, sondern nur sehr vage umschreibt), und *expressis verbis* nicht im Sinne ECHLINS (1971a). Der Ausdruck "tryphine" scheint sich langsam einzubürgern, obwohl manche Autoren (z.B. HESLOP-HARRISON, 1976) ihm etwas skeptisch gegenüberstehen.

Eine Ethymologie von "tryphine" sucht man bei den genannten Autoren vergeblich; der anglierte Fachausdruck hat seine Wurzel offensichtlich im gr. tryphos = Bruchstück, bzw. in trypheros = weich. Der Inhalt des Ausdrucks wurde vorerst von ECHLIN (1971b) mit der Formel "a complex mixture of hydrophilic (sic! ein offensichtliches Versehen!) substances" umschrieben, jedoch von DICKINSON & LEWIS (1973) anders gefaßt und präzisiert. Die beiden Autoren verstehen darunter an Vertretern der Brassicaceen untersuchte, nach der Degeneration des Tapetums zwischen und auf den Pollenkörnern befindliche Reste des Tapetums. "Tryphine" besteht nach DICKINSON & LEWIS (1973) aus 2 Hauptkomponenten:

*) ECHLIN & GODWIN verwenden den Ausdruck nur in Abbildungslegenden ("which can be called tryphine") und nicht im fortlaufenden Text, also eigentlich mehr so nebenbei.

Einerseits aus einer dominierenden lipiden Fraktion mit cytoplasmatischen Bestandteilen (diese Fraktion entspricht - mit Ausschluß des eben erwähnten cytoplasmatischen Anteils - dem unter Punkt 1 erwähnten "Pollenkitt" in der Fassung von HESLOP-HARRISON, 1968, bzw. ECHLIN, 1971b), und andererseits aus einer offensichtlich quantitativ sehr variablen "granulär-fibrösen", höchstwahrscheinlich aus Proteinen bestehenden Komponente, die mit der Pollenverkitung sicherlich nichts zu tun hat.

Unter "tryphine" hat man also eine sehr komplexe Mischung lipider (also nicht hydrophiler!), speziell aber carotinoider Substanzen mit proteinhaltigen Komponenten zu verstehen, die alle zusammen in dem degenerierenden Cytoplasma des Tapetums eingebettet sind. DICKINSON (1973) stellt als Unterscheidungsmerkmal zwischen "Pollenkitt" und der lipiden Komponente in "tryphine" fest: die mehrheitlich ungesättigten Lipide des "tryphine" entstehen als Tropfen im Kontakt mit der inneren Plastidenmembran, während die Tropfen des "Pollenkitts" im Stroma entstehen und aus mehrheitlich gesättigten Lipiden bestehen. Eine weitere von DICKINSON (1973) getroffene Unterscheidung, die Lipidtropfen des "Pollenkitts" stünden für sich allein, während sie im "tryphine" eng mit Proteinen und Cytoplasmaresten verknüpft seien, ist nach eigenen Untersuchungen mit Vorsicht aufzunehmen: So gut wie immer sind im Loculus nach der Tapetumdegeneration verständlicherweise cytoplasmatische Reste vorhanden und in engster Nachbarschaft mit den Pollenkittstoffen zu finden. Trotz dieser (eher problematischen) Verschiedenheiten nimmt DICKINSON (1973) für "Pollenkitt" und für "tryphine" die-selbe Funktion an, was wegen der ausdrücklichen Einbeziehung von Cytoplasma- und Proteinkomponenten in die "tryphine"-Definition als fragwürdig zu bezeichnen ist.

Nach der Auffassung von DICKINSON (1973) bzw. DICKINSON & LEWIS (1973) unterscheidet sich "tryphine" sowohl strukturell als auch ontogenetisch doch wesentlich vom nur lipiden "Pollenkitt". Ob eine Unterscheidung in solcher Form möglich bzw.

überhaupt nötig ist, erscheint sehr problematisch (vgl. dazu weiter unten).

4. ROGGEN (1974) verursacht im Zusammenhang mit dem Ausdruck "tryphine" eine weitere terminologische Konfusion. Er zitiert zwar "tryphine" nach DICKINSON & LEWIS (1973), mißversteht diesen Terminus jedoch als bloße "outside layer of the exine"! Aus der entstehenden terminologischen Klemme sucht er sich mit der neuen Bezeichnung "pollen coat" zu retten, ohne allerdings eine Definition dafür zu geben; offenbar versteht er darunter nur das Finalstadium des "tryphine" bei Brassicaceen (also die Krustenbildung lipider und proteinhaltiger Substanzen auf der Exine).

Unter den Punkten 1 bis 4 wurden die verschiedenen Bezeichnungen für lipide Pollenklebstoffe behandelt, die den weitest-größten Anteil an den beobachteten Varianten der Pollenver kittung stellen. Daneben gibt es aber noch mehrere Fälle, in denen nicht-lipide Substanzen die Pollenver kittung ermöglichen; auch für diese wurden eigene Termini geprägt.

5. Seit KERNER (1891) bezeichnet man die fädigen Klebstoffe der Onagraceen, gewisser Ericaceen (und möglicherweise auch anderer Familien - z.B. Asclepiadaceen, wofür aber keine Bestätigung gefunden werden konnte) als "Viscin" oder "Viscinfäden" (engl. "viscin threads"); nach SCHOENICHEN (1922) kämen solche Gebilde auch bei manchen Vertretern der Orchidaceen vor, nach eigenen Untersuchungen dürfte es sich dabei jedoch um + fadenziehenden lipiden Pollenkitt handeln. Diese Viscinfäden unterscheiden sich - wie an anderer Stelle nachgewiesen werden soll - in Herkunft, Chemismus, Struktur und Funktion eindeutig von "Pollenkitt" bzw. "tryphine".

6. Nach POHL (1932) stellt der (vom Autor so bezeichnete) "plasmaähnliche, schollige Kitt" von Philodendron selloum einen aberranten Einzelfall dar; bislang wurde die Berechtigung einer solchen isolierten Einzelstellung noch nicht nachgeprüft.

Aus diesem nomenklatorischen Wirrwarr ergibt sich klar, daß logisches Überdenken des Problemkreises und sauberes Formulieren bislang selten war. Wie oben angedeutet soll nun überlegt werden, ob die terminologische Vielfalt berechtigt ist. Zweifellos war KNOLLS ursprünglicher Begriff des "Pollenkitts" zu weit gefaßt, da darunter Stoffe subsumiert wurden, denen man nur bedingt die gleiche Funktion (die Viscinfäden bewirken nur ein Aggregieren der einzelnen Pollenkörner, jedoch kein Haften an glatten, nicht klebrigen Flächen), aber keinesfalls gleiche Herkunft oder gar gleichen Bau zusprechen kann. Insofern ist eine nomenklatorische Differenzierung in eine vorerst grobe Zweiteilung "Viscin" und "Pollenkitt" (hic et nunc ganz unverbindlich nur als "Pollenkitt im Sinne KNOLLS ohne Viscin" benannt und verstanden) gerechtfertigt und notwendig. Die Aufsplitterung dieses von manchen Autoren, wie gezeigt, kurz und mißverständlich vereinfachend "Pollenkitt" genannten, in Wirklichkeit jedoch von ihnen eben als "Pollenkitt i.S.KNOLLS ohne Viscin" verstandenen Begriffs in die Termini "Pollenkitt (i.S. HESLOP-HARRISONs)", "tryphine" etc. mit ihren verschiedenen Schattierungen soll in seiner Problematik die vorliegende Publikation aufzeigen und Lösungsmöglichkeiten vorschlagen.

Meine Bedenken richten sich nicht nur gegen die kritiklose Verwendung der Bezeichnung "Pollenkitt" unter Mißachtung seiner zumindest zweifachen Bedeutung (was sicherlich zu tolerieren ist), sondern vor allem gegen den Terminus "tryphine", da jeder der genannten Autoren etwas anderes darunter versteht (ROWLEY & ERDTMAN, 1967; ECHLIN & GODWIN, 1969; ERDTMAN, 1969; ECHLIN, 1971a,b; DICKINSON & LEWIS, 1973; ROGGEN, 1974).

Aus den folgenden Gründen ist es unserer Meinung nach abzulehnen, dem fest umrissenen Begriff "Pollenkitt i.S. HESLOP-HARRISONs" alternativ den fluktuierenden Terminus "tryphine" gegenüberzustellen:

1. Es stehen mehrere, z.T. einander widersprechende begriff-

liche Fassungen von "tryphine" in Verwendung; schon allein daraus erhellt die Problematik der Bezeichnung.

2. Alle "Väter" des Ausdrucks "tryphine" gestehen mehr oder weniger offen ein, daß eine eindeutige Abgrenzung zum "Pollenkitt" (jetzt und in der Folge nur mehr i.S. HESLOP-HARRISONs verwendet) nur bedingt durchführbar ist, was sicherlich mit ein Grund für die Entstehung der verschiedenen "tryphine"-Versionen ist.

3. Manche Autoren (z.B. ARGUE, 1972) werden durch die Unschärfe und Widersprüchlichkeit der Bezeichnung dazu verführt, in Bausch und Bogen alles, was sich an Tapetum-Produkten und -Überresten auf der Exine bzw. in den intrabaculären Räumen befindet, als "tryphine" zu bezeichnen, ohne jede Rücksicht auf Chemismus und Funktion. Durch eine solche Vorgangsweise wäre sogar eine Unterscheidung von den Ubisch-Körpern nicht mehr möglich; der Gefahr der (stillschweigenden) Gleichsetzung mancher Lipid-"globules" mit Ubisch-Körpern scheint sogar ECHLIN (1971b) zu unterliegen.

4. Der Formulierung des Terminus "tryphine" in der bislang schärfsten Fassung (DICKINSON & LEWIS, 1973) kommt offensichtlich eine Eigenheit der von den Autoren untersuchten Familie (Brassicaceae) entgegen: sie erlaubt eine einigermaßen begründete Scheidung zwischen "Pollenkitt" und "tryphine". Neben "Pollenkitt" ist nämlich eine beträchtliche Menge anderer Substanzen (Proteine, die bei Inkompatibilitätsprozessen eine Rolle spielen) vorhanden, die sich in den Spätphasen der Pollenkornentwicklung gemeinsam mit den lipiden Substanzen als dicke Kruste auf der Exine absetzen. Eine solche "Kruste" wird aber bei weitem nicht überall gebildet; insbesondere bei ambo- und anemogamen Pflanzen scheint nach eigenen Untersuchungen Vergleichbares zu fehlen; unter den untersuchten Beispielen trat eine Kruste nur sehr vereinzelt bei Entomophilen auf, beispielsweise bei Hamamelis vernalis SARG. und Vertretern der Gattung Artemisia: in allen Fällen scheint sie ausschließlich aus lipiden Elementen zu bestehen, während andere Komponenten offensichtlich nicht zur Absetzung gelangen und im Loculus verbleiben (dies ist etwa in der Gattung Tilia der Fall).

5. In der Definition von DICKINSON & LEWIS (1973) ist der "Pollenkitt" doch ganz offensichtlich mit der lipiden Hauptkomponente des "tryphine" (vermehrt allerdings um die in jeder Beziehung anders geartete cytoplasmatische Komponente) identisch, wogegen die andere Komponente des "tryphine" (das Protein) in ihrer Menge äußerst variabel ist und möglicherweise vollständig fehlen kann. Eine Beschränkung des Terminus auf solche Familien, in denen beide Komponenten auftreten, wäre allerdings zwecklos.

6. Die beiden "tryphine"-Komponenten (also einerseits Lipide und Cytoplasmareste, andererseits Proteine) sind sowohl ontogenetisch als auch funktionell voneinander vollständig unabhängig. Daher ist es doch nicht sinnvoll, beide unter einem bedeutungsschwer klingenden, aber letztlich nichtssagenden Titel zusammenzuspannen, nur weil sie gemeinsam auftreten und - doch nur rein zufällig! - miteinander emulgieren können! Da es sich außerdem herausgestellt hat, welche wichtige Funktion der Proteinkomponente bei Inkompatibilitätsprozessen zukommt (z.B. HESLOP-HARRISON et al., 1973), wäre es unserer Meinung nach wesentlich sinnvoller, diesen Anteil deutlich vom "Pollenkitt" abzusetzen und vielleicht mit einem eigenen Namen zu belegen.

Die sechs aufgezählten Punkte erlauben unserer Meinung nach nur zwei Möglichkeiten, daraus die Konsequenzen zu ziehen:

1. Es ist aus den oben angeführten Gründen logisch nicht zu vertreten, den Terminus "tryphine" **a l t e r n a t i v** zu "Pollenkitt" zu verwenden. 2. Wenn man nun mit "tryphine" summarisch alle Produkte des degenerierenden Tapetums bezeichnet, kommt man wohl in ebenso große Schwierigkeiten. Denn erstens verzichtet man dadurch auf eine den eigentlichen Zweck der lipiden Substanzen, die Klebrigkeit des Pollens betonende Bezeichnung; zweitens wäre "Pollenkitt" dann nur eine bestimmte Fraktion oder - da die Cytoplasma- und Proteinfractionen nicht in allen Fällen vorhanden bzw. auf die Exine aufgebracht werden - ein Sonderfall; und drittens ist unter solchen Vorzeichen die höchst notwendige Abtrennung der Ubisch-Körper unlogisch, was zusammen

mit den eben erwähnten Argumenten diese Variante als absurd erscheinen läßt.

Aus all den angeführten Gründen ist wohl nur ein Vorgehen logisch und sinnvoll: man läßt den Ausdruck "tryphine" ersatzlos fallen, nachdem man die Proteinkomponente - vielleicht, wie erwähnt, unter einem eigenen Namen - begrifflich abgetrennt hat.

Wenn nun der Terminus "Pollenkitt" als einzig berechtigter für die lipoiden Pollenklebstoffe übrigbleibt, so ist die Frage unausweichlich, was darunter wirklich zu verstehen ist. Keiner der bisherigen Definitionsversuche ist umfassend und für alle Fälle zutreffend. Deswegen soll an Hand einer verallgemeinerten Ontogenese eine Begriffsbestimmung vorgeschlagen werden. Nach umfangreichen eigenen Untersuchungen gliedert sich die Entwicklungsgeschichte aller lipiden Pollenklebstoffe in drei stets vorhandene, stets \pm gleich verlaufende, deutlich voneinander abgrenzbare Schritte:

1. "Frühstadien": Die Pollenkitt-Vorstufen entstehen sämtlich (oder zumindest überwiegend, siehe dazu die Diskussion!) in den Plastiden des Antherentapetums und durchlaufen in diesen Organellen ihre ersten Entwicklungsphasen.
2. "mittlere Stadien": nach Öffnung der Plastidenhülle befinden sich diese Substanzen frei im Tapetumcytoplasma und bilden unter Zusammenfließen Klumpen.
3. "Endstadien": nach der Tapetumdegeneration treiben diese lipiden Substanzen samt den übrigen Resten des Tapetums (falls überhaupt vorhanden) frei im Loculus und werden schließlich der Exine appliziert oder verbleiben fallweise zu einem gewissen Prozentsatz an der Loculuswand.

Um Mißverständnisse durch die verworrene Nomenklatur zu vermeiden, soll unter Einbeziehung bisheriger Formulierungen und auf Grund eigener umfangreicher Untersuchungen "Pollenkitt" ausschließlich so verstanden werden: Auf der Oberfläche der Exine und in interbaculären (bzw. infrate-

gillaren) Räumen befindliche, in Plastiden des Antherentapetums gebildete, die Klebrigkeit des Pollens bewirkende, viskose, lipoid- und carotinoidehaltige Substanzen, zu denen fallweise aus dem Tapetum stammende Proteine und Cytoplasmareste treten.

Präparationsbedingte Probleme bei der Strukturhaltung der Pollenklebstoffe

Wie bekannt, befindet sich Pollenkitt keineswegs in beliebiger Menge auf den Pollenkörnern; so gut wie unbekannt ist allerdings, daß auch Struktur und Verteilung bestimmten Regeln unterworfen sind, worauf speziell und ausführlich in einer gesonderten Publikation eingegangen werden soll. Im allgemeinen weist Pollen entomogamer Pflanzen wesentlich mehr Pollenkitt auf als Pollen anemogamer Pflanzen. Nun sind aber unter den Angiospermen etliche Sippen bekannt, die blüten- resp. bestäubungsbiologisch eine Mittelstellung zwischen entomo- und anemophil insofern einnehmen, als die Pollenübertragung und somit die Bestäubung sowohl durch Insekten als auch durch Luftströmungen erfolgt. In diesen Fällen ist die Ausbildung eines gewissen reduzierten Schauapparats die Regel, und der Pollen besitzt eine mäßige Klebrigkeit; die Klebkraft ist aber entweder überhaupt nur mäßig oder nimmt im Verlauf der Anthese stark ab, sodaß der Transport des Pollens durch Luftströmungen erfolgen kann.

Für Sippen mit solcher "ambivalenter" Bestäubungsbiologie ist zwar der Ausdruck "ambophil" (=ambogam) von GRONEMEYER (1968) bzw. "amphiphil" (WODEHOUSE, 1971) geprägt worden; diese Bezeichnungen haben jedoch in der blütenbiologischen Literatur nicht den wünschenswerten Eingang gefunden, ebenso wie die wesentlich ältere Bezeichnung "Windblume" für Pflanzen mit ambivalenten Bestäubungsmodi (KNUTH, 1898).

Wichtig zum Verständnis des Gesamtproblems und speziell der Artefaktfrage ist die durch Anwendung des Differential-

Interferenz-Kontrast-Verfahren (DIK) nach NOMARSKI am lebenden, trockenen Pollen gewonnene Feststellung, daß die in der Literatur weitverbreitete Angabe, der Pollenkitt bedecke das gesamte Pollenkorn ausschließlich in einer sehr zarten, zusammenhängenden Schicht, zumindest in dieser Verallgemeinerung falsch ist. Vielmehr weist der reife, lebende, trockene Pollen zwar vielfach eine zarte "Haut" aus Pollenkitt auf, die aber nur bei entomogamen Pflanzen (und auch hier nicht überall) das gesamte Pollenkorn + gleichmäßig einhüllt, bei ambogamen nur partiell die Exine bedeckt, während besonders bei anemophilen Sippen große Zonen unbedeckt bleiben. Die Klebstoffe treten nicht nur als gleichmäßiger, homogener Film auf, sondern vielfach auch als - ohne weiters schon lichtoptisch sichtbare - inhomogene Gebilde. Rein windblütige Pollenkörner weisen meistens kleine Flächen aus Pollenkitt auf, und außerdem liegt er bei ihnen vielfach in den Exinevertiefungen.

Der geschilderte Zustand und vor allem die Verteilung des Klebstoffes pflegt sich meist schlagartig irreversibel zu ändern, falls diese Substanzen ungeschützt mit wässrigen oder auch nur hydrophilen Medien in Berührung kommen. Die Annahme, daß unterschiedslos sämtliche Pollenkittsubstanzen eine derartige Veränderung erfahren, ist jedoch irrig. Auf Vorgänge solcher Art rückführbare Artefaktbildungen treten nicht immer und bei weitem nicht in vollständiger Ausbildung auf; diese Erkenntnis ist zur Beurteilung der mit dem EM gewonnenen Ergebnisse äußerst wichtig. Die als zarte und + gleichmäßige Überzüge auf großen Teilen der Exine ausgebreitet liegenden Kittmengen kugeln sich zwar bei Zutritt wässriger Medien meistens ab und sind dann als tröpfchenartige Bildungen erkennbar; es bleiben jedoch vereinzelt - was mit Hilfe des DIK-Verfahrens lichtoptisch gut zu sehen ist - da und dort (offenbar begünstigt durch die Topographie, beispielsweise in der Nähe der Aperturen) teilweise sehr ausgedehnte, zarte Überzüge bestehen, die offenbar nicht oder nur unbedeutend verändert sind. Offen-

sichtlich objektbedingt können solche Überzüge auf der Exine auch nach intensiver Behandlung mit lipophilen Mitteln weitgehend bestehen bleiben! Dagegen scheinen die Pollenkittmengen in den Vertiefungen der Exine bzw. in den intrabaculären und infrategillaren Räumen von Lösungsvorgängen durch hydrophile, aber auch lipophile Medien weitgehend unberührt zu bleiben, da sie offensichtlich schon aus räumlichen Gründen, aber sicher auch aus anderen Ursachen dem Zugriff der Agentien nicht so ausgesetzt sind.

Ähnliches gilt wohl auch für frühe und mittlere Entwicklungsstadien der Pollenkitt-Vorstufen im Tapetum, und auch im Stadium der Tapetumdegeneration scheint sich - was ohne weiteres lichtoptisch kontrolliert werden kann - diesbezüglich nicht allzuviel an Artefaktbildung zu ereignen. Deswegen kann man mit gutem Grund annehmen, daß die mit Hilfe des EM an Hand eines umfangreichen Beobachtungsmaterials gewonnenen Darstellungen von Lageverhältnissen und Strukturen der betreffenden Substanzen annähernd den realen Verhältnissen entsprechen; trotzdem ist eine kritische Auseinandersetzung mit den Resultaten der Feinstrukturuntersuchung unumgänglich.

Wie gezeigt, liefert also die angewendete Methodik im Untersuchungsmaterial eine durch die chemische Natur der Pollenklebstoffe unvermeidliche, aber in seinen Auswirkungen durchaus überschaubare und begrenzte Veränderung der Ausgangssituation (um hier das Wort "Artefakt" bewußt zu vermeiden, weil unnötig und irreführend). Durch solche Überlegungen wird der so notwendige kritische Rückschluß auf die ursprüngliche Situation, der zur fruchtbaren Diskussion der Ergebnisse gehört, erst möglich und sinnvoll.

Die einzige für die vorliegende Fragestellung zielführende Methodik stellt die Ultramikrotomie eingebetteter Objekte dar, da weder Raster-Elektronenmikroskopie noch Gefrierätzung praktikable Alternativen sind. Eine Untersuchung mit dem SEM ist unter gewissen Umständen mit unfixiertem und daher "trockenem" Material zwar möglich, gibt systembedingt jedoch nur Aufschluß über die Verteilung der Klebstoffe an

der Oberfläche der Sexine; über Genese, Transport und Struktur dieser Substanzen kann nichts ausgesagt werden; außerdem sind die Sexinevertiefungen und interbaculären Räume kaum zugänglich, und daher kann nur wenig über Menge und Verteilung der Klebstoffe in diesen Gebieten ausgesagt werden. Bei der Gefrierätztechnik sind lipidlösende Medien als Kryogene unvermeidbar; ferner weisen für diese Technik Pollenkörner einen zu geringen Wassergehalt auf, und schließlich sind ganze Antheren ihrer Größe wegen nicht sublimierbar.

Bei der Anwendung der "Technik der Wahl" (Ultramikrotomie) sollte man sich trotzdem bei Beurteilung der Ergebnisse der Gefahren der Artefaktbildung bewußt sein. Wegen der unumgänglichen Fixierung mit wässrigen Medien ist eine gewisse Artefaktbildung bei der Darstellung des Pollenkitts unvermeidlich; sicher zu vernachlässigen sind Fehler solcher Art während der Entwicklungsstadien der Pollenkittvorstufen innerhalb der Tapetenzellen, aber nach Freisetzen der Substanzen aus dem Tapetum sicher nicht mehr. Das Maß der Artefaktbildung scheint überschaubar zu sein und hält sich offenbar in recht engen Grenzen: 1. Aus den obgenannten Gründen ist Pollenkitt in diesen Stadien nicht nur in Tropfenform, sondern auch als Überzug auf der Sexine zu finden; daher ist die Vermutung unzutreffend, durch die Präparation werde je g l i c h e Pollenkitt-"haut" vernichtet, und die Tropfenform sei als ausschließlich artifiziell zu betrachten. 2. Der in Hohlräumen und Vertiefungen der Sexine abgesetzte Kittanteil scheint praktisch, was Menge, Verteilung und Struktur betrifft, unverändert zu bleiben. Ein "Herausschwemmen" einzelner Teile scheint nicht vorzukommen; dies hängt vermutlich mit der erhöhten Viskosität der im Vergleich zu den anderen, auf der Exine nicht "abgesetzten" oder ihr nur lose verbundenen Kittstoffmenge zusammen. 3. Besonders bei amphiphilen Pflanzen sind die bei trockenem Pollen (!) auf der Exine in Tropfenform abgesetzten Kittstoffe in günstig gelagerten Fällen bereits lichtmikroskopisch keineswegs als streng homogene, sondern als strukturierte Gebilde oft un-

regelmäßiger Form zu beobachten; elektronenoptische Beobachtungen gehen damit konform, bringen naturgemäß ein Mehr an Information, doch keine Darstellung, die gegenüber den lichtmikroskopischen Befunden als Artefakt deutbar wäre. Eine etwaige Veränderung kann sich daher nur auf Verteilung und Gestalt der Lipidmengen durch das wässrige Fixierungsmedium beziehen, keineswegs jedoch auf deren Struktur und Menge, da diese Stoffe definitionsgemäß hydrophob, also durch Wasser unveränderbar sind.

Die Prozeduren von Entwässerung und Einbettung werfen größere Probleme auf, da lipidlösende Substanzen dabei nicht umgangen werden können. Gerade deshalb wurde allerdings stets - wie oben beschrieben - in der Wahl der Mittel auf optimale Erhaltung der Lipidstoffe geachtet, jedoch ist mit den zur Verfügung stehenden Methoden eine gewisse, doch in seinem Umfang sicherlich begrenzte Artefaktbildung nicht ganz auszuschließen: eine wesentliche und generelle Verringerung der Menge ist kaum anzunehmen; eher könnten leicht lösliche Komponenten dem heterogenen Gemisch entzogen worden sein. Dies ist für das Tapetum mit Sicherheit auszuschließen, da nichts auf ein Herauslösen größerer Mengen hindeutet; am ehesten wäre ein solcher Vorgang - aber dann wohl unvermeidbar und vor allem schwer kontrollierbar - in der Phase des Aufbringens auf die Exine denkbar. Da jedoch lichtoptische Kontrollen unfixierten Materials in wässrigem Medium rein quantitativ keine greifbaren Unterschiede erkennen ließen, erscheinen auch diese Bedenken + unbegründet. Besonders ist zu beachten, daß durch die Einheitlichkeit der angewendeten Methodik eine etwaige Artefaktbildung wohl nur in e i n e r Richtung und nicht regellos auftreten wird. Die Vielzahl und die Verschiedenheit der Unterschiede in der jeweiligen Ausbildung des Pollenkitts in den einzelnen untersuchten Sippen kann jedoch keinesfalls auf solche Artefaktbildungen allein zurückgeführt werden; ausführlich soll zu dieser Frage eine eigene Publikation in dieser Reihe Stellung nehmen.

Eine weitere, von den oben genannten streng zu trennende, Quelle der Artefaktbildung stellen die besonders bei Lipid-

tropfen seit langem bekannten Schneideartefakte ("chatter") dar, die eine gewisse Strukturierung dieser ansonsten vollkommen homogenen Körper vortäuschen können. Die so zustande gekommenen Strukturen sind jedoch zweifelsfrei als Produkte des Schneidevorgangs erkennbar und keinesfalls mit den Ergebnissen anderer Ursachen zu verwechseln. Beispielsweise sind die Rissbildungen in manchen Pollenkitt-Klumpen ebenso sicher nicht oder nicht nur durch Schrumpfungs- oder Schneideartefakte zu erklären: Sie sind bereits im lebenden Material zu beobachten, treten nicht in jedem Objekt und nicht in gleicher Ausbildung auf, und sind vor allem auf bestimmte Abschnitte der Pollenkitt-Entwicklung beschränkt. Als Ursachen für solche Strukturen sind chemische Inhomogenitäten und Viskositätssteigerungen während der Ontogenese anzusehen.

Zusammenfassung

Die in der Literatur verwendeten Bezeichnungen für die verschiedenen pollenverkittenden Substanzen ("Pollenklebstoff", "Pollenkitt", "Kittstoffrest", "pollen coat", "pollen cement", "tryphine", "Viscin") werden ausführlich im Hinblick auf Überschneidungen, Doppeldeutigkeiten und Widersprüchlichkeiten diskutiert. Die "Viscinfäden" müssen auf jeden Fall wegen ihrer andersartigen Ontogenese, Funktion und Struktur von den übrigen nicht fädigen, rein lipiden Klebstoffen abgegrenzt werden. Nach dem Abwägen aller Argumente und unter Einbeziehung der Ergebnisse umfassender eigener Untersuchungen erweist sich der Ausdruck "Pollenkitt" als Sammelbezeichnung für die rein lipiden, nicht fädigen Substanzen allen anderen konkurrierenden Bezeichnungen als überlegen und ist aus diesem Grunde vorzuziehen.

Da die bisherigen Definitionen sich als unbefriedigend erweisen, wird der Begriff "Pollenkitt" auf Grund umfangreicher eigener Beobachtungen und theoretischer Erwägungen neu gefaßt: Auf der Oberfläche der Exine und in interbaculären (bzw. infrategillaren) Räumen befindliche, in Plastiden des Antheren-

tapetums entstandene, die Klebrigkeit des Pollens bewirkende, + viskose, lipoid- und carotinoidhaltige Substanzen, zu denen f a l l w e i s e aus dem Tapetum stammende Protein bzw. Cytoplasmareste treten.

Die Ontogenese des Pollenkitts gliedert sich bei allen untersuchten Pflanzen in drei klar definierte Abschnitte:

1. Die Pollenkitt-Vorstufen entstehen in den Plastiden des Tapetums und entwickeln sich in ihnen eine gewisse Zeit weiter;
2. Nach ihrer Freisetzung aus den Plastiden bilden sie klumpige, oft heterogene Massen im Cytoplasma des Tapetums;
3. Nach erfolgter Tapetumdegeneration flottieren sie zusammen mit allfälligen anderen Tapetumderivaten frei im Loculus und werden auf der Exine abgesetzt.

Für die Untersuchung der Feinstruktur solcher Substanzen ist aus verschiedenen Gründen die Ultramikrotomtechnik eingebetteter Objekte die einzig mögliche. Dadurch ist die Anwendung wässriger bzw. lipidlösender Medien unvermeidlich; jedoch wurde durch eine geeignete Wahl der Mittel peinlich auf optimale Strukturhaltung der Lipidsubstanzen geachtet. Deswegen halten sich die präparativ bedingten Veränderungen in engen, durchaus überschaubaren Grenzen, müssen jedoch bei einer Gesamtbeurteilung der Ergebnisse berücksichtigt werden: die + lose der Exine anliegenden Pollenkittmengen, die im frischen Zustand des reifen Pollens einen + gleichmäßigen Überzug über das Sporoderm bilden, reagieren vielfach (doch keineswegs immer!) unter Tropfen- und Klumpenbildung. Dagegen bleiben frühe Entwicklungsstadien und - was blütenbiologisch besonders wichtig ist - die in Vertiefungen der Exine bzw. in interbaculären oder infrategillaren Räumen liegenden Kittmengen von solchen Vorgängen unbeeinflusst.

Literaturverzeichnis

- ARGUE, C.L., 1972: Pollen of the Alismataceae and Butomaceae. Development of the nexine in Sagittaria lancifolia L. Pollen et Spores 14, 5-16.
- BOWERS, C.G., 1931: The development of pollen and viscin strands in Rhododendron catawbiense. Bull.Torr.Bot.Club 57, 285-313.
- DICKINSON, H.G., 1973: The role of plastids in the formation of pollen grain coatings. Cytobios 8, 25-40.
- DICKINSON AND LEWIS, D., 1973: The formation of the tryphine coating the pollen grains of Raphanus, and its properties relating to the self-incompatibility system. Proc.R.Soc. Lond.B. 184, 149-165.
- ECHLIN, P., 1971a: Production of sporopollenin by the tapetum. In BROOKS, J. et al. (Ed.): Sporopollenin, 220-247. London-New-York: Academic Press.
- ECHLIN, P., 1971b: The role of the tapetum during microsporogenesis of angiosperms. In HESLOP-HARRISON, J., (Ed.): Pollen: development and physiology, 41-61. London: Butterworths.
- ECHLIN, P., and GODWIN, H., 1968: The ultrastructure and ontogeny of pollen in Helleborus foetidus. I: The development of the tapetum and Ubisch bodies. J.Cell Sci. 3, 161-174.
- ECHLIN, P., and GODWIN, H., 1969: The ultrastructure and ontogeny of pollen in Helleborus foetidus. III: The formation of the pollen grain wall. J. Cell Sci. 5, 459-477.
- ERDTMAN, G., 1969: Handbook of palynology. Copenhagen: Munksgaard.
- GRONEMEYER, W., 1968: Die humanpathogenen Wirkungen von Pollen (sog.Pollinosis) und Pilzsporen. Ber.Dt.bot.Ges. 81, 535-547.
- HESLOP-HARRISON, J., 1968: Tapetal origin of pollen-coat substances in Lilium. New Phytologist 67, 779-786.
- HESLOP-HARRISON, J., 1976: The adaptive significance of the exine. In FERGUSON, I.K., and MULLER, J., (Ed.): The evolutionary significance of the exine, 27-38. London-New York: Academic Press.
- HESLOP-HARRISON, S., KNOX, R.B., and HOWLETT, B., 1973: Pollen-wall proteins: "Gametophytic" and "sporophytic" fractions in the pollen walls of the Malvaceae. Ann.Botany 37, 403-412.
- KERNER von MARILAUN, A., 1891: Pflanzenleben, 2. Auflage. Leipzig und Wien: Bibliographisches Institut.

- KNOLL, P., 1930: Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Z. Botanik 23, 610-675.
- KNUTH, P., 1898: Handbuch der Blütenbiologie (3 Bände). Leipzig: Engelmann.
- LEUENBERGER, B.E., 1976: Die Pollenmorphologie der Cactaceae. Dissertationes botanicae 31.
- POHL, F., 1930: Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. Beih.bot.Centralblatt 46, 286-305.
- POHL, F., 1932: Anatomische und ökologische Untersuchungen am Blütenstand von Philodendron selloum, mit besonderer Berücksichtigung der Harzkanäle und der Beschaffenheit der Pollenkittstoffe. Planta 15, 506-529.
- ROGGEN, H., 1974: Pollen washing influences (in)compatibility in Brassica oleracea varieties. In LINSKENS, H.F., (Ed.): Fertilization in higher plants. Amsterdam: North Holland Publishing Company.
- ROWLEY, J.R., and ERDMAN, G., 1967: Sporoderm in Populus and Salix. Grana palynologica 7, 516-576.
- STANLEY, R.G., and LINSKENS, H.F. 1974: Pollen. Berlin: Springer Verlag.
- TAPPI, G., e MONZANI, A., 1955: Sui costituenti del cemento pollinico di Lilium candidum L. Gazz.chim.ital. 85, 725-731.
- TROLL, W., 1928: Über Antherenbau, Pollen und Pollination von Galanthus L. Flora 123, 321-343.
- WODEHOUSE, R.P., 1971: Hayfever plants, 2. Auflage. New York.

Anschrift des Verfassers: Dr. Michael HESSE
Botanisches Institut
der Universität Wien
Rennweg 14
A-1030 Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [0009_2](#)

Autor(en)/Author(s): Hesse Michael

Artikel/Article: [Der Feinbau der Pollenklebstoffe: Präparative Probleme bei der Strukturhaltung, Grundfragen zur Nomenklatur und zur Begriffsabgrenzung. 181-201](#)